

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ТРОФИЧЕСКИ ЗАМКНУТЫХ СООБЩЕСТВ С КОМПЕНСАТОРНЫМ И НЕКОМПЕНСАТОРНЫМ МЕТАБОЛИЗМОМ

С.А. Лашин^{1,2}, В.В. Суслов¹, Ю.Г. Матушкин^{1,2}

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: lashin@bionet.nsc.ru;

² Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

Проведено сравнительное моделирование динамики адаптивности и биоразнообразия популяций симбиотических одноклеточных гаплоидных асексуальных организмов, обитающих в биотопе конечного объема, в который извне поступает неспецифический субстрат (НС), необходимый всем особям. Симбиотичность заключается в обмене между популяциями специфическими субстратами. С помощью оригинального комплекса программ «Эволюционный конструктор», позволяющего варьировать и генетическую, и трофическую структуру модели, показано, что при сублетальном голодании по НС популяции с компенсаторным метаболизмом (недостаток НС может быть частично компенсирован благодаря коэволюции симбионтов) обладают лучшей адаптируемостью (мутация в одной из популяций спасает все популяции симбионтов), но постепенно теряют биоразнообразие. Популяции с некомпенсаторным метаболизмом, напротив, сохраняют биоразнообразие вплоть до вымирания. Для популяций с компенсаторным метаболизмом выявлено критическое соотношение численности популяции и притока НС, при котором субституционный груз замены нормального аллеля на мутантный выдержать невозможно. Обсуждаются недостатки и преимущества эволюционной стратегии формирования биоты на базе немногих таксонов – универсалов и стратегии, связанной с поддержанием высокого биоразнообразия.

Ключевые слова: моделирование эволюции, горизонтальный перенос.

Введение

Жизнь на Земле существует в форме взаимодействующих сообществ двух типов: популяций и экосистем. Популяции обеспечивают возможность воспроизводства и осуществления дарвинова отбора. Обмен веществом и энергией как с внешней средой, так и между популяциями – одна из основных функций экосистем, в результате которой обеспечиваются условия для воспроизводства организмов (Камшилов, 1974; Маргалев, 1992; Жерихин, 1994). Значит, любой эволюционный процесс логично рассматривать взаимодополнительно: как с популяционной, так и с экосистемной точек зрения. Следовательно, эволюционный успех носителя того или иного генотипа связан не только с фиксацией в популяции, но и с влиянием такой популяции на функционирование экосистемы. Однако в

отличие от популяции принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе) не позволяет однозначно связать успех с численностью или частотой генотипа в экосистеме. Определение эволюционного успеха генотипа (вида, таксона) можно дать лишь через успех экосистемы в целом (Камшилов, 1974; Маргалев, 1992; Жерихин, 1994).

Так как внешняя среда постоянно меняется, эволюционный успех в общем виде можно определить как снижение вероятности гибели сообщества от неопределенных, непредвиденных причин (Красилов, 1986). Можно выделить два универсальных способа достижения такого успеха: способность к постоянному поиску новых потоков энергии и вещества (Левченко, 1993, 2003) и повышение стабильности и замкнутости системы (Одум, 1986). Если исключить миграцию извне, у экосистем остается

единственный способ достижения такого успеха – дарвинов отбор в популяциях. Таким образом, эволюционный успех связан с балансом двух характеристик: устойчивости (способности сохранять структуру и гомеостаз несмотря на изменения внешней среды) и адаптируемости (способности отвечать на неконтролируемые изменения среды¹ за счет неопределенной изменчивости).

Из вышесказанного следует, что программная среда для моделирования эволюции должна не только обеспечить анализ определенного статического (структурно) состояния экосистемы, но и давать возможность расчета практически любых вариантов экосистем, могущих возникнуть на базе такого эталона за счет его динамики (обратимые изменения), развития (закономерные необратимые изменения) и эволюции (спонтанные изменения в закономерностях развития, тестируемые отбором).

В настоящее время создано около 4 тыс. моделей динамики экосистем (Jørgensen, 1995, 1999). Их можно разбить на портретные (индивидуально-ориентированные), обобщенные и структурно-динамические (оптимизационные) (Левченко, 1993; Jørgensen, 1999; Fog, 2000; Суховольский, 2004). Подробные портретные модели наглядны, но вычислительно сложны (в идеале каждая особь требует описания), трудно расширяемы и статичны – их структура в ходе численных расчетов меняется лишь в преддетерминированных экспериментатором пределах. Обобщенные модели вычислительно проще, за что приходится платить меньшей подробностью описания, опуская детали структуры экосистем или задавая их в неявном виде путем взаимозависимых коэффициентов. В структурно-динамическом (оптимизационном) моделировании проблема сложности описания реального биоразнообразия решается путем анализа обобщенных целевых функций (максимум используемой энергии, минимальная энтропия, максимум биомассы и др.) с ним связанных.

¹ Дж. Хаксли (Huxley, 1943, 1954) выделял третий путь к эволюционному успеху – контроль над средой, за что его упрекали в антропоцентризме. Этот путь часто реализуется в паразитарных экосистемах: паразит изменяет половозрастную структуру популяции хозяина (Горячева, 2004; Юрлова, 2003) и даже его поведение (Bakker *et al.*, 1997; Hansen, Poulin, 2005), не говоря уже о подавлении иммунитета (Супотницкий, 2005).

Так, в работе G. Vendoricchio и S.E. Jørgensen (1997) предложена целевая функция «максимальная запасенная экзергия». Она позволяет оценивать для каждого таксона в экосистеме не только биомассу, но и количество информации, отталкиваясь от среднего количества генов в его геноме. Такой способ позволяет хорошо моделировать эволюцию экосистем, состоящих из эволюционно далеких таксонов.

Важной особенностью развиваемой авторами методики пошагового моделирования, реализованной в комплексе программ «Эволюционный конструктор» (ЭК), является возможность гибкого варьирования степени детальности описания моделируемых объектов. Это достигается посредством арифметики генетических спектров (см. Материалы и методы). Таким образом, модели, реализованные на ЭК, могут по желанию пользователя приближаться как к обобщенным, так и к портретным моделям, не являясь в чистом виде ни одной из них (Lashin *et al.*, 2007; Лашин и др., 2008). ЭК также позволяет в ходе моделирования изменять трофическую структуру взаимоотношений между популяциями и трофический спектр отдельных популяций (что может выражаться в изменении числа переменных модели) за счет мутаций, горизонтального переноса генов, внутри- и межвидовой конкуренции и отбора. Под трофической структурой подразумеваем организацию сообщества, основанную на трофических взаимоотношениях популяций, под трофическим спектром – набор кормов, необходимый для нормальной жизнедеятельности представителей отдельных популяций, и их количественную пропорцию, а в некоторых случаях – замещаемость кормов (Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Спектр мутаций принципиально не преддетерминирован, хотя может быть ограничен, например, исходя из вычислительных мощностей. ЭК позволяет варьировать степень портретности описания модели, что соответствует реальному эволюционному процессу (отбор может быть как индивидуальным, так и групповым) и позволяет при необходимости оценивать поведение целевых функций.

В природе часто наблюдается компенсация используемых ресурсов (Одум, 1986; Бигон и др., 1989), когда недостаток одного из них вид частично компенсирует за счет другого (закон

компенсации ресурсов Рюбеля (Rubel, 1935)), либо взаимодействие ресурсов изменяет потребность вида в одном из них (кондиционирование ресурсов) (Беклемишев, 1970; Одум, 1986).

В данной работе проведено сравнительное моделирование динамики устойчивости, адаптируемости и биоразнообразия трофически замкнутых сообществ с компенсаторным и некомпенсаторным типами метаболизма. Нужно подчеркнуть, что все обсуждение проводится в предположении о стабильном состоянии экосистемы (стационарном или циклически изменяющемся), без которого говорить о длительном существовании экосистемы вообще нет смысла. Обычно в моделях экосистем описание метаболизма особей не отличается от описания химической реакции, имеющей постоянные стехиометрические коэффициенты. Набор таких коэффициентов задает условия существования вида, подчиняющиеся закону минимума Либиха, сформулированному в 1840 г. (Одум, 1986).

Материалы и методы

При разработке ЭК мы исходили из того, что отбору в подавляющем большинстве случаев все равно, каким образом в онтогенезе формируются признаки, нужные для выполнения какой-либо биологической функции (Гаузе, 1941; Шмальгаузен, 1968; Черданцев, 2003). Многочисленные примеры конвергенции подтверждают, что это допущение соответствует реальности. Действительно, отбор может влиять на онтогенетический процесс лишь в случае неустойчивости такового процесса (Шмальгаузен, 1968; Иорданский, 2004; Гунбин и др., 2007), что опять-таки проявляется в высокой вариабельности признаков – в аномально широкой норме реакции на популяционном уровне (Беляев, 1979) или на уровне высоких таксонов – при отсутствии выраженного архетипа² (Рожнов, 2006). Эволюционное формирование взаимной скоррелированности признаков (архетипа) ограничивает их варьирование. Как генетические, так и палеонтологические данные подтверждают, что период высокой вариабельности

² Архетип – своего рода стандарт таксона, инвариантная комбинация признаков, определяющая основные характеристики представителей таксона (Заварзин, 1973; Любарский, 1993; Vasilyeva, 1999).

фенотипа в филогенезе относительно краток – большую часть своей жизни таксон имеет устойчивый архетип. С момента возникновения такой корреляционной решетки филогенетическая классификация начинает хорошо совпадать с типологической (сходство = родство) (Заварзин, 1973; Vasilyeva, 1999). Этот факт позволил существенно упростить подход к описанию биоразнообразия в ЭК.

В ЭК проблема сложности описания биоразнообразия элементов экосистем решена путем отказа от априорного выделения как классов элементов, так и филетических отношений между классами. Любой элемент (особь, популяция, вид) не выделяется априорно, а определяется (и переопределяется в ходе расчетов) по комбинации значений нескольких признаков (Lashin *et al.*, 2007; Лашин и др., 2008). В текущей версии ЭК это: 1) множество потребляемых субстратов; 2) множество продуцируемых продуктов; 3) множество скоростей (эффективностей) утилизации соответствующих субстратов и синтеза соответствующих продуктов.

Считается, что каждому признаку соответствует конкретный ген (потенциально подверженный мутациям), благодаря чему признак может наследоваться и изменяться. Таким образом, *ген в ЭК представляет собой единицу наследования.*

В текущей версии ЭК моделирует коэволюцию популяций трофически связанных одноклеточных асексуальных гаплоидных организмов (особей или клеток), обитающих в *окружающей среде* конечного объема с идеальным перемешиванием. С внешним миром окружающая среда связана *процессами притока и оттока* субстратов и особей. Особи могут потреблять *субстраты* и секретировать *продукты*. Генотип особи состоит из генов потребления субстратов, генов производства продуктов, при этом варианты (аллели) генов различаются по обеспечиваемой ими эффективности соответствующих процессов. Гены могут мутировать, вследствие чего количественно меняется соответствующая эффективность (Lashin *et al.*, 2007; Лашин и др., 2008)³. Баланс между группами генов определяет фенотип особи – ее потребность в субстратах,

³ Мутации по генам неспецифического субстрата в текущей версии летальны. Также возможен горизонтальный перенос генов между организмами (Lashin *et al.*, 2007; Лашин и др., 2008).

способность конкурировать за них и использовать их для производства других субстратов и размножения. Особи объединяются в *популяции* по принципу генетической близости. Популяции образуют *трофически связанные сети*. Продукты, секретируемые одной популяцией, могут служить субстратами для другой популяции (популяций), влияя на ее размножение. Продукты/субстраты, секретируемые популяциями, будем называть *специфическими*. Концентрация специфических субстратов в окружающей среде определяется отношением скорости их синтеза к скорости их потребления, а также к скорости и концентрации оттока. Существуют также *неспецифические общие субстраты*, чье присутствие необходимо для жизни всех особей. Концентрации неспецифических субстратов в окружающей среде зависят от соотношения притока и оттока и от интенсивности их потребления. На рис. 1 представлена схема основных объектов и процессов предлагаемой методики моделирования (показан случай с единственным неспецифическим субстратом N_1).

Сочетание портретного и обобщенного подходов моделирования позволяет вычислительно эффективно моделировать полиморфизм по многим генам, изменения генетической

структуры популяций, ведущие к значительной перестройке структуры модели (вплоть до изменения числа уравнений и переменных). К таким изменениям относятся как изменения частот аллелей вследствие отбора и мутаций, так и горизонтальный перенос генетического материала (Lashin *et al.*, 2007; Лашин и др., 2008). Также ЭК позволяет задавать различные стратегии размножения и трофические спектры для разных популяций.

Результаты

Сравнивается эволюция двух трофических колец (ТК) при сублетальном дефиците большинства субстратов. В обоих случаях популяции, выделяя специфические субстраты, активируют развитие соседа по ТК. Для простоты на рисунках количество популяций в ТК ограничивалось тремя: популяция P_1 утилизирует специфический субстрат S_1 , продуцируемый P_3 , и сама продуцирует специфический субстрат S_2 ; P_2 утилизирует S_2 и продуцирует S_3 , который в свою очередь потребляется популяцией P_3 (рис. 2). Кроме того, все популяции нуждаются в едином для всех неспецифическом субстрате N , вводимом

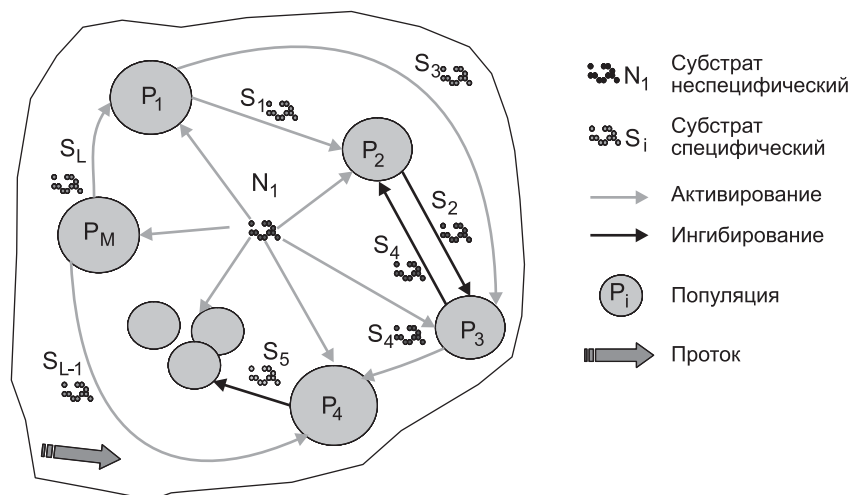


Рис. 1. Схема основных объектов и процессов, моделируемых в ЭК.

В проточной системе находятся популяции (P_1, P_2, \dots, P_n) и поступает неспецифический субстрат N_1 . Популяции потребляют специфические субстраты, которые синтезируются и секретируются соответствующими популяциями. Например популяция P_1 потребляет один специфический субстрат S_L и секретирует два специфических субстрата: S_1 (потребляется популяцией P_2) и S_3 (потребляется популяцией P_3). Специфические субстраты могут активировать или ингибировать рост популяций, например, субстрат S_4 активировать рост популяции P_4 и ингибирует рост P_2 .

в систему извне. Рассматривались два типа ТК с разной трофической популяций. В одном случае дефицит (но не полное отсутствие) неспецифического субстрата в среде частично может быть компенсирован высокой концентрацией специфических субстратов (закон компенсации Рюбеля – ТК-Р). В другом случае отсутствие или недостаток неспецифического или специфического субстрата не могут быть компенсированы и являются критическими для популяции (закон минимума Либиха – ТК-Л).

Расчет прироста популяции ТК-Р проводился по формуле:

$$F_1(n_0, r_0, \vec{S}, \vec{C}, P) = \Delta P = \left(r_0 n_0(P) \cdot \sum_{i \in I_{consumed}} c_i s_i \right)^{1/2} - k_{flow} \cdot P - k_{death} \cdot P^2, \quad (1)$$

где P – размер популяции (количество клеток); n_0 – количество неспецифического субстрата, потребленного популяцией из среды; r_0 – эффективность утилизации неспецифического субстрата (значение признака, определяемое одним геном); \vec{S} – вектор значений специфических субстратов, потребленных популяцией из среды; \vec{C} – вектор скоростей утилизации соответствующих специфических субстратов (вектор значений признаков, определяемых соответствующими генами); $I_{consumed}$ – множество индексов специфических субстратов, утилизируемых данной популяцией; k_{flow} – скорость

$$F_2(n_0, r_0, \vec{S}, \vec{C}, P) = \Delta P = P \cdot \frac{\left(\frac{n_0/P}{K_{01}(r_0)} \right)}{1 + \left(\frac{n_0/P}{K_{02}(r_0)} \right)} \cdot \prod_{i \in I_{consumed}} \frac{\left(\frac{s_i/P}{K_{i1}(c_i)} \right)^2}{1 + \left(\frac{s_i/P}{K_{i2}(c_i)} \right)^2} - k_{flow} \cdot P - k_{death} \cdot P^2, \quad (2)$$

где K_{01} , K_{02} , K_{i1} , K_{i2} – константы эффективности потребления неспецифического и специфических субстратов, которые зависят от соответствующих признаков вектора \vec{C} . Остальные обозначения аналогичны формуле (1).

Параметры модели (скорость притока/оттока субстратов, смертность, эффективность потребления/продукции) и начальные данные (размеры популяций и концентрации субстратов) были подобраны так, чтобы в сублетальных условиях окружающей среды короткий период

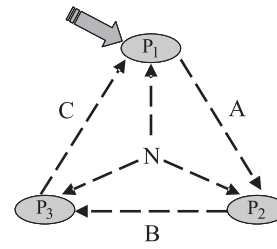


Рис. 2. Схема моделируемого ТК.

Пунктирные стрелки – активирующие субстрат-продуктные отношения; толстая стрелка – мутация в клетке популяции P_1 , увеличивающая эффективность утилизации субстрата С.

протока в окружающей среде; k_{death} – коэффициент смертности.

Согласно формуле, каждая популяция ТК-Р утилизирует один неспецифический субстрат n_0 и один или несколько специфических субстратов. Количество утилизируемых специфических субстратов определяется количеством положительных компонент вектора \vec{C} (с номерами из множества $I_{consumed}$). Остальные компоненты вектора \vec{C} – нулевые, т. е. популяция неспособна их потреблять.

Расчет прироста популяции ТК-Л проводился по формуле:

роста численности популяций сменялся постепенным снижением численности, вплоть до полного вымирания всего ТК (в разных симуляциях – в течение 100–300 поколений). Мутация приводила к росту эффективности утилизации специфического субстрата. В результате из популяции P_k выделялась популяция P'_k , конкурентно вытеснявшая материнскую популяцию.

Моделирование показало, что без таких мутаций гибнут как ТК-Р, так и ТК-Л, причем

время их жизни было одного порядка. Фиксация одной из популяций ТК-Л мутации ведет к кратковременному росту численности всех популяций ТК, но не меняет предельный режим функционирования – время жизни кольца растет незначительно (рис. 3). Лидирующую по биомассе популяцию P'_k быстро догоняют популяции-соседи, так что соотношение биомасс меняется незначительно. Фиксация мутаций в ТК-Р либо на порядок увеличивает время жизни популяций ТК, либо спасает ТК от вымирания (рис. 4). Популяция P'_k обгоняет по численности своих соседей. Таким образом, ТК-Л вплоть до вымирания сохраняет биоразнообразие – популяции синхронно снижают численность и гибнут. Напротив, ТК-Р, вымирая, постепенно снижает разнообразие. Следовательно, ТК-Л потенциально может восстановить и совокупную биомассу, и биоразнообразие (например, если случайно вырастет поступление N), а восстановление совокупной биомассы ТК-Р вовсе не значит восстановления биоразнообразия.

Моделирование также показало, что для ТК-Р характерно критическое соотношение численности популяции и притока N , при котором никакие мутации не спасут популяцию, а с ней и ТК от вымирания (рис. 4). При этом в трофическом кольце популяций складывается интересная ситуация: сразу после появления адаптивной мутации P'_k кольцу, чтобы выжить, необходимо поддерживать высокую численность инадаптивной популяции P_k . Только в таком случае будет обеспечен спасительный быстрый рост численности P'_k . Когда же популяция P'_k достигнет достаточной численности, трофическому кольцу станет выгодна элиминация P_k – она становится генетическим грузом. Но быстро сбросить этот груз уже невозможно, и трофическое кольцо вымирает.

Обсуждение

Моделирование показало существенно лучшую адаптируемость ТК-Р по сравнению с ТК-Л. Фиксация полезных мутаций даже в одной популяции ТК-Р увеличивала устойчивость всей системы, существенно продлевая время ее жизни, т. е. давая ей дополнительный шанс дождаться конца голодовки, либо вовсе спасала ТК от вымирания за счет оптимизации

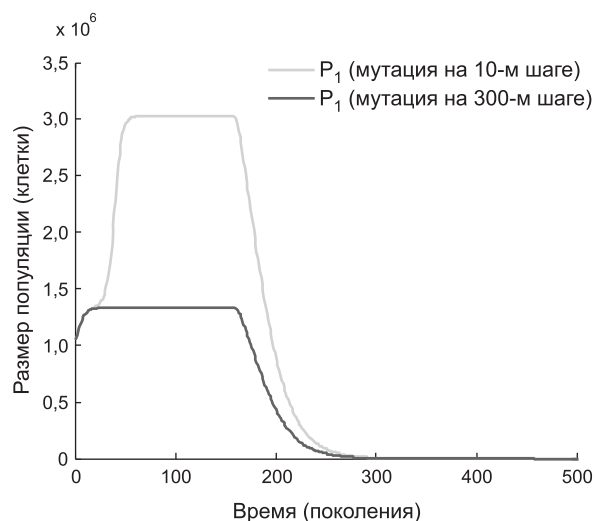


Рис. 3. Динамика популяции P_1 в 2 ТК-Л после мутаций, произошедших на 10-м и 300-м шагах соответственно. Ни одна из мутаций не смогла «спасти» популяции вне зависимости от времени возникновения.

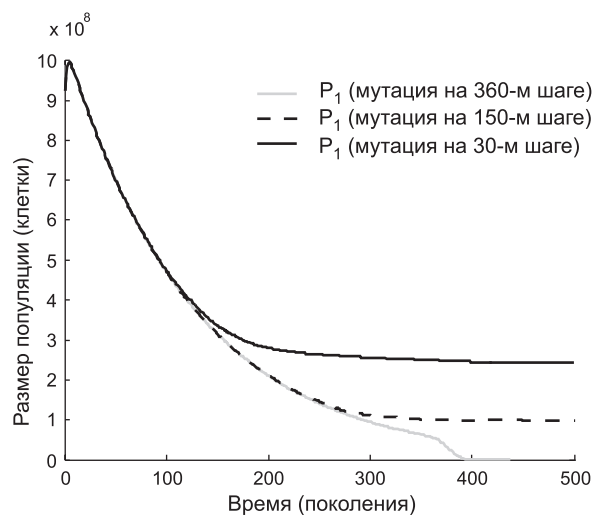


Рис. 4. Динамика популяции P_1 в 3 ТК-Р после мутаций, произошедших на 360-м, 150-м и 30-м шагах. Мутации на 30-м и 150-м шагах приводят к замедлению процесса вымирания (хотя тенденция все равно остается), а мутация на 360-м шаге не может «спасти» популяцию.

метаболизма. Тем не менее в мире существует множество таксонов, не способных в широких масштабах компенсировать один ресурс другим. Наиболее яркий пример – неспособность усваивать свободный азот у многих фотосинтезирующих эукариот (Анисимов и др., 1985). Эту особенность нельзя объяснить ни сложностью биохимической машины азотфиксации,

ни физиологическими запретами на создание такой машины, ни краткостью времени для эволюции. Наконец, ее нельзя объяснить и узкой специализацией эукариот-фотосинтетиков. Первыми фотосинтезирующими организмами были цианобактерии (Заварзин, 2001), они же явились предками хлоропластов у растений в ходе симбиогенеза (Степанова, 1985; Марков, Куликов, 2005). Несмотря на прокариотическую организацию и, следовательно, ограниченные размеры генома, цианобактерии сумели освоить азотфиксацию (хотя для этого в ряде случаев им пришлось пожертвовать способностью гетероцист к размножению) (Meeks *et al.*, 2001). Напротив, растения, имеющие несравненно большие геномы, утратили эту возможность, хотя впоследствии ряд таксонов независимо приобрел ее вторично, совершенно иным путем, вновь пойдя на симбиоз с прокариотами (Schultze, Kondorosi, 1998). Также можно привести незначительный процент видов животных, симбиогенно освоивших фотосинтез, хотя возможность компенсировать недостаток пищи автотрофией имеет очевидное адаптивное преимущество и независимо развивается у многих групп беспозвоночных (Назаров, 1981). Жесткая конкуренция с растениями вряд ли могла ограничить экспансию таких видов хотя бы потому, что кишечнополостные, освоившие такой симбиоз, успешно формируют коралловые рифы, занимающие огромные площади (Шепард, 1987). В периоды глобальных биосферных кризисов интенсивность конкуренции временно снижается. Несмотря на геологическую кратковременность таких периодов, времени оказывается достаточно, чтобы угнетенные таксоны, сформировав собственные экосистемы, добились доминирующего положения в биосфере (Каландадзе, Раутиан, 1993) (что и произошло с современными кораллами – рифовые экосистемы, первые из которых создали губки в кембрии, надолго исчезали из геологической летописи после каждого великого вымирания, чтобы затем постепенно возрождаться на базе других таксонов – мшанок, рудистов и, наконец, кораллов (Михайлова и др., 1989)).

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что первые автотрофные биоценозы появились более ~ 2 млрд лет назад и в их основе лежали организмы-универсалы – ци-

анобактерии. Это определило консерватизм цианобактериальных матов, которые дожили до нашего времени практически без изменений в трофической структуре, а также таксономическом (по крайней мере, на уровне порядка) составе (Заварзин, 2001). Однако около 850 млн лет назад цианобактериальные маты были существенно потеснены сообществами водорослевых лугов, чьими продуцентами были менее универсальные эукариоты. Эукариотические экосистемы отличались на порядок более высоким биоразнообразием (Закруткин, 1993; Федонкин, 2000). Аналогичная ситуация повторилась при освоении суши (Бурзин, 1998; Каратыгин, 2005). Почему же основным трендом эволюции жизни на Земле стало увеличение биоразнообразия за счет прогрессивной специализации и, как следствие – смены доминирующих таксонов, а не формирование биоты на базе немногих таксонов-универсалов?

Известно, что в смене условий на Земле прослеживается определенная циклика. Ее источником служат внешние эндогенные (геофизические) и экзогенные (астрономические) циклические процессы (Дажо, 1976; Dobretsov *et al.*, 2008). В результате поступление вещества и энергии в экосистему меняется. Чтобы сохранить общее значение этого потока постоянным, экосистема должна вести эволюционный поиск новых источников вещества и энергии (Левченко, 2003). В этом смысл принципа максимального давления жизни, согласно которому любой таксон, стремясь к экологической экспансии, постоянно увеличивает свое давление на среду (Вернадский, 1987). Таким образом, критическим параметром становится «способность к обучению» экосистемы. Ее можно оптимизировать, либо увеличив исходное биоразнообразие экосистемы, либо удлинив ее время жизни в условиях голодания.

Через определенный период времени внешняя циклика восстановит исходное значение потока вещества и энергии. Если этот период сравним с временем жизни долгоживущих экосистем (в нашей модели это ТК-Р), то при их низком разнообразии новые источники энергии и вещества, вполне возможно, так и не будут найдены. Напротив, в экосистемах, сохраняющих высокое биоразнообразие вплоть до вымирания, вероятность найти такой источник выше.

Тогда при восстановлении исходного значения потока новый источник прибавится к нему. Общее значение потока повысится (Левченко, 1993, 2003), предоставив экосистеме ресурсы для дальнейшей прогрессивной эволюции (II биогеохимический принцип-постулат В.И. Вернадского – эволюция идет в направлении роста интенсивности биогенной миграции атомов биосферы) (Вернадский, 1987). Таким образом, в долговременной перспективе у Либиховских систем появляется преимущество перед Рюбелевскими. Следует сразу отметить, что преимущество это носит, как и все эволюционные процессы, недетерминистский, вероятностный характер, тогда как преимущество по устойчивости детерминировано. Следовательно, по чисто стохастическим причинам даже при высоком биоразнообразии система может погибнуть. Это согласуется с постоянной сменой ведущих биот в ходе эволюции (Михайлова и др., 1989).

Благодарности

Работа частично поддержана грантом РФФИ № 06-04-49556; проектами № 10.7 по программе РАН «Молекулярная и клеточная биология» и № 18.13 по программе РАН «Происхождение и эволюция биосферы»; госконтрактом № 10104-37/П-18/110-327/180608/015 с ПИН РАН по подпрограмме 2 программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и грантом НШ-2447.2008.4. Научная школа Н.А. Колчанова «Биоинформатика и системная компьютерная биология».

Литература

- Анисимов А.А., Олонина Л.Н., Лукина Е.В. Эволюция систем минерального питания растений // Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985. С. 109–122.
- Беклемишев Н.В. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 90–138.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Бурзин М.Б. Докембрийские предтечи «пионеров суши» // Природа. 1998. № 3. С. 83–95.
- Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. 2 изд., М.: Наука, 1987. 339 с.
- Гаузе Г.Ф. Проблема стабилизирующего отбора // Журн. общ. биологии. 1941. Т. II. № 2. С. 193–209.
- Горячева И.И. Бактерии рода *Wolbachia* – репродуктивные паразиты членистоногих // Усп. соврем. биологии. 2004. Т. 124. № 3. С. 246–259.
- Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Молекулярно-генетические системы развития: динамика функционирования и молекулярная эволюция // Биохимия. 2007. Т. 73. № 2. С. 219–230.
- Дажо А. Основы экологии. М.: Прогресс, 1976. 450 с.
- Жерихин В.В. Эволюционная биоценология. Проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Заварзин Г.А. Становление биосферы // Вестн. РАН. 2001. Т. 71. № 11. С. 988–1001.
- Заварзин Г.А. Несовместимые признаки в системе родов бактерий // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 4. С. 530–538.
- Закруткин В.Е. О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозое // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 202–212.
- Иорданский Н.Н. Макроэволюция: макрогенез и типогенез // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 451. С. 451–463.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 3–8.
- Камшилов М.М. Эволюция биосферы. 2 изд., М.: Наука, 1974. 256 с.
- Каратыгин И.В. Грибы как компоненты экосистем прошлого // Ботан. журнал. 2005. Т. 90. № 9. С. 1297–1318.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.
- Лашин С.А., Суслов В.В., Лихошвай В.А. и др. Моделирование эволюции сообществ: программа «Эволюционный конструктор» // Системная компьютерная биология. Новосибирск: СО РАН, 2008. С. 662–676.
- Левченко В.Ф. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 383 с.
- Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Ин-т эволюционной физиологии и биохимии РАН, 2003. 166 с.
- Любарский Г.Ю. Метод общей типологии в биологических исследованиях. II. гипотетико-дедуктивный метод // Журн. общ. биологии. 1993.

- Т. 54. № 5. С. 515–531.
- Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
- Марков А.В., Куликов А.М. Происхождение эвкарриот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // Палеонтол. журнал. 2005. Т. 30. № 4. С. 345–357.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П. Общая палеонтология. М.: МГУ, 1989. 334 с.
- Назаров В. За порогом вражды. М.: Мысль, 1981. 240 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Прогресс, 1986. Т. 1/2. 620 с.
- Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК, 2006. С. 134–147.
- Степанова А.М. Симбиотическая гипотеза происхождения хлоропластов и митохондрий // Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985. С. 98–109.
- Супотницкий М.В. Микроорганизмы, токсины и эпидемии. 2-е изд. М.: Вузовская книга, 2005. 376 с.
- Суховольский В.Г. Экономика живого. Новосибирск: Наука, 2004. 140 с.
- Федонкин М.А. Холодная заря животной жизни // Природа. 2000. № 9. С. 3–11.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: КМК, 2003. 360 с.
- Шеппард Ч. Жизнь кораллового рифа. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 183 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 452 с.
- Юрлова Н.И. Влияние паразитирования трематод на репродуктивный потенциал природной популяции *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Lymnaeidae) // Зоол. журнал. 2003. Т. 120. № 9. С. 1027–1037.
- Bakker T.C.M., Mazzi D., Zola S. Parasite induced changes in behavior and color make *Gammarus pulex* more prone to fish predation // Ecology. 1997. V. 78. P. 1098–1104.
- Bendoricchio G., Jørgensen S.E. Exergy as goal function of ecosystems dynamic // Ecological Modelling. 1997. V. 102. P. 5–15.
- Dobretsov N.L., Kolchanov N.A., Suslov V.V. On important stages of Geosphere and Biosphere evolution // Biosphere origin and evolution. Springer Science+Business Media, 2008. P. 3–24.
- Fog A. Simulation of evolution in structured populations: the open source software package altruist // Biotech Software & Internet Report. 2000. V. 1. № 5. P. 226–229.
- Hansen E.K., Poulin R. Impact of a microphallid trematode on the behaviour and survival of its isopod intermediate host: phylogenetic inheritance? // Parasitol. Res. 2005. V. 97. № 3. P. 242–246.
- Huxley J.S. The Evolutionary Process // Evolution as a Process / Eds J.S. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford. London: G. Allen & Unwin, 1954. P. 1–23.
- Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. 2-nd ed. London: Publisher, NY.: Harper & Brothers, 1943. 645 p.
- Jørgensen S.E. State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development of structural dynamic models // Ecological Modelling. 1999. V. 120. P. 75–96.
- Jørgensen S.E. State-of-the-art of ecological modeling in limnology // Ecological Modelling. 1995. V. 78. P. 101–115.
- Lashin S.A., Suslov V.V., Kolchanov N.A., Matushkin Yu.G. Simulation of coevolution in community by using the «Evolutionary Constructor» program // In Silico Biol. 2007. V. 7. P. 261–275.
- Meeks J.C., Elhai J., Potts M. *et al.* An overview of the genome of *Nostoc punctiforme*, a multicellular, symbiotic cyanobacterium // Photosyn. Res. 2001. V. 70. № 1. P. 85–106.
- Rubel E. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum // Ecology. 1935. V. 16. № 3. P. 336–341.
- Schultze M., Kondorosi A. Regulation of symbiotic root nodule development // Annu. Rev. Genet. 1998. V. 32. P. 33–57.
- Vasilyeva L.N. Systematics in mycology // Bibl. Mycol. 1999. Bd. 178. S. 1–253.

**EVOLUTION MODELING OF TROPHIC WEB-LIKE COMMUNITIES
WITH COMPENSATORY AND NON-COMPENSATORY METABOLISM**

S.A. Lashin^{1,2}, V.V. Suslov¹, Yu.G. Matushkin^{1,2}

¹Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: lashin@bionet.nsc.ru;

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Summary

Comparative modeling of populations' adaptivity and biodiversity dynamics has been carried out. Populations consist of symbiotic unicellular haploid asexual organisms inhabiting a biotope of limited volume in which the nonspecific substrate (NS) inflows externally. The organisms consume NS, and it is necessary for every of them. Symbiosis is provided by intra-populational exchange of specific substrates. Using the original software package «Evolutionary Constructor» allowing varying both genetic and trophic structure of a model, we have shown that under sub-lethal conditions (NS deficiency) the populations with compensatory metabolism (NS deficiency can be compensated by symbiont coevolution) have better adaptivity (mutation in a separate population can save all symbiont populations) but gradually lose biodiversity, whereas the populations with non-compensatory metabolism keep biodiversity down to their extinction. The critical balance limit between the population size and the NS flow was obtained. Wherein it is outreached, the substitutional load of normal allele by the mutant one can't be hold. Advantages and disadvantages of two evolutionary strategies – the strategy of biota formation on the basis of several universal taxons and the strategy of high biodiversity conservation are discussed.