

Г. М. АЛЕЩЕНКО, Е. Н. БУКВАРЕВА

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

Рассмотрены общие подходы к моделированию биологического разнообразия на разных уровнях биологической иерархии. Выделены два типа биосистем, условно называемые статистическими и структурными, в которых разнообразие элементов формируется различными путями и играет разную роль. На математических моделях биосистем двух указанных типов показано наличие оптимального уровня разнообразия при существовании систем в случайной среде.

Изучение биологического разнообразия и поиск путей его сохранения считаются сегодня важными направлениями биологических исследований. Разрушение биологического разнообразия идет катастрофическими темпами [10, 12]. Вместе с тем исследования природных популяций и экосистем, а также результаты их моделирования показывают, что биоразнообразие — один из основных показателей их стабильности и эффективности. Широкий спектр понятий, включаемых сегодня в определение биологического разнообразия, затрудняет его формализацию. Несмотря на это, разработка математических моделей биологического разнообразия и их анализ в вычислительном эксперименте могут служить эффективным методом исследования его роли в эволюции и функционировании биосистем.

В контексте широкого круга проблем, связанных с охраной живой природы, биологическое разнообразие традиционно рассматривается с двух точек зрения: на популяционно-видовом уровне — как генетическое разнообразие, и на биоце-нотическом и биосферном уровнях — как видовое разнообразие и разнообразие типов сообществ и экосистем. Очевидно, что биоразнообразие на этих двух уровнях иерархии биологических систем — это лишь две стороны одного явления. Попытка дать единое определение биоразнообразию приводит к тривиальному результату: разнообразие любой биологической системы можно определить через число функционально различных типов ее элементов и частоту (или число) элементов различных типов. Функциональная характеристика понимается как область, которую занимает элемент в многомерном пространстве факторов среды и собственных признаков. Этому определению соответствуют как видовое разнообразие в биоценозе, так и внутривидовое разнообразие. Однако такое общее определение еще не дает ключей к пониманию роли разнообразия в функционировании биосистем разных типов. Существование разных подходов к изучению биоразнообразия на популяционно-видовом и экосистемном уровнях, очевидно, определяется принципиальными различиями структуры и механизмов функционирования этих биосистем.

Обратившись к иерархии биосистем, можно прийти к следующим выводам.

1. Среди объектов на разных уровнях биологической иерархии можно выделить два крайних типа систем, которые мы условно называем статистическими и структурными в соответствии с обозначением Ляпунова [5] двух способов образования управляющей системы высшего уровня. Статистические системы состоят из функционально однотипных элементов, обладающих небольшими различиями (например, ткань из однотипных клеток, элементарная неструктурированная популяция или группа особей, выполняющих одинаковую функцию в структурированной популяции). Структурные системы состоят из функционально различных элементов и обладают в силу этого четкой функциональной структурой (например, клетка, многоклеточный организм, структурированная популяция, биоценоз). Несмотря на то что реальные биосистемы представляют собой переходы между двумя крайними типами, выделение описанных типов представляется необходимым для разработки математических моделей биологического разнообразия.

2. Иерархия биосистем построена таким образом, что статистические системы состоят из множества однотипных структурных систем предыдущего иерархического уровня, а сами являются подсистемами структурных систем следующего уровня (рис. 1). Переход от одного структурного уровня иерархии к следующему осуществляется через дифференциацию первоначально однотипных систем предыдущего уровня, их специализацию и интеграцию в составе

структурных систем следующего уровня иерархии.

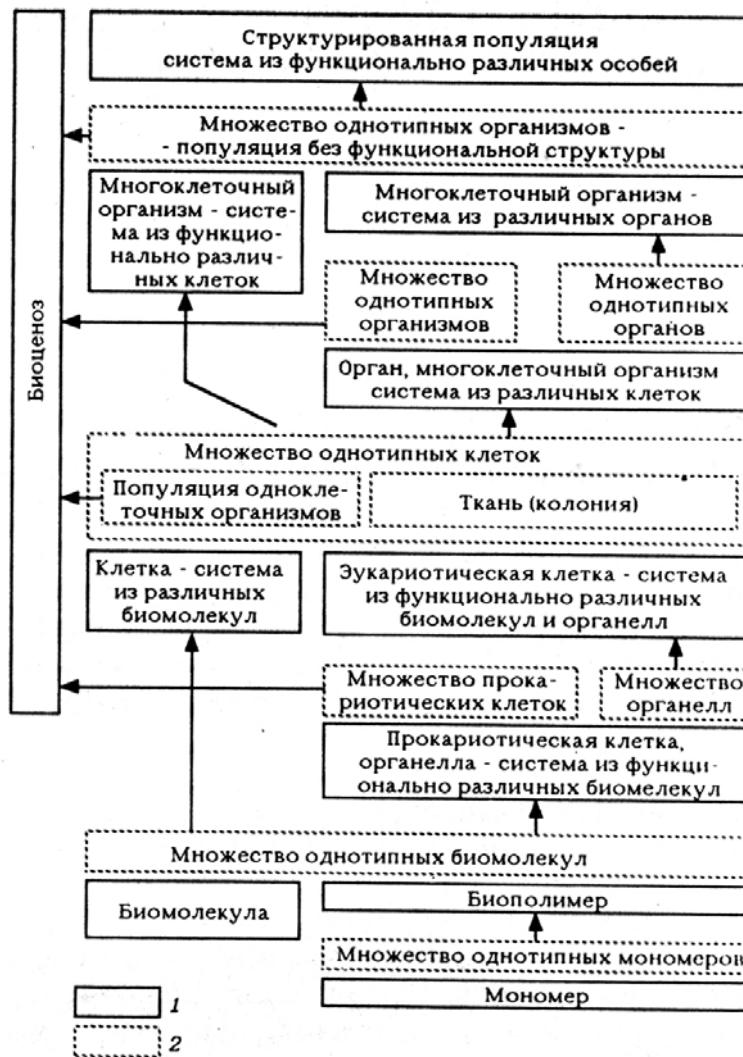


Рис. 1. Системы двух типов в биологической иерархии. 1 — структурные системы; 2 — статистические системы. Стрелками показаны направления функциональной дифференциации и интеграции в составе структурных систем следующего уровня

3. Механизмы адаптации систем разных типов к изменениям среды различны. Ответом статистической системы на изменения среды служит отбор наиболее эффективных в данной среде элементов (структурных систем предыдущего уровня), т. е. изменение частот типов ее элементов. Ответом структурной системы служат изменение функциональных характеристик составляющих ее элементов (статистических подсистем), их дифференциация (разделение) или постепенная редукция. Изменение функциональной характеристики статистической подсистемы происходит в результате изменения частот типов ее элементов, т. е. отбора тех или иных элементов. Таким образом, изменения в структурных системах осуществляются благодаря процессам отбора в их статистических подсистемах. Отбор одного типа элементов соответствует сохранению или изменению функции статистической подсистемы (развитию структурной системы следующего уровня без усложнения). Отбор двух или более типов элементов соответствует разделению функции статистической подсистемы, ее дифференциации на две или более подсистем (развитию структурной системы следующего иерархического уровня с усложнением).

4. Итак, разнообразием внутри структурной системы можно считать число функционально различных элементов. Это, например, число типов молекул в клетке (в частности, сложность ее ферментативной системы), число функционально различных органов в организме (сложность его морфологического строения), число видов в биоценозе. Что такое разнообразие внутри статистической системы, если мы определяем ее как систему из функционально однотипных

элементов? Элементы, составляющие статистическую систему, функционально однотипны, но не абсолютно идентичны, их различия имеют характер флуктуации. Параметрами статистических систем являются средние значения параметров их элементов, показатель разнообразия таких систем — распределение частот типов их элементов.

5. Роль разнообразия различна в функционировании и эволюции биосистем разных типов (рис. 2). В системах статистического типа разнообразие их элементов служит материалом для отбора и определяет скорость и эффективность отбора. В системах структурного типа разнообразие соответствует таким характеристикам, как степень сложности (число функционально различных элементов) и уровень организации (характер и эффективность их взаимодействия). Сложность и организованность системы определяют ее способность к поддержанию гомеостаза и стабильность, что в свою очередь позволяет идти дальше процессу дифференциации и специализации составляющих систему элементов. Однако этот самоусиливающийся на первых порах процесс усложнения системы находится под контролем параметра эффективности системы и не идет бесконечно.

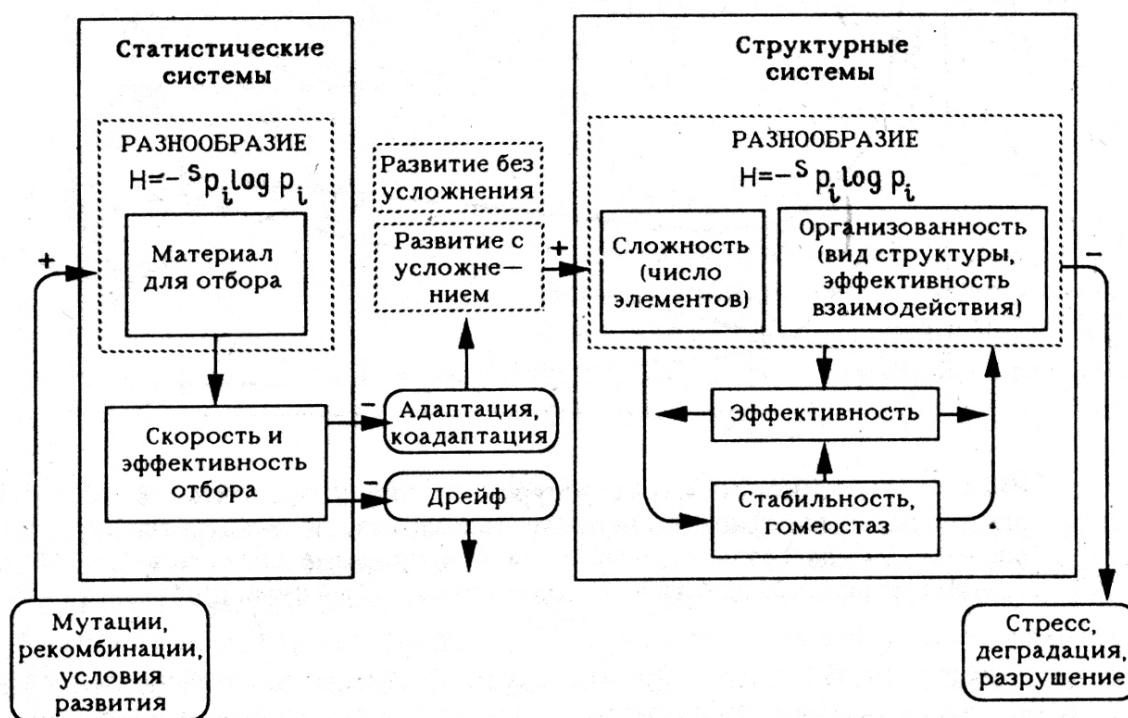


Рис. 2. Роль разнообразия в биосистемах разных типов

6. Разная роль разнообразия в функционировании и эволюции биосистем разных типов, видимо, должна определять и разные подходы к оценке разнообразия и к разработке стратегии его сохранения в биологических системах разных типов. В области проблем сохранения природной среды это в первую очередь относится к таким биосистемам, как популяции и биоценозы.

Нами была предпринята попытка выявить на качественном уровне и в наиболее общем виде роль разнообразия в функционировании биосистем двух описанных выше типов в среде со случайными колебаниями параметров.

Для общего анализа процесса формирования и роли разнообразия в системах структурного типа были исследованы две модели:

- 1) система из функционально различных элементов одного иерархического уровня;
- 2) система из нескольких иерархических уровней, каждый из которых описывается как один элемент. Основными параметрами моделей являются разнообразие системы (число функционально различных элементов в первой модели и число иерархических уровней — во второй) и затраты ресурса (энергии или времени), необходимые для ответа системы на изменения внешней среды.

Рассмотрим первую из указанных моделей. Система состоит из функционально различных элементов. Ресурс, который система тратит при существовании в среде, складывается из двух частей: ресурс, затрачиваемый элементами системы на свое поддержание и нормальное функционирование в постоянных условиях среды (R_0), и ресурс, затрачиваемый на адаптацию к изменениям внешних

условий (Ra). Таким образом, $R=R_0+Ra$.

Модель учитывает два противоположных процесса.

С ростом числа элементов происходит рост суммарных затрат на их самоподдержание (R_0). В модели принимается линейная зависимость, которая соответствует простому сложению ресурсов, потребляемых отдельными элементами: $R_0 = r_0N$, где r_0 — затраты одного элемента (рис. 3). На наш взгляд, рост затрат ресурса на самоподдержание системы при увеличении числа ее элементов очевиден и не требует специального объяснения.

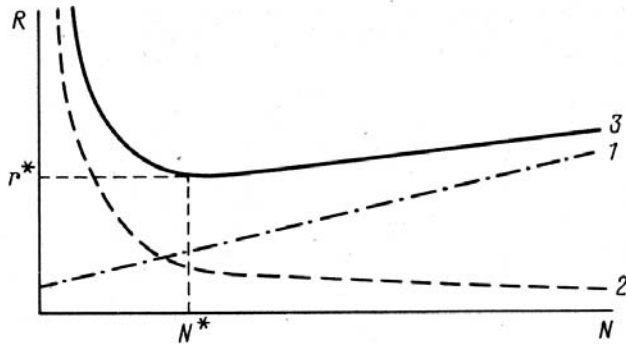


Рис. 3. Зависимость затрат ресурса от числа элементов в структурной системе. N — число элементов, R — затраты ресурса. 1 — затраты ресурса на самоподдержание элементов, 2 — затраты на адаптацию элементов, 3 — суммарные затраты

Рост числа элементов системы с их одновременной специализацией ведет к повышению эффективности ответа системы, т. е. к уменьшению затрат ресурса на адаптацию к изменению условий среды. Эта зависимость требует дополнительного обсуждения.

Представим себе биосистему из N элементов, существующую в среде, которая представляет собой I -мерное пространство факторов. Каждый элемент биосистемы (если речь идет об организме — это орган или функциональная группа клеток, если о биоценозе — популяция организмов какого-то вида) обеспечивает адаптацию системы к флуктуациям параметров среды в определенной области I -мерного пространства. Допустим, в этой области пространства каждый из факторов среды колеблется с амплитудой Ω . Обобщенный размах колебаний a в данной области можно определить как модуль вектора $\Omega = (\Omega_1, \Omega_2, \dots, \Omega_i, \dots, \Omega_I)$, т. е.

$$\sigma = \sqrt{\sum \Omega_i^2}.$$

Дифференциация элементов может происходить двумя путями: через разделение диапазонов изменений одного фактора на несколько зон, в каждой из которых действует отдельный элемент, и через разделение факторов среды, т. е. измерений I -мерного пространства, на изменения которых отвечает элемент (легко показать, что этот процесс является частным случаем первого). В обоих случаях происходит уменьшение амплитуды колебаний факторов a , на которые должен отвечать элемент: $\Omega > \Omega'$; $\Omega > \Omega''$ (рис. 4).

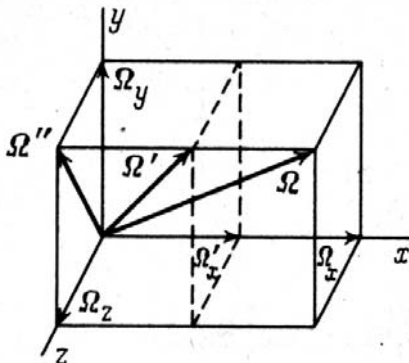


Рис. 4 Уменьшение амплитуды колебаний параметра среды, воспринимаемых элементами системы при их функциональной дифференциации.

Для организма в качестве примера первого процесса можно привести дифференциацию клеток базальной мембраны в ухе позвоночных на зоны, каждая из которых воспринимает звуковые колебания в своем диапазоне волн. Примером второго процесса может служить дифференциация жаберных дуг у предков позвоночных животных. В этом случае первичный орган совмещал функции питания и дыхания и, следовательно, отвечал за адаптацию по крайней мере к двум факторам среды: условиям питания и условиям дыхания. Функциональное разделение на челюсти и жаберные дуги соответствует разделению сфер деятельности новых органов по разным измерениям I -мерного пространства факторов среды.

Если в качестве биосистемы рассматривать биоценоз, то дифференциация элементов будет соответствовать разделению ниш в пространстве экологических факторов.

Качественное обоснование уменьшения затрат ресурса на адаптацию к изменениям среды при росте числа функционально различных элементов (см. рис. 3) может быть проведено на основании изложенных выше рассуждений и следующих предположений.

1. Обобщенное воздействие среды распределяется некоторым образом: например, равномерно между элементами системы, т. е. j -й элемент воспринимает колебания величиной $\sigma_j = \sigma/N$.
2. Расходы каждого элемента на адаптацию растут нелинейно с ростом суммарной амплитуды колебаний факторов, на которые должен отвечать элемент: $R_a = \beta \sigma_j^q$, где $q > 1$. Параметры β и q характеризуют скорость роста затрат на адаптацию элемента при росте колебаний факторов среды, т. е. эффективность процессов адаптации на уровне элементов системы.

Таким образом, величина суммарных затрат R (см. рис. 3) имеет минимум Γ^* при некотором числе элементов системы N^* , которое можно считать оптимальным уровнем разнообразия.

В качестве системы с иерархической структурой рассмотрим систему из L элементов, каждый из которых является самостоятельным иерархическим уровнем. Воздействие среды в полном объеме воспринимает только низший уровень. Каждый уровень уменьшает колебания параметров в K раз. Если $K > 1$, то колебания уменьшаются при продвижении к более высоким уровням, если $K < 1$ — колебания усиливаются. На нижний уровень поступает воздействие внешней среды σ , с верхнего уровня должно выйти воздействие σ^* . Для преобразования воздействия каждый элемент системы тратит ресурс. Величина затрат зависит от величины коэффициента K , т.е. $R_1 \sim K^q$. Исходя из этих допущений, можно показать, что для системы в среде с определенной степенью нестабильности существует оптимальное число иерархических уровней, обеспечивающее минимальные затраты ресурса на ее адаптацию к колебаниям внешних факторов.

Мы рассмотрели модели структурных систем двух крайних типов: в одном случае все элементы составляют один уровень, в другом — каждый из элементов системы представляет собой самостоятельный иерархический уровень. Изучение свойств данных моделей показывает, что в обоих случаях существует оптимальное число элементов системы, т. е. оптимальный уровень ее разнообразия, при котором затраты ресурса минимальны. Поскольку реальные биосистемы находятся между этими двумя крайними типами, мы имеем основания для распространения на них этого вывода.

Моделью статистической системы может служить модель фенотипического разнообразия в популяции, существующей в среде со случайными колебаниями параметров [1,2].

Корректная постановка вопроса о роли разнообразия в биологических системах популяционного уровня должна учитывать механизм соотношения генотипа и фенотипа. Механизмы функциональной связи генетического и фенотипического разнообразия являются самостоятельной обширной областью исследований и моделирования. В настоящей модели функциональные связи между генофондом популяции и ее фенотипическим разнообразием в скрытом виде заключены в параметрах модельной популяции (σ^A , σ^B , r_{\max} , d), так как они в той или иной степени определяются генетически. Впоследствии данная модель может быть соединена с моделями, описывающими связь фенотипического и генетического разнообразия в популяциях при различных условиях среды и, таким образом, будет сделан корректный переход к показателям генетического разнообразия популяций.

Среда в модели характеризуется одним параметром, который можно интерпретировать как какой-либо наиболее важный параметр среды или как обобщенный параметр, отражающий колебания различных факторов среды. В каждый момент времени параметр среды принимает новое значение в соответствии с заданным законом распределения плотности вероятностей реализации его значений. Дисперсия σ^R этого распределения характеризует степень стабильности среды.

Популяция состоит из особей различных фенотипов. Основной фенотипический признак — способность особей размножаться при определенном значении параметра среды. Значительное число фенотипических классов, использованное в модели, соответствует моделированию полигенных признаков, изменчивость которых обычно имеет вид нормального распределения.

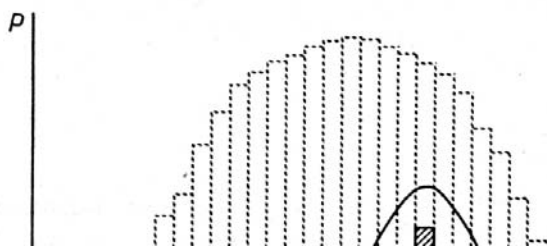


Рис. 5. Распределение частот фенотипов в модельной популяции. P — частоты фенотипов, f — значение фактора среды, 1 — существующие фенотипы, 2 — рождающиеся

В каждый момент времени реализующемуся значению параметра среды соответствует свой фенотип f^* , для особей которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения. В этот момент времени размножается группа фенотипов вокруг него (рис. 5). Распределение размножающихся фенотипов можно трактовать двояко: по мере удаления от фенотипа f^* либо снижается плодовитость размножающихся особей, либо снижается доля особей, участвующих в размножении. Значение дисперсии распределения размножающихся фенотипов σ^A можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности отдельных особей в популяции, аналогичный внутрифенотипическому компоненту, предложенному Рафгарденом [11].

Особь каждого размножающегося в фиксированный момент времени фенотипа воспроизводит потомков с различными фенотипами (см. рис. 5). Значение дисперсии распределения по фенотипам рождающихся особей σ^B служит показателем уровня разнообразия, воспроизводимого популяцией на каждом шаге своего развития.

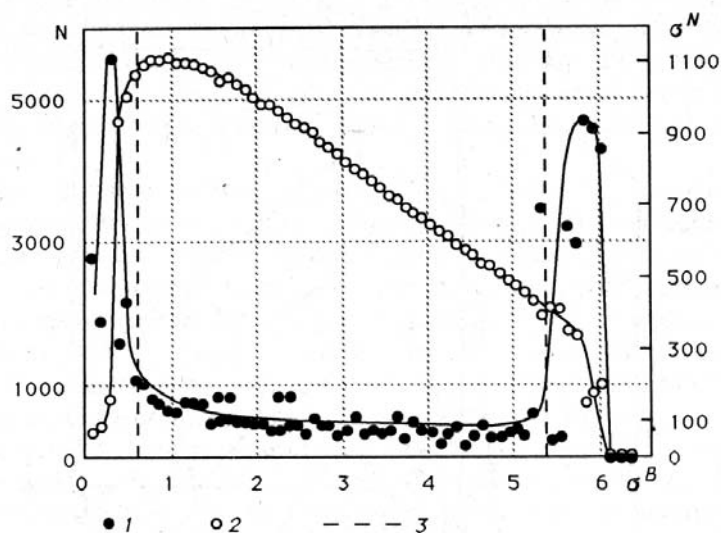


Рис. 6. Влияние уровня фенотипического разнообразия потомства на параметры популяции при стационарных значениях численности ($\sigma^A=0,1$; $\sigma^R=2,5$; $N_{\max}=10\ 000$; $r_{\max}=5$; $d=0,25$).

1 — дисперсия численности;
 2 — средняя численность популяции
 3 — границы зоны устойчивости;
 N — средняя численность популяции;
 σ^N — дисперсия колебаний численности популяции;
 σ^B — дисперсия распределения потомков по фенотипам

Смертность задается экспоненциальной зависимостью с постоянным коэффициентом смертности d , механизм регулирования рождаемости моделируется логистическим законом с коэффициентом размножения $r(t)$, монотонно уменьшающимся с ростом численности популяции.

В качестве критерия стабильности популяции использована дисперсия численности популяции (показатель величины колебаний ее численности) при существовании на больших временных интервалах. В качестве критерия эффективности популяции использован максимум стационарного значения статистической оценки общей численности популяции [8].

Исследование модели в ходе вычислительного эксперимента позволяет сделать следующие выводы.

1. Существуют области значений параметров популяции, при которых популяция устойчива в средах с разной степенью нестабильности условий. При росте нестабильности среды область устойчивого существования популяции сокращается за счет состояний с низкими значениями максимального коэффициента размножения и дисперсии размножающихся фенотипов и большими коэффициентами смертности.

2. Уровень фенотипического разнообразия, поддерживаемый популяцией на каждом шаге своего развития (моделируется значением σ^B), оказывает существенное влияние на устойчивость популяции в данной среде. Существует область значений σ^B , при которых популяция устойчива в данной среде (рис. 6). При выходе значений σ^B из этой области как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения популяция становится неустойчивой. Зона малых значений дисперсии численности популяции соответствует зоне устойчивого существования популяции.

Причины утраты популяцией устойчивости при снижении значений σ^B очевидны: при малых значениях дисперсии рождающихся фенотипов уменьшается вероятность реализации условий среды, благоприятных хотя бы для одного фенотипа. Утрата устойчивости при росте величины σ^B объясняется тем, что при чрезмерно больших значениях дисперсии распределения рождающихся фенотипов в каждый фенотипический класс попадает слишком мало особей, из-за чего вероятность вымирания популяции увеличивается.

Существование границы устойчивости популяции при снижении разнообразия внутри популяции согласуется с общепринятыми сегодня представлениями в области природоохранных аспектов популяционной генетики [4, 6, 7, 9]. Вывод о наличии такой границы при увеличении разнообразия менее очевиден.

Изменение уровня стабильности среды (σ^R), а также параметров самой популяции приводит к трансформации зоны устойчивости популяции. На рис. 7 показаны границы зон устойчивости в пространстве (σ^B , σ^R) в зависимости от максимального коэффициента размножения r_{\max} . Увеличение значения σ^R , соответствующее снижению стабильности среды, уменьшает размер зоны устойчивости. Увеличение r_{\max} расширяет зону устойчивости.

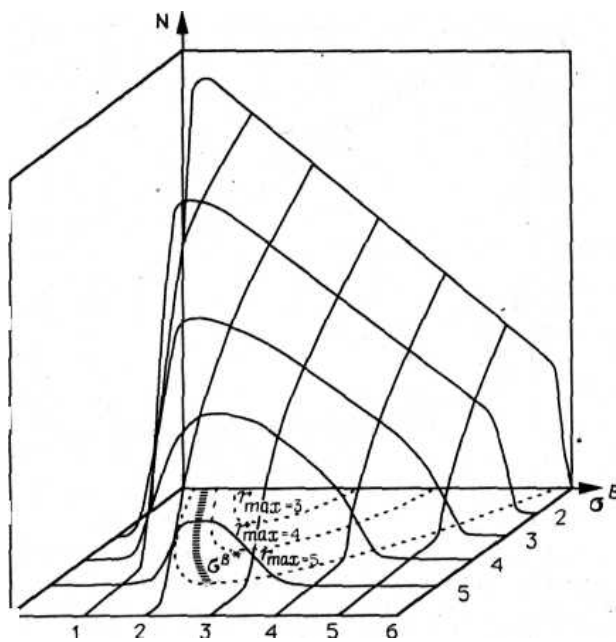


Рис. 7. Зависимость средней численности популяции от фенотипического разнообразия потомства при существовании популяции в средах с разной степенью нестабильности.

N — средняя численность популяции,
 σ^B — дисперсия распределения потомков по фенотипам,
 σ^R — дисперсия колебаний фактора среды.

Пунктиром показаны зоны устойчивости популяции при разных значениях r_{\max} . Остальные пояснения в тексте

Зависимость средней численности популяции от значения дисперсии распределения рождающихся фенотипов σ^B имеет максимум (см. рис. 6), т. е. существует оптимальное по критерию максимальной численности популяции значение разнообразия возникающих в ней фенотипов σ^{B*} . При одних и тех же условиях популяция может выбрать такое значение σ^B , при котором она достигает максимальной численности. Как снижение, так и увеличение σ^B ведут к уменьшению средней численности популяции.

Вывод о наличии оптимального уровня фенотипического разнообразия, поддерживаемого популяцией, качественно совпадает с результатами, полученными Рафгарденом [11] при исследовании модели фенотипического разнообразия в популяции на основе теории конкуренции и экологических ниш.

Оптимальные значения σ^B находятся вблизи от минимальных значений этого параметра, обеспечивающих устойчивость популяции. Если предположить, что природные популяции имеют уровень фенотипического разнообразия, близкий к оптимальному, то данный вывод подчеркивает особую опасность снижения внутрипопуляционного разнообразия. Даже незначительное снижение фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией, может привести к утрате ее стабильности в данной среде.

5. Увеличение уровня нестабильности среды (σ^R) ведет к уменьшению величины максимальной численности, которую может поддерживать популяция, и к росту оптимального значения уровня фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией (σ^{B*}). Для достижения максимальной численности в менее стабильной среде популяция вынуждена производить более разнообразное потомство. Одновременно снижается сама максимальная численность, которую

популяция может поддерживать в данной среде. На рис. 7 показаны также обобщенный вид зависимости $N(\sigma^B, \sigma^R)$ и след движения оптимального значения σ^{B*} при изменении величины σ^R .

6. Увеличение коэффициента смертности, снижение максимального коэффициента размножения и дисперсии распределения размножающихся в каждый момент времени фенотипов приводят к изменениям характера зависимости численности популяции и ее устойчивости от уровня фенотипического разнообразия потомков, аналогичным изменениям при росте нестабильности среды. Таким образом, увеличение нестабильности среды может быть компенсировано либо снижением коэффициента смертности, либо ростом максимального коэффициента размножения (или изменением функции саморегуляции численности популяции), либо ростом дисперсии распределения размножающихся фенотипов, который интерпретируется как ширина зоны толерантности особей к колебаниям факторов среды.

Учитывая сложный характер функциональной связи фенотипического и генетического разнообразия в популяции, все же можно считать, что полученный вывод о наличии оптимального уровня фенотипического разнообразия, поддерживаемого популяцией, соответствует теоретическим представлениям об оптимальном генетическом разнообразии [3]. Полученная нами картина роста оптимальных значений воспроизводимого популяцией фенотипического разнообразия при увеличении нестабильности среды качественно подтверждает положение концепции стабилизирующего отбора о расширении нормы реакции в флуктуирующих условиях среды.

Таким образом, предварительный анализ модели структурной и статистической систем (примеры — биоценоз и неподразделенная элементарная популяция), существующих в среде со случайными колебаниями параметров, позволяет сделать вывод о наличии и для тех, и для других систем оптимального уровня разнообразия. Снижение или повышение уровня разнообразия приводит в структурной системе к росту затрат ресурсов, необходимых для существования в среде, и тем самым, вероятно, к снижению устойчивости системы, а в статистической системе — к снижению ее устойчивости и эффективности (по критерию максимальной численности популяции). Введение в модель статистической системы затрат ресурса на существование и размножение особей даст в будущем возможность соединить модели статистической и структурной систем в единый комплекс, отражающий иерархию биологических систем.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алещенко Г.М., Бельчанский Г.И., Букварева Е.Н.//Докл. АН СССР. 1991. Т.316. №3. С.759.
Алещенко Г.М., Букварева Е. Н.//Жури. общ. биологии. 1991.. Т. 52. № 4. С. 51.
Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
Ланде Р., Бэрроуклаф Д.Ж.//Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир,1989. С. 117.
Ляпунов А. А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. 335 с.
Сулей М. Э.//Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 177.
Франклин Ян Р.//Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 160.
Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 256 с.
Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and evolution. L.; N.Y.: Cambridge Univ. press, 1981.327 p.
Lugo A. E.//Biodiversity. Washington: Acad. press, 1988. P. 58.
Roughgarden J.//Amer. Naturalist. 1972. V.106. № 952. P. 683.
Wilson E. O.//Biodiversity. Washington: Acad. press, 1988. P. 3.