

Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко

**СХЕМА УСЛОЖНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ**

Предлагается схема изменения уровней разнообразия в биологической иерархии, существующей в случайной среде, основанная на результатах математического моделирования оптимального уровня биоразнообразия. Рассматриваются два типа систем: с четкой функциональной структурой (структурные) и состоящие из более или менее однотипных взаимозаменяемых элементов (статистические). При изменении степени стабильности среды оптимальный уровень разнообразия в системах двух типов меняется противоположным образом: при дестабилизации среды структурные системы упрощаются, а в статистических системах разнообразие возрастает; при стабилизации среды идут обратные процессы. Колебания разнообразия в биосистемах во время их индивидуального и исторического развития можно объяснить их стремлением к оптимизации его уровня. Образование новых иерархических уровней также можно трактовать как один из путей оптимизации внутреннего разнообразия биосистем в случайной среде.

**ДВА ТИПА СИСТЕМ И ДВА КОМПЛЕКСА СВОЙСТВ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ**

В биологической иерархии можно выделить два комплекса свойств, характеризующих степень целостности (интегрированности) систем и тип взаимодействия их элементов [19, 21, 22, 24]. Для обозначения систем с этими свойствами далее мы используем термины, предложенные А.А. Ляпуновым: статистические и структурные системы. Системы статистического типа слабоинтегрированы, состоят из функционально однотипных элементов, обладающих небольшими случайными отличиями друг от друга. Системы структурного типа состоят из функционально различных элементов и обладают высокой степенью интегрированности<sup>1</sup>.

Различия некоторых существенных характеристик систем этих двух типов показаны<sup>1</sup> в таблице. В конкретных биосистемах статистические и структурные свойства сочетаются в разных пропорциях. Например, у животных можно найти популяции, не подразделенные на какие-либо функциональные группы, и популяции со сложной и устойчивой социальной структурой; колонии из однотипных организмов и колонии с сильной функциональной дифференциацией особей. Однако все это не делает попытку выделения указанных типов систем бессмысленной. В зависимости от преобладания тех или иных свойств одни системы более адекватно могут быть описаны как структурные, другие - как статистические, для их моделирования используется разный математический инструментарий.

В биологической иерархии можно наблюдать чередование систем этих двух типов: статистические системы состоят из множества однотипных структурных систем предыдущего уровня, а сами являются элементами структурных систем следующего уровня (таблица).

<i>Показатели</i>	<i>Статистические системы</i>	<i>Структурные системы</i>
Структура	Система из однотипных, взаимозаменяемых элементов, не связанных между собой непосредственно, а объединенных лишь общим отношением к среде Элементы взаимодействуют случайным образом Нет специального запоминающего устройства	Высокоинтегрированная система из функционально различных элементов, связанных друг с другом существенными связями  Формируется новая управляющая система  Есть специальное запоминающее устройство
Свойства и поведение системы	Слабо отличаются от суммы элементов и почти не имеют по сравнению с ними новых свойств Поведение определяется вероятностными, статистическими законами	Система имеет новые свойства по сравнению с суммой элементов  Поведение определяется динамическими закономерностями взаимодействия элементов

<sup>1</sup> Комплексы статистических и структурных свойств могут быть выделены не только для биологических, но и для любых других систем - от элементарных частиц до человеческого общества.

Устойчивость и надежность	Высокая надежность за счет дублирования и взаимозаменяемости элементов	Устойчивость за счет регулирования, обратной связи. Снижение надежности, так как выпадение одного элемента ведет к нарушению структуры	
Скорость реакции	Сильное снижение быстродействия системы в целом по сравнению со скоростью реакции элементов	Скорость реакции системы определяется быстродействием элементов	
Примеры биосистем	Популяция (колония) прокариот, множество однотипных органелл Популяция (колония) одноклеточных эукариот, ткань из однотипных клеток Популяция многоклеточных организмов	Прокариотическая клетка Органелла Эукариотическая клетка  Многоклеточный организм Популяция с социальной структурой	Прокариотное экологическое сообщество Экологическое сообщество одноклеточных эукариот Экологическое сообщество многоклеточных организмов

Механизмы ответа систем разных типов на изменения среды различны.

Ответ статистической системы носит стохастический (статистический) характер и проявляется в изменении долей (числа) элементов разных типов, функционирующих в данных условиях. Эти изменения могут происходить в результате следующих процессов:

- а) дифференциального выживания и размножения элементов, т.е. отбора<sup>2</sup>;
- б) дифференциального функционирования, т.е. повышения интенсивности работы наиболее эффективных в данных условиях элементов;
- в) случайных колебаний частот функционирующих элементов (например, дрейфа генов в популяции).

Ответ структурной системы носит детерминированный (кибернетический) характер и определяется связями ее элементов друг с другом и с внешней средой. Из-за чередования типов систем в биологической иерархии реальный ответ любой биосистемы имеет как детерминированную, так и стохастическую составляющие.

Чередование статистических и структурных систем в биологической иерархии формируется при образовании новых иерархических уровней путем дифференциации статистических подсистем, их специализации и интеграции в составе структурных систем следующего уровня иерархии (рис. 1).

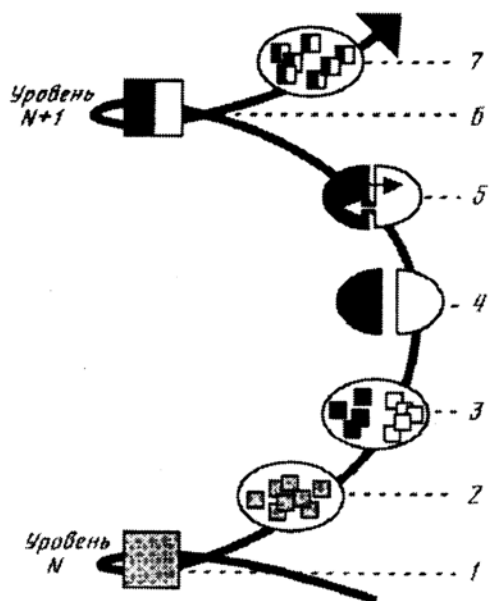


Рис. 1. Переход с одного иерархического уровня на другой через дифференциацию и интеграцию статистических подсистем:

- 1 - структурная система уровня  $N$ ;
- 2 - статистическая система уровня  $N$  с равномерным распределением частот типов элементов;
- 3 - дифференциация элементов, возникновение неоднородности в их распределении;
- 4 - разделение статистической системы на две функционально различные подсистемы, разделение управляющих систем (памяти);
- 5 - интеграция подсистем в составе структурной системы уровня  $N + 1$ , образование управляющей системы высшего уровня (повышение уровня старой);
- 6 - структурная система уровня  $N + 1$ ;
- 7 - статистическая система уровня  $N + 1$

<sup>2</sup> Концепцию универсальности действия отбора на разных уровнях биологической иерархии предлагает С.В. Пучковский [28].

## РАЗНООБРАЗИЕ В СТАТИСТИЧЕСКИХ И СТРУКТУРНЫХ СИСТЕМАХ

Традиционно разнообразие понимается как число типов систем данного класса (например, число типов зданий в городе, число видов деревьев в лесу), а сложность - как число элементов системы и их связей друг с другом [34]. Иерархическая соподчиненность систем разных уровней ведет к тому, что понятия разнообразия и сложности часто совпадают: разнообразие систем низшего уровня (элементов) определяет сложность системы высшего уровня. Разнообразие любой биологической системы в общем виде можно определить через число различных типов ее элементов, частоту элементов разных типов и силу связей между элементами. Конкретное содержание этого понятия на разных уровнях биологической иерархии различно: в клетке - разнообразие типов органелл и биомолекул (и их функций - биохимических процессов); в популяциях одноклеточных и тканях - разнообразие генотипов и фенотипов клеток; в многоклеточном организме - разнообразие тканей и органов (и физиологических процессов); в элементарной популяции многоклеточных организмов - разнообразие генотипов и фенотипов особей; в структурированной популяции - разнообразие функциональных групп особей (например, каст у общественных насекомых, уровней социальной иерархии в популяциях высших позвоночных); в биоценозе - разнообразие видовых популяций и биоценологических связей.

Для биосистем структурного типа понятия разнообразия и сложности практически совпадают (разнообразие элементов клетки определяет ее сложность, разнообразие видовых популяций определяет сложность структуры биоценоза и т.п.).

Характеристиками разнообразия в статистических системах являются параметры распределений их элементов по выбранным признакам - среднее значение признака, форма и ширина распределения элементов по признаку.

### ВОЗНИКНОВЕНИЕ НОВООБРАЗОВАНИЙ, ПРОТИВОРЕЧИЯ РАЗВИТИЯ И СМЫСЛ ЧЕРЕДОВАНИЯ СТАТИСТИЧЕСКИХ И СТРУКТУРНЫХ СИСТЕМ

Фундаментальное свойство жизни и основное содержание эволюции и онтогенеза - создание новообразований и усложнение биосистем (рост разнообразия их элементов). В основе процессов развития биосистем лежит противоречие между случайностью и закономерностью, свободой выбора и надежностью памяти, хаосом и структурой и т.д. [29, 30]. Рассмотрим один из аспектов этого противоречия. Новообразования создаются нелинейными системами, которые могут иметь больше одного устойчивого решения при переходе через точку бифуркации<sup>3</sup>; возникновение новообразования - это выбор между несколькими дискретными вариантами в точке бифуркации [6, 26]. Новообразование случайно по отношению к информации, которая уже содержится в системе. Однако только запоминаемое новообразование имеет смысл в дальнейшем развитии системы. Запоминание новообразования (называемое также синтезом информации) - это изменение структуры системы, приобретение ей какого-то нового свойства [29]. Таким образом, с одной стороны, возникновение новообразований - это нарушение принципов однозначного детерминизма, что требует стохастичности системы, с другой стороны, для запоминания информации необходимы устойчивые структуры, обеспечивающие хранение и использование информации на основе принципов детерминизма.

Чередование двух типов систем в биологической иерархии помогает преодолеть это противоречие. Статистические системы обеспечивают реализацию потенциальной изменчивости структурных систем, - в них создаются флуктуации параметров. В спокойные периоды развития (в исторически типичной среде) в статистических системах под покровом адаптивной нормы (дикого типа) создается большое скрытое разнообразие генотипов элементов при стабильном функционировании системы. В точке бифуркации (кризис при выходе среды за рамки исторически типичной) это разнообразие дает широкий спектр возможных решений для выбора нового состояния системы. Структурные системы осуществляют запоминание, хранение и воспроизведение информации на основе детерминистических механизмов. Благодаря чередова-

<sup>3</sup> Бифуркация, или ветвление решений - изменение числа и устойчивости решений уравнения.

нию статистических и структурных уровней в биосистемах есть как однозначно детерминированные процессы, так и разнообразные стохастические эффекты.

На то, что противоречие развития снимается разделением жизни на популяционный (низкоорганизованный) и организменный (высокоорганизованный) уровни, указал А.С. Раутиан. В этом же смысл разделения онто- и филогенеза, структурного обособления генотипа в рамках фенотипа (обособление жесткой структуры в рамках развивающейся неравновесной системы), чередования стадий специализации (роста организованности, уменьшения свободы выбора) и эманации (упрощения, снижения организованности) в развитии систем [29, 30].

Другое объяснение существования биосистем разных типов может заключаться в обеспечении их адекватной реакции на быстрые и в то же время разнообразные возмущения внешней и внутренней среды. Требования быстрогодействия и значительного объема памяти трудносовместимы. Поэтому запоминающие устройства делятся на быстродействующие с малым объемом памяти (структурные подсистемы) и медленнодействующие с большим объемом памяти (статистические подсистемы) [19, 21, 22].

## ОПТИМАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В БИОСИСТЕМАХ

Следующие рассуждения основаны на представлении об экстремальных принципах развития биосистем. В ходе эволюции и индивидуального развития живая система стремится экстремизировать (максимизировать или минимизировать) свои некоторые принципиально важные характеристики, называемые критериями эффективности. Цель системы - достижение экстремума своего критерия эффективности. Значения других параметров она стремится установить такими, чтобы цель была достигнута. Значения параметров системы, соответствующие экстремуму критерия эффективности, называются оптимальными. Например, можно показать, что минимум такого критерия эффективности как объем информационного устройства клетки достигается при оптимальном значении числа оснований ДНК, близком к 4 [5].

В данной статье нас интересует прежде всего такой параметр биосистем как их разнообразие (сложность). Оптимизация биосистем может происходить двумя путями.

1. Разнообразие (сложность) является критерием эффективности биосистем, цель биосистем - максимизация своей сложности (разнообразия). Оптимальные значения других параметров соответствуют максимальной сложности биосистем<sup>4</sup>.

2. Разнообразие (сложность) не является критерием эффективности биосистем, цель биосистем - экстремизация какого-то другого параметра. В качестве одного из наиболее общих критериев эффективности биосистем можно рассматривать комплекс, объединяющий минимизацию производства энтропии и максимизацию интенсивности потоков вещества-энергии или информации через систему<sup>5</sup> (на разных уровнях иерархии биосистем могут быть разные критерии, и они могут изменяться в ходе эволюции биосистем). Можно предположить, что биосистемы стремятся поддерживать разнообразие своих элементов на таком уровне, при котором производство ими энтропии минимально или максимален поток энергии через систему (рис. 2).

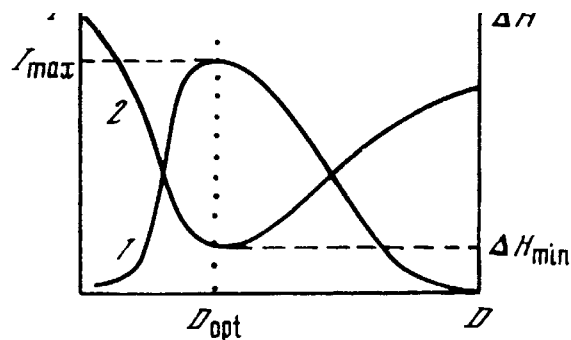


Рис. 2. Разнообразие как оптимизируемый параметр биосистем:  $I$  - интенсивность потоков через систему;  $D$  - разнообразие системы;  $D_{opt}$  - оптимальное разнообразие;  $\Delta H$  - производство энтропии; 1 - интенсивность потоков через систему; 2 - производство энтропии

<sup>4</sup> Теоретическим обоснованием роста сложности биосистем как ведущего направления их развития может служить закон Винера - Эшби (см. например, [1]).

<sup>5</sup> Стремление биосистем минимизировать производство энтропии проявляется в сокращении скорости отмирания их биомассы в ходе эволюции [13-15]. Чтобы сохранить уровень организованности в изменяющихся условиях, биосистемы осваивают новые каналы поступления ресурсов и увеличивают используемую системой энергию [17, 18].

Дальнейшие рассуждения верны для второго варианта.

Анализ математических моделей разнообразия в статистических и структурных системах [2-4] позволяет сделать следующие выводы.

- В биосистемах существуют оптимальные уровни разнообразия по критерию минимальных затрат ресурса: в статистических системах - оптимальная ширина распределения элементов по моделируемому признаку (что интерпретировалось нами как фенотипическое разнообразие особей в популяции), в структурных системах - оптимальное число элементов системы (интерпретировалось как видовое разнообразие в биоценозе). Отклонение от оптимальных значений разнообразия ведет к росту затрат ресурсов системой.

- Оптимальные значения разнообразия в системах зависят от характеристик их элементов (затраты энергии элементами, скорости их размножения и гибели) и степени стабильности среды.

- В статистических системах оптимальное разнообразие элементов (ширина их распределения по моделируемому признаку) снижается по мере стабилизации среды

(рис. 3), причем системы, адаптированные к нестабильной среде ("генералисты" с большим разнообразием элементов), легче переносят дополнительную дестабилизацию среды, чем системы, адаптированные к стабильной среде ("специалисты" с малым разнообразием элементов).

- В структурных системах общее оптимальное разнообразие элементов увеличивается по мере стабилизации среды, при этом они объединяются в более мелкие подгруппы, что указывает на повышение иерархичности их неформальной структуры<sup>6</sup> (рис. 3).

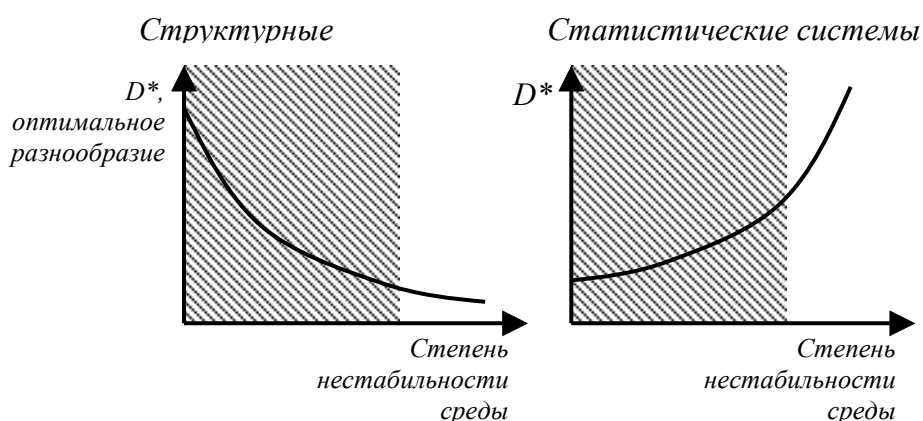


Рис.3. Изменения оптимальных уровней разнообразия в сообществах и популяциях в зависимости от степени стабильности среды (штриховкой показаны области существования систем).

Таким образом, оптимальный уровень разнообразия в статистических и структурных системах зависит от степени стабильности среды противоположным образом.

Эти выводы, полученные для модельного критерия эффективности (минимизация затрат ресурса на функционирование системы), можно использовать в дальнейших общих рассуждениях на основании теоремы о том, что для корректно сформулированной произвольной оптимизационной задачи всегда может быть поставлена равнозначная задача с новым критерием эффективности, который в исходной задаче задавался некоторым интегралом [23].

### ПРОТИВОФАЗНОЕ КОЛЕБАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ НА СТАТИСТИЧЕСКИХ И СТРУКТУРНЫХ УРОВНЯХ В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ И УСЛОЖНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ

Представим себе иерархическую систему, в которой чередуются статистические и структурные уровни, существующую в случайной среде (рис. 4). Можно считать, что в наиболее общем виде колебания параметров среды описываются законом, близким к нормальному

<sup>6</sup> Формальная структура в качестве элементов рассматривает подсистемы нижестоящего уровня, неформальная структура включает все уровни иерархии вплоть до атомов и элементарных частиц [34].

распределению, и сильные флуктуации случаются реже слабых. Таким образом в среде происходит чередование более стабильных (малые флуктуации) и менее стабильных (сильная флуктуация) периодов. Разнообразие на структурных и статистических уровнях иерархии в случайной среде будет колебаться в противофазе, поскольку величина оптимального разнообразия элементов в статистических и структурных системах зависит от степени стабильности среды противоположным образом и системы стремятся поддерживать свое разнообразие на оптимальном уровне (запаздывание на разных уровнях иерархии будет разным). Периоды стабилизации и дестабилизации среды можно считать точками бифуркации в эволюции биосистем.

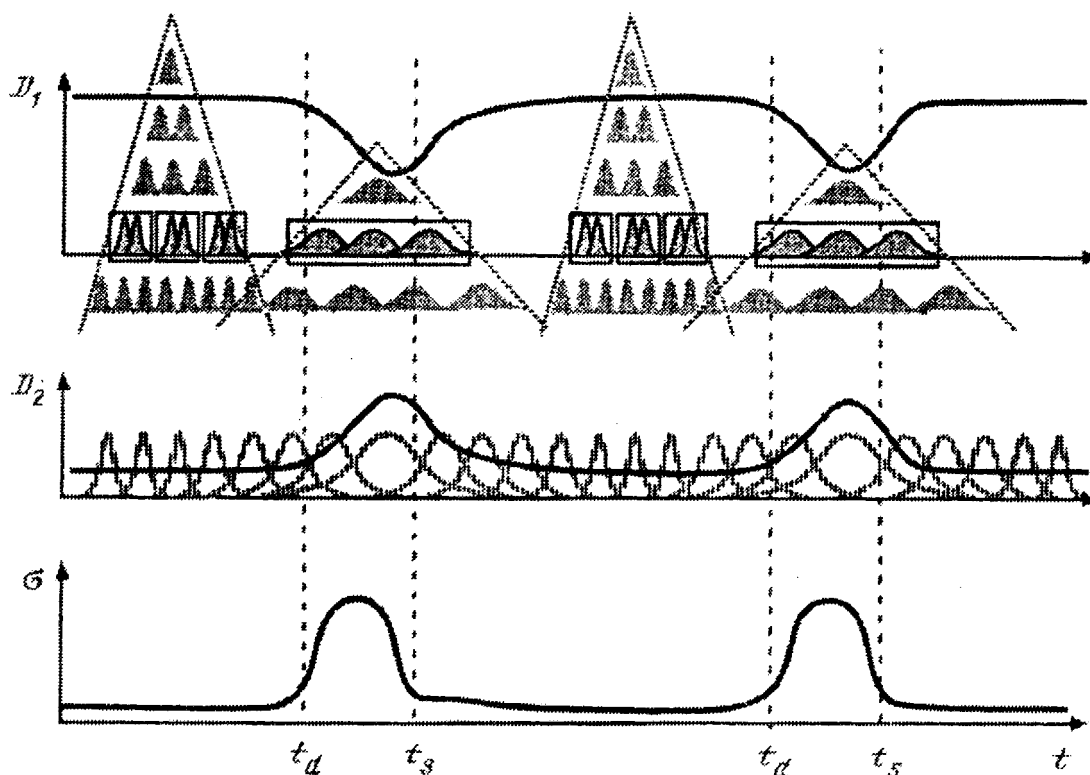


Рис. 4. Противофазные изменения разнообразия в статистических и структурных системах в случайной среде:  $D_1$  - оптимальное разнообразие в структурных системах;  $D_2$  - оптимальное разнообразие в статистических системах;  $\sigma$  - степень нестабильности среды;  $t$  - время;  $t_s$  - периоды стабилизации среды;  $t_d$  - периоды дестабилизации среды

**В периоды стабилизации среды** в статистических подсистемах уменьшается уровень оптимального разнообразия. Они стремятся сузить распределения своих элементов по рассматриваемому признаку. Этот процесс можно трактовать как выбор одного или нескольких узких диапазонов состояния системы из прежнего широкого спектра, что в огрубленной форме аналогично выбору одного или нескольких дискретных решений в точке бифуркации. Возможны следующие варианты поведения статистической системы (рис. 5).

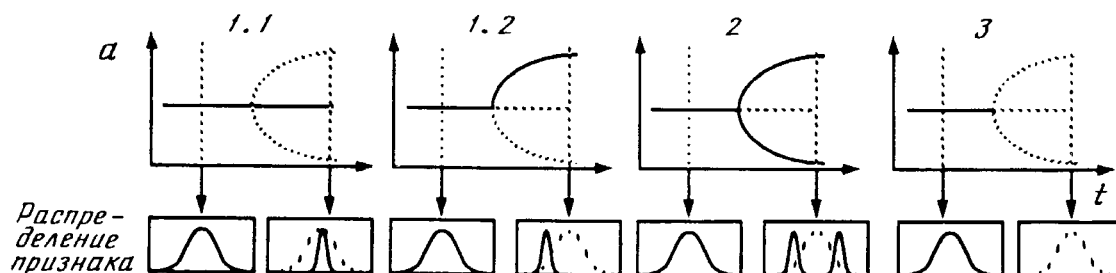


Рис. 5. Варианты поведения статистической системы при стабилизации среды: 1.1 - специализация (сохранение среднего значения признака); 1.2 - специализация (изменение среднего значения признака); 2 - дифференциация, 3 - исчезновение системы;  $a$  - среднее значение признака;  $t$  - время

*Специализация:* реализация одной из возможных траекторий развития (отбор или усиленное функционирование одного типа элементов), что приводит к развитию структурной системы высшего уровня без усложнения. Среднее значение признака при этом может изменяться или оставаться прежним. Например, специализация ткани, образование популяции нового вида из предковой популяции.

*Дифференциация:* реализация нескольких возможных траекторий развития (решений), т.е. разделение статистической системы на две или более подсистем (отбор или активное функционирование двух и более типов элементов), что ведет к усложнению системы высшего уровня. Например, функциональная дифференциация тканей, разделение популяции предкового вида на два вида. Если система в целом стремится сохранить диапазон условий, в которых она существует, то дифференциация более вероятна, чем специализация.

*Ни одна из возможных траекторий не реализуется* (исчезновение элементов или ослабление их функции). Например, редукция ткани, вымирание популяции.

При стабилизации среды с сохранением всего диапазона условий<sup>7</sup> выбор системой узкого интервала из прежнего широкого диапазона может быть в большой степени случайным.

Структурные системы в периоды стабилизации среды увеличивают свое внутреннее разнообразие, что соответствует процессам дифференциации их статистических подсистем.

**В периоды дестабилизации среды** в статистических системах оптимальные значения разнообразия возрастают. В этой точке бифуркации возможен выбор между следующими траекториями их развития (рис. 6).

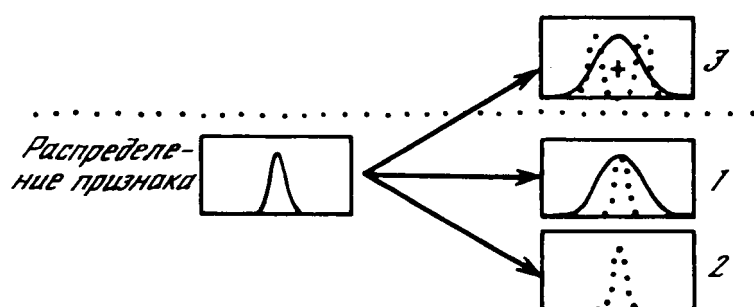


Рис. 6. Варианты поведения статистических систем при дестабилизации среды: 1 - деспециализация; 2 - вымирание "специалистов"; 3 - интеграция

*Деспециализация* ранее специализированных систем: рост внутреннего разнообразия статистических систем, расширение распределения элементов по признаку.

*Вымирание "специалистов"*. Если в среде существуют системы, различающиеся по степени специализации, то вероятность их исчезновения пропорциональна степени специализации, поскольку статистические системы с широким распределением элементов легче переносят дестабилизацию среды.

*Интеграция "специалистов"* в структурную систему высшего уровня (запоминание, закрепление дифференциации, которая произошла в стабильный период, образование соответствующей управляющей системы). Это позволяет новой системе выдавать адекватный ответ в более широком диапазоне условий среды и продолжать существовать в дестабилизирующей среде. "Специалисты" могут выжить в нестабильной среде, если объединятся в систему более высокого уровня. Можно сказать и по-другому: при дестабилизации среды больше шансов на выживание имеют те "специалисты", которые объединяются в структурные системы более высокого уровня.

В структурных системах при дестабилизации среды оптимальное число их элементов снижается, т.е. происходит упрощение систем. Этим процессам на структурных уровнях соответствуют 1-й и 2-й варианты развития статистических систем (деспециализация и вымирание "специалистов"). Вариант 3 (интеграция специализированных систем в новую структуру, т.е. движение в сторону усложнения иерархии высшего уровня) на первый взгляд противоречит снижению оптимального внутреннего разнообразия структурных систем

<sup>7</sup> Например, когда в нестабильный период значения фактора среды (температуры, освещенности, размера добычи и т.п.) колеблются во времени, а в стабильный период в среде постоянно реализован весь диапазон значений фактора (есть добыча всех размеров, есть микроместообитания с разной температурой, освещенностью и т.п.).

(упрощению) при дестабилизации среды. На самом деле этого противоречия нет. Все рассматриваемые в настоящей статье математические модели оперируют с формальной структурой систем (см. сноску 6), и, следовательно, вывод об упрощении структурных систем при дестабилизации среды касается именно их формальной структуры. В формальной иерархии, где при стабилизации среды происходит дифференциация элементов нижнего уровня, а при дестабилизации среды - их интеграция, число элементов на нижнем уровне в состояниях, адаптированных к нестабильной среде (состояния 1 и 3 на рис. 7), оказывается одинаковым и меньше, чем в состоянии, адаптированном к стабильной среде. Интеграция элементов в новые подсистемы, с одной стороны, ведет к росту числа уровней в неформальной иерархии, но с другой, - к упрощению формальной иерархии. Поскольку любая биосистема стабилизирует свою внутреннюю среду, интегрированные в новую подсистему элементы оказываются в более стабильных условиях, чем были при автономном существовании. Нижние этажи иерархии существуют в более стабильных условиях (можно сравнить, например, клетки в организме и свободноживущие одноклеточные организмы), что способствует дальнейшему усложнению иерархии.

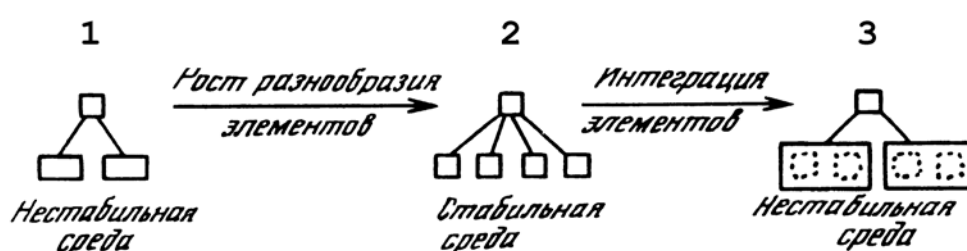


Рис. 7. Изменение сложности формальной структуры в стабильной и нестабильной средах: 1,2,3- состояния системы, пояснения см. в тексте

Упрощение формальной структуры систем при дестабилизации среды может происходить в результате: а) вымирания наиболее специализированных элементов, например, упрощение структуры экологических сообществ при вымирании специализированных видов; б) снятия конечных стадий индивидуального развития систем<sup>8</sup>, например, снятие климаксных стадий биоценозов, неотения у организмов [13, 14]; в) интеграции специализированных элементов в новые подсистемы. Интеграция биосистем в новую структуру (рост сложности неформальной иерархии и упрощение формальной) может рассматриваться как один из путей оптимизации внутреннего разнообразия биосистем в случайной среде.

Отметим, что структурное усложнение биосистем может происходить путем интеграции ранее автономных элементов в новую систему (комбинаторный путь) или усложнения внутренней структуры системы с выделением в ней новых подсистем (внутрисистемная дифференцировка) (рис. 8).

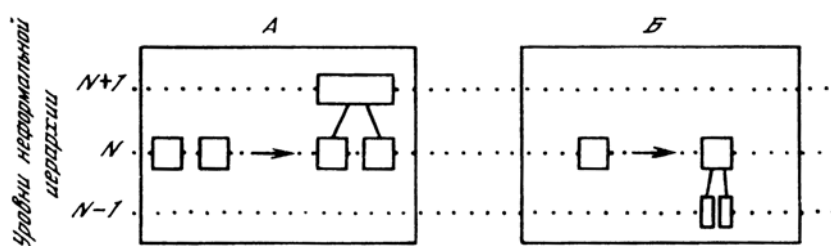


Рис. 8. Два пути структурного усложнения биосистем: А - интеграция ранее автономных элементов в новую систему; Б - внутрисистемная дифференциация

Примеры усложнения биосистем при интеграции ранее автономных элементов в новую систему: симбиогенез эукариот [9], симбиотические системы разной степени интегрированности (например, лишайники, микориза, микрофлора пищеварительного тракта животных, случаи тесного экологического симбиоза), комбинаторный путь видообразования у прокариот и образование всех микробных сообществ [9], самосборка биоценозов в ходе сукцессии [30]. Примеры усложнения биосистем путем внутрисистемной дифференцировки: дифференциация метамеров в онто- и филогенезе животных, образование колоний кишечнорастворимых [25] и

<sup>8</sup> Можно предположить, что при дестабилизации условий индивидуальное развитие структурных систем (как организмов, так и биоценозов) может не доходить до конца, так как оно будет тормозиться в момент, когда сложность системы приблизится к новому оптимальному уровню, более низкому, чем в стабильных условиях.



дифференциация их частей, семейный путь развития усocialности у насекомых [11]. Поскольку все процессы усложнения живых форм и образования новых структурных уровней происходят в рамках некоторой эволюционирующей системы высшего уровня (ее можно называть эобионтом, биосферой, планетарной экосистемой и т.п.), фундаментальным для эволюции можно считать путь внутрисистемной дифференцировки. Это соответствует системным теоретическим подходам к проблеме эволюции (системная парадигма в естествознании [10], системная теория эволюции [13, 14], эксцентрическая концепция макроэволюции [33], модель биоэкологической регуляции эволюции [8] и другие).

На наш взгляд, как один, так и другой путь структурного усложнения без противоречий могут быть включены в рассматриваемую схему оптимизации разнообразия (сложности) биосистем в случайной среде.

В рамках упомянутых выше моделей разнообразия переход статистических систем в структурную систему высшего уровня может трактоваться как переход разнообразия (информации) из распределения фенотипов в распределение, описывающее ширину зоны толерантности элементов: если раньше выживание системы обеспечивалось достаточным в данной среде разнообразием элементов, то теперь оно частично обеспечивается способностью каждого элемента существовать в более широком диапазоне условий. Этот процесс соответствует "наворачиванию информации" по Заварзину [9], ведущему к росту семантической информации при сохранении или даже убыли синтаксической<sup>9</sup>.

Как отмечалось выше, оптимальный уровень разнообразия (сложности) структурных систем на каждом иерархическом уровне определяется эффективностью процессов на уровне элементов и степенью стабильности внешней среды. В ходе эволюции сложность структурных систем данного иерархического уровня, достигнув своего оптимального уровня, дальше не увеличивается. Известны пределы размеров и сложности биосистем основных структурных уровней. Возможности дальнейшей прогрессивной эволюции открываются при интеграции этих систем в составе структурной системы высшего уровня, после чего основная эволюция уже происходит на нем, а достижения нижнего уровня "консервируются" (например: после прокариот почти нет биохимической эволюции, у эукариот появляются лишь немногие принципиально новые функции [9]; объем мозга человека не увеличивался последние несколько десятков тысяч лет, поскольку основная эволюция шла на уровне социокультурных систем).

Рассмотренная выше схема чередования периодов роста и сокращения структурного разнообразия биологической иерархии, обусловленного стремлением биосистем поддерживать в случайной среде свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне, на наш взгляд, получилась логически непротиворечивой. В периоды стабилизации среды наблюдается сокращение разнообразия на статистических уровнях (специализация и дифференциация) и рост разнообразия на структурных уровнях (усложнение), в периоды дестабилизации среды - рост разнообразия на статистических уровнях (деспециализация) и сокращение разнообразия на структурных уровнях (упрощение формальной структуры в результате вымирания "специалистов" или их интеграции в новые подсистемы). По-видимому, стремление биосистем к оптимизации своего внутреннего разнообразия может быть одной из причин колебаний параметров биоразнообразия на разных иерархических уровнях в случайной среде и усложнения биологической иерархии в ходе эволюции.

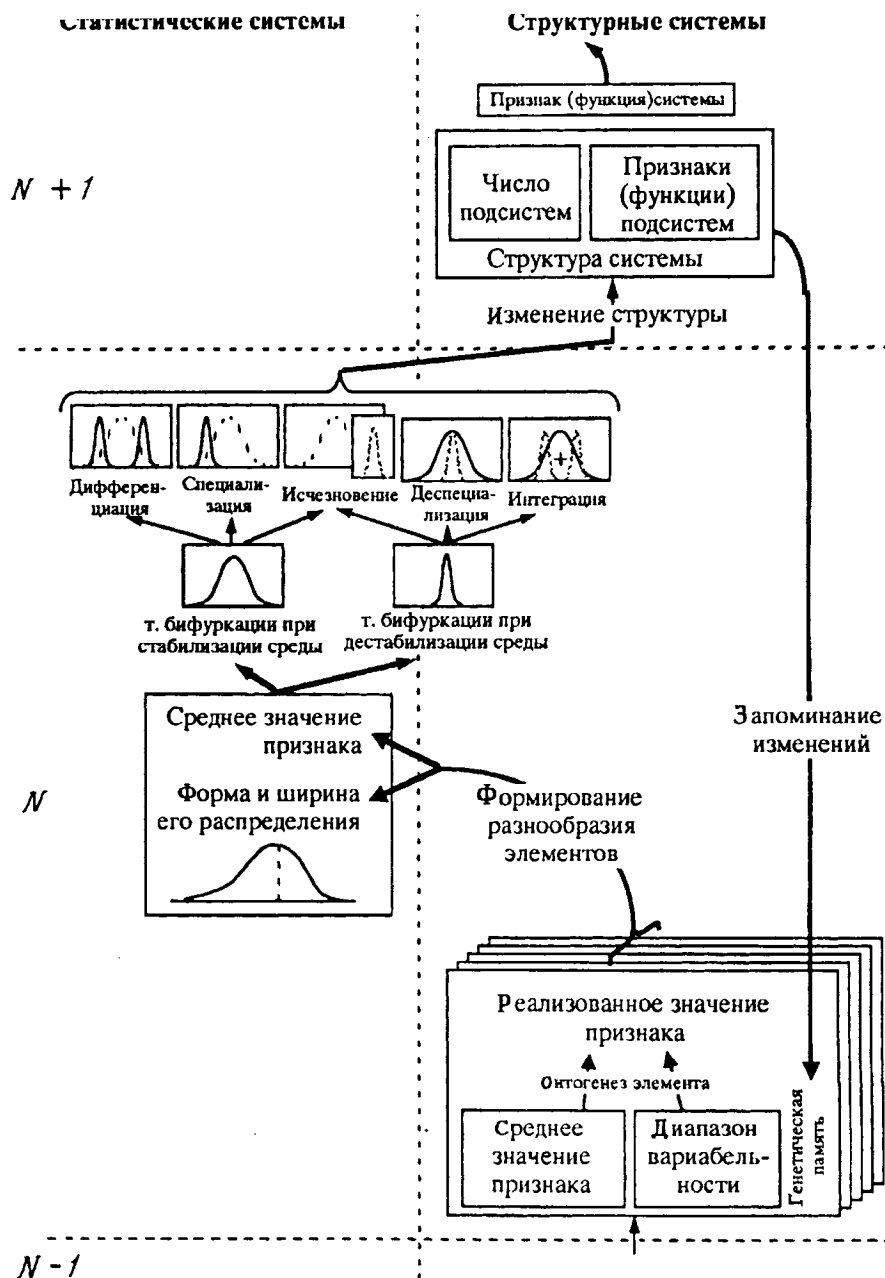
На чередование фаз увеличения и сокращения разнообразия в ходе развития биосистем разных иерархических уровней в онтогенезе и филогенезе, называя их по-разному, указывают многие авторы [7, 13-18, 29-31, 33, 35]. В качестве примера повторим кратко сценарий Красилова [13-15]: в стабильных условиях происходит когерентная эволюция - идет специализация видов, высокополиморфные видовые системы распадаются на мелкие виды, слабоспециализированные виды (пионеры, r-стратеги) вытесняются на периферию, рост разнообразия экологических сообществ ведет к наиболее эффективному использованию ресурсов; при дестабилизации среды происходит некогерентное развитие - разнообразие и уровень специализации, достигнутые в

<sup>9</sup> Примеры "наворачивания информации": в химических системах молекулы просты, но механизмы реакции сложны, со множеством промежуточных этапов; в биологических системах молекулы сложны, но схемы реакции просты [27]; беспозвоночные (в особенности низшие формы) представляют более дробные и специализированные звенья геохимических процессов, имеется огромное число их видов при ограниченных функциональных способностях каждого, у позвоночных происходит сокращение числа видов и числа особей в виде, нарастание функциональной нагрузки на каждую особь [32].

стабильный период, оказываются чрезмерными, структура сообществ упрощается, лишние виды, в первую очередь виды климаксных сообществ, вымирают (происходит "снятие" климаксной стадии), внутреннее разнообразие оставшихся видов растет (образуются высокополиморфные видовые системы), неспециализированные виды (пионеры, r-стратеги) играют основную роль. Интересным примером связи сложности систем со стабильностью среды в онтогенетическом масштабе времени может служить адаптивная дезинтеграция беспозвоночных [20]: у низкоинтегрированных многоклеточных животных - прикрепленных ко дну водных беспозвоночных - системная организация эффективна только в стабильной среде (в течение благоприятного сезона), при сильном изменении условий (при наступлении неблагоприятного сезона) системный ответ становится невыгодным и происходит их дезинтеграция, деструкция дифференцированных клеток, их дедифференциация.

### СХЕМА ВОЗНИКНОВЕНИЯ НОВООБРАЗОВАНИЙ И ИХ ЗАПОМИНАНИЯ

Рассмотрим схему возникновения новообразований в некоторой иерархической системе. На рис. 9 показана ее формальная структура из двух уровней. Для простоты обратимся к какому-либо одному признаку (функции) системы, хотя очевидно, что в реальных процессах участвуют не отдельные признаки, а целостные системы, обладающие комплексами признаков.



В памяти элементов системы хранится информация об их функции (значении признака) и возможном диапазоне варибельности признака. В ходе развития множества элементов в случайной среде реализуется набор значений их признаков, который формирует разнообразие (среднее значение признака, форма и ширина его распределения) в статистической подсистеме верхнего уровня. Разнообразие в статистических системах не зафиксировано в их памяти, а является результатом реализации в случайной среде информации, хранящейся в структурных системах.

Статистические и структурные подсистемы стремятся оптимизировать свое внутреннее разнообразие в соответствии с характеристиками элементов и степенью стабильности среды. При стабилизации среды возможны сценарии специализации (с сохранением или изменением среднего значения признака), дифференциации и вымирания статистических систем. При дестабилизации - деспециализации, интеграции "специалистов" в новую структуру (образования новой управляющей системы) и вымирания "специалистов".

Избранные статистической и структурной подсистемами в точках бифуркации траектории развития (варианты состояния системы) должны быть зафиксированы в структурных системах (должно произойти запоминание новизны, синтез информации)<sup>10</sup>. Это запоминание осуществляется в ряду поколений элементов формальной иерархии. Отвергнутая ранее концепция возможности закрепления в наследственной памяти отклонений индивидуального развития биосистем сейчас реабилитируется на новом уровне понимания в виде представлений о закреплении модификаций [36], о различных механизмах изменения генома организмов в ходе их онтогенеза и передаче этих изменений по наследству, о нейробиотаксисе [12] и в целом о биологической эволюции как эволюции онтогенезов [30].

Наличие в памяти системы информации о сделанном ранее выборе определяет системные вероятности<sup>11</sup> при прохождении следующих точек бифуркации. Накопление такой информации ведет к канализации развития системы: выбор траектории развития системы все больше зависит не только от флуктуации внешней среды, но и от истории самой системы.

Представленная схема, на наш взгляд, в общем виде приложима к процессам как филогенеза, так и онтогенеза, особенно если рассматривать индивидуальное развитие биосистем как повторение в "свернутом" виде их прежней эволюции.

## СВОЙСТВА УСЛОЖНЯЮЩЕЙСЯ ИЕРАРХИИ

В заключение перечислим основные свойства усложняющейся биологической иерархии:

- иерархическая система, в которой чередуются статистические и структурные уровни, существует в случайной среде;
- на статистических уровнях создаются флуктуации параметров системы, происходит случайный выбор решений в точках бифуркации, структурные уровни запоминают этот случайный выбор;
- разнообразие (сложность) систем является их оптимизируемым параметром, существуют оптимальные уровни разнообразия в статистических и структурных подсистемах, зависящие от характеристик их элементов и от степени нестабильности среды;
- оптимальные значения разнообразия в статистических и структурных подсистемах колеблются в противофазе (в статистических системах оптимальное разнообразие элементов уменьшается, а в структурных системах - увеличивается при стабилизации среды);
- в периоды стабилизации среды статистические подсистемы, стремясь поддерживать свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне, сужают распределение своих элементов по избранному признаку (возможные траектории развития: специализация, дифференциация,

---

<sup>10</sup> Тут уместна аналогия с динамической и консервативной памятью диссипативных структур (ДС) [12]. Динамическая память, т.е. собственно структура этой ДС громоздка и неэффективна, но порождена самой ДС (в нашей модели это распределения частот элементов в статистических подсистемах), консервативная память долговечна и эффективна, но не участвует в самих процессах, поддерживающих данную ДС (структурные системы в модели).

<sup>11</sup> Сложные или решающие системы, каковыми являются все биосистемы, осуществляют выбор решения с учетом как внешних (физических), так и внутренних (системных) вероятностей, у них вероятность выбора в точке бифуркации зависит не только от флуктуации внешних параметров, но и от памяти (истории) системы [34].

- вымирание), в структурных системах оптимальный уровень разнообразия растет, они усложняются (что соответствует сценарию дифференциации статистических подсистем);
- в периоды дестабилизации оптимальный уровень разнообразия в статистических стемах возрастает (возможные траектории развития: деспециализация, вымирание специалистов, интеграция специалистов в новую структурную систему), в структурных системах оптимальный уровень разнообразия снижается, происходит упрощение их формальной структуры;
  - образование новых структурных уровней в результате интеграции ранее автономных элементов или внутрисистемной дифференцировки - один из путей оптимизации разнообразия (сложности) биосистем в случайной среде.

Данная работа выполнена при поддержке Государственной программы "Биоразнообразие".

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абакумов В.А.* // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. М.: Наука, 1988. С 23.
2. *Алещенко Г.М., Букварева Е.Н.* // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 4. С. 499.
3. *Алещенко Г.М., Букварева Е.Н.* // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111. № 6. С. 803.
4. *Алещенко Г.М., Букварева Е.Н.* // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55. № 1. С. 70.
5. *Арзамасцев А.А.* // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 4. С. 405.
6. *Белоусов Л.В.* // Журн. общ. биологии. 19\*90. Т. 51. № 1. С. 107.
7. *Вахрушев А.А., Раутиан А.С.* // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 532.
8. *Жерихин В.В.* // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3.
9. *Заварзин Г.А.* // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 3. С. 394.
10. *Заварзин Г.А.* // Вести. РАН. 1995. Т. 65. № 1. с. 8.
11. *Захаров А.А.* // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 609.
12. *Зворыкин В.П.* Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. № 3. С. 261.
13. *Красилов В.А.* Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ, 1986. 140 с.
14. *Красилов В.А.* // Вести. ДВО АН СССР. 1990. № 1. С. 87.
15. *Красилов В.А.* Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: ВНИИПрирода. 1992. 173с.
16. *Лапкин В.В., Извеков Е.И.* // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115. № 4. С. 483.
17. *Левченко В.Ф.* // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 158.
18. *Левченко В.Ф.* // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 1. С. 58.
19. *Ляпунов А.А.* Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. 335с.
20. *Макрушин А.В.* // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 1. С. 87.
21. *Малиновский А.А.* Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 271.
34. *Флейшман Б.С.* Основы системологии. М.: Радио и связь. 1982. 368 с.