

УДК 574:575.8

АУТОЦЕНОЗ И ДЕМОЦЕНОЗ КАК СИМБИОТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ¹

© 2012 г. А. Б. Савинов

Нижегородский государственный университет
603950 Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23, корп. 1
e-mail: sabcor@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2011 г.

Появившиеся в последнее время данные и концепции о роли симбиогенеза в организации, функционировании и эволюции биосистем организменного и надорганизменного уровней позволяют говорить о формировании симбиотического подхода к решению теоретических и прикладных вопросов биологии. В частности, согласно концепции автора, единицей организменного уровня является не особь (индивидуум), а *аутоценоз*, т.е. самоуправляемая система хозяин–симбионты. Тогда популяционному уровню соответствует система аутоценозов – *демоценоз*, а видовому уровню – система демоценозов, т.е. *специоценоз*. В соответствии с этим в демоценозе происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей, и звеньями трофических цепей и сетей реально являются ауто- и демоценозы, но не “особи” и “популяции”. Однако симбиотический подход не исключает популяционной парадигмы и будет развиваться параллельно с ней, постепенно превращаясь в новую парадигму – симбиотическую. Об этом свидетельствуют новейшие концепции в области симбиологии, рассмотренные в статье.

Более столетия биологические науки развиваются с использованием традиционных категорий “организм” и “популяция”. Однако эти категории были созданы без учета *облигатности симбиоза (симбиогенеза)* в живой природе, несмотря на соответствующие доказательства этого явления и указания на его эволюционную значимость в классических работах выдающихся биологов XIX–XX веков (см. Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1924; Маргелис, 1983). Сейчас положения о важной роли симбиоза в формировании и историческом развитии царств эукариот не только подтверждены, но и развиты благодаря современным исследованиям (см. Заика, 1991; Каратыгин, 1993; Проворов, 2001, 2009; Проворов, Долгих, 2006; Савинов, 2005, 2006, 2009, 2011; Botnariuc, 2005; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009; Savinov, 2011).

Согласно им жизнедеятельность и эволюция *всех многоклеточных* и огромного большинства одноклеточных организмов происходит только на

основе *интеграции* с другими живыми существами (преимущественно прокариотической организации) с образованием симбиотических систем с эмерджентными свойствами.

Данная интеграция осуществляется путем симбиоза, т.е. отношений, традиционно трактуемых как мутуализм, паразитизм, комменсализм, складывающихся между видом-хозяином и его сожителями – видами-симбионтами. А эволюция этих отношений представляет собой симбиогенез – один из основных факторов филогенеза всех живых существ (Маргелис, 1983; Хахина, 1983; Проворов, 2001; Проворов, Долгих, 2006; Botnariuc, 2005).

Популяционная парадигма, основывающаяся на представлениях о *популяции как группировке отдельных организмов одного вида*, позволяет относительно просто вести демэкологические, паразитологические и микроэволюционные исследования. Несомненно, эта парадигма и далее будет широко использоваться без учета симбиоза (по разным причинам: например, из-за отсутствия у исследователей профессиональной подготовки для симбиотических исследований, возможностей кооперации со специалистами в данной области или вследствие “методологической инерции”). Однако при этом исследователь должен созна-

¹ Исходные положения статьи были освещены в докладах автора на 8-м Всероссийском популяционном семинаре (Н. Новгород, ННГУ, 2005) и на IV Всероссийском съезде Паразитологического общества при РАН (Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2008).

вать, что он пользуется весьма упрощенными моделями. Такие модели не дают возможности *всегда рационально объяснять и прогнозировать явления*, если упускать из вида эффекты симбиотических взаимодействий (см. Горячева, 2004; Беэр, 2005). Уже имеются многочисленные данные о том, что учет симбиотического фактора в демэкологических исследованиях необходим (см. Каратыгин, 1993; Горячева, 2004; Савинов, 2005; Pounds et al., 2006; Илинский, Захаров, 2007; Bourne et al., 2009; Sharon et al., 2010), в том числе и в отношении аут- и демэкологии человека (см. Домарадский и др., 2002; Симонова, Пономарева, 2008; Шестаков, 2010; Jacobs et al., 2009; Fujimura et al., 2010; van Duynhoven et al., 2011).

В симбиотических системах происходят сложные процессы самоуправления, основанные на прямых и обратных связях между членами симбиоза (см. Кеннеди, 1978; Проворов, 2001). В связи с этим рационально использовать кибернетические положения об организации, функционировании и эволюции самоуправляемых систем, к которым относятся биосистемы организменного и надорганизменного уровней (Савинов, 2006).

Все вышесказанное позволяет исследовать организацию, функционирование и эволюцию систем организменного, популяционного и видового уровней в аспекте *симбиотического подхода* к этим системам. В частности, автором предложены новые категории “аутоценоз”, “демоценоз” и “специоценоз” (Савинов, 2005–2011), характеризующие *симбиотические системы* указанных уровней. Некоторые исследователи уже используют эти новые категории (Нигматуллин, 2007; Черноусова и др., 2008). Параллельно в других работах предложены близкие по смыслу понятия в отношении систем организменного уровня (Беэр, 2004; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009). Однако в таких исследованиях (в отличие от работ автора), во-первых, не использован системно-кибернетический подход (вследствие чего не рассматриваются прямые и обратные связи между симбионтами и хозяином); во-вторых, эти работы затрагивают лишь организменный уровень и не касаются симбиотических систем популяционного и видового уровней; в-третьих, в указанных работах не рассматриваются вопросы продукционно-энергетического характера (учет которых важен для разработки способов количественной оценки участия симбионтов в процессах аккумуляции и миграции веществ по трофическим цепям и сетям).

С учетом сказанного целями данной статьи являются обоснование необходимости и перспектив симбиотического подхода к исследованиям систем организменного и надорганизменного уровней в авторском варианте (Савинов, 2005–2011; Savinov, 2011), его развитие на основе сравнительного анализа современных концепций и новейших данных в области симбиологии.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМАХ СУПРАОРГАНИЗМЕННОГО УРОВНЯ

Среди биологов давно обнаруживаются разные представления о понятии “организм” и системах организменного уровня. К организмам причисляются различные образования: особи (индивиды), колонии, семьи (у социальных животных), популяции, биогеоценозы, экосистемы и т.д. (см. Эрлих, Холм, 1966; Биологический..., 1986; Познанин, 1988; Рейвн и др., 1990; Фомин, 1995; Снакин, 2000; Wilson, Sober, 1989). Ситуацию усложняют явления симбиоза (паразитизм, мутуализм, комменсализм). Многие исследователи попытались их учесть в концепциях о системах супраорганизменного уровня.

Рассмотрим эти концепции с учетом хронологии их возникновения.

Представления о консорциях

Еще в XIX веке биологи обратили внимание на факты существования в природе таких форм, которые не могли быть однозначно отнесены к организмам одного вида. В 1872 г. Райнке (J. Reinke) ввел в научный обиход понятие “консорция” (переняв этот термин от А. Grisebach) (Kull, 2010), понимая под консорцией объединение гриба и водоросли в лишайнике. Позднее (в 1879 г.) такие отношения *структурно-функциональной взаимозависимости* организмов разных видов А. Де Бари назвал *симбиозом* (Биологический..., 1986). Эти события в биологии по существу положили начало развитию симбиотического подхода к системам организменного уровня.

В 20-х годах XX века один из основоположников учения о симбиогенезе Б.М. Козо-Полянский (1924) обозначал консорцием объединение более простых и разнородных организмов, представляющее собой морфологически, физиологически и экологически единый организм. Б.М. Козо-Полянский считал, что, за исключением бактерий, представители всех других царств не являются элементарными организмами, а есть консорции –

симбиотические объединения разных организмов. А.А. Еленкин (1921) также рассматривал “консорций” как мутуалистический симбиоз (в частности, в пределах лишайника), хотя и динамический, противоречивый, включающий и антагонизм, и мутуализм, с их разным выражением в течение онтогенеза. Много позднее С.Ф. Тимофеев (2006, с. 4) также полагал, что “фактически, каждая особь (любого вида – А.С.) – это консорция, где один организм является системообразующим агентом (эдификатором), а другие (симбионты – А.С.) существуют в тесном контакте с ним (консорбенты)”.

Однако в 50-х годах прошлого века смысл понятия “консорция” стал меняться. Так, В.Н. Беклемишев (1951, с. 7) независимо от представлений И. Райнке, Б.М. Козо-Полянского и А.А. Еленкина, определил “консорций” как образование из особи “...вида-эдификатора консорция и ... особей эпибионтов и эндобионтов, поселяющихся на теле или в теле эдификатора”. Однако контактами между членами консорции В.Н. Беклемишев (1951) считал любые “межпопуляционные связи”, сравнимые по времени с продолжительностью жизни организмов. Таким образом, здесь симбиотическое понимание консорции не согласовалось с понятием “популяция” (одновидовая группировка).

Однако Л.Г. Раменский (1952) включил в консорцию не только симбионтов, но и организмы, кратковременно контактирующие с растением-эдификатором, например переносчиков пыльцы, семян и т.д. Вследствие этого В.В. Мазинг (1966) стал называть консорцией совокупность организмов, связанных в своей жизнедеятельности с каким-либо *видом* автотрофных неэпифитных высших растений. А Т.А. Работнов (1969, с. 112) посчитал, что “... под консорцием следует понимать сочетание *популяции* (курсив мой. – А.С.) любого самостоятельно существующего (т.е. не эпифита и пр.) в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ним трофически (консументов, редуцентов) или использующих его как субстрат для прикрепления (эпифиты) или как источник воды и элементов минерального питания (автотрофные полупаразиты)”. Поэтому членами консорции (консортами) стали считать и организмы, вступающие с эдификатором (детерминантом) не только в прямые, но и косвенные трофические связи, а иногда эдификатором считался и мертвый хозяин (см. Дедю, 1990; Негроров, Хмелев, 2000). Все это сделало понятие “консорция” дискусси-

онным (Буруковский, 1989; Негроров, Хмелев, 2000).

Пытаясь нормализовать ситуацию, В.В. Негроров и К.Ф. Хмелев (2000) предложили включать в консорцию только организмы-консорты, вступающие с особью-детерминантом в прямые взаимоотношения независимо от их длительности. Но это, во-первых, противоречит представлениям В.Н. Беклемишева (1951) о консорции и, во-вторых, вновь приводит к спорным взглядам.

Поскольку к исходным определениям консорции по Райнке и Козо-Полянскому современные биологи вряд ли вернуться, понятие “консорция” предложено уточнить (Савинов, 2011; Savinov, 2011): *консорция – это система “эдификатор – консорты”, в которой в качестве консортов рассматриваются все организмы, вступающие с эдификатором только в прямые трофические, топические, фабрические и форические отношения, как в краткосрочные, но регулярные, так и в эволюционно длительные, но не обязательно приводящие к метаболической интеграции партнеров и их коэволюции в направлении формирования единого суперорганизма.*

В этом смысле консорция хотя и включает симбиоз, но гораздо ближе к *биоценозу*, который, как показали Н.А. Проворов и Е.А. Долгих (2006), принципиально отличается от симбиоза по ряду признаков.

Во-первых, в симбиозе метаболические связи между партнерами (хозяином и симбионтами) основаны не на механическом переносе питательных веществ (как в биоценозе и в основном в консорции), а на коэволюционно сформированных, общих биохимических процессах. Они возникли у партнеров благодаря *стабильным клеточным взаимодействиям и координации мембранного транспорта* (особенно сильной при внутриклеточных симбиозах). Такие процессы характерны, например, для микоризы – симбиоза мицелия гриба и корней микотрофных растений: всех голосеменных, большинства однодольных (75%) и двудольных (до 90%) (Биологический..., 1986; Каратыгин, 1993). На клеточном уровне происходит взаимодействие и паразитических грибов (например, трутовых) с растениями-хозяевами (Рейвн и др., 1990), а также последних – с растениями-паразитами (Davis, Wurdack 2004; Mower et al., 2004). У позвоночных животных клетки тканей формируют вокруг личинок паразитических червей функционально активные капсулы, через стенки которых паразиты избирательно поглощают питательные вещества и избавляются от продуктов метаболизма (Оксов, 1991).

А поскольку паразиты высших организмов параллельно стимулируют и активность их иммунной системы, то складывается саморегулирующаяся система “хозяин-паразиты”, что в конечном итоге (как это ни парадоксально) обеспечивает “охрану гомеостаза хозяина” (Бритов, 1987, с. 138).

Во-вторых, метаболические связи партнеров в симбиозах обусловлены взаимной генной (сигнальной) регуляцией и нередко взаимными изменениями организации генов (и геномов) (Davis, Wurdack 2004; Mower et al., 2004), что не характерно для биоценозов и большей части консорции. В-третьих, симбиоз как надорганизменная система эволюционирует в направлении усиления интегрированности и взаимозависимости партнеров, причем нередко с образованием единого суперорганизма (как, например, у лишайников). Напротив, эволюционные изменения биоценоза и большей части консорции происходят в форме сукцессии, при которой степень консолидации членов сообщества не меняется.

Представления о “суперорганизме” в отношении социальных, колониальных форм и ценотических систем

Родоначальником такого подхода называют энтомолога У.М. Уилера (Wheeler, 1911 – по: Wilson, Sober, 1989): в начале прошлого века он ввел понятие “суперорганизм”, обозначив этим термином группировку социальных насекомых – муравьев, считая их семьей единицей естественного отбора. В таком значении понятие “суперорганизм” до сих пор используется очень многими авторами преимущественно в отношении группировок (семей, колоний) социальных насекомых – муравьев, ряда видов ос, пчел, термитов, а также видов “социальных” амёб (Wilson, Sober, 1989; Starks et al., 2000; Queller, Strassmann, 2002; Hart et al., 2002; Fortunato et al., 2003; Grodzicki, Caputa, 2005; Amdam, Seehuus, 2006; Reeve, Hölldobler, 2007; Hölldobler, Wilson, 2009; Tautz, 2008; Behmer, 2009; Gardner, Grafen, 2009; Powell, 2009; Alaux et al., 2010; Gillooly et al., 2010; Roskens et al., 2010; Shibaо et al., 2010; Turnbull et al., 2011; Johnson, Linksvayer, 2010; Jürgen et al., 2010). Авторы этого направления полагают, что объединения социальных (колониальных) животных структурно и функционально сопоставимы с многоклеточным организмом. Вследствие этого проводятся, например, аналогии: 1) между специализированными клетками в тканях Metazoa и специализированными особями в семьях (колониях) социальных животных; 2) между гуморальными и иммунны-

ми процессами в индивидуальном организме и разными формами феромонной коммуникации и защиты от врагов с помощью алломонов (репеллентов) в семьях и колониях; 3) между гомеостатическими явлениями у особей Metazoa и процессами поддержания физико-химических параметров среды в семье (колонии); 4) между процессами восприятия, анализа и генерирования информации нервной системой отдельной особи и целой семьей (колонией).

Некоторые авторы считают суперорганизмом семью социальных насекомых вместе с их симбионтами (Wernegreen, Wheeler, 2009) или форетические ассоциации, например особей насекомых-падальщиков вместе с переносимыми ими клещами (Wilson, Sober, 1989). Другие идут дальше, называя суперорганизмом популяцию (Алтухов и др., 1996), отдельную экосистему (Marcogliese, 2005), весь микробный мир Земли (Mathieu, Sonea, 1995; Sonea, Mathieu, 2001) и даже биосферу в целом (Markos, 1995).

Полагают, что модель “суперорганизма” в отношении социальных и других надорганизменных систем методологически перспективна для решения многих биологических проблем, в том числе и в рамках EvoDevo (Yang, 2007; Kilfoil et al., 2009). Между тем, несмотря на обилие работ, в которых проводятся аналогии между многоклеточным организмом, с одной стороны, и объединениями социальных (колониальных) животных, экосистемами и биосферой – с другой, представления о подобных “суперорганизмах” дискуссионны (Wilson, Sober, 1989; Gardner, Grafen, 2009; Gillooly et al., 2010). Это закономерно, поскольку обычно не учитывается явление эмерджентности при переходе от уровня организма как *индивидуума* к качественно новому уровню “суперорганизма” как *сложной системы индивидуумов*.

Представления о “суперорганизме” в отношении симбиотических систем

Показано, что симбиогенезом охвачены все эукариоты на протяжении всего их филогенеза (Маргелис, 1983; Хахина, 1983; Заика, 1991; Каратыгин, 1993; Проворов, 2001, 2009; Проворов, Долгих, 2006; Кузнецов, Лебкова, 2002; Корнилова, 2004; Савинов, 2005; Пушкарева и др., 2010; Connor, 1995; Gianinazzi-Pearson, 1996; Ready, 2000; Richardson et al., 2000; Bonfante, 2003; Braendle et al., 2003; Maekawa et al., 2005; Takiya et al., 2006; Rosenberg et al., 2007; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Frost et al., 2010).

Не составляют исключения в этом процессе и люди: все большее распространение получают научно обоснованные взгляды, согласно которым человек как “суперорганизм” издревле составлял и составляет морфофункциональное единство со своей микрофлорой (прежде всего кишечной) (Hooper, Gordon, 2001; Gill et al., 2006; Goodacre, 2007; Dicksved, 2008; Eberl, Lochner, 2009; Eberl, 2010; Palva, 2009; Jacobs et al., 2009; Шестаков, 2010; Hehemann et al., 2010; Fujimura et al., 2010; Sleator, 2010; van Duynhoven et al., 2011). Согласно этим взглядам, человек-“суперорганизм” обладает не только собственным генотипом, но и дополнительным геномом – метагеномом, включающим миллионы микробных генов, оказывающих существенное влияние на метаболизм и физиологические параметры в онтогенезе и в эволюционном развитии “хозяина”. Метагеномика, развиваемая благодаря такому подходу, изучает состав и функционирование всех генов в пределах интегральных генно-метаболических сетей целостного и динамичного микробного сообщества (микробиома) “суперорганизмов” (Gill et al., 2006; Шестаков, 2010).

Концепция “компликатобионта”

Паразитолог С.А. Беэр (2004), рассматривая систему “эндопаразит – хозяин” в качестве надорганизменной конструкции, предложил назвать ее “компликатобионтом”. По мнению С.А. Беэра, компликатобионт характеризуется следующими особенностями: 1) в целом сохраняя суверенность, геномы партнеров (паразита и хозяина) взаимодействуют и нередко значительно (возможно встраивание фрагментов генома паразита в геном хозяина); 2) при сохранении специфичности своих обменных процессов партнеры активно метаболически взаимодействуют (в том числе и на молекулярном уровне) за счет синхронизированных программ функционирования общей системы; 3) происходит формирование ксенопаразитарных барьеров и осуществляются теснейшие адгезивные связи (хромофильная адгезия); 4) инициируются процессы “молекулярной мимикрии” (синтез антигенов, общих для хозяев и паразитов); 5) происходит саморегуляция численности в популяциях партнеров; 6) на фоне этих процессов “...различен, но тесно скоординирован информационный вклад каждого партнера в функционирование общей системы”, которая функционирует и эволюционирует с развитием эмерджентных свойств (Беэр, 2004, с. 74).

В связи с этим С.А. Беэр (2004, с. 74) утверждает следующее: “Такую живую систему: “особи свободноживущих животных (растений) + паразит” уже нельзя относить к категории “организм”. Это неизбежно приведет к фактологической и терминологической путанице. К ней может быть приложимо понятие *бионт*. Такой тип живых систем можно было бы условно назвать *компликатобионт* (лат.: complicatio – сложный, усложнение)”. Однако С.А. Беэр (2004, с. 75) отмечает, что рассматривать эндопаразита следует в двух противоположных аспектах, т.е. надо “...видеть в нем *самостоятельный организм* и одновременно проследить за ним (или совместно с ним) возможность образования *надорганизменной конструкции*”, системы. Видимо, поэтому С.А. Беэр считает, что у паразитов (несмотря на их принадлежность к облигатным симбионтам) существуют популяции (т.е. по определению *одновидовые, асимбиотические* группировки).

Взгляды С.А. Беэра в отношении условий образования компликатобионтов противоречивы. Хотя С.А. Беэр (2004, с. 75, 78) в качестве симбионтов рассматривает главным образом эндопаразитов, по его мнению, “компликатобионт как одно из следствий эволюции может формироваться на основе любых форм симбиотических взаимоотношений с последующим отсевом нежизнеспособных форм”, однако “синтез компликатобионта, скорее всего возможен ... на этапе “избавления от патогенности” и формирования устойчивых взаимовыгодных мутуалистических отношений”. Причем С.А. Беэр полагает, что вероятность войти в состав компликатобионта неодинакова у разных эндопаразитов: она максимальна у вирусов, в меньшей степени – у прокариот и в еще меньшей – у эукариот. При этом спорными являются утверждения о том, что “партнеры в компликатобионте ... не должны быть слишком удаленными друг от друга в эволюционном плане”, а “компликатобионту “легче” формироваться в простой бинарной паразитарной системе, состоящей только из паразита и одного вида хозяина, нежели в сложной, включающей разные стадии развития паразита в принципиально различных видах хозяев” (Беэр, 2004, с. 78).

По мнению С.А. Беэра (2004, с. 78), коэволюция симбионтов “... может и не доходить до этапа “полного согласия” (мутуализма) между партнерами, что будет препятствовать формированию компликатобионта”, поэтому “синтез компликатобионта можно отнести к разряду редких природных событий”. При этом С.А. Беэр (2004, с. 78) полагает, что “...эволюция компликатоби-

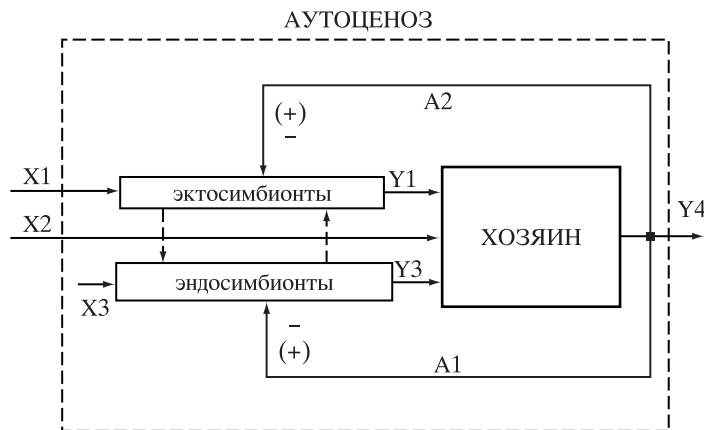


Рис. 1. Общая схема аутоценоза (по Савинову, 2005, с изменениями): X1, X2 – входные воздействия на эктосимбионтов и хозяина со стороны внешней среды, X3 – входные воздействия на эндосимбионтов со стороны внутренней среды хозяина, Y1, Y3 – прямые связи от симбионтов к хозяину; A1, A2 – обратные связи между симбионтами и хозяином. Пунктирной линией обозначена условная граница аутоценоза.

онтов трудно объяснима с позиций дарвиновской теории эволюции, или, точнее, это выходит за рамки того круга объектов, для которых Дарвин создавал свою теорию”; в связи с этим, “эволюция компликатобионтов может быть объяснена с позиций эволюции сложных (“синтетических”) биологических систем, однако здесь понятийный аппарат еще надо разрабатывать”.

Концепции “аутоценоза”, “демоценоза” и “специоценоза”

Согласно концепции автора (Савинов, 2005, 2006, 2007а,б, 2008а,б, 2009, 2010а,б, 2011; Savinov, 2011), единицей организменного уровня среди многоклеточных и огромного большинства одноклеточных эукариот реально является не особь (индивидуум), а *аутоценоз* (от *auto* – сам, *cenos* – сообщество), т.е. интегральное объединение особи-хозяина с его симбионтами про- и эукариотической организации. Совокупность всех симбионтов у хозяина можно назвать *симбиомом* (Савинов, 2011). Принципиально отличаясь от консорции (см. раздел 1), аутоценоз представляет собой типичный *симбиоз*, характеризующийся: 1) совокупностью общих для хозяина и симбионтов, коэволюционно сформированных и скоординированных метаболических процессов; 2) взаимной генной (сигнальной) регуляцией и нередко взаимными изменениями организации генов и геномов; 3) коэволюцией в направлении усиления функционально-структурной интегрированности и взаимозависимости партнеров (см. Проворов, Долгих, 2006), А с позиций системно-кибернетического подхода аутоценоз – это са-

моуправляемая система “хозяин – симбионты”, включающая *эндоценоз* (сообщество внутри тела хозяина) и *эктоценоз* (сообщество на поверхности тела хозяина) (Савинов, 2005, 2006) (рис. 1). Организация, функционирование и эволюция этой системы осуществляются по кибернетическим принципам (Савинов, 2006), на основе прямых (от симбионтов к хозяину) и обратных (от хозяина к симбионтам) информационных связей. При этом блок симбионтов аутоценоза является дополнительным управляющим блоком среди управляющих подсистем хозяина (генетической, нервной и др.) (Савинов, 2006). Воздействия симбионтов обуславливают фенотипические и генотипические изменения у хозяина: в метаболизме, поведении и эволюции таксона, к которому он принадлежит (см. Сопрунов, 1987; Каратыгин, 1993; Юрлова и др., 2000; Безр, 2005; Савинов, 2005; Проворов, Долгих, 2006; Михеев, 2011; Михеев, Зыкова, 2011; Moore, 1984; Wernegreen et al., 2003).

В аутоценозах Metazoa и растений облигатно *микробное звено* (Уголев, 1985; Криволуцкий, Покаржевский, 1988; Покаржевский и др., 2000; Проворов, Долгих, 2006; Проворов, 2009; Извекова, Корнева, 2007). У животных бактерии-симбионты “экосистем пищеварительного тракта” (Криволуцкий, Покаржевский, 1988; Покаржевский и др., 2000) активно влияют на переход экзогенных веществ (в частности, токсикантов) в организм хозяина, увеличивая доступность одних химических элементов и иммобилизуя другие, осуществляя регуляцию вещественно-энергетических потоков.

Поскольку организменному уровню реально соответствует “аутоценоз”, то популяционному –

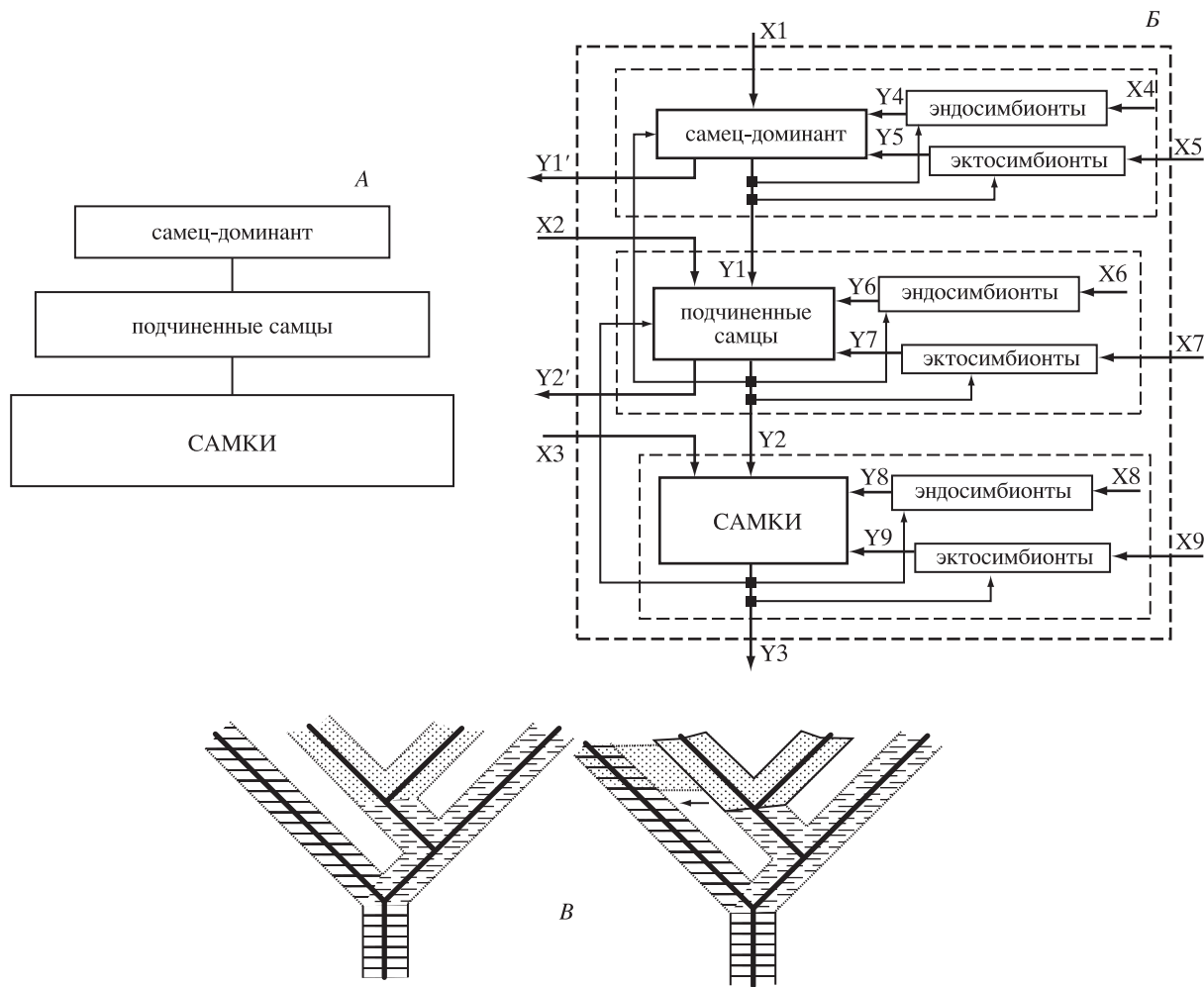


Рис. 2. Варианты систем популяционно-видового уровня и их исторического развития: *A* – иерархическая структура популяции ящериц (по Польновой, 1990); *B* – то же, но в виде симбиотической самоуправляемой системы – демоценоза (по Савинову, 2005) (обозначения, как на рис. 1); *B* – схематичное изображение некоторых вариантов филогенеза демо- и специоценозов (жирными линиями обозначены филумы хозяев, штриховыми и точками – филумы симбионтов, стрелка показывает процесс «горизонтального перехода» симбионтов к хозяевам другого филума) (по Савинову, 2006).

система аутоценозов, т.е. *демоценоз*, а видовому – *специоценоз*, т.е. система демоценозов (Савинов, 2005, 2006, 2008а). **Демоценоз** – это *система аутоценозов*, развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего ареала. **Специоценоз** – это *система демоценозов*, развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего биома.

Демоценозы являются системами гораздо меньшей степени целостности (особенно образованные на основе растений-хозяев), но в ряде случаев в них хорошо выражены процессы самоуправления, обеспечивающие интеграцию этих систем. Так, в демоценозах с участием высокоорганизованных животных (особенно общественных – муравьев, пчел, термитов, приматов, копытных и др.) могут

быть выделены иерархически соподчиненные группы (блоки) аутоценозов, например аутоценозы самок и самцов, которые взаимодействуют и интегрируются на основе прямых и обратных информационных связей разного характера (визуальных, химических и др.). Даже у ящериц на популяционном уровне выделена (Польнова, 1990) иерархия “самец доминант – подчиненные самцы – самки” рис. 2, *A*). Но в реальности эта система является демоценозом (рис. 2, *B*), так как включает еще экто- и эндосимбионтов (клещей-паразитов, гемоккоцидий, нематод, трематод, кишечных бактерий (Фадеева, 1999) у перечисленных членов иерархии.

Взгляды автора статьи на генетическую систему аутоценоза отличаются от представлений о *холо-*

геноме (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009) как совокупном геноме хозяина и его симбионтной микрофлоры. Я полагаю, что генетическая система аутоценоза включает не только генотип хозяина и генотипы симбионтов-прокариот, но может косвенно (или в отдельных случаях прямо) включать и генотипы симбионтов-эукариот. Ведь организм-хозяина не изолирован абсолютно от генотипов симбионтов про- и эукариотической организации (паразитов, мутуалистов, комменсалов): все эти генотипы взаимодействуют между собой и образуют динамичную, симбиогенную, функциональную подсистему аутоценоза – **аутогеном** (Савинов, 2009). В аутогеноме связи между элементами (генотипами хозяина и симбионтов) могут осуществляться непосредственно и косвенно. *Непосредственные генетические связи* обусловлены горизонтальным переносом генов симбионтов в геном хозяина либо самими симбионтами (посредством их плазмид), либо вирусами. Так, между клетками бактерий разных видов и родов, заселяющих растительных и животных хозяев, происходит широкий горизонтальный перенос структурных и регуляторных генов с участием плазмид и мигрирующих генетических элементов (Сопрунов, 1987; Шестаков, 2009; Проворов, Воробьев, 2010). Известно, что симбиотические бактерии рода *Agrobacterium* внедряют Т-ДНК своей плазмиды в геномы растений и грибов (см. Проворов, 2009). Взаимодействие гомологичных участков ДНК (и ее мобильных элементов) паразитических микоплазм и клеток эукариот (растительных и животных) приводит у последних к разнообразным хромосомным абберациям (Чернов, Чернова, 1996; Ванькова, Иванов, 2009).

Многочлеточные симбионты и хозяин тоже способны обмениваться генами. Такие процессы горизонтального переноса генов (ГПГ) нередки у растений, особенно при паразитизме. Причем покрытосеменные растения могут быть и донорами, и реципиентами генов. Так, отмечен перенос митохондриального гена из паразитических растений (р. *Cuscuta*) в группу сорных видов-хозяев р. *Plantago* (Mower et al., 2004). Напротив, растение-паразит раффлезия, как установлено, получило митохондриальные гены от своего хозяина – лианы (Davis, Wurdack 2004). Поскольку известно более 4 тысяч видов растений-паразитов (среди которых есть и многолетние), то предполагается, что у продуцентов в системах “паразит–хозяин” (в ауто- и демоценозах) ГПГ играет важную эволюционную роль (Шестаков, 2009).

У многоклеточных животных (в отличие от простейших и растений) достоверных фактов ГПГ отмечено немного, и они касаются передачи генов от симбиотических бактерий (в основном кишечных) к хозяевам (например, круглым червям) (см. Keeling, Palmer, 2008; Шестаков, 2009).

Косвенные генетические связи в аутогеноме проявляются в форме коэволюционного развития как в геноме хозяев, так и в геномах их симбионтов особых генных комплексов, участвующих со стороны хозяев в адаптивной регуляции жизнедеятельности симбионтов, а со стороны последних – в приспособлении к обитанию в теле хозяев и получении от них необходимых вещественных и энергетических ресурсов (Сопрунов, 1987; Проворов, Долгих, 2006; Проворов, 2009; McDermott, McDonald, 1993). При этом, например, известно, что паразитирующие у членистоногих и нематод бактерии р. *Wolbachia* и бактерии-мутуалисты (в частности, *Buchnera aphidicola*), развивающиеся в бактериоцитах ряда насекомых, передаются потомкам трансвариально (Горячева, 2004; Baudry et al., 2003). Это обуславливает особую форму коэволюции партнеров по симбиозу, в том числе на генетическом уровне (Baudry et al., 2003; Salzberg et al., 2005; Takiya et al., 2006). У млекопитающих передача симбионтов потомкам происходит путем груминга или поедания фекалий, а у растений, размножающихся вегетативно, через клоны. В результате в таких демоценозах происходит вертикальная передача симбионтов, а с ними и генетических элементов, приобретаемых партнерами под влиянием симбиогенеза.

Фенотипы хозяина и симбионтов интегрированы в **аутофеном** (Савинов, 2009), т.е. образуют динамичную, симбиогенную *структурно-функциональную* подсистему аутоценоза, обуславливающую все его эмерджентные (новые) фенотипические признаки: морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и этологические. Причем во многих случаях аутофеномы формируются не только с участием симбиотических прокариот и Protozoa, но и Metazoa, которые часто являются экто- и эндосимбионтами беспозвоночных (губок, кишечноротовых, червей, моллюсков, иглокожих, членистоногих), асцидий, всех позвоночных, в том числе людей (Бритаев, 1981; Бритаев и др., 1998; Заяц и др., 2002; Беэр, 2005; Циммер, 2011; Sirenko, 2000; Sirenko, Schrödl, 2001). Аутофеномы, развивающиеся при этом, обнаруживают биохимическую, физиологическую, анатомо-морфологическую и этологическую эмерджентность. Например, у моллюсков как хозяев трематод меняется экспрес-

сия генов, обеспечивающих синтез белков, участвующих в иммунных реакциях, модифицируется кислородный, углеводный, белковый и липидный обмен, меняется величина среднесуточного рациона и элективность питания, развивается тахикардия, вакуолизируются гепатоциты, угнетается репродуктивная способность (уменьшаются количество и размеры яиц, происходит паразитарная кастрация – атрофия гонад, уменьшение размеров и редукция копулятивного аппарата самцов), увеличиваются размеры тела (стимулируется “гигантизм”), меняется форма раковины, модифицируется поведение (например, утрачивается потребность зарываться в ил), способствующее потреблению зараженных моллюсков хищниками – следующими хозяевами трематод (Юрлова и др., 2000; Калибердина, Гранович, 2003; Беэр, 2005).

Среди позвоночных самыми сложными аутофеномами, по-видимому, обладают жвачные копытные. Во-первых, у них сформировался особый симбиогенный отдел желудка – объёмный рубец, в котором только с участием эндосимбионтов (сотен видов бактерий и десятков видов специфичных Protozoa, а также дрожжей) происходит первичная переработка растительной пищи, в частности происходит симбиотическое ферментативное расщепление целлюлозы (Dehority, 2003; Зайцев, Конопатов, 2005). Во-вторых, в кровеносных сосудах, тканях и органах жвачных, как и других позвоночных, нередко годами паразитируют десятки видов гельминтов, обуславливая изменение биохимических, физиологических, анатомических и поведенческих признаков у хозяев: изменения соотношения концентрации нейромедиаторов, гормонального статуса, развитие морфологических модификаций кровеносных сосудов (утолщение их стенок и уменьшение диаметра), перерождение участков мышечной ткани, формирование в ней капсул вокруг гельминтов, изменение поведения (усиление или ослабление двигательной активности, её характера) (Прядко, 1976; Мооге, 1984; Бритов, 1987; Оксов, 1991).

В мире продуцентов сложные аутофеномы с участием про- и эукариотических симбионтов и широким спектром симбиотических взаимодействий (в том числе на клеточном уровне) формируются у многих групп растений. Например, у злаков, осок и ряда других растений в надземных частях (в меристеме листовых влагалищ, алейроновом слое семян) обитают видоспецифичные грибы-эндофиты (нередко передаваемые потомкам хозяина через семена), которые существенно влияют на развитие хозяев: усиливают фотосин-

тез, повышают устойчивость к стрессам и эффективность использования минеральных веществ почвы, образуют токсичные алкалоиды или стимулируют их синтез хозяевами (это повышает защищенность хозяев от фитофагов), усиливают рост вегетативных органов, подавляют (или стимулируют) продукцию семян, изменяя соотношение семенного и вегетативного способов размножения, влияют на проявление полиморфизма у хозяев (см. Благовещенская, Дьяков, 2005; Баят и др., 2009). Одновременно в корневых системах травянистых растений развиваются эндофитные актинобактерии (синтезирующих фитогормоны) (Мерзаева, Широких, 2010), а также микоризные грибы (Бетехтина, Веселкин, 2011).

Не менее сложные аутофеномы длительно (десятилетиями) развиваются у древесных растений: на их корнях, как правило, формируется микориза с участием почвенных грибов, на корнях и ветвях могут развиваться растения-паразиты (поглощающие минеральные и органические вещества из клеток хозяина через свои гаустории), ткани растений “насыщены” симбиотическими метило- и метанобактериями, а также нередко гифами грибов-паразитов (трутовиков), часто пронизаны ходами личинок и имаго насекомых-ксилофагов, которые распространяют в стволе дерева фитопатогенные грибы (см. Zeikus, Ward, 1974; Рейвн и др., 1990; Каратыгин, 1993; Троценко и др., 2001; Афанасова, Пашенова, 2005. Ижевский и др., 2005). При этом насекомые-фитофаги не только участвуют в формировании сложной системы механических повреждений (ходов) внутри стволов деревьев, но и могут обуславливать морфо-физиологические изменения в филлосфере (например, стимулировать развитие галлов), выделяя в ткани растения-хозяина продукты своего метаболизма, что вызывает ответные защитные биохимические и физиологические реакции хозяина, изменения его репродуктивных способностей (Howe, Jander, 2008; Бахвалов и др., 2010). Не менее сложны биохимические взаимодействия между деревьями и грибами-паразитами (DiGuistini et al., 2007; Wallis et al., 2008).

Учитывая вышесказанное, в отличие от канонических представлений, в отношении эукариот корректнее считать реальной единицей естественного отбора не особь, а аутоценоз (Савинов, 2005, 2009, 2010а,б, 2011; Savinov, 2011). Тогда *элементарной эволюционной единицей является демоценоз* (Савинов, 2009, 2011; Savinov, 2011), а *элементарным эволюционным событием – появление нового специоценоза*.

В классической экологии рацион консумента (как индивидуума без учета его симбионтов) выражается уравнением:

$$I = P + R + N, \quad (1)$$

где I – источник экзогенной энергии, P – продукция, R – дыхание, N – выделение.

Однако симбиотический подход заставляет учитывать роль симбионтов в вещественно-энергетическом балансе аутоценозов и демоценозов. Эмпирические исследования подтверждают, что взаимные связи и функциональная роль членов биоценоза в значительной степени могут быть обусловлены деятельностью симбионтов (см. Заика, 1991). Показано, например, что симбиотические водоросли (зоохлореллы), занимающие до 75% объема клеток ряда видов планктонных инфузорий, могут составлять до 25% суммарной биомассы всех планктонных продуцентов (см. Хлебович, Умнова, 2006). При этом существенно модифицируются процессы метаболизма как инфузорий-хозяев, так и самих симбионтов, поскольку интенсивность их фотосинтеза в телах хозяев значительно возрастает (Spero, Parker, 1985). В отношении других консументов, в частности рыб, установлено, что при высокой интенсивности заражения паразитами, они вынуждены изменять интенсивность дыхания и компенсировать возросшие энергетические потребности либо повышая пищевую активность (увеличивая скорость или время питания), либо расширяя спектр питания, включая в рацион нехарактерные кормовые объекты (Пронина, Пронин, 1988; Михеев, Зыкова, 2011). Только так консумент, зараженный паразитами может одновременно обеспечивать свои вещественно-энергетические потребности, и симбионтов.

С учетом сказанного классическое уравнение (1) следует преобразовать (Савинов, 2011):

$$I = (Ph + Ps) + (Rh + Rs) + (Nh + Ns)$$

$$\text{или } I = Ph + Rh + Nh + (Ps + Rs + Ns), \quad (2)$$

где Ph, Rh, Nh – продукция, дыхание, выделения хозяина, Ps, Rs, Ns – продукция, дыхание, выделения его симбионтов соответственно.

Наряду с этим важно учитывать, что вещественно-энергетические и информационные потоки в экосистемах определяются не просто особями популяций, а ауто- и демоценозами. При этом в качестве реальных звеньев трофических цепей и сетей выступают не особи и популяции того или иного вида, а ауто- и демоценозы. Поэтому коэффициенты аккумуляции веществ, рассчиты-

ваемые обычно для особей–“звеньев” пищевых цепей, реально характеризуют не столько “аккумуляционные” свойства каких-либо видов организмов, сколько симбиотических систем: ауто- и демоценозов. В традиционной прикладной экологии используется коэффициент аккумуляции (K), рассчитываемый по формуле

$$K = C / C_0, \quad (3)$$

где C – концентрация вещества в теле особи (хозяина) данного вида, C₀ – концентрация вещества в окружающей среде.

Однако реально величина коэффициента аккумуляции особи-хозяина меньше, поскольку часть вещества и энергии могут использовать симбионты (паразиты, комменсалы) хозяина, т.е. в этом случае формула (3) должна иметь следующий вид (Савинов, 2011):

$$K = (C_1 + C_2) / C_0, \quad (4)$$

где C₁ – концентрация вещества в теле хозяина, C₂ – концентрация вещества в симбиоме. Поэтому коэффициент аккумуляции хозяина (K₁) корректнее определять так:

$$K_1 = (C_A - C_2) / C_0, \quad (5)$$

где C_A – концентрация вещества в аутоценозе.

Концепция “холобионта” и “хологеномная теория эволюции”

Данные о значительной роли симбионтной микрофлоры в онто- и филогенезе эукариот и развитие представлений о суперорганизме как симбиотической системе супраорганизменного уровня (см. разд. 3) обусловили появление в зарубежной литературе концепции “холобионта” и “хологеномной теории эволюции” (Rosenberg et al., 2007; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009). Согласно этим представлениям суперорганизм, т.е. холобионт (holobiont) включает организм хозяина и его симбиотических микроорганизмов и обладает хологеномом (hologenome), т.е. совокупностью генов организма-хозяина и симбионтов-прокариот. При этом холобионт рассматривается в качестве единицы естественного отбора.

В целом “хологеномная теория” (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008) содержит следующие положения: 1) в природе все растения и животные всегда связаны с микроорганизмами; 2) холобионт обладает специфическими свойствами, отличаю-

щимися от свойств хозяина и симбионтов; это, в частности, проявляется в специфике метаболизма холобионта; 3) холобионты имеют свои специфические структуры; 4) связь между хозяином и симбионтами влияет на приспособленность холобионта; 5) при экологическом стрессе симбиотическое микробное сообщество холобионта может быстро меняться; 6) положения 4 и 5 позволяют предположить, что генетическое богатство разнообразных микробных симбионтов может играть важную роль как в адаптации, так и в эволюции высших организмов; 7) каждый холобионт обособлен, конкурирует как целое с другими холобионтами и именно он является единицей отбора (а не отдельные геномы и гены); 8) хологеном передается от поколения к поколению с достаточной степенью точности. Особенности холобионта, указанные в этих положениях, как полагают авторы, лучше всего, видимо, вписываются в модель “суперорганизма” (Wilson, Sober, 1989), согласно которой суперорганизм является многовидовым сообществом.

Для доказательства своих положений, Е. Розенберг, И. Розенберг и их коллеги (Sharon et al., 2010) воспроизвели в новом аспекте эксперименты Додд (Dodds, 1989), в которых линии мух-дрозофил одного вида при питании разным кормом (сильно различающимся по составу) через несколько десятков поколений начинали репродуктивно изолироваться друг от друга. В противовес традиционным представлениям популяционной генетики о том, что изоляция линий мух в данном случае начиналась вследствие накопления у них соответствующих мутаций в геномах, новыми исследованиями было показано (Sharon et al., 2010), что процессы изоляции первично были обусловлены резким изменением состава симбиотной кишечной микрофлоры в разных линиях мух под влиянием разных составов корма. Авторы установили, что изменившиеся микробные сообщества посредством своих метаболитов модифицировали метаболизм мух, поэтому у них синтезировались модифицированные половые феромоны. *Это инициировало* репродуктивную изоляцию разных линий мух.

Таким образом, налицо экспериментальное подтверждение теоретических положений о том, что реальными участниками филогенеза являются не просто организмы и популяции, а симбиотические системы, называемые по-разному (суперорганизмы, холобионты, компликатобионты, аутоценозы, демоценозы), но существующие реально.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор представлений о системах суперорганизменного уровня показывает, что параллельно доминирующей парадигме, использующей асимбиотические понятия “организм”, “популяция” и “вид” в качестве категорий классической биологии, развивается симбиотический подход к системам организменного и надорганизменного уровней как сложным системам, формирующимся в процессе интеграции хозяина и его симбионтов. Для описания симбиотических систем *организменного уровня* предложены и используются “идеологически близкие” категории: консорция, суперорганизм, компликатобионт, холобионт, аутоценоз. Симбиотические системы *популяционного уровня* предложено характеризовать категорией *демоценоз*, а *видового уровня* – категорией *специоценоз* (Савинов, 2005).

“Консорция” была исторически первой категорией, с помощью которой еще в 20-х годах прошлого века Б.М. Козо-Полянский (1924) попытался охарактеризовать симбиотические системы организменного уровня и показать их всеобщность в живой природе. К сожалению, тогда и позднее его инициатива не была поддержана, и понятие “консорция” стали использовать в другом смысле.

В начале прошлого века был введен термин “суперорганизм” первоначально для обозначения группировок социальных насекомых, затем – для объектов экосистемного и биосферного уровней. Наряду с этим сейчас термин “суперорганизм” широко используется в отношении человека. Показано, что человек-“суперорганизм” благодаря бактериям-симбионтам (в основном кишечным) обладает дополнительным геномом – метагеномом, включающим миллионы микробных генов, оказывающих существенное влияние на метаболизм и физиологические параметры в онтогенезе и в эволюционном развитии “хозяина”. Метагеномика, развиваемая благодаря такому подходу, исследует состав и функционирование генов в пределах интегральных генно-метаболических сетей микробного сообщества (микробиома) в симбиотических “суперорганизмах”.

Предложенная паразитологом С.А. Безром (2004) концепция “компликатобионта” как симбиотического суперорганизменного образования пока не получила распространения в биологии. В данной концепции смешаны представления о популяциях паразитов (как асимбиотических группировках) и “компликатобионте”, а его появление отнесено к редким природным явлениям.

В отличие от концепции “компликатобионта” категории “аутоценоз”, “демоценоз” и “специоценоз” (Савинов, 2005–2011; Savinov, 2011) были предложены на основе принципа облигатности явлений симбиоза и симбиогенеза в живой природе (Козо-Полянский, 1924; Савинов, 2005, 2007а). В соответствии с таким подходом земную жизнь в царствах эукариот *реально представляют* не “стерильные” (т.е. лишённые симбионтов – мутуалистов, паразитов, комменсалов) “особи” (организмы), а аутоценозы (симбиотические системы “хозяин–симбионты”), не “популяции”, а демоценозы – системы аутоценозов, не “виды”, а специоценозы – системы демоценозов. В демоценозе происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей. Демоценоз, а не популяция реально является элементарной эволюционной единицей. Введенные автором категории “аутоценоз”, “демоценоз” и “специоценоз” позволяют учитывать у систем организменного и популяционно-видового уровня эмерджентные свойства, т.е. качественно и количественно иные признаки вещественно-энергетического и информационного взаимодействия с окружающей средой, которыми не обладают разобщенные организмы (вне симбиоза). Звеньями трофических цепей и сетей реально являются ауто- и демоценозы, но не “особи” и “популяции”. Эмерджентные свойства симбиотических систем обуславливаются формированием в них на генетическом и фенотипическом уровнях особых симбиогенных образований – *аутогенома* (функциональной системы, включающей гены хозяина и гены *всех* других членов симбиоза) и *аутофенома* (структурно-функциональной системы, образованной фенотипом хозяина и фенотипами всех других членов симбиоза).

Этим представлениям отчасти близки положения концепции “холобионта” и “хологеномной теории эволюции” (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009). Однако в “хологеномной теории эволюции” симбиотический подход суживается в нескольких аспектах. Во-первых, “холобионт” *не рассматривается как самоуправляемая система*, в результате чего упускаются из вида прямые и обратные связи между симбионтами и хозяином, в меньшей степени обращается внимание на эмерджентность свойств симбиотических образований и др. Во-вторых, понятие холобионт является исключительно суперорганизменным понятием и не касается популяционно-видового уровня: в хологеномной теории не рассматриваются симбиотические системы рангов демо- и специоценозов. В-третьих, в указанной теории не затрагиваются вопросы

продукционно-энергетического характера, т.е. участия симбионтов в процессах аккумуляции и миграции веществ по трофическим цепям и сетям. В-четвертых, понятие “хологеном”, в отличие от понятия “аутогеном”, не рассматривается как функциональная система генов хозяина и генов *всех* других членов симбиоза, а учитывает *только гены хозяина и гены его бактерий-симбионтов (метагеном)*.

Отметим, что некоторые различия в существующих концепциях симбиотических систем в эвристическом плане естественны и не препятствуют общему процессу развития симбиотического подхода. Несомненно, он ориентирует теоретическую и прикладную биологию на развитие принципиально новой методологии исследования биосистем организменного, популяционного и биоценотического уровней. В соответствии с новым подходом вещественно-энергетические и информационные потоки в экосистемах определяются не просто особями популяций, а ауто- и демоценозами. При этом в качестве звеньев трофических цепей и сетей выступают не просто особи и популяции того или иного вида, а ауто- и демоценозы. Поэтому коэффициенты накопления веществ, рассчитываемые обычно для особей-“звеньев” пищевых цепей, реально характеризуют не столько “аккумуляционные” свойства каких-либо видов организмов, сколько симбиотических систем – ауто- и демоценозов. Это надо учитывать при анализах вещественно-энергетических потоков в экосистемах.

При симбиотическом подходе усиливается внимание к роли симбиотических микроорганизмов как агентов антропогенных эпидемиологических процессов, уже приводящих к опасным болезням и вымиранию ряда видов животных (Pounds et al., 2006; Bourne et al., 2009), к миграции по трофическим цепям патогенных микробов-симбионтов (Маркова и др., 2006; Куприянов и др., 2010; Пушкарева и др., 2010), которые в процессе техногенеза все чаще опасно видоизменяются и циркулируют в экосистемных сетях симбиозов как опасные биологические агенты-загрязнители.

Симбиотический подход меняет методологию изучения эволюции систем популяционно-видового уровня и надвидового ранга. Ведь в синтетической теории эволюции симбиогенез не рассматривается в качестве важного эволюционного фактора и потому *популяция* представлена элементарной эволюционной единицей. Однако реально естественному отбору подвергаются не особи популяций, а аутоценозы, и поэтому в качестве элементарной эволюционной единицы дол-

жен рассматриваться демоценоз (Савинов, 2009), так как в пределах экосистем эволюционируют не просто популяции, а демоценозы (рис. 2 В). Разумеется, это вовсе не исключает использования классических категорий “особь” и “популяция”, если “методологическая редукция” в отношении их симбионтов будет достаточно корректной при решении тех или иных вопросов.

Автор благодарен редколлегии, Т.А. Бритаеву, А.В. Маркову за ценные критические замечания, вопросы и указание на ряд важных литературных источников, Ч.М. Нигматуллину за полезное обсуждение концепции и поддержку проводимых исследований, а также А.А. Позднякову, предоставившему труднодоступные работы основоположников теории симбиогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г., 1996. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. Т. 32. № 11. С. 1450–1473.
- Афанасова Е.Н., Пашенова Н.В., 2005. Взаимоотношения офиостомовых грибов, переносимых насекомыми-ксилофагами, между собой и с другими микроорганизмами хвойных пород Сибири // Микология и фитопатология. Т. 39. Вып. 2. С. 62–65.
- Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартеньянов В.В., 2010. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 299 с.
- Баят Ф., Мирлохи А., Ходамбаши М., 2009. Влияние эндофитного гриба на некоторые механизмы засухоустойчивости овсяницы высокорослой в условиях гидропонной культуры // Физиология растений. Т. 56. № 4. С. 563–570.
- Беклемишев В.Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. Вып. 5. С. 3–30.
- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В., 2011. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. № 3. С. 176–183.
- Безр С.А., 2004. Роль фактора патогенности паразитов в эволюции органического мира // Успехи общ. паразитологии. М.: Наука. С. 65–80.
- Безр С.А., 2005. Биология возбудителя описторхоза. М.: Т-во науч. изд. КМК. 336 с.
- Биологический энциклопедический словарь, 1986. М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Благовещенская Е.Ю., Дьяков Ю.Т., 2005. Эндофитные грибы злаков // Микология и фитопатология. Т. 39. Вып. 3. С. 1–15.
- Бритаев Т.А., 1981. Два новых вида комменсальных полиноид (Polychaeta, Polynoidae) и библиография по полихетам – симбионтам Coelenterata // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 6. С. 817–824.
- Бритаев Т.А., Сан-Мартин Г., Шейко О.В., 1998. Симбиотические полихеты *Proceraea* sp. и видоизмененные гидротек у колониальных гидроидов *Abietinaria turgida* (Hydrozoa, Sertulariidae) // Зоол. журн. Т. 77. № 5. С. 527–532.
- Бритов В.А., 1987. Паразитизм в природе и его роль в охране гомеостаза хозяина // Успехи соврем. биологии. Т. 104. Вып. 1(4). С. 132–144.
- Буруковский Р.Н., 1989. Экологический статус таксоцена кривых материкового склона в районах с развитым терригенным осадкообразованием // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 5. С. 621–631.
- Ванькова А.А., Иванов П.И., 2009. Взаимодействие микоплазмы *Acholeplasma laidlawii* с симбиотической системой *Medicago sativa*-*Rhizobium meliloti* // Агрохимия. № 1. С. 62–67.
- Горячева И.И., 2004. Бактерии рода *Wolbachia* – репродуктивные паразиты членистоногих // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 3. С. 246–259.
- Дедю И.И., 1990. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. МСЭ. 408 с.
- Домарадский И.В., Хохоев Т.Х., Кондракова О.А., Дубинин А.В., Вострухов С.В., Бабин В.Н., 2002. Противоречивая микроэкология // Рос. хим. журн. (Журн. Рос. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева). Т. 44. № 3. С. 80–89.
- Еленкин А.А., 1921. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. (Отдельн. Оттиск Изв. Главн. Ботан. Сада. Т. 20. Вып. 2). Петроград. 47 с.
- Заика В.Е., 1991. Симбиоз водных животных с водорослями. Киев: Наук. думка. 144 с.
- Зайцев С.Ю., Конопатов Ю.В., 2005. Биохимия животных. Фундаментальные и клинические аспекты. СПб.: Лань. 384 с.
- Заяц Р.Г., Рачковская И.В., Карпов И.А., 2002. Основы общей и медицинской паразитологии. Ростов н/Д.: Феникс. 224 с.
- Ижевский С.С., Никитский Н.Б., Волков О.Г., Долгин М.М., 2005. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и К. 220 с.
- Извекова Г.И., Корнева Ж.В., 2007. Локализация процессов симбионтного пищеварения на пищеварительно-транспортных структурах рыб и цестод // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 5. С. 502–513.

- Илинский Ю.Ю., Захаров И.К., 2007. Эндосимбионт *Wolbachia* в евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. Т. 43. № 7. С. 905–915.
- Калибердина М.В., Гранович А.И., 2003. Зараженность парентинами трематод и воздействие паразитов на форму раковины брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis*: анализ популяций, обитающих на скалистой литорали Белого моря // Паразитология. Т. 37. № 1. С. 69–86.
- Каратыгин И.В., 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат. 118 с.
- Кеннеди К., 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир. 230 с.
- Козо-Полянский Б.М., 1924. Новый принцип биологии // Очерк теории симбиогенеза. Л.; М.: Изд-во Пучина. 149 с.
- Корнилова О.А., 2004. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. СПб.: ТЕССА. 352 с.
- Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., 1988. Микробное звено в трофических цепях // Экология. № 5. С. 10–20.
- Кузнецов А.П., Лебкова Н.П., 2002. О бактериальном происхождении митохондрий эукариот в свете современных представлений об эволюции органического мира // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 501–507.
- Куприянов А.А., Семенов А.М., Ван Бругген А.Х.К., 2010. Перемещение энтеропатогенных и сапрофитных бактерий в цикле эконизш: животные–экскременты–почва–растения–животные // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 318–323.
- Мазинг В.В., 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. Т. 27. С. 117–127.
- Маргелис Л., 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 352 с.
- Маркова Ю.А., Романенко А.С., Климов В.Т., Чеснокова М.В., Духанина А.В., Иванова Л.К., Саляев Р.К., 2006. Взаимоотношения растений с энтеробактериями, патогенными для человека // ДАН. Т. 411. № 3. С. 424–426.
- Мережковский К.С., 1909. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов // Уч. зап. Казан. ун-та. Т. 76. Кн. 12. С. 1–102.
- Мерзаева О.В., Широких И.Г., 2010. Образование ауксинов эндифитными актинобактериями озимой ржи // Прикл. биохимия и микробиология. Т. 46. № 1. С. 51–57.
- Михеев В.Н., 2011. Моноксенные и гетероксенные паразиты рыб по-разному манипулируют поведением хозяев // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 183–197.
- Михеев В.Н., Зыкова А.В., 2011. Роль паразитов в симбиотических ассоциациях рыб-кораллобионтов // ДАН. Т. 440. № 4. С. 561–564.
- Негробов В.В., Хмелев К.Ф., 2000. Современные концепции консорциологии // Вестн. ВГУ. Сер. хим., биол. С. 118–121.
- Нигматуллин Ч.М., 2007. Миграции нектонных животных и их роль в формировании ареалов, видообразовании и реализации жизненных циклов популяций паразитов // Матер. IV Всерос. школы по теоретич. и морской паразитологии. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 149–152.
- Оксов И.В., 1991. Тканевый уровень организации системы паразит–хозяин // Паразитология. Т. 25. Вып. 1. С. 3–11.
- Познанин Л.П., 1988. Принцип целостности и эволюция // Журн. общ. биологии. Т. 49. № 1. С. 35–45.
- Покаржевский А.Д., Ван Страален Н.М., Филимонова Ж.В., Зайцев А.С., Бутовский Р.О., 2000. Трофическая структура экосистем и экотоксикология почвенных организмов // Экология. № 3. С. 211–218.
- Польнова Г.В., 1990. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 3. С. 338–352.
- Проворов Н.А., 2001. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 6. С. 472–495.
- Проворов Н.А., 2009. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 1. С. 10–34.
- Проворов Н.А., Долгих Е.А., 2006. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 6. С. 403–422.
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И., 2010. Роль горизонтального переноса генов в эволюции клубеньковых бактерий, направляемой растением-хозяином // Успехи соврем. биологии. Т. 130. № 4. С. 336–345.
- Пронина С.В., Пронин Н.М., 1988. Взаимоотношения в системах гельминты–рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука. 176 с.
- Прядко Э.И., 1976. Гельминты оленей. Алма-Ата: Изд-во Наука Казах. ССР. 224 с.
- Пушкарева В.И., Ермолаева С.А., Литвин В.Ю., 2010. Гидробионты как резервуарные хозяева возбудителей бактериальных сапронозов // Зоол. журн. Т. 89. № 1. С. 37–47.
- Работнов Т.А., 1969. О консорциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. С. 109–116.
- Раменский Л.Г., 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. Т. 37. № 2. С. 181–201.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С., 1990. Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир. 348 с.

- Савинов А.Б.*, 2005. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). С. 181–196.
- Савинов А.Б.*, 2006. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). Н. Новгород: Изд-во ННГУ. 205 с.
- Савинов А.Б.*, 2007а. Феномен облигатности симбиоза: организм и популяция в свете новой парадигмы // Матер. IV Всерос. школы по теоретич. и морской паразитологии. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 186–188.
- Савинов А.Б.*, 2007б. Проблема новой эволюционной парадигмы (философский, системный и общебиологический аспекты) // XXI Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 60–72.
- Савинов А.Б.*, 2008а. Интегративная теория эволюции (к 35-летию выхода статьи А.А. Любищева «О постулатах современного селектогенеза») // XXII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Т. 1. Ульяновск: УлГПУ. С. 107–116.
- Савинов А.Б.*, 2008б. Аутоценоз и демоценоз – новые категории для паразитологии, экологии и эволюционной биологии // Матер. IV Всерос. съезда паразитол. о-ва при РАН. «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». Т. 3. СПб.: Лема. С. 122–126.
- Савинов А.Б.*, 2009. Развитие интегративной (симбиотической) теории эволюции (к знаменательным датам жизни и творчества Ламарка и Дарвина) // XXIII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 113–124.
- Савинов А.Б.*, 2010а. Диалектический эволюционизм в теории развития жизни (к 120-летию со дня рождения А.А. Любищева) // XXIV Любимцевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 179–189.
- Савинов А.Б.*, 2010б. Развитие симбиотической парадигмы // Теоретические и практические проблемы паразитологии. Матер. междунар. науч. конф. М.: Центр паразитологии ИПЭЭ РАН. С. 330–334.
- Савинов А.Б.*, 2011. Симбиотическая парадигма как основа современной биологии и теории развития жизни. Некоторые методологические следствия // XXV Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ. С. 76–84.
- Симонова Е.В., Пономарева О.А.*, 2008. Роль нормальной микрофлоры в поддержании здоровья человека // Сиб. мед. журн. № 8. С. 20–25.
- Снакин В.В.*, 2000. Экология и охрана природы. Словарь-справочник. М.: Academia. 384 с.
- Сопрунов Ф.Ф.*, 1987. Молекулярные основы паразитизма. М.: Наука. 224 с.
- Тимофеев С.Ф.*, 2006. Введение в гидробиологию (конспект лекций). Ч. 1. Апатиты: Изд. Кольского науч. центра РАН. 41 с.
- Троценко Ю.А., Иванова Е.Г., Доронина Н.В.*, 2001. Аэробные мегилотрофные бактерии как фитосимбионты // Микробиология. Т. 70. № 6. С. 725–736.
- Уголев А.М.*, 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций // Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 544 с.
- Фадеева Г.А.*, 1999. Распределение доминирующих паразитов прыткой ящерицы как показатель стабильности паразитарных систем // Наземные и водные экосистемы. Н. Новгород: Изд-во ННГУ. С. 79–86.
- Фаминцын А.С.*, 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Импер. акад. наук, физ.-мат. отд. Сер. 8. Т. 20. № 3. С. 1–14.
- Фомин Н.А.*, 1995. Физиология человека. М.: Просвещение; Владос. 412 с.
- Хахина Л.Н.*, 1983. Проблема симбиогенеза // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л.: Наука. С. 421–435.
- Хлебович Т.В., Умнова Л.П.*, 2006. Вклад симбиотических инфузорий в автотрофную биомассу планктона озера Кривое (Карелия) // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 110–114.
- Циммер К.*, 2011. Паразиты: тайный мир. М.: Альпина нон-фикшн. 362 с.
- Чернов В.М., Чернова О.А.*, 1996. Микоплазменные инфекции как возможный фактор генетических изменений в клетках высших эукариот // Цитология. Т. 38. № 2. С. 107–114.
- Черноусова Н.Ф., Петренко В.И., Толкачев О.В.*, 2008. Особенности паразитофауны мелких млекопитающих зеленых зон г. Екатеринбурга // Аграрный вестн. Урала. № 12. С. 71–74.
- Шестаков С.В.*, 2009. Горизонтальный перенос генов у эукариот // Вестн. ВОГиС. Т. 13. № 2. С. 345–354.
- Шестаков С.В.*, 2010. Метагеномика микробиома человека // Успехи соврем. биологии. Т. 130. № 6. С. 531–543.
- Эрлих П., Холм Р.*, 1966. Процесс эволюции. М.: Мир. 330 с.
- Юрлова Н.И., Водяницкая С.Н., Глунов В.В.*, 2000. Анализ взаимоотношений в системе паразит–хозяин (на примере моллюсков и трематод) // Успехи соврем. биологии. Т. 120. № 6. С. 573–580.
- Alaux C., Maisonnasse A., Le Conte Y.*, 2010. Pheromones in a superorganism from gene to social regulation // Vitam. Horm. V. 83. P. 401–423.
- Amdam G.V., Seehuus S.C.*, 2006. Order, disorder, death: lessons from a superorganism // Adv. Cancer. Res. V. 95. P. 31–60.

- Baudry E., Bartos J., Emerson K., Whitworth T., Weren J.H., 2003. *Wolbachia* and genetic variability in the birdnest blowfly *Protocalliphora sialia* // Mol. Ecol. V. 12. P. 1843–1854.
- Behmer S.T., 2009. Animal behaviour: feeding the superorganism // Curr. Biol. V. 19. № 9. P. 366–368.
- Bonfante P., 2003. Plants, mycorrhizal fungi and endobacteria: a dialog among cells and genomes // Biol. Bull. V. 204. № 2. P. 215–220.
- Botnariuc N., 2005. The role of symbiosis in the evolution of the biosphere // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». V. 48. P. 523–530.
- Bourne D. G., Garren M., Work T. M., Rosenberg E., Smith G.W., Harvell C.D., 2009. Microbial disease and the coral holobiont // Trends Microbiol. V. 17. № 12. P. 554–562.
- Braendle C., Miura T., Bickel R., Shingleton A.W., Kambhampati S., Stern D.L., 2003. Developmental origin and evolution of bacteriocytes in the aphid-Buchnera symbiosis // PLoS Biology. V. 1. № 1. P. 70–76.
- Connor R.C., 1995. The benefits of mutualism: a conceptual framework // Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 427–457.
- Davis C.C., Wurdack K.J., 2004. Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidences from *Malpighiales* // Science. V. 305. № 5684. P. 676–678.
- Dehority B.A., 2003. Rumen microbiology. Thrumpton, Nottingham: Nottingham Univ. Press. 372 p.
- Dicksved J., 2008. Exploring the human intestinal microbiome in health and disease // Acta Univ. agricultur. Suec. Uppsala. V. 30. 75 p.
- DiGiustini S., Ralph S.G., Lim Y.W., Holt R., Jones S., Bohlmann J., Breuil C., 2007. Generation and annotation of lodgepole pine and oleoresin-induced expressed sequences from the blue-stain fungus *Ophiostoma clavigerum*, a Mountain Pine Beetle-associated pathogen // FEMS Microbiol. Lett. V. 267. № 2. P. 151–158.
- Dodd D.M.B., 1989. Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura* // Evolution. V. 43. № 6. P. 1308–1311.
- Eberl G., 2010. A new vision of immunity: homeostasis of the superorganism // Mucosal Immunol. V. 3. № 5. P. 450–460.
- Eberl G., Lochner M., 2009. The development of intestinal lymphoid tissues at the interface of self and microbiota // Mucosal Immunol. V. 2. № 6. P. 478–485.
- Fortunato A., Strassmann J.E., Santorelli L., Queller D.C., 2003. Co-occurrence in nature of different clones of the social amoeba, *Dictyostelium discoideum* // Mol. Ecol. V. 12. P. 1031–1038.
- Frost C.L., Fernández-Marín H., Smith J.E., Hughes W.O., 2010. Multiple gains and losses of *Wolbachia* symbionts across a tribe of fungus-growing ants // Mol. Ecol. V. 19. № 18. P. 4077–4085.
- Fujimura K.E., Slusher N.A., Cabana M.D., Lynch S.V., 2010. Role of the gut microbiota in defining human health // Expert. Rev. Anti. Infect. Ther. V. 8. № 4. P. 435–454.
- Gardner A., Grafen A., 2009. Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation // J. Evol. Biol. V. 22. № 4. P. 659–671.
- Gianinazzi-Pearson V., 1996. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis // Plant cell. V. 8. № 10. P. 1871–1883.
- Gill S.R., Pop M., DeBoy R.T., Eckburg P.B., Turnbaugh P.J., Samuel B.S., Gordon J.I., Relman D.A., Fraser-Liggett C.M., Nelson K.E., 2006. Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome // Science. V. 312. № 5778. P. 1355–1359.
- Gillooly J.F., Hou C., Kaspari M., 2010. Eusocial insects as superorganisms: Insights from metabolic theory // Commun. Integr. Biol. V. 3. № 4. P. 360–362.
- Goodacre R., 2007. Metabolomics of a superorganism // J. Nutr. V. 137. № 1. P. 259–266.
- Grodzicki P., Caputa M., 2005. Social versus individual behaviour: a comparative approach to thermal behaviour of the honeybee (*Apis mellifera* L.) and the American cockroach (*Periplaneta americana* L.) // J. Insect. Physiol. V. 51. № 3. P. 315–322.
- Hart A.G., Bot A.N., Brown M.J., 2002. A colony-level response to disease control in a leaf-cutting ant // Naturwissenschaften. V. 89. № 6. P. 275–277.
- Hehemann J.H., Correc G., Barbeyron T., Helbert W., Czek M., Michel G., 2010. Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota // Nature. V. 464. P. 908–912.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 2009. The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. N.Y.; L.: W.W. Norton & Co. 522 p.
- Hooper L.V., Gordon J.I., 2001. Commensal host-bacterial relationships in the gut // Science. V. 292. № 5519. P. 1115–1118.
- Howe G. A., Jander G., 2008. Plant immunity to insect herbivores // Annu. Rev. Plant Biol. V. 59. P. 41–66.
- Jacobs D.M., Gaudier E., van Duynhoven J., Vaughan E.E., 2009. Non-digestible food ingredients, colonic microbiota and the impact on gut health and immunity: a role for metabolomics // Curr. Drug. Metab. V. 10. № 1. P. 41–54.
- Johnson B.R., Linksvayer T.A., 2010. Deconstructing the superorganism: social physiology, groundplans, and sociogenomics // Q. Rev. Biol. V. 85. № 1. P. 57–79.
- Jürgen S.R., Stanewsky R., Chittka L., 2010. Circadian foraging rhythms of bumblebees monitored by radio-frequency identification // J. Biol. Rhythms. V. 25. № 4. P. 257–267.

- Keeling P.J., Palmer J.D., 2008. Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution // *Nature Rev. Genet.* V. 9. № 8. P. 605–618.
- Kilfoil M.L., Lasko P., Abouheif E., 2009. Stochastic variation: from single cells to superorganisms // *HFSPJ.* V. 3. P. 373–378.
- Kull K., 2010. Ecosystems are made of semiotic bonds: consortia, umwelten, biophony and ecological codes // *Biosemiotics.* V. 3. P. 347–357.
- Maekawa K., Kon M., Matsumoto T., Araya K., Lo N., 2005. Phylogenetic analyses of fat body endosymbionts reveal differences in invasion times of blaberid wood-feeding cockroaches (Blaberidae: Panesthiinae) into the Japanese archipelago // *Zool. Sci.* V. 22. № 10. P. 1061–1067.
- Marcogliese D.J., 2005. Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? // *Int. J. Parasitol.* V. 35. № 7. P. 705–716.
- Markos A., 1995. The ontogeny of Gaia: the role of microorganisms in planetary information network // *J. Theor. Biol.* V. 176. № 1. P. 175–180.
- Mathieu L.G., Sonea S., 1995. A powerful bacterial world // *Endeavour.* V. 19. № 3. P. 112–117.
- McDermott J.M., McDonald B.A., 1993. Gene flow in plant pathosystems // *Annu. Rev. Phytopathol.* V. 31. P. 353–373.
- Moore J., 1984. Parasites that change the behavior of their host // *Sci. Am.* V. 250. № 5. P. 82–89.
- Mower J.P., Stefanovic S., Young G.J., Palmer J.D., 2004. Gene transfer from parasitic to host plants // *Nature.* V. 432. № 7014. P. 165–166.
- Palva A., 2009. Intestinal microorganisms and their significance for health // *Duodecim.* V. 125. № 6. P. 685–694.
- Powell S., 2009. How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism // *J. Evol. Biol.* V. 22. № 5. P. 1004–1013.
- Pounds J.A., Bustamante M.R., Coloma L.A., Consuegra J.A., Fogden M.P.L. et al., 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming // *Nature.* V. 439. № 12. P. 161–167.
- Queller D.C., Strassmann J.E., 2002. The many selves of social insects // *Science.* V. 296. № 5566. P. 311–313.
- Ready P., 2000. Sand fly evolution and its relationship to Leishmania transmission // *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* V. 95. № 4. P. 589–590.
- Reeve H.K., Hölldobler B., 2007. The emergence of a superorganism through intergroup competition // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 104. № 23. P. 9736–9740.
- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J., Rejmanek M., 2000. Plant invasions – the role of mutualisms // *Biol. Rev.* V. 75. № 1. P. 65–93.
- Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I., 2008. From bacterial bleaching to the hologenome theory of evolution // *Proc. 11th Int. Coral Reef Sympos.: Ft. Lauderdale, Florida, № 9.* P. 269–273.
- Rosenberg E., Sharon G., Zilber-Rosenberg I., 2009. The hologenome theory of evolution contains Lamarckian aspects within a Darwinian framework // *Environ. Microbiol.* V. 11. № 12. P. 2959–2962.
- Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I., 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution // *Nature Rev. Microbiol.* V. 5. № 5. P. 355–362.
- Roskens V.A., Carpenter J.M., Pickett K.M., Ballif B.A., 2010. Preservation of field samples for enzymatic and proteomic characterization: analysis of proteins from the trophallactic fluid of hornets and yellowjackets // *J. Proteome Res.* V. 1. № 9 (10). P. 5484–5491.
- Savinov A.B., 2011. Autocenosis and democenosis as individual- and population-level ecological categories in terms of symbiogenesis and systems approach // *Rus. J. Ecol.* V. 42. № 3. P. 179–185.
- Salzberg S.L., Hotopp J.C.D., Delcher A.L., Pop M., Smith D.R., Eisen M.B., Nelson W.C., 2005. Serendipitous discovery of *Wolbachia* genomes in multiple *Drosophila* species // *Genome Biology.* V. 6. № 3. P. 1–8.
- Sharon G., Segal D., Ringo J.M., Hefetz A., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* Published online. № 1. P. 1–6.
- Shibao H., Kutsukake M., Matsuyama S., Fukatsu T., Shimada M., 2010. Mechanisms regulating caste differentiation in an aphid social system // *Commun. Integr. Biol.* V. 3. № 1. P. 1–5.
- Sirenko B.I., 2000. Symbiosis of an Antarctic gastropod and pantopod // *Ruthenica.* V. 10. № 2. P. 159–162.
- Sirenko B., Schrödl M., 2001. Mollusc biodiversity and ecology // *Berichte zur Polar- und Meeresforschung / Eds Arntz W.E., Brey T.* V. 402. S. 85–95.
- Sleator R.D., 2010. The human superorganism – of microbes and men // *Med. Hypotheses.* V. 74. № 2. P. 214–215.
- Spero H.J., Parker S.L., 1985. Photosynthesis in the symbiotic planktonic foraminifer *Orbulina universa*, and its potential contribution to oceanic primary productivity // *J. Foraminiferal Res.* V. 15. № 4. P. 273–281.
- Sonea S., Mathieu L.G., 2001. Evolution of the genomic systems of prokaryotes and its momentous consequences // *Int. Microbiol.* V. 4. № 2. P. 67–71.
- Starks P.T., Blackie C.A., Seeley T.D., 2000. Fever in honeybee colonies // *Naturwissenschaften.* V. 87. № 5. P. 229–231.
- Takiya D.M., Tran P.L., Dietrich C.H., Moran N.A., 2006. Co-cladogenesis spanning three phyla: leafhoppers

- (Insecta: Hemiptera: Cicadellidae) and their dual bacterial symbionts // *Mol. Ecol.* V. 15. P. 4175–4191.
- Tautz J., 2008. The buzz about bees – biology of a superorganism. B.: Springer-Verlag. 284 p.
- Turnbull C., Hoggard S., Gillings M., Palmer C., Stow A.J., Beattie D., Briscoe D.A., Smith S., Wilson P., Beattie A.J., 2011. Antimicrobial strength increases with group size: implications for social evolution // *Biol. Lett.* V. 7 № 2. P. 249–252.
- Van Duynhoven J., Vaughan E., Jacobs D. M., Kemperman R.A. et al., 2011. Metabolic fate of polyphenols in the human superorganism // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 108. P. 4531–4538.
- Wallis C., Eyles A., Chorbajian R., Gardener B.M., Hansen R., Cipollini D., Herms D.A., Bonello P., 2008. Systemic induction of phloem secondary metabolism and its relationship to resistance to a canker pathogen in Austrian pine // *New Phytologist.* V. 177. № 3. P. 767–778.
- Wernegreen J.J., Wheeler D.E., 2009. Remaining flexible in old alliances: functional plasticity in constrained mutualisms // *DNA Cell Biol.* V. 28. № 8. P. 371–382.
- Wernegreen J.J., Degnan P.H., Lazarus A.B., Palacios C., Bordenstein S.R., 2003. Genome evolution in an insect cell: distinct features of an antbacterial partnership // *Biol. Bull.* V. 204. № 2. P. 221–231.
- Wilson D.S., Sober E., 1989. Reviving the superorganism // *J. Theor. Biol.* V. 136. P. 337–356.
- Yang A.S., 2007. Thinking outside the embryo: the superorganism as a model for EvoDevo studies // *Biol. Theory.* V. 2. № 4. P. 398–408.
- Zeikus J.G., Ward J.C., 1974. Methane formation in living trees: a microbial origin // *Science.* V. 184. № 4142. P. 1181–1183.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 32. P. 723–735.

Autocenosis and democenosis as symbiotic systems and biological notions

A. B. Savinov

Nizhny Novgorod State University
 603950 Nizhny Novgorod, Gagarina Pr., 23-1
 e-mail: *sabcor@mail.ru*

Contemporary data and concepts about the role of symbiogenesis in organization, functioning, and evolution of biosystems at different organizational levels allow to contemplate the forming of a symbiotic approach to solving theoretical and practical problems in biology. According to the author's concept, at the organismic level, the basic unit should be considered as not being an individual, but *autocenosis*, i.e., a self-regulating system of "host-symbionts" type. Then, *democenosis*, being a system of autocenoses, would correspond to the population level, and *speciocenosis*, being a system of democenoses, would correspond to the species level. Within democenoses, not individuals, but autocenoses are subject to natural selection. Different links in trophic chains and webs are not "individuals" or "populations" but auto- and democenoses. However, symbiotic approach does not leave out the population paradigm and should develop in parallel with it. Novel concepts in the field of symbiology are indicative of this point of view.