

МНОГОАЛЬТЕРНАТИВНОСТЬ: ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Подвальный С. Л.¹, Васильев Е. М.²

(Воронежский государственный
технический университет, Воронеж)

Излагаются результаты математического моделирования и количественного анализа биологического свойства разнообразия. Целью работы является методологическое обобщение указанного свойства живой природы в виде кибернетической концепции многоальтернативности как эволюционной стратегии функционирования сложных систем. Исследование добиологического этапа возникновения жизни проведено на моделях квазивидов и сайзеров; анализ процесса молекулярно-генетической эволюции на уровне популяций – на модели марковского случайного процесса; моделирование эволюционных процессов в сложной иерархической экосистеме с замкнутым трофическим циклом – на основе дифференциальных уравнений массового баланса. В итогах работы сформулирован ряд содержательных принципов, составляющих концепцию многоальтернативности: принципы многоуровневости, разделения функций и дискретности. Конструктивный характер этих принципов открывает возможность практической реализации стратегии многоальтернативности при построении сложных систем управления различного назначения.

Ключевые слова: механизмы эволюции, эволюционная кибернетика, концепция многоальтернативности.

1. Введение

В предлагаемой статье обсуждается на первый взгляд очевидное свойство живой природы – её разнообразие. Генетические причины разнообразия живого мира, подчиняющиеся законам расщепления Г. Менделя [33], вкуче со специализацией образа жизни у его представителей [18], в настоящее время не вызывают сомнений. Ключевая роль биоразнообразия для устойчивости экосистем в изменяющихся условиях существования отмечается в работах [3, 11, 30, 31, 37, 66, 67, 70]. Однако ниже с помощью соответствующих математических моделей мы

¹ Семён Леонидович Подвальный, д.т.н., профессор (spodvalny@yandex.ru).

² Евгений Михайлович Васильев, к.т.наук, с.н.с. (vgtu-aits@yandex.ru).

сделаем попытку показать, что это свойство не является обычным следствием указанных выше причин, но несёт в себе более глубокий смысл и предназначение для возникновения и развития жизни, являясь эволюционной стратегией многоальтернативности биологических систем на всех уровнях их существования – от молекулярного до экосообществ.

Целью работы является методологическое обобщение указанного свойства живой природы в виде кибернетической концепции многоальтернативности как эволюционной стратегии функционирования сложных систем.

Формирование концепции многоальтернативности в современных условиях важно не только для построения политики природопользования, но необходимо для понимания и использования её кибернетических принципов в прикладных областях человеческой деятельности – социально-экономических и информационно-технических системах широкого назначения [38].

Проведение прямой биологической аналогии и применение принципов многоальтернативности при построении сложных систем управления открывает возможность искусственного воспроизведения в этих системах высоких адаптационных свойств, присущих биологическим системам, и преодоления основной проблемы управления большими системами – проблемы их высокой размерности.

Настоящая статья является продолжением предыдущей работы [39] и распространяет содержание принципов многоальтернативности на процессы эволюции.

С гносеологических позиций обращение к свойству многоальтернативности эволюции соответствует общей диалектике научного познания: от констатации явления – к теоретическому обобщению закономерностей происходящих в нём процессов, позволяющему встроить рассматриваемое явление в единую систему знаний о природе.

2. Многоальтернативность в добиологической эволюции

Современные гипотезы возникновения жизни (добиологический период её организации) [19, 45, 46, 55, 59, 62–64, 68] во многом сходны в том, что этот процесс является процессом упорядочения и самокопирования относительно устойчивых молекулярных элементов – репликаторов, в роли которых могут выступать короткие цепочки из некоторого набора элементарных компонентов.

Рассмотрим значение многоальтернативности в указанном процессе.

В качестве исходного примера исследуем модель добиологической эволюции молекулярных соединений – модель квазивидов, предложенную М. Эйгеном [55]:

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{x}_i = \left(w_i - \sum_{j=1}^n (w_j x_j) \right) x_i; \\ \sum_{j=1}^n x_j = 1; \quad i = \overline{1, n}, \end{cases}$$

где w_i – степень приспособленности (селективная ценность) макромолекулы вида i ; x_i – частота встречаемости молекул вида i в популяции; $\sum_{j=1}^n (w_j x_j)$ – средняя селективная ценность всех видов молекул; n – число различных видов молекул в популяции.

Общий вид этой модели, а также численное решение (1) для $w = [1 \ 0,995 \ 0,99 \ 0,985 \ 0,98]^T$, представленное на рис. 1, подтверждает теоретически предсказуемый результат: наиболее приспособленный вид молекул, обладающий степенью приспособленности выше средней, вытесняет все другие виды вплоть до их полного вымирания.

Однако если изменившиеся условия среды приводят к снижению продуктивности этого доминирующего вида (момент времени $t = 1000$ на рис. 1), то его место может занять очередной по производительности вид репликаторов. (Здесь и далее в

статье не используются конкретные единицы измерения времени, выбор которых не влияет на анализ хронологической последовательности событий и может быть произвольным).

Если же эти изменения среды произойдут на фоне единственного вида молекул, то рассматриваемый процесс репликации завершится безрезультатно, т.е. полной гибелью всех исходных молекул-репликаторов.

Если в уравнение (1) вести составляющие $\sum_j^n (\psi_{ij}x_j)$, описывающие с помощью коэффициентов ψ_{ij} мутационные потоки в каждый из видов i со стороны других видов $j \neq i$ молекул [46, 55]:

$$(2) \quad \dot{x}_i = \left[w_i - \left(\sum_{j=1}^n (w_j x_j) + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^n (\psi_{kj} x_j) \right) \right] x_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n (\psi_{ij} x_j),$$

то даже при малых значениях мутационных потоков процесс самокопирования претерпевает качественные изменения (рис. 2).

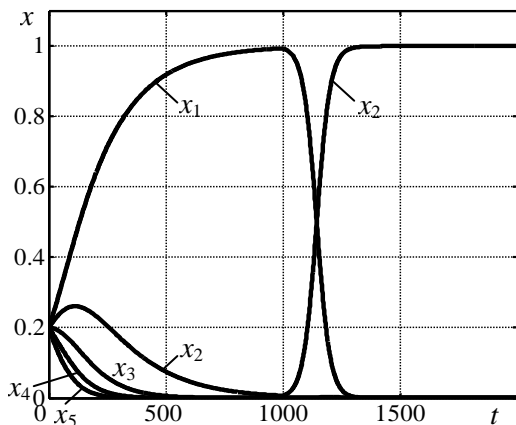


Рис. 1. Процесс неустойчивой эволюции (1) для популяции из пяти элементов с частотами встречаемости x_1, \dots, x_5

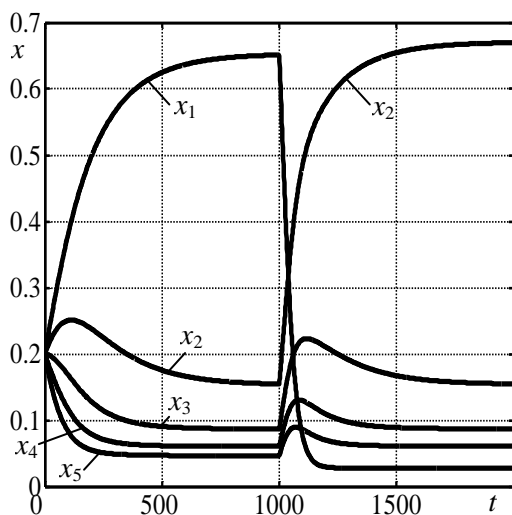


Рис. 2. Формирование популяции с устойчивым разнообразием (2) конкурирующих элементов с частотами x_1, \dots, x_5

На рис. 2, полученном для очень малого по сравнению с w значения параметра мутаций $\psi_{ij} = 0,001$, показано, что процесс эволюции совершается с некоторым распределением концентраций всех начальных видов элементов популяции и образованием их устойчивого разнообразия, поддерживающего сохранение этих элементов при изменяющихся условиях самокопирования некоторых из них. Этот распределённый итог получил название квазивида, содержащего эволюционно устойчивое вероятностно-распределённое многообразие близких по организации макромолекул.

Таким образом, уже на уровне элементарных макромолекул многообразие результатов копирования, вызванное его малыми мутациями, обеспечивает прогрессивное протекание эволюционного процесса, т.е. является необходимым условием добиологической организации. Без мутационных вариаций селективной ценности устойчивая репликация макромолекул невозможна.

Рассмотрим теперь более сложную модель добиологической эволюции – модель сайзеров (от англ. SYSER – SYstem of SELF-Reproduction – самовоспроизводящаяся система) [45, 46, 51, 71], содержащую в своей структуре элементы биологических организмов: полинуклеотидную макромолекулу (матрицу), хранящую информацию о своём строении, ферменты (катализаторы) трансляции, обеспечивающие в соответствии с этой информацией синтез строительных элементов макромолекулы, и ферменты репликации, выполняющие функции самокопирования.

Процесс самовоспроизводства макромолекул в результате совместного взаимодействия указанных элементов в сайзерах с единственной полинуклеотидной матрицей (в другой терминологии – сайзерах со сцеплёнными матрицами [45]) описывается уравнениями [46]

$$(3) \quad \begin{cases} \dot{x}_i = x_i \sum_{j=1}^n (a_j y_j) - x_i \sum_{k=1}^n x_k \sum_{j=1}^n (a_j y_j); \\ \dot{y}_i = x_i \sum_{j=1}^n (b_j z_j) - y_i \cdot 2 \sum_{k=1}^n x_k \sum_{j=1}^n (b_j z_j); \\ \dot{z}_i = x_i \sum_{j=1}^n (b_j z_j) - z_i \cdot 2 \sum_{k=1}^n x_k \sum_{j=1}^n (b_j z_j), \end{cases}$$

в которых x_i , z_i , y_i – концентрации нуклеотидных матриц, ферментов трансляции и ферментов репликации в сайзере типа i , причём эти концентрации подчиняются условиям постоянства их общих суммы: $\sum_{i=1}^n x_i = 1$, $\sum_{i=1}^n (y_i + z_i) = 1$; a_j – коэффициенты, отражающие скорость синтеза матриц, а b_j – скорость синтеза ферментов y_j и z_j .

Численное решение системы уравнений (3) показано на рис. 3, 4 и свидетельствует об отсутствии эволюционных изменений: начальные концентрации матриц не изменяются. Причиной этого заключается в гомогенности молекулярной популяции, в которой скорость синтеза компонентов x_i недифференциро-

ванно определяется коэффициентами $\sum_{j=1}^n (a_j y_j)$, одинаковыми для любого типа сайзера, и условие $\sum_{i=1}^n x_i = 1$ приводит к равенству

$$x_i \sum_{j=1}^n (a_j y_j) = x_i \sum_{k=1}^n x_k \sum_{j=1}^n (a_j y_j),$$

вследствие которого $\dot{x}_i = 0$ [46]. Гомогенность популяции приводит к её эволюционному застою.

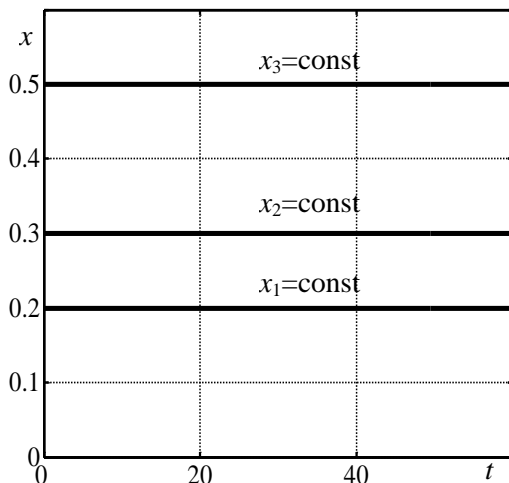


Рис. 3. Эволюционный застой в однородной ферментной среде (3) из трёх типов элементов с концентрациями матриц x_1, x_2, x_3

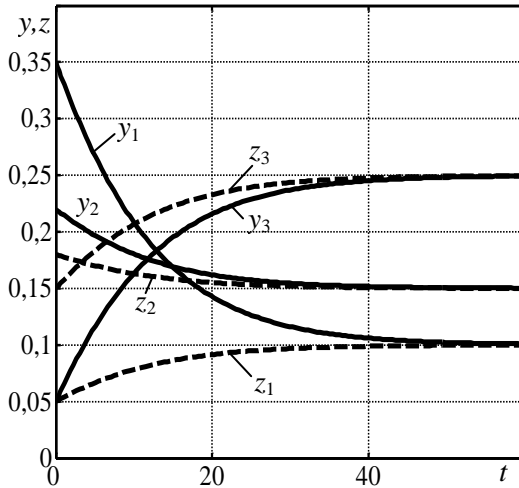


Рис. 4. Формирование однородной ферментной среды (3)
 (y – концентрация ферментов репликации, z – концентрация ферментов трансляции)

Усложнение модели (3) путём пространственного разделения сайзеров – их размещения в фазово-обособленные образования – коацерваты [51], в каждом из которых сосредоточены сайзеры только одного типа, позволяет для отдельно взятого коацервата переписать уравнения (3) в виде

$$(4) \quad \begin{cases} \dot{x} = aux - x(aux + bzx + dzx); \\ \dot{y} = bzx - y(aux + bzx + dzx); \\ \dot{z} = dzx - z(aux + bzx + dzx), \end{cases}$$

где коэффициенты a, b, d , характеризующие скорости синтеза, индивидуальны для каждого коацервата. Конкуренция между коацерватами описывается уравнениями [46]

$$(5) \quad \dot{v}_i = \left(w_i - \sum_{j=1}^n (w_j v_j) \right) v_i,$$

в которых v_i – доля коацерватов типа i в их общем количестве $\sum_{i=1}^n v_i = 1$; $w_i = a_i y_i x_i + b_i z_i x_i + d_i z_i x_i$ – коэффициент, характеризующий среднюю скорость синтеза коацерватов типа i , а $\sum_{j=1}^n (w_j v_j)$ – среднюю скорость синтеза всех n коацерватов.

Результат численного решения (4), (5) представлен на рис. 5 и указывает на возникновение естественного отбора наиболее приспособленных типов макромолекулярных матриц, при этом именно в силу доминирующего синтеза макромолекул одного вида устойчивого эволюционного процесса всей совокупности коацерватов не возникает. Однако введение в (5) даже малых перекрёстных мутационных потоков $\psi_{ij} = 0,001$, аналогично (2), позволяет получить процесс эволюции, устойчивый к изменению внешних условий (момент времени $t = 1000$ на рис. 6), т.е. подтверждается полученный при анализе квазивидов результат: эволюционный процесс устойчив не вопреки, а благодаря мутациям селективной ценности макромолекул.

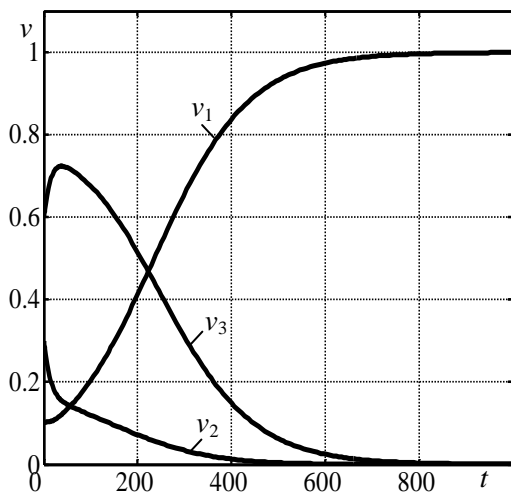


Рис. 5. Возникновение конкуренции и естественного отбора в результате перехода от однородной ферментной среды (рис. 3,4) к селективному синтезу (5)

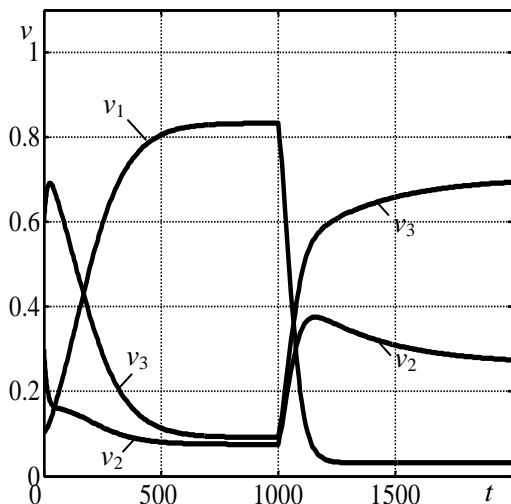


Рис. 6. Формирование популяции с устойчивым разнообразием конкурирующих элементов с частотами v_1 , v_2 , v_3 путём введения в (5) мутационных потоков

Таким образом, анализ моделей добиологического этапа эволюции жизни показывает, что для возникновения и устойчивого существования макромолекул, способных к саморепликации, необходимо выполнение ряда взаимосвязанных условий:

- наличие некоторого многообразия конкурирующих типов макромолекул, в том числе близких по строению;
- межмолекулярная избирательность (дифференцированность) приспособительных и репликативных механизмов разных типов молекул;
- совместность существования вариантов макромолекул, обеспечивающая перекрёстные мутационные потоки и общий эволюционный прогресс популяции в целом, при котором те или иные преимущества одного элемента популяции используются всеми её другими элементами.

Указанные механизмы входят составной частью в более широкое понятие, свойственное уже биологическим системам – многоальтернативную стратегию эволюции.

3. Стратегия многоальтернативности на биологическом уровне эволюции

Перейдём к анализу стратегии многоальтернативности на более высоком – молекулярно-генетическом уровне эволюции, определяющем процессы возникновения и развития биологических видов в популяциях.

В соответствии с выводами популяционной генетики [43, 49, 58] доминирующим и направляющим механизмом внутривидовой эволюции является естественный отбор особей, имеющих в текущих условиях внешней среды преимущественные приспособительные реакции, обусловленные разнообразием генетических структур внутри популяции. Основным источником этого разнообразия являются мутации генов. При этом сами мутации, как таковые, не носят направленного характера, т.е. нейтральны [22, 23], однако, накапливаясь в популяции, они образуют скрытый, мобилизационный резерв её генофонда, обеспечивающий биологическому сообществу высокую приспособительную и эволюционную гибкость [54].

К классическим теоремам приспособительной эволюции относят теорему Фишера [65], согласно которой средняя степень приспособленности w популяции возрастает только при наличии её вариаций (генной дисперсии) внутри популяции, причём средняя скорость изменения приспособленности пропорциональна этой дисперсии. Формальная запись теоремы Фишера может быть получена из эволюционной модели (1):

$$(6) \quad \begin{cases} \dot{x}_i = \left(w_i - \sum_{j=1}^n (w_j x_j) \right) x_i; \\ \sum_{j=1}^n x_j = 1; \quad i = \overline{1, n}, \end{cases}$$

содержание которой здесь изменилось: w_i – степень приспособленности особей с генотипом i ; x_i – частота встречаемости генотипа i в популяции;

$$(7) \quad \sum_{i=1}^n w_i x_i = \bar{w},$$

\bar{w} – средняя приспособленность всех генотипов в популяции;
 n – число различных генотипов в популяции.

В соответствии с (7) получим, что скорость изменения средней приспособленности равна

$$(8) \quad \dot{\bar{w}} = \sum_{i=1}^n w_i \dot{x}_i = \sum_{i=1}^n w_i (w_i - \bar{w}) x_i,$$

или, с учётом (7),

$$(9) \quad \dot{\bar{w}} = \left(\sum_{i=1}^n x_i w_i^2 \right) - \bar{w}^2,$$

где правая часть равенства представляет собою дисперсию степеней генной приспособленности w_i в популяции. Таким образом, наличие вариаций в приспособленности особей (наличие альтернативных вариантов генотипов) является необходимым условием эволюционных, в первую очередь приспособительных изменений в популяции.

Справедливость этого вывода неоднократно подтверждалось результатами длительной селекционной работы по выведению, например, высокоурожайных сортов ячменя, низкорослой пшеницы, крупноразмерных лососевых рыб. Во всех указанных случаях наблюдалось существенное снижение генетического разнообразия (числа аллелей на локус) в отобранных для промышленного производства сортах и видах и, как следствие, снижение их устойчивости к изменениям внешней среды и заболеваниям [4].

Модель (6) справедлива для гипотетического варианта эволюции с некоторым изначально зафиксированным многообразием генотипов, в пределах и средствами которого реализуется механизм приспособительной эволюции. Очевидно, что при бесконечном разнообразии условий внешней среды указанный генетический запас будет исчерпан, что соответствует, в рамках этой модели, вырождению популяции.

Рассмотрим эволюционную роль генетической многоальтернативности в более реальных условиях, когда неограниченному многообразию внешних воздействий среды противопоставляется незафиксированное многообразие генетических структур, постоянно накапливающихся и обновляемых в ре-

зультате мутаций в популяции с непостоянным количеством особей $n(t)$, не превышающим некоторого максимального размера N популяции: $0 \leq n(t) \leq N$ [27], определяемого ограниченностью необходимых для её существования ресурсов.

Для анализа этого случая представим процесс молекулярно-генетической эволюции в популяции дискретным одноуровневым марковским процессом, имеющим множество состояний S_{ij} , $i = 0, 1, 2, \dots; j = 0, 1, \dots, N-1, N$, среди которых:

$S_{0,0}$ – состояние, соответствующее вырожденной популяции, т.е. $n(t) = 0$; вероятность выхода эволюционного процесса из этого состояния равна нулю;

$S_{i,1}, \dots, S_{i,N}$ – состояния популяции с числом особей $n = 1, \dots, N$ и набором i генетических изменений в популяции.

Предполагается, что рост популяции происходит с интенсивностью η , а накопление генофонда – с интенсивностью $n \cdot \mu$. События внешней среды описываются потоком с интенсивностью λ , при этом будем считать, что потоки событий среды и накопления генофонда комплементарны, т.е. в процессе эволюционного приспособления при всяком очередном изменении среды используется («расходуется») соответствующая генетическая структура и разнообразие генофонда уменьшается на некоторую условную единицу.

Модель описанного процесса в виде графа показана на рис. 7.

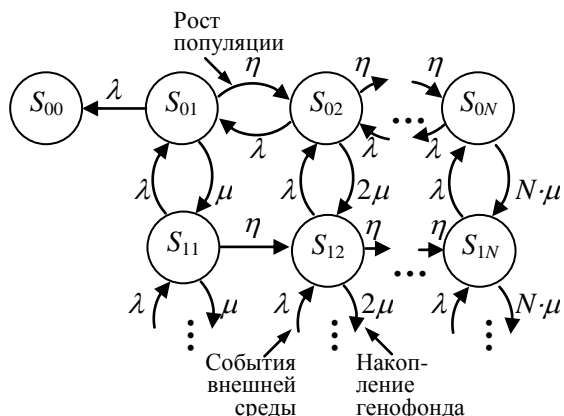


Рис. 7. Граф состояний популяции в процессе эволюции

Для количественного анализа этой модели воспользуемся тем обстоятельством, что скорость накопления генофонда популяции значительно превосходит скорость роста её численности, т.е. $\mu \gg \eta$. А.В. Яблоков в [58] отмечает, что каждая особь животных и растений в популяции обычно переменна по десятку тысяч генов, и генотип каждой особи должен содержать хотя бы одну вновь возникшую мутацию. Таким образом, ограничиваясь интересующим нас анализом влияния на процесс эволюции генетического разнообразия, можно перейти к одномерному варианту модели, представленному на рис. 8, на котором выделены три группы состояний популяции:

S_0 – поглощающее состояние, соответствующее вырожденной популяции, $n(t) = 0$;

S_1, \dots, S_N – состояния популяции, характеризующиеся одновременным изменением её численности $n(t)$ и генофонда, причём, в соответствии с приведённой выше нижней оценкой скорости мутагенеза, принято, что появление каждой новой особи эквивалентно новой генетической структуре;

S_{N+1}, \dots – состояния популяции, достигшей заданного ограничения по своему размеру N , но продолжающей накапливать с интенсивностью $N \cdot \mu$ генетические изменения, парирующие изменения внешней среды.

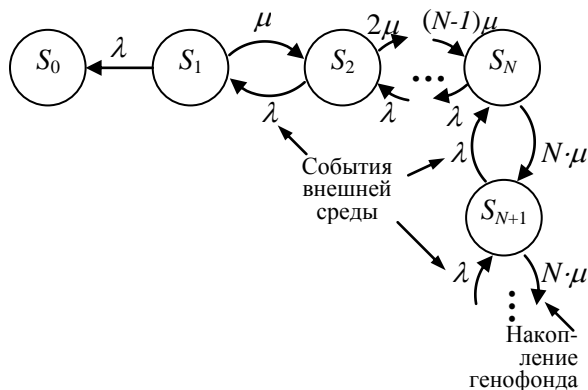


Рис. 8. Одномерная марковская модель накопления генофонда

В полученной одномерной марковской модели процесс изменения во времени вектора вероятностей $P(t) = [p_0(t) p_1(t) p_2(t) \dots]$ состояний S_0, S_1, S_2, \dots популяции описывается дифференциальным уравнением Колмогорова [12]:

$$(10) \frac{dP(t)}{dt} = P(t) \cdot \Lambda,$$

в котором Λ – матрица интенсивностей переходов (инфинитезимальная матрица) в рассматриваемом случае имеет нулевую первую строку:

$$(11) \Lambda = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots \\ \lambda & -(\lambda + \mu) & \mu & 0 & 0 & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots \\ 0 & 0 & \lambda & -(\lambda + N \cdot \mu) & N \cdot \mu & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \lambda & -(\lambda + N \cdot \mu) & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix}.$$

Общий вид решения уравнения (10):

$$(12) P(t) = P(0)e^{\Lambda t},$$

где $P(0) = [p_0(0) p_1(0) p_2(0) \dots]$ – вектор вероятностей начального состояния популяции.

С целью численного исследования эволюционных изменений в популяции на модели (10) были приняты следующие значения её параметров: максимальный размер популяции $N = 50$; число возможных генетических состояний $M = 500$, во много раз превышающее N , что позволяет экстраполировать полученные результаты на случай с неограниченным значением M ; интенсивность потока генетических изменений в одной особи $\mu = 1$; интенсивность событий внешней среды $\lambda = 25$.

Все рассматриваемые здесь потоки событий принимаются простейшими пуассоновскими (стационарными, ординарными и не имеющими последствия), т.е. интервал времени между соседними событиями в этих потоках имеет показательное распределение с плотностью $\varphi(t) = \kappa e^{-\kappa t}$, где κ – интенсивность потока. Заметим, что принятый простейший характер потоков предопределяет возможность применения в данном исследова-

нии марковской модели молекулярно-генетической эволюции [12] и, соответственно, уравнения (10).

Результаты моделирования показали, что при фиксированных значениях указанных параметров популяция имеет всего две альтернативы своего изменения: вырождение с вероятностью p_0 и неограниченного роста с вероятностью $p_\infty=1-p_0$, причём эти вероятности зависят от численности популяции $n_{\text{нач}}$ в момент условного времени начала исследования. На рис. 9 показана зависимость вероятности вырождения p_0 от соотношения интенсивности потока генетических изменений $n_{\text{нач}} \cdot \mu$ во всей популяции к интенсивности λ потока событий внешней среды. Из рис. 9 следует, что устойчивое существование популяции обеспечивается, по меньшей мере, при двукратном превышении скорости генетических изменений над скоростью вариаций внешней среды. Обратное соотношение практически всегда приводит к вырождению популяции.

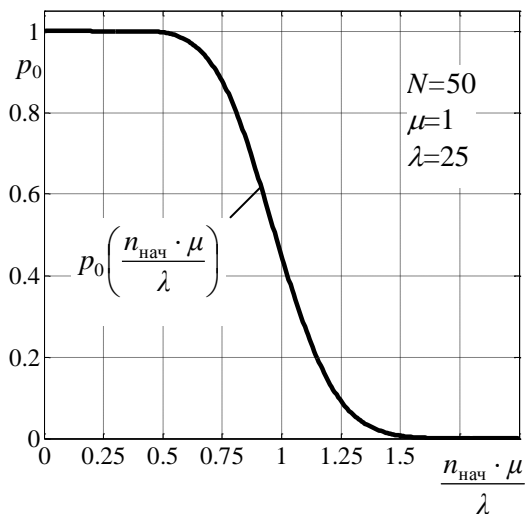


Рис. 9. Изменение вероятности p_0 вырождения популяции в зависимости от соотношения интенсивностей потока генетических изменений и потока событий внешней среды

На рис. 10, 11 иллюстрируется изменения в популяциях с различной начальной численностью: при $n_{\text{нач}} = 40$ наблюдается увеличение численности популяции до максимального значения $N = 50$, а затем неограниченное увеличение её генетических состояний S – от меньших номеров к большим – 60...70...80...100...; при $n_{\text{нач}} = 10$ изменения популяции имеют противоположную направленность: из состояния S_{10} происходит переход в состояния с меньшей численностью $S_8...S_6...S_1$ и, наконец, S_0 с вероятностью $p_0 = 1$, соответствующей вырождению популяции.

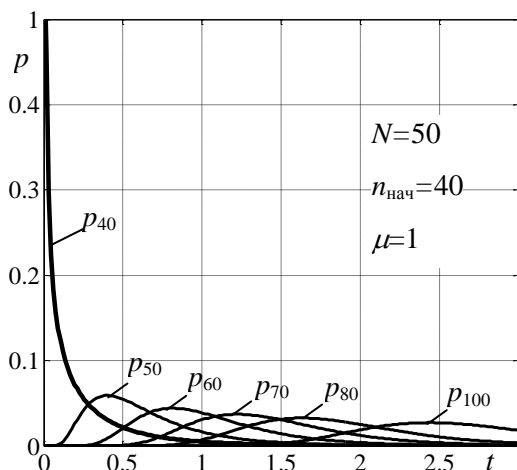


Рис. 10. Рост популяции и её генофонда при начальной численности $n_{\text{нач}} = 40$

Проведённое исследование процессов молекулярно-генетической эволюции свидетельствует о том, что устойчивое существование и развитие популяции реализуется не за счёт роста её численности, а за счёт увеличения её генетического многообразия со скоростью, превышающей скорость угрожающих существованию популяции изменений внешней среды, т.е. эволюция биосистем на уровне популяций необходимо обеспечивается многообразием, многоальтернативностью её молекулярно-генетических структур. Это многообразие тесно связано с

критической нижней численностью популяции, при переходе через которую скорость накопления генетических альтернатив становится меньше скорости появления неблагоприятных факторов среды, и популяция в статистическом смысле будет обречена на вырождение.

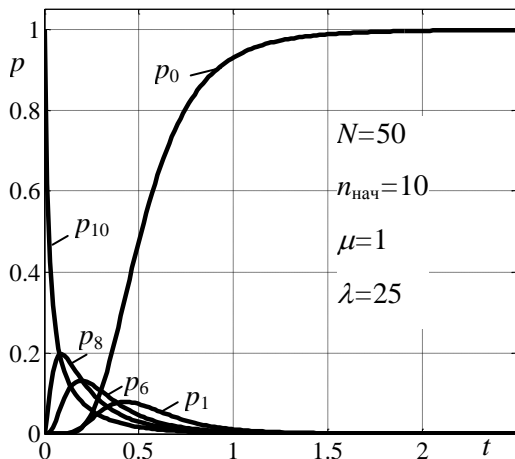


Рис. 11. Вырождение популяции при начальной численности $n_{\text{нач}} = 10$

Указанное обстоятельство учитывается на практике при восстановлении популяций, находящихся под угрозой исчезновения. Уникальным примером такого восстановления являются чатемские мухоловки (острова Новой Зеландии). Скорость накопления генофонда всего пяти сохранившихся мухоловок, обречённых на вымирание в естественной среде, но помещённых в стабильные, искусственно поддерживаемые благоприятные условия, оказалась достаточной для формирования полностью жизнеспособной популяции этих птиц из более чем 250 особей [7]. В естественных условиях существование малочисленных популяций также возможно, образуя так называемые эндемичные виды в ограниченных, как правило, географически изолированных ареалах с устойчивым и малоизменяемым составом экосистемы. Это наблюдение также подтверждает сле-

ланный вывод о роли соотношения молекулярно-генетического многообразия и факторов среды обитания в эволюции видов.

Следует обратить внимание на важное, зачастую упускаемое из виду свойство эволюционного процесса, принципиально определяющее саму возможность накопления генетических альтернатив и, как следствие, возможность естественного отбора наиболее приспособленных из них. Это свойство заключается в дискретности наследуемых признаков [49], вытекающей, в свою очередь, из дискретности генетических структур. Р. Докинз в [19] приходит к выводу о том, что именно дискретность форм гена определяет его высокую устойчивость – эволюционную «бессмертность». Свойство дискретности генетических структур в настоящее время обобщено до принципа блочно-модульной организации и эволюции молекулярно-генетических систем, согласно которому эволюция биологических образований любой степени сложности происходит в результате комбинирования уже существующих, устойчиво функционирующих блоков-модулей более низкого уровня сложности [22, 42, 44]. Указывая на эволюционное значение свойства дискретности биологических структур Э.М. Галимов в [16] отмечает, что «наиболее экономный способ производства низкоэнтропийного продукта состоит в комбинировании уже имеющихся низкоэнтропийных структур; эволюция в нашем понимании должна происходить не только и даже не столько путем малых изменений, сколько скачками, обусловленными новыми сочетаниями старых структур». Указанную общую черту эволюционных скачков к более высоким уровням организации системы путём накопления множества жизнеспособных подсистем низкого уровня и их последующей интеграции в метасистему с одновременной специализацией (разделением функций) внутри неё В.Ф. Турчин обобщил в теорию метасистемных переходов, составляющих кибернетический механизм эволюции [50].

Таким образом, принцип модульности в построении и развитии биологических структур обеспечивает возникновение многоальтернативных форм живой материи и является неотъемлемым свойством и условием эволюционного процесса.

4. Многоальтернативность в экосистемах

Рассмотрим стратегии многоальтернативности на уровне организации жизни, охватывающем множество совместно существующих популяций различных видов организмов – биоценозов, или, в более широком смысле, с учётом абиотических факторов – экосистем.

Исключительное внимание к эволюционным процессам на уровне экосистем объясняется наличием в большинстве из них, по выражению В.И. Вернадского [14], «нового геологического фактора» – человечества, активно изменяющего среду своего обитания, нарушая при этом естественное динамическое равновесие и разнообразие в биосообществах, т.е. нарушая процессы их эволюции [13]. Каноническими примерами нарушения устойчивости биосистем служат широко известные факты катастрофического для местной фауны и флоры роста численности кроликов, завезённых в XIX веке в Австралию, воробьёв – в Северную Америку, колорадского жука – в Европу [49, 58, 56]. Примечательно, что усилия по восстановлению нарушенного равновесия в экосистеме давали результаты только после применения соответствующего «биологического оружия»: так, борьба за снижение численности кроликов привела к успеху только после внедрения в популяцию этих животных специфического паразита, сдерживающего их размножение. Нарушение экологического равновесия, вызванное в начале прошлого века активным уничтожением американского серого волка как опасного хищника, было устранено искусственной реинтродукцией (повторным заселением) волков в Йеллоустонский национальный парк под контролем экологов [7]. Последующие наблюдения за изменениями биосферы этого заповедника подтвердили правильность принятого решения [29]. Вытекающие из подобных фактов актуальность и необходимость сохранения разнообразия в экосистемах осознаны достаточно давно и зафиксированы в Конвенции о биологическом разнообразии, принятой ООН в 1992 году [60].

В отличие от молекулярно-генетического уровня, процессы эволюции в биосистемах реализуются не только механизмом

конкуренции за ресурсы существования, но в результате более широкого спектра взаимодействий своих элементов: от совместной взаимопомощи – симбиоза – до отношений «хищник–жертва». Качественной особенностью этих отношений является появление в биоценозах биологически изолированных сообществ, образующих дополнительные трофические (пищевые) уровни системы – иерархическую структуру таксонов [49]. Общая схема взаимодействия трофических уровней, образующая замкнутый круговорот вещества и энергии в экосистеме, представлена на рис. 12 [21].

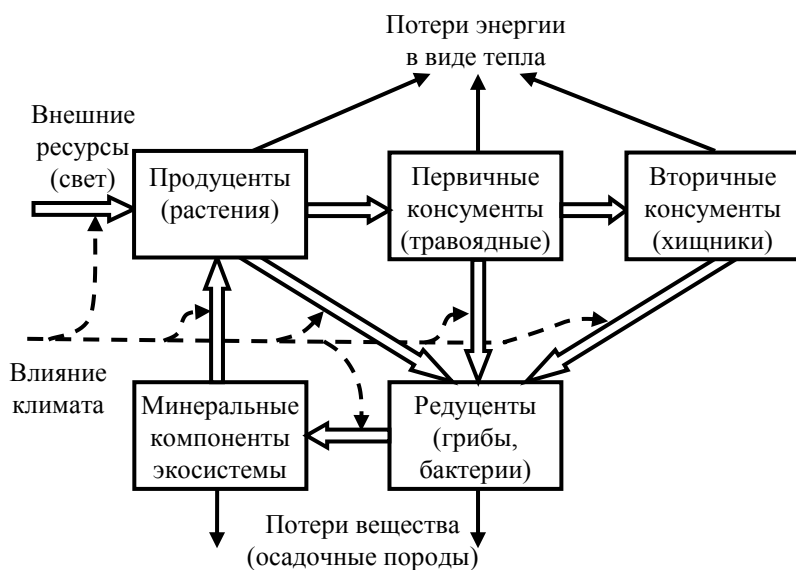


Рис. 12. Укрупнённая схема взаимодействия элементов экосистемы

Как уже отмечалось, в рамках каждого трофического уровня борьба за пищевые и пространственные ресурсы приводит к разделению экологических ниш между конкурирующими видами – их специализации [49], причём виды, имеющие в текущих равновесных условиях низкую конкурентоспособность, не исчезают, а сохраняются в малых нишах как биологический

резерв экосистемы [28, 69]. Ограниченность ресурсов каждой из ниш играет роль естественного ограничения в накоплении общей биомассы экосистемы, однако не исключает возможности освоения новых экологических ниш, т.е. роста разнообразия компонентов экосистемы. В целом, устойчивое, сбалансированное развитие экосистемы характеризуется стремлением к наиболее полному освоению доступных энергетических ресурсов и в освоении новых ресурсов, например, в нишах с загрязнениями или экстремальными условиями. Иными словами, в периоды устойчивого развития разнообразие в экосистеме носит не вытесняющий, а аддитивный – накопительный характер с нарастающей дифференциацией (разделением) функций преобразования вещества и энергии [17].

В кризисах, вызванных изменением климата или деятельностью человека, в экосистеме происходит нарушение равновесия: ранее доминирующие виды утрачивают свою ведущую роль в круговороте веществ в экосистеме вплоть до вымирания, но равновесие в системе восстанавливают альтернативные виды из малых ниш, заполняя освободившиеся или вновь появившиеся ниши. В работе [5] приводится пример скачкообразного увеличения биомассы ранее малочисленных солоноустойчивых двустворчатых моллюсков по мере высыхания Аральского моря и повышения его солёности. В результате общая биомасса грунтовых организмов, несмотря на исчезновение их пресноводных видов, была восстановлена. Характерно, что процесс освоения изменившейся среды обитания сопровождался быстрым образованием новых видов моллюсков. E.D. Core, указывая в [61] на рост многообразия таксонов экосистемы в кризисные периоды её существования, определяет это явление как общее эволюционное правило.

Наличие иерархической структуры экосистемы (трофической пирамиды) оказывает дополнительное многоуровневое регулирующее действие, которое можно рассматривать как внутренний стабилизирующий фактор, выработанный в результате эволюции биоценозов с целью сбалансированного развития всех своих компонентов и более полного использования и накопления (концентрации) поступающей извне энергии. Уве-

личение запасов энергии в системе способствует её стабилизации и прогрессивной эволюции [6].

В равновесном, точнее – сбалансированном состоянии экосистема может существовать сколь угодно долго, постепенно увеличивая объём концентрируемой в своём замкнутом контуре энергии путём освоения новых экологических ниш и наращивания числа трофических уровней, т.е. путём роста биоразнообразия [17, 20, 36, 41].

Таким образом, процесс эволюции на уровне экосистемы может рассматриваться в виде чередующихся периодов стабильного, сбалансированного роста разнообразия и биомассы её компонентов с периодами существенного, кризисного изменения условий существования, во время которых сокращается разнообразие видов на всех уровнях экосистемы (в первую очередь на верхних уровнях трофической цепи). Возникающее, как следствие, ослабление конкуренции открывает возможность преимущественного развития ранее угнетённым или даже скрытым на генетическом уровне форм, появление которых обусловливает скачкообразное изменение состава всей трофической цепи, т.е. наиболее существенные эволюционные изменения в экосистеме.

Изложенное содержание основных принципов эволюции в экосистемах даёт возможность перейти к составлению математической модели, позволяющей исследовать влияние видового многообразия и иерархичности структуры на эволюционные процессы в экосистеме.

В качестве базовой теоретической предпосылки составления модели примем законы сохранения и круговорота вещества, перерабатываемого каждым элементом экосистемы [8, 9, 15, 26, 48]. Рассматриваемые потоки вещества в экосистеме представлены на рис. 13.

На рис. 13 обозначены:

x^0, x^1, x^2, x^3 – значения биомассы редуцентов, продуцентов и консументов первого и второго уровней соответственно (здесь и далее под биомассой подразумевается масса сухого вещества в $\text{кг}/\text{м}^2$, определяемая в конце очередного (текущего) годового интервала времени);

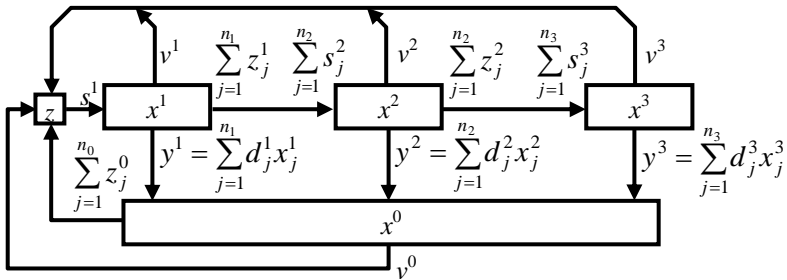


Рис. 13. Рассматриваемые потоки вещества в экологической системе

n_0, n_1, n_2, n_3 – число биологических видов, составляющие указанные элементы системы;

v^0, v^1, v^2, v^3 – годовой расход биомассы, эквивалентный затратам энергии на дыхание, выделение тепла или совершению работы для движения в элементах экосистемы, $\text{кг}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$. Эти затраты полностью компенсируются энергией, поступающей из внешней среды и, в силу этого, включены в замкнутый круговорот в виде эквивалентного вещества;

y^1, y^2, y^3 – биомасса продуктов выделения и естественного отмирания организмов в течение рассматриваемого года, $\text{кг}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$;

z_j^i – биомасса вида $j, j = 1, \dots, n_i$, элемента i системы, $i = 0, \dots, 2$, отдаваемая за год всему очередному (последующему) элементу трофической цепи, $\text{кг}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$;

z – масса накопленных минеральных (неорганических) компонентов экосистемы, которая может быть использована продуцентами, $\text{кг}/\text{м}^2$;

s_j^i – биомасса, получаемая за год видом $j, j = 1, \dots, n_i$, элемента i системы, $i = 1, \dots, 3$, от всего элемента $(i-1)$, предшествующего по трофической цепи, $\text{кг}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$.

С учётом принятых обозначений дифференциальные уравнения массового баланса в каждом элементе системы приобретают вид:

$$(13) \dot{x}^0 = \sum_{i=1}^3 y^i - \sum_{j=1}^{n_0} v_j^0 - \sum_{j=1}^{n_0} z_j^0;$$

$$(14) \dot{x}^1 = s^1 - \sum_{j=1}^{n_1} v_j^1 - \sum_{j=1}^{n_1} z_j^1 - y^1;$$

$$(15) \dot{x}^2 = s^2 - \sum_{j=1}^{n_2} v_j^2 - \sum_{j=1}^{n_2} z_j^2 - y^2;$$

$$(16) \dot{x}^3 = s^3 - \sum_{j=1}^{n_3} v_j^3 - y^3;$$

$$(17) \dot{z} = \sum_{i=0}^3 v^i + \sum_{j=1}^{n_0} z_j^0 - s^1,$$

где $\dot{x}^i = \sum_{j=1}^{n_i} \dot{x}_j^i$, $i = 0, \dots, 3$, – годовой прирост биомассы элемента i экосистемы, кг/(м²·год); \dot{z} – годовой прирост массы минеральных компонентов, кг/(м²·год).

Условия межэлементного баланса массы переносимого вещества:

$$(18) \sum_{j=1}^{n_1} z_j^1 = \sum_{j=1}^{n_2} s_j^2;$$

$$(19) \sum_{j=1}^{n_2} z_j^2 = \sum_{j=1}^{n_3} s_j^3.$$

Кроме того, годовое потребление продуцентов s^1 в числовом выражении не может превышать текущих запасов z минеральных компонентов системы:

$$(20) (s^1) \leq z;$$

Составляющие модели экосистемы (13)–(20) определим следующими соотношениями.

Для продуцентов:

$$(21) s^1 = \sum_{j=1}^{n_1} s_j^1;$$

$$(22) \quad s_j^1 = x_j^1 a_j^1 z_j - x_j^1 \sum_{i=1}^{n_1} b_{ij}^1 x_i^1;$$

$$(23) \quad z_j = z \cdot \frac{a_j^1}{\sum_{j=1}^{n_1} a_j^1};$$

$$(24) \quad \sum_{j=1}^{n_1} z_j = z;$$

$$(25) \quad z_j^1 = x_j^1 \sum_{i=1}^{n_2} a_{ji}^{12} x_i^2 - \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_2} b_{ij}^2 x_i^2 x_j^2;$$

$$(26) \quad v_j^1 = c_j^1 x_j^1;$$

$$(27) \quad y_j^1 = d_j^1 x_j^1.$$

Здесь и далее обозначены:

a_j^1 – коэффициент, характеризующий относительную скорость потребления минеральных компонентов видом j элемента 1 системы, $\text{м}^2/(\text{кг}\cdot\text{год})$;

b_{ij}^k , $k = 0, \dots, 3$, – коэффициент влияния на прирост или потребление биомассы вида j межвидовой ($i \neq j$) и внутривидовой ($i = j$) конкуренции за пищевые или пространственные ресурсы в пределах элемента k системы, $\text{м}^2/(\text{кг}\cdot\text{год})$. Например, слагаемое

$\left(-x_j^1 \sum_{i=1}^{n_1} b_{ij}^1 x_i^1 \right)$ в (22) отражает снижение скорости прироста

биомассы продуцента j вследствие конкуренции этого вида со всеми другими продуцентами видов i (включая и внутривидо-

вую конкуренцию), а слагаемое $\left(-\sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_2} b_{ij}^2 x_i^2 x_j^2 \right)$ в (25) – снижение

скорости потребления любого вида j продуцента консументом первого уровня вследствие конкуренции консументов;

$z_j, j = 1, \dots, n^1$, – масса минеральных компонентов доступная для переработки виду j элемента 1 системы в течение рассматриваемого года, кг/м²;

a_{ji}^{12} – коэффициент, характеризующий относительную скорость потребления вида j элемента 1 видом i элемента 2 системы, м²/(кг·год);

$c_j^i, i = 0, \dots, 3$, – коэффициент (относительная скорость) эквивалентных потерь биомассы на дыхание, выделение тепла или совершению работы видом j элемента i системы, 1/год;

$d_j^i, i = 1, \dots, 3$, – коэффициент образования продуктов выделения и естественного отмирания организмов вида j элемента i системы, 1/год.

Для консументов первого уровня:

$$(28) s^2 = \sum_{j=1}^{n_2} s_j^2;$$

$$(29) v_j^2 = c_j^2 x_j^2;$$

$$(30) s_j^2 = x_j^2 \sum_{i=1}^{n_1} a_{ij}^{12} x_i^1 - x_j^2 \cdot n^1 \cdot \sum_{i=1}^{n_2} b_{ij}^2 x_i^2;$$

$$(31) z_j^2 = x_j^2 \sum_{i=1}^{n_3} a_{ji}^{23} x_i^3 - \sum_{i=1}^{n_3} \sum_{j=1}^{n_3} b_{ij}^3 x_i^3 x_j^3;$$

$$(32) y_j^2 = d_j^2 x_j^2,$$

где a_{ji}^{23} – коэффициент, характеризующий относительную скорость потребления вида j элемента 2 видом i элемента 3 системы, м²/(кг·год).

Аналогично для консументов второго уровня:

$$(33) s^3 = \sum_{j=1}^{n_3} s_j^3;$$

$$(34) v_j^3 = c_j^3 x_j^3;$$

$$(35) s_j^3 = x_j^3 \sum_{i=1}^{n_2} a_{ij}^{23} x_i^2 - x_j^3 \cdot n^2 \cdot \sum_{i=1}^{n_3} b_{ij}^3 x_i^3;$$

$$(36) \quad y_j^3 = d_j^3 x_j^3.$$

Для редуцентов:

$$(37) \quad y_j = \sum_{i=1}^3 y^i \cdot \frac{\sum_{i=1}^3 a_{ij}^0}{\sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^{n_0} a_{ij}^0};$$

$$(38) \quad \sum_{i=1}^3 y^i = \sum_{j=1}^{n_0} y_j;$$

$$(39) \quad v_j^0 = c_j^0 x_j^0;$$

$$(40) \quad z_j^0 = x_j^0 \sum_{i=1}^3 a_{ij}^0 y^i - b_{jj}^0 x_j^0 x_j^0,$$

a_{ij}^0 , $i = 1, \dots, 3$, $j = 1, \dots, n^0$, – коэффициент, характеризующий относительную скорость переработки биомассы элемента i системы видом j редуцентов, $\text{м}^2/(\text{кг}\cdot\text{год})$;

y_j , $j = 1, \dots, n^0$, – биомасса продуктов выделения и естественного отмирания всех продуцентов и консументов, получаемая видом j редуцентов в течение рассматриваемого года, $\text{кг}/(\text{м}^2\cdot\text{год})$.

Отметим, что $b_{ij}^0|_{i \neq j} = 0$ принято в силу незначительной межвидовой конкуренции продуцентов, обусловленной узкой специализацией характера их питания и экологических ниш [8]. Кроме того, в z_j^0 неявно включена биомасса отмерших редуцентов, переработанная функционирующими редуцентами. Предполагается также, что биомасса y^1 , y^2 , y^3 продуктов выделения и естественного отмирания организмов полностью перерабатывается редуцентами, т.е. потери – неиспользованные органические компоненты в экосистеме – отсутствуют.

Численное исследование экосистемы по уравнениям (13)–(20) проводилось на имитационной модели, реализованной в среде MatLab. Общая структура этой модели представлена на рис. 14.

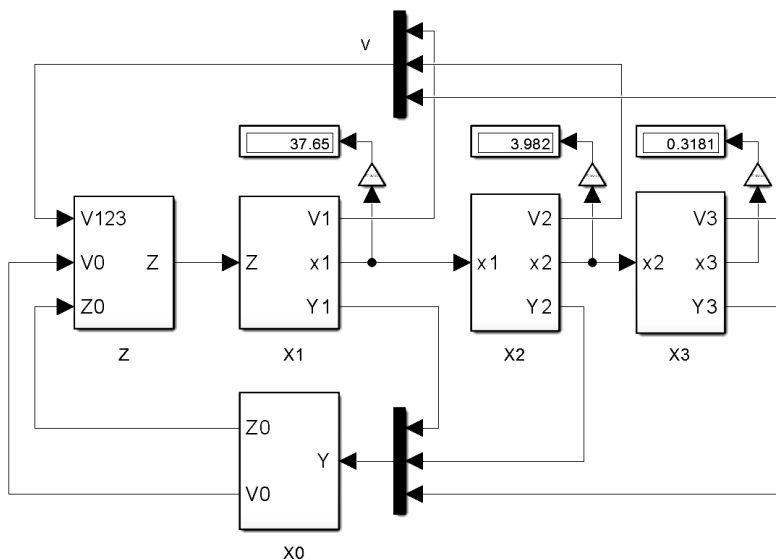


Рис. 14. Структурная схема имитационной модели замкнутой экологической системы

Для основных иерархических уровней экосистемы в её стационарном состоянии выбраны значения биомасс: $x^1 \approx 38 \text{ кг/м}^2$; $x^2 \approx 4 \text{ кг/м}^2$; $x^3 \approx 0,3 \text{ кг/м}^2$.

Начиная с момента $t = 300$ (рис. 15, 16) в систему, находящуюся в стационарном состоянии, начинает поступать поток внешней энергии (или эквивалентная масса неорганических компонентов) с интенсивностью $0,025 \text{ кг}$ за единицу времени. Общая биомасса всех компонентов системы начинает расти, однако при $t = 350$ в систему вводится критическое событие: из-за неблагоприятных условий среды на 40% снижается скорость поглощения третьим видом первичных консументов биомассы третьего вида продуцентов, т.е. уменьшается коэффициент a_{33}^{12} : при $t > 350$ третий столбец матрицы $a_{j3}^{12} = 10^{-3} \cdot [39,5 \quad 30,3 \quad 32,9]^T$ становится равным $a_{j3}^{12} = 10^{-3} \cdot [39,5 \quad 30,3 \quad 20,4]^T$.

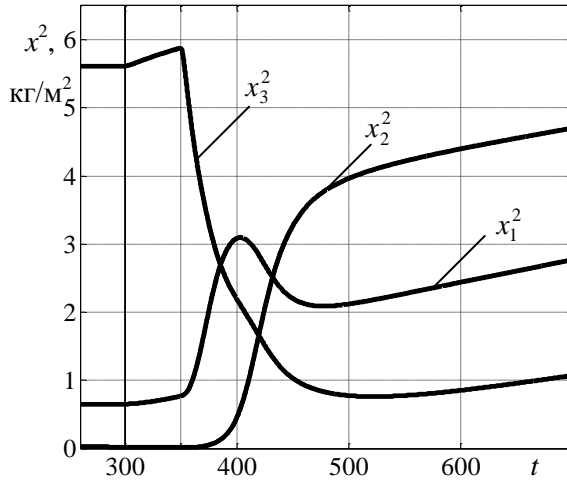


Рис. 15. Реакция двухуровневой ($x^3 = 0$) экосистемы на критическое событие для третьего вида консументов x_3^2

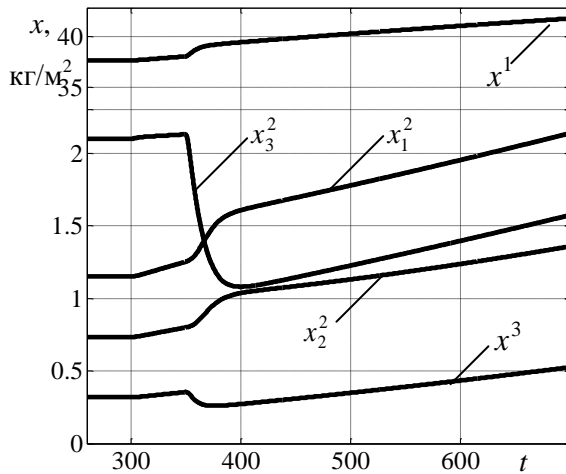


Рис. 16. Реакция трёхуровневой экосистемы на критическое событие для третьего вида консументов x_3^2

Реакция экосистемы на это событие для её усечённого варианта с двумя уровнями иерархии x^1 и x^2 ($x^3 = 0$ – вторичные консументы отсутствуют) показана на рис. 15 для биомассы x^2 . Исходное соотношение биомасс видов x_j^2 , которое до момента $t < 350$ характеризовалось доминирующим положением вида x_3^2 и угнетённым состоянием x_2^2 , изменилось: вызванное внешними причинами снижение биомассы x_3^2 третьего вида компенсируется ростом биомасс x_1^2 , x_2^2 первого и второго видов этого уровня системы. После колебательного переходного процесса длительностью около 150 единиц времени скорость роста общей биомассы системы восстанавливается. Характерно, что в новых условиях ранее угнетённый второй вид x_2^2 этого уровня системы стал занимать значимую долю в переработке биомассы, т.е. в результате критического события в функционирование экосистемы включились все имеющиеся три вида первичных консументов.

Исследование роли иерархического строения системы при наступлении в них критических событий проводилось на полном варианте экосистемы (введён третий уровень: консументы–хищники) при сохранении неизменными всех параметров элементов двухуровневой системы. Реакция трёхуровневой системы на снижение x_3^2 показана на рис. 16 и существенно отличается от предшествующего случая, показанного на рис. 15.

В первую очередь следует отметить, что в исходном, стационарном состоянии трёхуровневой экосистемы ($t < 300$) уже не наблюдается существенного различия биомасс x_3^2 и x_1^2 третьего и первого видов первичных консументов. Это свидетельствует о том, что несмотря на относительно небольшую биомассу x^3 третьего уровня (примерно 10% от биомассы x^2 второго уровня), существование вторичных консументов смягчило конкуренцию на предшествующем иерархическом уровне, и все три вида первичных консументов стали сопоставимыми по своей значимости в круговороте вещества.

Стабилизирующее влияние третьего уровня иерархии проявилось также при наступлении критического события ($t = 350$): переходный процесс приобрёл монотонный характер и завершился значительно быстрее – за 50 единиц времени (см. рис. 16).

Для более полной оценки эволюционной роли видового многообразия и иерархического строения экосистем рассмотрим фазовые траектории поведения системы в координатах x_1^2 и x_2^2 , т.е. в плоскости биомасс первого и второго видов первичных консументов, рис. 17.

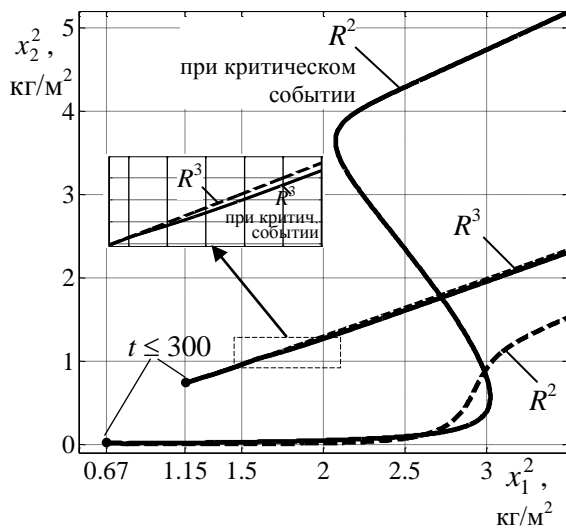


Рис. 17. Траектории развития экосистемы с двумя (R^2) и тремя (R^3) уровнями иерархии

Анализ рис. 17 показывает, что во всех режимах функционирования система стремится выйти на некоторую сбалансированную (линейную) траекторию своего развития, характеризующуюся постоянством таких пропорций между биомассами видов, которые обеспечивают максимальное усвоение поступающих в экосистему ресурсов (во всех рассмотренных выше

режимах система после завершения переходных процессов полностью поглощает поступающий поток внешней энергии (вещества) со скоростью, равной скорости поступления).

Штриховым линиям на рис. 17 соответствуют траектории роста биомасс x_1^2 и x_2^2 после начала поступления внешней энергии ($t > 300$) без последующего введения в систему описанного выше критического события. В двухуровневой системе траектория R^2 содержит достаточно протяжённый участок переходного процесса, в течение которого соотношение биомасс x_1^2 и x_2^2 приобретает новое установившееся значение (угол наклона R^2); в варианте с тремя уровнями иерархии система практически без переходного процесса начинает двигаться по траектории R^3 сбалансированного развития.

Сплошными линиями на рис. 17 показана реакция экосистемы на критическое событие (снижение скорости поглощения третьим видом первичных консументов биомассы третьего вида продуцентов). Переход траектории R^3 двухуровневой системы на новый участок сбалансированного роста носит ярко выраженный колебательный характер с существенным изменением абсолютных значений биомасс x_1^2 и x_2^2 . В экосистеме с тремя уровнями иерархии траектория R^3 изменилась незначительно, т.е. в многоуровневой экосистеме эффективность удержания системы на траектории сбалансированного роста существенно выше.

Таким образом, многообразие видов и развитое иерархическое строение экологической системы обеспечивают благоприятные условия для её развития – эволюции: многообразие видов за счёт перераспределения их биомасс выводит систему на траекторию сбалансированного роста, а наличие иерархической структуры в результате влияния межуровневых обратных связей значительно ускоряет этот процесс и делает его монотонным.

Проведённый выше анализ влияния видового многообразия и многоуровневости структуры на эволюционные процессы в экосистеме опирался на прямое воспроизведение – имитацию функционирования основных элементов системы. Вместе с тем,

представляет интерес количественная оценка результата этого влияния на более общем – информационном уровне: в какой мере многообразие стратегий поведения экосистемы в статистическом смысле способно противодействовать многообразию условий внешней среды? Для ответа на поставленный вопрос воспользуемся игровой моделью этого противодействия.

Рассмотрим игру G экосистемы S с природой (внешней средой) N , обладающих набором стратегий соответственно $S = \{S_1, S_2, \dots, S_n\}$ и $N = \{N_1, N_2, \dots, N_k\}$. Под эволюционно устойчивой стратегией S_i экосистемы будем понимать конкретный вариант её состава и структурной организации, обеспечивающий развитие экосистемы в текущих условиях внешней среды. В качестве числовой меры результата игры будем использовать степень приспособленности $h_{ij} = \{h_{ij} \in \mathbf{R}, 0 \leq h_{ij} \leq 1\}$; $i = \overline{1, n}$; $j = \overline{1, k}$, экосистемы в случае выбора ею стратегии S_i в условиях N_j среды.

Примем, что платёжная матрица $H = \{h_{ij}\}$ содержит значения h_{ij} , равномерно и непрерывно распределённые на отрезке $[0; 1]$ в каждом отдельно взятом элементе матрицы H . Указанный способ формирования платёжной матрицы в содержательном плане отражает способность экосистемы к параметрической адаптации, в результате которой каждая стратегия S_i может обеспечить примерно одинаковую степень приспособленности h_{ij} не только для одного значения j , но для некоторого множества $J \subset N$ стратегий внешней среды. Это обстоятельство, как будет показано ниже, позволяет экосистеме противодействовать неограниченному многообразию N условий среды с помощью ограниченного набора стратегий S структурного уровня. Отметим также, что нормирование h_{ij} до единицы позволяет интерпретировать степень приспособленности как вероятность сохранения экосистемой устойчивого состояния на рассмотренном многообразии N изменяющихся условий внешней среды.

Особенностью игры G является пассивность природы N , в отличие от активности экосистемы S , перестраивающей, как это было показано выше, внутренние потоки вещества и энергии так, чтобы сохранить устойчивое состояние. Поскольку предпо-

лагается, что варианты таких перестроек образуют множество стратегий S , то механизм естественного отбора приведёт к доминированию стратегии с максимальным значением $h_j^* = \max_{i=1, \dots, n} h_{ij}$ для каждого текущего состояния N_j внешней среды [10].

Очевидно, что если у экосистемы в наличии будет всего одна стратегия $n = 1$, то на всём многообразии N стратегий природы средняя степень приспособленности (цена v игры G) при достаточно больших $|N|$ составит $v(1) = 0,5$. При наличии у экосистемы нескольких ($n > 1$) альтернативных стратегий цена v игры определится выражением

$$(41) \quad v(n) = \frac{\sum_{j=1}^k h_j^*}{k}, \quad h_j^* = \max_i h_{ij}, \quad i = \overline{1, n}.$$

Результат вычислений $v(n)$ для $n = 1, \dots, 1000$ и $k = 1 \cdot 10^6$ представлен на рис. 18.

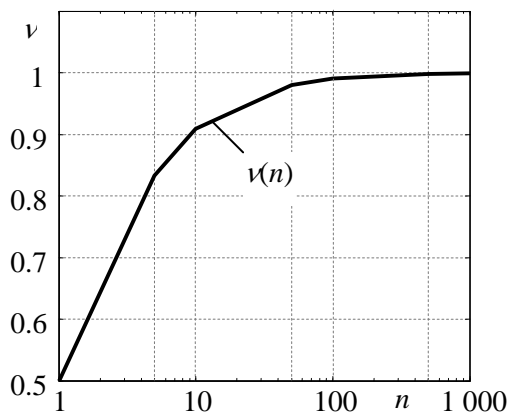


Рис. 18. Изменение вероятности v устойчивой эволюции с ростом числа n альтернативных стратегий экосистемы

Зависимость $v(n)$, показанная на рис. 18, позволяет сделать следующие выводы:

– с ростом числа альтернативных стратегий поведения экосистемы степень её приспособленности к изменяющимся условиям внешней среды возрастает и асимптотически приближается к некоторому уровню, обеспечивающему её устойчивое развитие;

– для обеспечения устойчивой эволюции в условиях неограниченного многообразия внешней среды экосистеме достаточно обладать ограниченным набором стратегий поведения структурного уровня, каждая из которых, согласно принципу неполной специализации [32], способна к параметрической адаптации в некотором диапазоне воздействий среды. Отметим, что выводы о достаточности ограниченного многообразия для устойчивости экосистемы можно найти в работах [2, 3].

Полученный результат был вполне предсказуем теоретически в силу равновероятного заполнения элементов платёжной матрицы H и условия существования доминируемых стратегий у активной экосистемы. Тем не менее использование в модели игры экосистемы с природой только наиболее существенных информационных свойств её участников – многообразия стратегий и степени приспособленности, позволяет выделить в явном виде и количественно оценить роль многоальтернативности в эволюционном поведении экосистем. Весьма уместно упомянуть здесь также о подтверждении известного информационного принципа необходимого разнообразия У. Эшби [57].

5. Эволюционная концепция многоальтернативности и задачи управления антропогенными системами

Проведенное выше исследование даёт основание утверждать, что способность биологических систем к приспособительной эволюции опирается на ряд достаточно простых принципов, составляющих концепцию многоальтернативности:

– принцип многоуровневости строения и функционирования системы;

– принцип многообразия и разделения функций, активируемых в зависимости от текущих условий среды;

– принцип дискретности (модульности), обеспечивающий реализацию перечисленных выше принципов в результате комбинаций ограниченного дискретного набора элементарных модулей.

Остановимся на взаимосвязи этих принципов с задачами управления антропогенными (созданными человеком) системами и покажем их конструктивный характер, т.е. возможность использования для решения соответствующих прикладных задач.

Основной практической проблемой управления большими системами является проблема их высокой размерности – «неупрощаемой сложности», приводящей к динамической неопределённости их моделей и снижению показателей качества регулирования [52]. Чем сложнее искусственная система, тем труднее обеспечить её надёжную работоспособность, особенно в граничных, критических режимах функционирования.

Вместе с тем, биологические системы не испытывают никаких трудностей с ростом сложности своей структуры и числа внутренних взаимосвязей [24, 34]. Более того, как было показано выше, именно многообразии строения и способов функционирования обеспечивает биосистемам устойчивое существование и развитие в изменяющихся условиях внешней среды.

Это обстоятельство указывает на целесообразность проведения биологической аналогии и целенаправленного воспроизведения принципов многоальтернативности в задачах управления сложными системами.

В частности, известным приёмом построения систем управления является их декомпозиция на несколько иерархических уровней, каждый из которых «вступает в работу» по мере исчерпания материальных или временных ресурсов нижестоящего уровня. Развитие этого приёма, начавшееся с простейших систем подчинённого регулирования, привело в настоящее время к созданию отдельных направлений в теории управления – гомеостатическому регулированию и магистральному управлению [1, 35, 53].

Принцип разделения функций нашёл своё применение в так называемых системах с переменной структурой, в которых

дискретное изменение закона управления осуществляется в соответствии с текущим состоянием системы в пространстве её координат. В системах обеспечения безопасности технологических процессов используется так называемый диверсный (от англ. diversity – разнообразие) подход к их построению, предусматривающий резервирование функций системы на физически различной элементной базе: программные средства резервируются аппаратными, энергозависимые – энергонезависимыми (пассивными) и т.п. [40].

Принцип модульности наиболее востребован в высоконадежных вычислительных и энергетических системах, обеспечивая иерархическую структуру и многообразие режимов функционирования этих систем [25].

С подробными примерами использования принципов многоальтернативности в технических системах управления можно познакомиться в уже упоминавшейся работе [39].

Таким образом, в широком смысле эволюционные принципы многоальтернативности являются составной частью общих кибернетических принципов построения открытых систем управления сложными объектами как естественного, так и искусственного происхождения [39, 40]. Можно констатировать, что кибернетическая сущность биологической эволюции в целом как процесса обработки информации привела в настоящее время к формированию нового научного направления – «эволюционная кибернетика» [46, 47, 50].

6. Заключение

Изложенный анализ кибернетических моделей эволюционного поведения самоорганизующихся систем позволяет установить, что в основе этого поведения лежит общая системообразующая стратегия – стратегия многоальтернативности.

На добиологическом этапе возникновения жизни эта стратегия выражается в перекрёстных мутационных вариациях селективной ценности макромолекул, исключающих полное доминирование только одного типа из них, т.е. обеспечивающих совместное, но в то же время конкурирующее существование

разнообразных типов макромолекул. В гомогенной среде устойчивая репликация этих молекул становится невозможной.

Для биосистем на уровне популяций определяющим условием эволюции является увеличение генетического многообразия популяции со скоростью, превышающей скорость потока критических событий внешней среды. Нарушение этого условия, обусловленное, например, падением численности популяции ниже некоторого критического значения, приводит к её вырождению.

Эволюционные процессы в крупных экосистемах принципиально осуществимы только в многоуровневой иерархической структуре системы при наличии многообразия видов с дифференцированными приспособительными функциями на каждом её уровне. Результаты моделирования показали, что с увеличением структурного и видового многообразия устойчивость экосистемы к кризисным ситуациям и её способность к сохранению сбалансированной траектории своего развития также возрастает. Эта уникальное эволюционное свойство «неусложняемой простоты» сложных биологических систем является следствием многоальтернативной стратегии их строения и функционирования.

Рассматривая результаты проведённого исследования с прикладных – кибернетических позиций, можно сформулировать ряд достаточно простых по отдельности конструктивных принципов, составляющих содержание эволюционной концепции многоальтернативности:

- принцип многоуровневости и иерархии строения и функционирования, обеспечивающий возникновение в сложных системах свойства гомеостаза;

- принцип многообразия и разделения функций подсистем, позволяющий реализовать адаптивную передачу управления между ними и высокую гибкость системы в целом в условиях её открытого взаимодействия с изменяющейся внешней средой;

- принцип модульности, порождающий комбинаторное многообразие вариантов построения и возможных режимов работы системы при ограниченном количестве отличающихся типовых модулей.

Реализация этих принципов на практике снимает остающееся в настоящее время актуальным «проклятие размерности» с управляющих систем высокой сложности, создаваемых человеком.

Литература

1. АБАКУМОВ А.И. *Модели Неймана-Гейла*. – Владивосток: ДВГУ, 2004. – 44 с.
2. АЛЕКСЕЕВ А.С., ДМИТРИЕВ В.Ю., ПОНОМАРЕНКО А.Г. *Эволюция таксономического разнообразия*. – М.: Геос, 2001. – 126 с.
3. АЛЕЩЕНКО Г.М., БУКВАРЕВА Е.Н. *Двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия* // Известия РАН. Серия биологическая. – 2010. – №1. – С. 5–15.
4. АЛТУХОВ Ю.П. *Генетические процессы в популяциях*. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
5. АНДРЕЕВА С.И., АНДРЕЕВ Н.И. *Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса*. – Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2003. – 382 с.
6. БАКАНОВ А.И. *О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем* / В кн. Количественные методы экологии и гидробиологии (сб. науч. тр.). – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – С. 10–21.
7. БЕРНИ Д. *Большая иллюстрированная энциклопедия живой природы*. – М.: Махаон, 2006. – 320 с.
8. БИГОН М., ХАРПЕР ДЖ., ТАУНСЕНД К. *Экология. Особи, популяции и сообщества*: В 2-х т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
9. БИГОН М., ХАРПЕР ДЖ., ТАУНСЕНД К. *Экология. Особи, популяции и сообщества*: В 2-х т. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.

10. БОГДАНОВ А.В., ВАСИН А.А. *Модели адаптивно-подражательного поведения: I. Связь с равновесиями Нэша и решениями по доминированию* // Известия Российской академии наук. Теория и системы управления. – 2002. – №1. – С. 102–111.
11. ВАВИЛОВ Н.И. *Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости*. – Л.: Наука, 1987. – 256 с.
12. ВЕНТЦЕЛЬ Е.С., ОВЧАРОВ Л.А. *Теория случайных процессов и её инженерные приложения*. – М.: Высш. шк., 2000. – 383 с.
13. ВЕРНАДСКИЙ В.И. *Биосфера и ноосфера*. – М.: Айрис-пресс, 2012. – 576 с.
14. ВЕРНАДСКИЙ В.И. *Научная мысль как планетное явление*. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
15. ВОЛЬТЕРРА В. *Математическая теория борьбы за существование*. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
16. ГАЛИМОВ Э.М. *Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции*. – М.: Едиториал УРСС, 2006. – 256 с.
17. ГРИНИН Л.Е., МАРКОВ А.В., КОРОТАЕВ А.В. *Макроэволюция в живой природе и обществе*. – М.: Либроком, 2009. – 248 с.
18. ДАРВИН Ч. *Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. – С-Пб: Наука, 2001. – 568 с.
19. ДОКИНЗ Р. *Эгоистичный ген*. – М.: Изд. АСТ, 2013. – 512 с.
20. ЕСЬКОВ К.Ю. *Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней*. – М.: ЭНАС, 2014. – 312 с.
21. ЗАСЛАВСКИЙ Б.Г., ПОЛУЭКТОВ Р.А. *Управление экологическими системами*. – М.: Наука, 1988. – 296 с.
22. ИОРДАНСКИЙ Н.Н. *Эволюция жизни*. – М.: Академия, 2001. – 425 с.
23. КИМУРА М. *Молекулярная эволюция: теория нейтральности*. – М.: Мир, 1985. – 394 с.

24. КОЛЕСНИКОВ А.А. *Синергетическая теория управления: концепция, методы, тенденции развития* // Известия Южного федерального университета. Технические науки. – 2001. – Т. 23, №5. – С. 7–27.
25. КОЛМОГОРОВ А.Н. *Три подхода к определению понятия «количество информации»* // Проблемы передачи информации. – 1965. – Т. 1, вып. 1. – С. 3–11.
26. КОЛМОГОРОВ А.Н. *Качественное изучение математических моделей популяций* / В кн. Проблемы кибернетики, Вып. 25. – М.: Наука, 1972. – С. 100–106.
27. КОРОСТЫШЕВСКИЙ М.А., ШТАБНОЙ М.Р., РАТ-НЕР В.А. *О некоторых стохастических закономерностях эволюционного процесса* / В кн. Вопросы математической генетики. – Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1974. – С. 5-32.
28. КРАСИЛОВ В.А. *Нерешённые вопросы теории эволюции.* – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 138 с.
29. КЭРОЛЛ Ш.Б. *Закон «джунглей». В поисках формулы жизни.* – С-Пб.: Питер, 2017. – 304 с.
30. ЛАМАРК Ж.Б. *Философия зоологии.* Т. 1. – М.: ОГИЗ-Биомедгиз, 1935. – 330 с.
31. ЛАМАРК Ж.Б. *Философия зоологии.* Т. 2. – М.: ОГИЗ-Биомедгиз, 1937. – 483 с
32. ЛЕВЧЕНКО В.Ф. *Биосфера: этапы жизни.* – С-Пб.: Своё издательство, 2012. – 264 с.
33. МЕНДЕЛЬ Г. *Опыты над растительными гибридами.* – М.: Наука, 1965. – 159 с.
34. НЕЙМАН ДЖ. ФОН. *Теория самовоспроизводящихся автоматов.* – М.: URSS, 2010. – 384 с.
35. НОВИКОВ Д.А. *Теория управления организационными системами.* – М.: МПСИ, 2005. – 584 с.
36. ОДУМ Ю.П. *Экология.* Т. 2. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
37. ПАВЛОВ Д.С., БУКВАРЕВА Е.Н. *Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества* // Вестник РАН. – 2007. – Т. 77, №11. – С. 974–986.

38. ПОДВАЛЬНЫЙ С.Л. *Многоальтернативные системы: обзор и классификация* // Системы управления и информационные технологии. – 2012. – №2. – С. 4–13.
39. ПОДВАЛЬНЫЙ С.Л., ВАСИЛЬЕВ Е.М. *Многоальтернативное управление открытыми системами: концепция, состояние и перспективы* // Управление большими системами. – 2014. – Вып. 48. – С. 6–58.
40. ПОДВАЛЬНЫЙ С.Л., ВАСИЛЬЕВ Е.М. *Концепция многоальтернативности в живых и неживых структурах* // Онтология проектирования. – 2016. – Т. 6, №3(21). – С. 355–367.
41. ПОНОМАРЕНКО А.Г., ДМИТРИЕВ В.Ю. *Эволюция разнообразия и устойчивость экосистем* / В кн. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М: Наука, 1993. – С. 54–59.
42. РАТНЕР В.А. *Блочно-модульный принцип организации и эволюции молекулярно-генетических систем управления* // Генетика. – 1992. – Т.28, №2. – С. 5–23.
43. РАТНЕР В.А. *Математическая популяционная генетика*. – Новосибирск: Наука, 1977. – 128 с.
44. РАТНЕР В.А. *Молекулярно-генетическая система управления* // Природа. – 2001. – №3. – С. 16–22.
45. РАТНЕР В.А., ШАМИН В.В. *Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологических организаций. Соответствие общих свойств и конструктивных особенностей коллективов макромолекул* // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, №1. – С. 51–61.
46. РЕДЬКО В.Г. *Эволюция, нейронные сети, интеллект. Модели и концепции эволюционной кибернетики*. – М.: Либроком, 2013. – 224 с.
47. РЕДЬКО В.Г. *Эволюционная кибернетика*. – М.: Наука, 2003. – 155 с.
48. СВИРЕЖЕВ Ю.М., ЛОГОФЕТ Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. – М.: Наука, 1978. – 352 с.

49. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., ВОРОНЦОВ Н.Н., ЯБЛОКОВ А.В. *Краткий очерк теории эволюции*. – М.: Наука, 1977. – 303 с.
50. ТУРЧИН В.Ф. *Феномен науки. Кибернетический подход к эволюции*. – М.: ЭТС, 2000. – 368 с.
51. ФАЙСТЕЛЬ Р., РОМАНОВСКИЙ Ю.М., ВАСИЛЬЕВ В.А. *Эволюция гиперциклов Эйгена, протекающих в коацерватах* // Биофизика. – 1980. – Т. 25, №5. – С. 882–887.
52. ФИЛИМОНОВ Н.Б. *Методологический кризис «всепобеждающей математизации» современной теории управления* // Мехатроника, автоматизация, управление. – 2016. – Т. 17, №5. – С. 291–300.
53. ЧЕРЕМНЫХ Ю.Н. *Качественное исследование оптимальных траекторий динамических моделей экономики. Вопросы магистральной теории*. – М.: Изд-во Моск. университета, 1975. – 183 с.
54. ЧЕТВЕРИКОВ С.С. *Проблемы общей биологии и генетики*. – Новосибирск: Наука, 1983. – 273 с.
55. ЭЙГЕН М. *Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул*. – М.: Мир, 1973. – 224 с.
56. ЭЛТОН Ч. *Экология нашествий животных и растений*. – М.: Изд. иностр. лит., 1960. – 231 с.
57. ЭШБИ У.Р. *Введение в кибернетику*. – М.: КомКнига, 2005. – 432 с.
58. ЯБЛОКОВ А.В. *Популяционная биология*. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
59. ANDERSON P.W. *Suggested model for prebiotic evolution: the use of chaos* // Proc. of the National Academy of Sciences of the USA. – 1983. – Vol. 80, No. 11. – P. 3386–3390.
60. *Convention on Biological Diversity // Treaty Series*. New York: United Nations. – 2001. – Vol. 1760. – I. Nos. 30690. – P. 79–307.
61. COPE E.D. *The primary factors of organic evolution*. – Sydney: Wentworth Press, 2016. – 588 p.
62. CRICK F.H. *The origin of the genetic code* // J. of Molecular Biology. – 1968. – Vol. 38, No. 3. – P. 367–379.

63. DYSON F.J. *A model for the origin of life* // J. of Molecular Evolution. – 1982. – Vol. 18, No. 5. – P. 344–350.
64. EIGEN M., GARDINER W., SCHUSTER P., WINKLER-OSWATICH R. *The origin of genetic information* // Scientific American. – 1981. – Vol. 244, No. 4. – P. 88–118.
65. FISHER R.A. *The genetical theory of natural selection*. – Oxford: Oxford University Press, 1999. – 318 p.
66. HOOPER D.U. CHAPIN F.S. III, EWEL J.J. et al. *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research* // Ecol. Monographs. – 2005. – Vol. 75. – P. 3–35.
67. LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI P. et al. *Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges* // Science. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.
68. ROKHSAR D.S., ANDERSON P.W., STEIN D.L. *Selforganization in prebiological system: Simulations of model for the origin of genetic information* // J. of Molecular Evolution. – 1986. – Vol. 23, No. 2. – P. 119–126.
69. ROONEY N., MCCANN K., GELLNER G., MOORE J.C. *Structural asymmetry and the stability of diverse food webs* // Nature. – 2006. – Vol. 442. – P. 265–269.
70. TILMAN D. *Causes, consequences and ethics of biodiversity* // Nature. – 2000. – Vol. 405. – P. 208–211.
71. WHITE D.H. *A theory for the origin of a self-replicating chemical system / Natural selection of the autogen from short random oligomers* // J. of Molecular Evolution. – 1980. – Vol. 16, No. 2. – P. 121–147.

MULTI-ALTERNATIVITY: THE EVOLUTIONARY STRATEGY OF BIOLOGICAL SYSTEMS

Semen Podvalny, Voronezh State Technical University, Voronezh, Doctor of Science, professor (spodvalny@yandex.ru).

Eugeny Vasiljev, Voronezh State Technical University, Voronezh, Cand.Sc., assistant professor (vgtu-aits@yandex.ru).

Abstract: The article describes the results of mathematical modeling and quantitative analysis of the biological properties of diversity. The aim of the work is a methodological generalization of this property of living nature in the form of a cybernetic concept of multi-alternativeity as an evolutionary strategy for the functioning of complex systems. The study of the pre-biological stage of life origin, conducted on quasi-species and sisers models, showed that for the stable existence of macromolecules capable of self-replication, they must have cross mutational flows generating a variety of competing types of molecules. Analysis of the process of molecular genetic evolution at the level of populations was carried out on the model of the Markov random process with discrete states and allowed to quantitatively substantiate the condition of intra-species evolution: the growth rate of the genetic diversity of the population must exceed the rate of occurrence of environmental conditions that threaten its existence. To model evolutionary processes in a complex multi-level ecosystem with a closed trophic cycle, differential equations of mass balance were used for each trophic level of the hierarchy, taking into account the exchange of energy with the external environment as a mass of an equivalent substance. The results of ecosystem modeling showed that when a critical event occurs in it, the diversity of species due to the redistribution of their biomass again brings the system to the trajectory of balanced growth, and the presence of a hierarchical structure as a result of the influence of interlayer feedbacks significantly speeds up this process and makes it monotonous. The results of the work formulate a number of substantive principles that make up the concept of multi-alternative: the principles of the many-leveledness, separation of functions and discreteness. The constructive nature of these principles opens the possibility of practical implementation of the multi-alternative strategy in the construction of complex control systems for various purposes.

Keywords: mechanisms of evolution, evolutionary cybernetics, concept of multi-alternative.

УДК 007:575.85

ББК 22.18 28.02

DOI: <https://doi.org/10.25728/ubs.2019.77.6>

*Статья представлена к публикации
членом редакционной коллегии Я.И. Квинто.*

Поступила в редакцию 15.09.2017.

Опубликована 31.01.2019.