

РАСШИРЕННОЕ ПОНИМАНИЕ МЕХАНИЗМОВ НАСЛЕДОВАНИЯ И ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА: КОНСТРУИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И СТИГМЕРГИЯ

А. Б. Казанский

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия: kazansky@bk.ru

Цель данной работы — привлечь внимание к наметившейся в экологии и эволюционной теории тенденции к анализу опосредованных, непрямых взаимодействий организмов друг на друга, осуществляемых путем модификации физических и информационных характеристик среды (*экологический инжиниринг, стигмергия*). К непрямому можно отнести и негенетические способы наследования, когда изменения организмами селективных свойств локальной среды (убежищ, гнезд, запруд, паутин и др.) влияют на естественный отбор в популяциях потомков (*экологическое наследование, культурное наследование*). Подчеркнуто, что идея активной роли организма в отношении среды всю жизнь интересовала Ч. Дарвина, что нашло отражение в его трудах о роли дождевых червей в формировании почв.

Ключевые слова: конструирование экологических ниш, стигмергия, коэволюция

Введение

Работа посвящена осмыслению с системной точки зрения активной стороны взаимодействия организмов с окружающей средой, способности живых изменять ее характеристики на локальном уровне и в масштабе планеты. Символично, но именно Дарвин был начинателем и этого подхода к осмыслению жизни в своих работах о роли червей в формировании плодородия почв.

Изменяя среду, организмы оказывают разнообразное, отложенное во времени влияние на себя, на своих потомков и на другие организмы как в эволюционном (*конструирование ниш*), так и в чисто информационном (*стигмергия*) плане. В работе анализируются эти концепции непрямых, опосредованных средой взаимодействий биологических организмов или иных агентов.

В работе также обсуждаются перспективы развития системного представления об окружающей среде как своего рода «творческом ландшафте».

Биогенная трансформация среды: краткий исторический экскурс

Ч. Дарвин отдавал себе отчет в том, что термин «естественный отбор» во многом имеет метафорический смысл, и понимал, что отношения организма и среды имеют на самом деле характер взаимовлияния, взаимной трансформации. Трансформационная в отношении окружающей среды сторона жизнедеятельности биологических организмов всю жизнь интересовала Дарвина, что нашло отражение в его работах. Последний обстоятельный трактат «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» (Darwin, 1881) вышел через 22 года после «Происхождения видов». Дарвин показал, что дождевые черви оказывают огромное влияние на структуру и химию почв. В результате, по его словам, современные черви живут в почвах, которые созданы деятельностью мно-

гих поколений своих предшественников. Фактически, Дарвин был одним из первых почвоведов и при этом затронул вопросы глобальной экологии.

Через два года после этого труда Дарвина В. В. Докучаев уже дал базовое определение почвы, а его ученик В. И. Вернадский во главу угла своей концепции биосферы поставил трансформационные способности жизни в глобальных масштабах Земли. Вернадский дал детальную классификацию трансформирующих функций «живого вещества» биосферы — совокупности живых организмов. Кроме того, Вернадский ввел представление о так называемых «биокожных» телах, ярким примером которых являются плодородные почвы. Эти работы В. И. Вернадского ждут своего дальнейшего развития. Сама биосфера в целом у Вернадского — это не просто оболочка Земли, в которой распространена жизнь, но это и целостная саморегулирующаяся система.

Английский ученый и талантливый инженер Джеймс Лавлок независимо, но намного позднее (Lovelock, 1988), пришел к некоторым базовым идеям В. И. Вернадского и выдвинул так называемую гипотезу Геи, согласно которой биота и абиотическая составляющая поверхности Земли образуют особое коэволюционирующее динамическое единство, систему, способную регулировать климат на Земле.

В экологии биогенную трансформацию окружающей среды называют экологическим инжинирингом (*ecological engineering*) (Barrett, 1999). Существует гипотеза, что появление на Земле «животных-экоинженеров» привело к окончанию царства бактериальных матов, затянувшегося почти на 3 млрд лет, и к старту «Кембрийского взрыва» биологического разнообразия. Появление организмов с жесткими скелетами, коэволюция хищников и жертв привели к «агрономической революции», когда роющие организмы с твердыми скелетами перерыли, разрушили консервативную структуру бактериальных матов и тем самым открыли доступ кислорода и биогенов в более глубокие слои планеты.

Конструирование экологических ниш

Развивая коэволюционную парадигму жизни, Р. Левонтин включил в нее симметричным образом окружающую среду (Lewontin, 1983). Позднее, Ф. Одлинг-Сми, (Odling-Smee, 1988) подхватил идею и в сотрудничестве с К. Лаландом и М. Фельдманом развил ее в рамках *теории конструирования экологических ниш (КН)* (niche construction theory) (Odling-Smee et al., 2003).

В процессе жизнедеятельности организмы приспособляются к окружающей среде не пассивным образом, а модифицируют ее, и эта способность может включиться в эволюционный процесс. Организмы активно изменяют физические характеристики среды путем строительства убежищ (гнезда, норы, берлоги), плотин (бобры), паутин и др., либо же просто, в результате протекающих метаболических процессов, либо путем выбора более подходящего для определенного периода жизни местообитания. Модифицируя ниши, организмы изменяют селекционные характеристики среды в отношении своих популяций и, возможно, популяций других видов. Фактически это пример эволюционной обратной связи. Так, гены, влияющие через фенотипы на изменение устройства гнезд, изменяют селекционные свойства среды, что отражается на отборе в популяции фенотипов с такими генами, которые изменяют гнезда и т. д., цикл с изменением локальной ниши продолжается (рис. 1). Данный коэволюционный механизм и получил название «конструирование ниш».

адаптациями, тогда эволюция гнезд и нор является не примером изменения агентом своего окружения, а просто примером обычной адаптации организма к среде. Организм как бы делает часть среды своим органом и манипулирует им. Фактически расширенный фенотип Докинза сохраняет понятие организменной адаптации к среде, тогда как Р. Левонтин и его последователи трактуют тот же процесс как коэволюцию организма и среды. При этом авторы ведут острую дискуссию, в которой Р. Докинз занимает непримиримую позицию, отрицая конструктивность коэволюционной модели (Laland et al., 2000; Dawkins, 2004). В частности, пример с червями, изменяющими почву, Р. Докинз трактует просто как сукцессию, то есть как процесс последовательного изменения, а не конструирования ниш. Можно согласиться Дж. Тернером (Turner, 2004), что термитник — пример «расширенного организма» со своим кооперативным геномом, проходящим «узкое горлышко» при историческом переходе от термитника к термитнику, и «расширенным фенотипом», но недооценка роли коэволюционных процессов в почве удивила бы и самого Ч. Дарвина.

Стигмергия

Конструирование ниш вписывается в общую концепцию непрямых, опосредованных средой взаимодействий между организмами. К ним относится также «стигмергия» (stigmergie — «стимулирующий работу»), понятие, введенное П. Грассе (Grasse, 1959) при анализе процесса строительства термитников. Слепые термиты соотносят свое поведение с тем, что уже построено. Каждый термит действует в соответствии с простыми локальными алгоритмами поведения, а в результате коллективного действия формируются сложные арочные макроструктуры. Это пример самоорганизации в коллективе.

Стимулирующим является знак, оставленный другими особями в среде. Так, например, муравьи не имеют зрения, но при этом успешно находят самый оптимальный путь до источника пищи в процессе коллективного поиска и обмена знаками, оставленными на местности. Муравей-фуражир выделяет пахучие ферменты на тропе на обратном пути в муравейник в случае, если он нашел источник пищи и наполнил зобик. Тем самым он дает знак другим муравьям. Фермент действует не постоянно, а постепенно улетучивается. Знаки, оставленные всеми муравьями, суммируются, и таким образом решается динамическая пространственная оптимизационная задача коллективного поиска, формируется наиболее оптимальная сеть фуражировочных дорог. Муравьи обеспечивают коммуникацию через среду, придавая ей семиотические характеристики.

Фактически, это уже область все еще формирующейся науки *биосемиотики*, основу которой заложил своими пионерскими работами немецкий зоолог Я. фон Икскуль еще в начале XX в. (von Uexküll, 1928). Здесь уместно говорить, пользуясь терминологией данного автора, о создании и преобразовании организмом своего *умвельта* (Umwelt) — субъективной операциональной знаковой модели окружающей среды. Эти умвельты иногда трактуются как семиотические ниши, причем статус этих ниш носит реляционный, относительный характер в рамках *семиосферы* (Лотман, 1984) — общего знакового пространства, которое в свою очередь относительно, так как само конструируется взаимодействующими и эволюционирующими (Cariani, 1998) умвельтами.

Обсуждение

В экологической теории и в моделировании экологических процессов наибольшее внимание уделено прямым взаимоотношениям типа хищник–жертва. На самом деле организмы разных видов взаимодействуют как прямо, так и опосредованно, путем влияния на различные абиотические факторы среды. Активность «экологических инженеров», мутуализм и симбиозы разного вида порождают свою, нетрофическую сеть отношений. В последнее время в системной экологии и экологическом моделировании предпринимаются попытки классификации и формализации подобных сетей, что может существенно повлиять на развитие экологической теории в целом (Oliff et al., 2009).

Конструирование ниш — пример неламаркистского механизма, благодаря которому приобретенные признаки могут повлиять на селективные свойства окружающей среды потомства. Все это вполне укладывается в дарвиновскую схему. Можно лишь говорить об уточнении понимания естественного отбора, отказе от ультраселекционистской трактовки дарвиновского механизма и расширении представлений о путях наследования. Экологическое и культурное наследование скорее дополняют ранние модели синтетической теории эволюции. В то же время можно согласиться с Р. Докинзом в том, что микроэволюционный процесс без участия генов невозможен, поэтому адаптивно не значимые, вызванные деятельностью животных изменения среды лучше назвать просто биогенным изменением ниш. Правда, при этом сам Р. Докинз забывает о макроэволюционном процессе, эволюции экосистем и биосферы в целом, когда изменения, производимые в среде организмами разных таксонов, увязываются вместе в биогеоценоз, планетарную систему.

Отрицая диктатуру генов, *конструирование ниш* сближается с более общей эволюционной концепцией, так называемой *теорией систем развития (TCP) (developmental systems theory (DST))* (Griffiths, Gray, 2001). Система развития — это объединенный на равноправной основе комплекс всех процессов и тесно взаимодействующих агентов (interactors), ресурсов развития, производящих совместно полный цикл развития организма (жизненный цикл).

Как бы отвечая на редукционизм Докинза, П. Корнинг (Corning, 2005) сформулировал еще более общую парадигму так называемого «холистического дарвинизма» (Holistic Darwinism), объединяющую концепции многоуровневой эволюции, коэволюции, эволюции систем развития, симбиогенеза и др.

В настоящее время понимание механизмов эволюции биосферы приобретает особый смысл в связи с усиливающимся антропогенным влиянием человека на биологические и биосферные процессы. В биосфере среда и организмы необходимо рассматривать совместно не просто как коэволюционирующее сообщество, а как постоянно *коллективным образом конструирующееся и самомодифицирующееся множество* эволюционирующих активных и пассивных компонент в рамках целостной устойчивой организации (Varela, 1979; Kampis, 1991; Kazansky, 2004; Казанский, 2008). Непрямые взаимодействия играют важную связующую роль в биосферных процессах, но не меньшее значение имеет потенциальная рефлексивность в мире живых существ планеты, гарантированная универсальностью и избыточностью организации генома. Что особенно важно, организмы, как материально и информационно открытые системы, могут длительно существовать в биосфере только

совместно, образуя планетарный симбиоз благодаря биогеохимическим и другим циклическим процессам.

Выводы

Сети различного рода непрямых, осуществляемых через среду взаимоотношений биологических организмов, материальных и информационных, играют важную роль в экологических процессах. Моделирование и осмысление роли этих сетей в динамике экосистем — новый важный этап развития экологической теории.

Факт передачи последующим поколениям изменений селективных свойств среды, произведенных организмами, позволяет говорить об экологическом и культурном пути наследования, которые не имеют эволюционного значения для данного организма в дарвиновском смысле, если не находятся под генетическим контролем или контролем другого устойчивого репликатора.

В то же время биогенные изменения среды и экологический ижиниринг в целом являются важными механизмами эволюции на надвидовом уровне. Организмы не только изменяются сами, они способны изменять локальную среду, индивидуальную нишу, а все виды совместно формируют и изменяют глобальную среду — биосферу. Изменения, производимые организмами в среде, возвращаются в ином виде к организмам данного вида или других видов, являются фактором запуска коэволюционных процессов, приводят к эволюционным скачкам, способствуют росту биологического разнообразия и в то же время эволюции сообществ, экосистем и биосферы в целом.

Литература

- Казанский А. Б. «Бутстрапирование», как механизм построения самоорганизующихся рефлексивных систем // Системы и модели: границы интерпретаций : сб. тр. Всерос. науч. конф. с междунар. участ. Томск : Изд-во Том. гос. пед. ун-та, 2008. С. 142–151.
- Лотман Ю. М. О семиосфере // Труды по знаковым системам (Sign Sysems Studies). 1984. Т. 17. С. 5–23.
- Barrett K. R. Ecological engineering in water resources: The benefits of collaborating with nature // Water International. Journal of the International Water Resources Association. 1999. Vol. 24. P. 182–188.
- Cariani P. Towards an Evolutionary Semiotics: the Emergence of New Sign-Functions in Organisms and Devices // Evolutionary Systems / ed. by G. Van de Vijver, S. Salthe, M. Delpos. Dordrecht, Holland : Kluwer, 1998. P. 359–377.
- Corning P. A. Holistic Darwinism: Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution. Chicago : Univ. of Chicago Press, 2005. 545 p.
- Darwin Ch. The Formation of Vegetable Mold through the Action of Worms, with Observations on their Habits. L. : John Murray, 1881. 326 p.
- Dawkins R. The Extended Phenotype. Oxford : Freeman, 1982. 332 p.
- Dawkins R. Extended Phenotype — But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka // Biology and Philosophy. 2004. Vol. 19. P. 377–396.
- Grasse P. P. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La theorie de la stigmergie: essai d'interpretation des termites constructeurs // Insect Society. 1959. Vol. 6. P. 41–84.
- Griffiths P. E., Gray R. D. Darwinism and developmental systems // Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution / ed. by S. Oyama, P. E. Griffith and R. D. Gray. Cambridge, MA. : MIT Press, 2001. P. 195–218.

- Kampis G.* Self-Modifying Systems in Biology and Cognitive Science: A new Framework for Dynamics, Information, and Complexity. Oxford : Pergamon Press, 1991. 543 p.
- Kazansky A. B.* Planetary Bootstrap: A Prelude to Biosphere Phenomenology // Proceedings of the Sixth International Conference on Computing Anticipatory Systems / ed. by D. M. Dubois. AIP Conference Proceedings 718, Melville, New York : American Institute of Physics, 2004. P. 445–450.
- Laland K. N., Odling-Smee F. J., Feldman M. W.* Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change // Behavioral and Brain Sciences. 2000. Vol. 23. P. 131–175.
- Lewontin R. C.* The Organism as the Subject and Object of Evolution // Scientia. 1983. Vol. 118. P. 65–82.
- Lovelock J. E.* The Ages of Gaia. A Biography of Our Living Earth. Oxford : Oxford Univ. Press, 1988. 252 p.
- Odling-Smee F. J.* Niche-Constructing Phenotypes // The Role of Behavior in Evolution / ed. by H. C. Plotkin. Cambridge, MA : MIT Press, 1988. P. 73–132.
- Odling-Smee F. J., Laland K. N. and Feldman M. W.* Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. New Jersey : Princeton Univ. Press, 2003.
- Olf H., Alonso D., Berg M. P., Eriksson B. K., Loreau M., Piersma T., Rooney N.* Parallel ecological networks in ecosystems // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009. Vol. 364. № 1524. P. 1755–1779.
- Turner J. S.* Extended Phenotypes and Extended Organisms // Biology and Physiology. 2004. Vol. 19. P. 327–352.
- Uexküll Jakob von.* Thoretische Biologie. Berlin : Springer, 1928.
- Varela F.* Principles of Biological Autonomy. N. Y. : Elsevier/Noth-Holland, 1979. 306 p.

Extended Interpretation of Inheritance and Natural Selection: Niche Construction and Stigmergy

A. B. Kazansky

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry,
Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russia: kazansky@bk.ru

This paper discusses some last concern to indirect interactions of biological organisms, having ecological and evolutionary consequences and realized by modification of physical and informational (semiotic) characteristics of local environments (ecological engineering, stigmergy). An ecological and cultural inheritance (“niche construction theory”) when organisms change selective characteristics of local environments by modifying their nests, webs, burrows, and other animal artifacts falls into the same category. The active, transformative to environment role of organism interested Charles Darwin all his life, what is clear from his works on the role of worms in the formation of vegetable mold.

Keywords: niche construction, stigmergy, coevolution.