

Самоорганизация в иерархии активных сред как движущая сила эволюции биосферы

А. Э. Сидорова^а, В. А. Твердислов^б

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, физический факультет, кафедра биофизики. Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 2.

E-mail: ^а a.e.sidora@mail.ru, ^б tverdislov@mail.ru

Статья поступила 01.12.2011, подписана в печать 26.12.2011

Рассмотрены синергетические параллели между механизмами пространственно-временной эволюции физико-химических и биологических систем. Эволюция биосферы представлена как процесс самоорганизации в иерархии активных сред — движущей силы эволюции. Синергетическую канву биологической эволюции составляет суперпозиция отбора, вертикального и горизонтального переноса генов, а также процессов дивергенции и конвергенции видов.

Ключевые слова: самоорганизация, иерархия активных сред, автоволны, биосфера, эволюция.

УДК: 577. PACS: 87.10.-e, 87.18.Vf, 87.23.Kg, 89.75.Fb.

Авторы полагают, что адекватная биофизическая модель эволюции биосферы может базироваться на представлениях о самоорганизации в активных иерархически сопряженных средах. Данный аналитический подход позволяет по-новому рассмотреть идеи бифуркационного и как следствие салтаторного развития популяций, сообществ организмов и биосферы в целом. Как известно, термин «активная среда» исходно появился в физике лазеров. Отметим, что накачка энергии в лазерах и биосфере может осуществляться из подобных источников — световой энергии (для биосферы — солнечной) или химической энергии (для биосферы — их окислительно-восстановительных процессов).

«Белусовскую» активную среду (физико-химические системы) можно представить в трех ипостасях: как гомогенное автокаталитическое пространство, как хаотический набор конечноразмерных фрагментов, в каждом из которых данная периодическая реакция находится в случайной фазе цикла, и как концентрически распространяющиеся от водителя ритма автоволны — пейсмекеры. Наиболее часто работающий пейсмекер постепенно захватывает все реакционное пространство, «поедая» более медлительных соседей. Данный вид конкуренции явно демонстрирует один из критериев отбора: пространство захватывает система, наиболее эффективно утилизирующая свободную энергию. Концентрические системы способны устойчиво существовать или в почти идеальном плоском химическом реакторе, или в компьютерных моделях. В реальных системах с локальными неоднородностями, к которым, по существу, относится биосфера, фронт плоских автоволн (фрагментов круговых) может разрываться с образованием левой и правой (L, D) спиральных автоволновых структур, которые закручиваются и «наматываются» во встречных направлениях, — это четвертый случай. В качестве экологических неоднородностей могут выступать ландшафтные особенности, антропогенные включения, локальные градиенты рН, ионной силы, температуры и т. д.

Выраженные проявления автоколебательной или автоволновой самоорганизации в «однокомпонентных» активных средах свойственны исключительно гомоген-

ным средам с надпороговым ресурсом. В биоценозах надпороговые флуктуации вызывают скачкообразные переходы — качественное изменение адаптивной нормы популяций/видов в течение жизни немногочисленных поколений. Линейной области соответствует стационарное состояние как отдельных таксонов, так и биоценозов. Процесс же эволюционной изменчивости характерен для нелинейной области, причем степени нелинейности соответствует качественное состояние системы — эволюционное или революционное. И каждому состоянию соответствуют свои механизмы — адаптационные в линейной и мутационные в нелинейной области.

Основные свойства активных сред применительно к обсуждаемой проблеме можно охарактеризовать следующим образом.

1. Распределенный ресурс (энергия, вещество, информация) системы утилизируется связанными между собой «диффузией» нелинейными локальными трансформаторами. Для физико-химической системы это распространяющаяся в пространстве фаза процесса, для биосферы — это и изменение ареала, и изменение генома.

2. Автоволновые диссипативные структуры формируют выделенные степени свободы, обеспечивающие формирование обратных связей — внутри активной среды (горизонтальные) и между иерархически сопряженными активными средами (вертикальные). Повышение уровня сложности системы в процессе самоорганизации в активных средах характеризуется уменьшением исходного числа степеней свободы. Возникающие симметричные автоволновые паттерны способны в ходе эволюции изменить ранг симметрии и соответственно структуру объекта и выделенных степеней свободы. Эти степени свободы, во-первых, существуют только в процессе диссипации, во-вторых, формируют механизмы преобразования формы энергии. Вместе с тем в латеральной системе взаимодействие хиральных процессов с хиральными структурами может изменить соотношение зеркальных компонентов в исходных процессах.

3. Активная среда, будучи нелинейной диссипативной системой, «способна» создать начинающуюся с флуктуаций упорядоченную пространственно-времен-

ную структуру с пониженным относительно исходного рангом симметрии, тогда как внешние воздействия, вызывающие различные явления в стационарной линейной макроскопической системе, не могут обладать более высокой симметрией, чем порождаемый ими процесс [1]. Не все процессы в линейной области могут сопрягаться, однако в нелинейной области допустимо сопряжение процессов разного ранга симметрии. Линейным системам присущ принцип суперпозиции, а нелинейным — неаддитивность, формируемая высокой интенсивностью эндогенных процессов или петлями отрицательных и положительных обратных связей.

4. В однородной активной среде скорость распространения, длина и форма автоволн постоянны и не зависят от начальных и граничных условий. Неоднородные активные среды вследствие наличия порогового эффекта могут гасить автоволновые процессы. Тенденции к образованию тривиальных структур в однородных активных средах имеют склонность к трансформации в хиральные паттерны в неоднородных средах (например, плоские или концентрические автоволны при попадании на наклонный барьер в зависимости от направления наклона трансформируются в спиральные автоволны разных знаков хиральности — правые или левые ревербераторы) [2]. Существенно, что подобная эволюция носит необратимый характер.

5. Активные среды в ходе автоволновой самоорганизации способны сопрягать процессы, соизмеримые в масштабах двумерного горизонтального пространства и времени (когерентность). В системах, составленных иерархией активных сред, переходы с нижнего на высший уровень сопровождаются сменой знака хиральных структур или процессов и изменением механизмов их формирования. При этом на порядки изменяются характерные пространственно-временные характеристики. Взаимодействие хиральных процессов, характерные времена, длины волн регулируются межуровневыми обратными связями в иерархических структурах.

Среда с локальными неоднородностями может выступать в роли эффективного однонаправленного автоволнового фильтра [2]. Это позволяет предполагать, что макроскопическая асимметрия проводящих свойств активной среды может быть обусловлена пространственно локализованными неоднородностями и их профилем возбудимости.

Биосфера как система с мозаичным распределением локальных неоднородностей может быть описана в терминах «реакция — диффузия — автокатализ», она обладает свойством самоорганизации, проявляющимся в образовании автоволновых диссипативных структур, формирующих выделенные степени свободы. По изложенным выше соображениям модель, адекватно описывающая эволюцию биосферы, должна включать представления, характеризующие иерархию активных сред, иерархически связанных между собой сетью положительных и отрицательных обратных связей. Экологический смысл обратных связей состоит в учете горизонтальных и вертикальных взаимодействий, физическое наполнение которых в перспективе позволит количественно отобразить системные факторы.

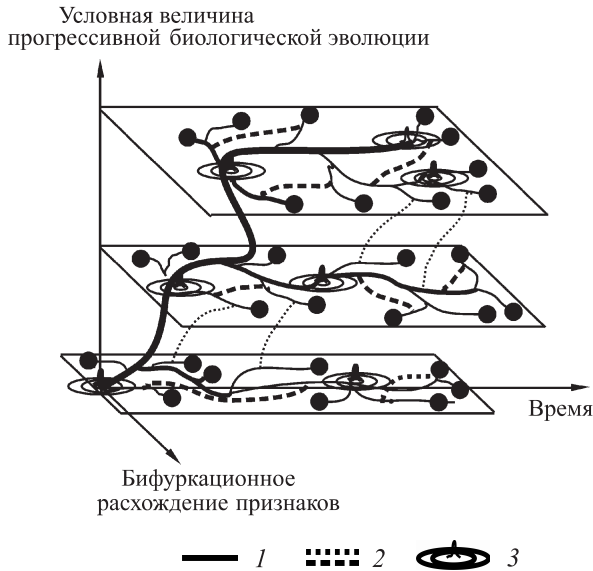
Сопряжение абиогенных и биогенных активных сред создало возможность образования единых иерархиче-

ских систем с выделенными направлениями коэволюционного развития. Коэволюцию сопряженных подсистем можно определить как взаимовлияние посредством прямых (от геосферы к биоте) и обратных (от биоты к элементам геосферы) связей в процессе развития. Эти коллективные воздействия катализируют систему биогеохимических циклов, несут неаддитивный характер и служат основой для дальнейшей эволюции. К важным прямым воздействиям относится дегазация Земли, приведшая к формированию первоначальной атмосферы и гидросферы. Важнейшим звеном в схеме обратных связей можно считать формирование состава атмосферы под действием микробиоты [3]. Взаимодействия в системе гео- и биосферы, куда более сложные, чем взаимодействия в трофической цепочке «хищник и жертва», определили неравномерное, скачкообразное или волновое развитие геобиосферы.

Говоря об активной среде как двигателе эволюции, мы подразумеваем, что движущая сила эволюции, исходно почерпнутая из энергии Солнца, представляет собой ресурс, распределенный по популяциям, биоценозам и биосфере в целом. Биосфера, подобно физической машине, использует этот ресурс, преобразуя его в эволюционное движение. Однако, как и в физических машинах, рабочее тело двигателя, создавая движение, не придает ему должного направления. Направленное движение по выделенным степеням свободы в машине создает двигатель. Так, в паровозе в паровом двигателе расширяющийся пар давит на поршень, механическое движение которого передается на шатунно-кривошипный механизм, и тот устремляет вращающиеся колеса в нужном направлении. Необратимо определяют дальнейший путь железнодорожные стрелки — бифуркации. В эволюции биосферы это выход на устойчивую или неустойчивую траекторию развития. Образно говоря, эволюционный процесс можно уподобить потоку, который вызывается или всасывающим, или нагнетающим насосом. Если бы у эволюции была конечная цель, то это был бы всасывающий насос. Если цели нет, а характер эволюции в целом прогрессивен, то движение обусловлено внутренними силами — нагнетающим насосом. То есть естественный отбор — это «фильтр» в движущемся потоке. В подобном сравнении сам отбор не может быть движущей силой, а может только определить траектории развития отдельных популяций и видов на данный момент времени и в данном биоценозе [4].

Движущей силой эволюции биосферы — «нагнетающим насосом» — служит иерархия распределенных активных сред, составленных мозаикой биоценозов. В отличие от пассивной среды, в которой возможны малые флуктуации, активная среда способна формировать регулярные в пространстве и времени гигантские флуктуации, подобно протуберанцам на Солнце. В целом активная среда создает фронтальное «давление естественного отбора». С этими гигантскими флуктуациями как раз и «работает» внешний пассивный фильтр естественного отбора, позволяющий выйти данной ветви эволюции на устойчивую траекторию развития и закреплиться на ней [4].

В отличие от классического филогенетического древа, отражающего принцип вертикальной эволюции био-



Трехмерная сеть активной среды иерархических уровней эволюции биосферы. Обозначения: 1 — вертикальный поступательный перенос генов в одной филогенетической ветви; 2 — вертикальный и горизонтальный межвидовой перенос генов 3 — области водителей ритма в активной среде

сферы, в нашем представлении биосфера — единый организм, эволюционирующий по законам, определяемым отбором, переносом генов, конвергенцией и дивергенцией — механизмами эволюции. Эта трехмерная сеть прямых и обратных связей позволяет нам рассматривать эволюционирующую биосферу как иерархию активных сред (рисунок).

Отбор направлен на компенсацию внутренних и внешних отрицательных факторов и способствует формированию стабильной иерархической структуры, а также устойчивой системы горизонтальных взаимодействий посредством контроля наследственного закрепления приобретенных признаков. Генетический дрейф «работает» в пространстве и времени и направлен на горизонтальное перераспределение признаков между популяциями, а вертикальный перенос генов на закрепление генетического материала в поколениях. «Точки приложения» дивергенции и конвергенции — точки бифуркации. При этом наличие в системе «поддерживающих» мутаций служит основой автокаталитических режимов, характерных для автоволновой самоорганизации в активных средах. А дивергенция и конвергенция играют роль направляющих векторов в пространстве и времени в точках бифуркации.

Естественный отбор можно сравнить с явлением перколяции — протеканием среды. Перколяции могут наблюдаться в решетках или других конструкциях, в том числе непрерывных, состоящих из большого числа подобных элементов или непрерывных областей, если такие распределенные системы находятся, подобно триггеру, в одном из двух устойчивых состояний. Иными словами, перколяция — это момент появления такого состояния системы, при котором образуется хотя бы один непрерывный путь через соседние проводящие узлы между противоположными краями системы. В различных системах перколяции могут стать разрастающимися устойчивыми «путепроводами», в других

случаях — неустойчивыми. Сеть неустойчивых перколяций стохастична и непрерывно меняется, а потому не может служить траекторией для передачи информации или устойчивого развития системы. Устойчивые перколяции составляют траекторию эволюции вида или сообщества. Сама по себе система перколяций (как и естественный отбор) — распределенная пассивная среда, тогда как эволюционирующая биосфера — распределенная активная среда. В целом активная среда создает фронтальное «давление естественного отбора» через гигантские флуктуации, с которыми как раз и «работает» внешний пассивный фильтр естественного отбора, позволяющий выйти данной ветви эволюции на устойчивую траекторию развития и закрепиться на ней. Поэтому движущей силой эволюции мы называем иерархию распределенных активных сред, составленную мозаикой биоценозов.

Элементарной единицей эволюционного отбора является популяция, единицей устойчивого эволюционирования — биоценоз. Поэтому любой из механизмов регулирования численности и плотности популяций, «работающих» в реакторе микроэволюции, может инициировать формирование водителей ритма и вызвать автоколебательные и автоволновые процессы. В ряде случаев совпадающими по фазе оказываются циклические колебания численности не только разных популяций одного вида, но и разных видов, обитающих в общей экосистеме. Повышение численности и плотности популяции, изменение факторов среды «вынуждают» популяцию к фенотипическим и генотипическим изменениям и способствуют синхронизации циклов — возникновению когерентных состояний. Снижение плотности и численности популяции снижает ее ресурс как активной среды, и в этом случае, даже при возникновении водителей ритма, распространение автоволн затруднительно, причем даже в однородной среде.

Стабильному стационарному сосуществованию популяций в экосистемах свойственно состояние баланса — когерентность (согласованность взаимодействий во времени) и симметрия (гармоничная соразмерность в пространстве), тогда как для развития систем необходимы дисбаланс, асинхронность и асимметрия. Как каждая граница, граница биосферы создает выделенное направление (в общем случае перпендикулярное границе раздела), определяющее экспансию в двумерном пространстве. В биологической эволюции третьим измерением не столько координата, сколько переход в новое качественное состояние с новыми степенями свободы — информационными: каждый вышестоящий иерархический уровень характеризуется увеличением интенсивности информационных потоков и сложностью их коммутации.

Биоценоз — не статистическая система разрозненных, случайно взаимодействующих в открытой системе элементов. Это единотканная активная среда и, что замечательно, развивающаяся не в двумерном, а в трехмерном пространстве — и вширь в пространстве видового разнообразия, и вверх по траектории устойчивого эволюционирования биоценозов. С точки зрения кибернетики в каждом биоценозе возникают управляющая и управляемая подсистемы. И в первую

очередь роль управляющей подсистемы в биоценозах выполняют консументы: они не позволяют растениям слишком разрастаться, поедая избытки биомассы; хищники контролируют численность травоядных; управляющей подсистемой для этих хищников являются хищники второго рода и паразиты, которыми манипулируют сверхпаразиты, и т. д. Эти организмы по своей биологической организации могут стоять ниже тех организмов, на которых паразитируют, формируя обратные связи в иерархических структурах биоценозов.

Биосфера в целом и ее фрактальные подобию — биоценозы — можно рассматривать как суперорганизмы, в которых автоматически поддерживается гомеостаз — динамическое постоянство физико-химических и биологических свойств внутренней среды и устойчивость важнейших функций. Регулярность взаимодействий во времени проявляется как когерентность событий, а регулярность в пространстве — как симметрия и фрактальность через самоподобия. Определенная недостаточность фрактального описания природных иерархических систем, основанного на принципе разномаштабного самоподобия, связана, по всей вероятности, с несменяемостью знаков хиральных компонентов [4].

В результате естественного отбора эволюционирует генотип, тогда как фенотип является мишенью воздействия внутренних и внешних факторов, внутривидовых и межвидовых конкурентных и симбиотических взаимодействий. Образующий фенотипом и генотипом цикл составляет колебательную систему, которая стремится к устойчивому аттрактору, а неустойчивые траектории отфильтровываются естественным отбором в ходе прогрессивной эволюции. Связанные обратными связями фенотип и генотип «раскачивают маятник» эндогенного цикла, который проявляется в популяционных колебаниях. С этим эндогенным циклом сцеплен экзогенный цикл, в котором популяционные волны являются также результатом взаимодействия в системе «субстрат–жертва–хищник». Живая природа имеет дело с суперпозицией колебаний внутривидовых и межвидовых циклических взаимодействий. В общем случае это и составляет основу сопряжения микро- и макроэволюции.

В ходе вертикального переноса генов организм получает и передает генетический материал в поколениях. В результате эволюционного движения по вертикали вверх образуются новые виды (при оптимизации физиологической приспособленности организмов к определенной экологической нише происходит их специализация), а вниз — тупиковые ветви развития.

Генетический дрейф «работает» между организмами как близкородственными, так и филогенетически отдаленными. Так, анализ прокариотических геномов показал, что около 80% генов в каждом геноме участвовали в процессе горизонтального дрейфа в процессе их эволюции [5]. Аналогичный процесс наблюдается у митохондриальных генов растений [6] и при заимствовании полезных бактериальных генов *Homo sapiens* [7]. Скорости генных потоков у разных групп организмов различны и влияют на темпы эволюции геномов. А баланс генных потоков определяет не только адаптивную изменчивость организмов, но и поддержание оптимизированного размера генома. Интенсивность генетического дрейфа может быть иницирована повы-

шением плотности и увеличением численности контактов взаимодействующих популяций [8].

Устойчивость эволюционного процесса биосферы определяется диалектическим единством дивергенции и конвергенции в процессе развития эволюционирующих систем и закрепляется на уровне вида. Дивергенция начинается на популяционном уровне и обусловлена вертикальным и горизонтальным переносом генетического материала и отбором. Конвергенция проявляется в параллелизме эволюционного процесса, когда неродственные таксоны, характеризующиеся внешним структурно-функциональным сходством органов и разными источниками их происхождения, адаптируются к одинаковым условиям.

Изложенные представления фактически отражают тонкую структуру биологических процессов в автоволновой гипотезе эволюции биосферы. Воистину, «физико-механическая модель живой материи есть *стройность*» [9].

Заключение

«Принцип достаточного основания» эволюции биосферы включает понятия термодинамической неравновесности, нарушений симметрии, нелинейности систем, бифуркационного их развития, которые составляют синергетическую базу самоорганизации биосферы в моделях активных сред. Развивающаяся система становится прогрессивной, лишь попав на устойчивую траекторию развития в пространстве конкретных био- и геоклиматических условий и в соответствующем временном интервале. Построенная на представлениях о бифуркациях идея прогрессивной эволюции отражает единство двух противоположностей — прогресса и необратимости в эволюции (в соответствии с законом необратимости Л. Долло). С физической точки зрения мы имеем дело с кинетической необратимостью. Термодинамическая необратимость проявляется в макроэволюции, а кинетическая — в микроэволюции. Можно полагать, что критерий прогрессивности в самом общем виде может быть выражен через понятие устойчивости или устойчивого развития экосистемы, биоценоза или биосферы.

Список литературы

1. *Kondepudi D., Prigogine I.* Modern thermodynamics: from heat engines to dissipative structures. Chichester, 1998.
2. *Попцова М.С.* Трансформация автоволн в локально-неоднородных средах; Дисс. ... канд. физ.-мат. наук. М., 2004.
3. *Заварзин Г.А.* // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 6.
4. *Твердислов В.А., Сидорова А.Э., Яковенко Л.В.* Биофизическая экология. М., 2011.
5. *Lartigue C.J.I., Alperovich N., Pioper R. et al.* // Science. 2007. **317** (5838). P. 632.
6. *Richardson A.O., Palmer J.D.* // J. Experim. Botany. 2007. **58**. P. 1.
7. *Kjeldbjerg A.L., Villsen R., Aagaard L.* // BMS Evol. Biol. 2008. **8**. P. 266.
8. *Шестаков С.В.* // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 50.
9. *Умов Н.А.* // Собр. соч. проф. Н. А. Умова. Т. 3, С. 184. М.: Импер. Моск. о-во испытателей природы, 1916.

Self-organization as the driving force for evolution of the biosphere**A. E. Sidorova^a, V. A. Tverdislov^b***Department of Biophysics, Faculty of Physics, M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia.**E-mail: ^a a.e.sidora@mail.ru, ^b tverdislov@mail.ru.*

Synergetic parallels between the mechanisms of spatio-temporal evolution of physico-chemical and biological systems are considered. Evolution of the biosphere is treated as self-organization in the hierarchy of active media which is its driving force. The superposition of selection, vertical and horizontal gene transfer as well as processes of divergence and convergence of species constitutes the synergetic outline of the biological evolution.

Key words: self-organization, hierarchy of active media, autowaves, biosphere, evolution.

PACS: 87.10.-e, 87.18.Vf, 87.23.Kg, 89.75.Fb.

Received 1 December 2011.

English version: *Moscow University Physics Bulletin* 2(2012).

Сведения об авторах

1. Сидорова Алла Эдуардовна — канд. тех. наук, ст. науч. сотрудник; тел.: (495) 939-11-95; e-mail: a.e.sidora@mail.ru.

2. Твердислов Всеволод Александрович — докт. физ.-мат. наук, профессор, зав. кафедрой; тел.: (495) 939-11-95; e-mail: tverdislov@mail.ru.