

На правах рукописи

БУКВАРЕВА Елена Николаевна

**ПРИНЦИП
ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ
БИОСИСТЕМ НАДОРГАНИЗМЕННОГО
УРОВНЯ**

Специальность: 03.02.08 – экология

**Автореферат
Диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва - 2013

Работа выполнена в лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты: Дмитрий Геннадиевич Замолодчиков, доктор биологических наук, профессор Биологический факультет ФБГОУ ВПО МГУ им. М.В. Ломоносова, заведующий кафедрой Общей экологии;

Александр Владимирович Марков, доктор биологических наук, ФГБУН Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории высших позвоночных;

Вадим Олегович Мокиевский, доктор биологических наук, ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, заведующий лабораторией экологии прибрежных донных сообществ.

Ведущая организация: ФГБУН Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Защита диссертации состоится _____ на заседании Диссертационного совета Д 002.213.01 при ФГБУН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33. Телефон/факс (495)952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан «___» _____ 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Современное масштабное сокращение площади природных экосистем, сопровождающееся уничтожением биологического разнообразия, ведёт к ослаблению механизмов экосистемной и биосферной регуляции среды. Ущерб от дестабилизации среды в результате уничтожения природных экосистем становится важным фактором экономики и экологической безопасности. Проблема предотвращения экологической катастрофы и нарушений биосферного баланса должна решаться прежде всего путем сохранения и восстановления функций биоразнообразия. Озабоченность мирового научного сообщества возможными последствиями утраты биологического разнообразия привела к быстрому росту за последние 15 – 20 лет числа исследований взаимозависимости между показателями биологического разнообразия и экосистемного функционирования. Исследованию оптимизационных механизмов формирования таких зависимостей посвящена данная диссертация.

Степень разработанности темы исследования

Одним из направлений, которое может вывести исследования биологического разнообразия на новый уровень понимания процессов в природных био- и экосистемах, является изучение экстремальных принципов их функционирования на основе представлений об оптимальности их параметров, широко распространенное сегодня в биологических и медицинских науках. Однако в исследованиях *разнообразия* биосистем надорганизменных уровней (популяций и сообществ) оптимизационные подходы до сих пор использовались мало. При этом большая часть работ посвящена анализу *принципов экстремального разнообразия*, предполагающих, что максимизируется или минимизируется само разнообразие элементов биосистемы. В рамках этого подхода были предложены принцип максимума обобщенной энтропии для сообществ¹ и принцип максимального разнообразия распределения биомассы особей в популяции².

В данной работе предлагается другой подход, предполагающий, что *разнообразие элементов биосистемы является оптимизируемым (регулируемым) параметром*, который позволяет экстремизировать (максимизировать или минимизировать) жизненно-важные характеристики биосистем. Идея о существова-

¹ Левич А.П. Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования // Успехи совр. биол. 2004. Т. 124. № 6. С. 3-21.;

Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю. Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ // Биофизика. 1993. Т. 38. № 5. С. 877-892.;

Левич А.П., Алексеев В.Л. Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение // Биофизика. 1997. Т. 42. № 2. С.534-541.

² Lurie D., Valls J., Wagensberg J. Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems // Bulletin of Mathematical Biology. 1983. V. 45. N. 5. P. 869-872.;

Wagensberg J., Valls J. The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems // Bulletin of Mathematical Biology. 1987. V. 49. N. 5. P. 531-538.

нии оптимального разнообразия ранее высказывалась в отношении генетического разнообразия внутри популяций³. Гипотеза об оптимизации разнообразия в ходе взаимодействия двух сопряженных иерархических уровней – популяционного и ценотического высказывается в данной работе впервые.

Цели и задачи

Цель работы: сформулировать принцип формирования и функционирования биологического разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях на основе представлений об оптимальных характеристиках биосистем и проанализировать возможность его использования в качестве рабочей гипотезы в дальнейших исследованиях биоразнообразия.

Задачи:

- сформулировать основные положения принципа оптимального разнообразия для биосистем надорганизменного уровня;
- разработать на основе принципа оптимального разнообразия модели оптимального разнообразия в популяциях и экологических сообществах одного трофического уровня;
- на основе анализа результатов математического моделирования показать возможность существования оптимальных уровней биологического разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях и выявить тенденции изменения оптимальных значений разнообразия в разных условиях среды;
- проанализировать соответствие положений принципа оптимального разнообразия имеющимся теоретическим представлениям о формировании биологического разнообразия и эмпирическим данным о закономерностях распределения и изменения биоразнообразия в зависимости от условий среды;
- выявить место принципа оптимального разнообразия в процессах формирования биологического разнообразия в эволюционном, микроэволюционном и экологическом масштабах;
- сформулировать основные направления использования принципа оптимального разнообразия для разработки стратегии природопользования.

Научная новизна

- Сформулирован оптимизационный принцип функционирования и формирования биологического разнообразия на двух сопряженных иерархических уровнях организации – популяционном и ценотическом.
- Создана концептуальная модель оптимизации разнообразия биосистем на двух взаимосвязанных иерархических уровнях – популяционном и ценотическом.
- Показана возможность существования оптимальных уровней разнообразия в популяциях и экологических сообществах.

³ Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

- Выявлены тенденции изменения оптимальных уровней разнообразия в зависимости от условий среды и характеристик видов, включенных в сообщества.

- Показано, что оптимизация биологического разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях может быть одним из механизмов его формирования в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

Теоретическое и практическое значение работы

Предложенный принцип оптимального разнообразия биосистем является новой теоретической концепцией формирования и функционирования биоразнообразия. Как показано в работе, на его основе могут быть предложены новые оптимизационные механизмы формирования внутривидового и видового разнообразия, дополнительные к современным представлениям об этих процессах. Принцип оптимального разнообразия позволяет по-новому объяснить многие эмпирические факты о распределении биоразнообразия и его зависимости от условий среды, а также наблюдаемые изменения разнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов. На основании предложенного принципа могут быть сделаны прогнозы изменения внутривидового и видового разнообразия и экосистемных функций при изменении условий среды и антропогенных воздействиях.

Практическое значение принципа оптимального разнообразия заключается в том, что он позволяет сформулировать цели природопользования на новой концептуальной основе – с учетом оптимальности показателей разнообразия природных систем.

Методология и методы исследования

Работа имеет теоретический характер и опирается на следующие основные методы исследования: разработку концептуальных моделей оптимального разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях; исследование реализованных на этой основе математических моделей; проверка на качественном уровне адекватности моделей реальным биосистемам путем анализа данных теоретических, экспериментальных и натуральных исследований биоразнообразия на популяционном и ценотическом уровнях, имеющихся в мировой литературе.

Положения, выносимые на защиту

1. Принцип оптимального разнообразия биосистем надорганизменного уровня включает следующие основные положения:
 - существуют оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия, соответствующие максимальной эффективности популяций и экологических сообществ (эффективность понимается как количество постоянно поддерживаемой биомассы на единицу доступного ресурса);

- оптимальные значения разнообразия достигаются в ходе взаимодействия популяционного и ценотического уровней;
 - оптимальные значения разнообразия зависят от количества ресурса в среде и степени ее стабильности, а также от характеристик видов, входящих в сообщество, следующим образом:
 - оптимальные значения внутривидового разнообразия не зависят от интенсивности поступления ресурса, а оптимальное число видов растет при увеличении интенсивности поступления ресурса;
 - оптимальные значения внутривидового разнообразия снижаются, а оптимальное число видов в сообществе растёт по мере стабилизации среды;
 - оптимальные значения внутривидового разнообразия снижаются, а оптимальные значения числа видов в сообществе растут при увеличении индивидуальной толерантности особей, увеличении скорости роста популяции, снижении смертности особей.
2. Принцип оптимального разнообразия биосистем может служить дополнительным объяснением процессов формирования биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов, а именно:
- параметры лицензионно-нишевого пространства (ширина ниш и их число) определяются оптимальными значениями внутривидового и видового разнообразия;
 - преобладание нейтральных или нишевых механизмов в ходе заполнения лицензионно-нишевого пространства определяется соотношением его оптимальных параметров с количеством ресурса в среде и ее стабильностью;
 - сукцессию сообщества можно сопоставить с процессом оптимизации его разнообразия;
 - формирование симпатрических внутривидовых форм можно трактовать как оптимизацию разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях;
 - основой механизмов реализации оптимальными биосистемами их преимуществ является максимальная эффективность использования ресурсов среды, что дает им больше шансов на выживание и распространение;
 - в ходе эволюции видов и сообществ оптимальные показатели разнообразия и лицензионно-нишевого пространства изменяются; рост эволюционного уровня организмов и увеличение эволюционного возраста сообществ ведут к увеличению оптимальных значений видового разнообразия; противофазное колебание оптимальных уровней внутривидового и видового разнообразия при изменении степени стабильности среды соответствует когерентным и некогерентным этапам эволюции.

Степень достоверности и апробация работы

Достоверность полученных результатов подтверждается их публикацией в ведущих рецензируемых отечественных журналах и международных изданиях,

многократным представлением результатов на международных и российских научных конференциях и симпозиумах.

Результаты исследований были доложены на следующих конференциях и симпозиумах:

- 2-й Съезд общества биотехнологов России. Москва, 2004 г.;
- The Fifth European Conference on Ecological Modelling – ECEM. Pushchino, Russia. 2005;
- 4-я ежегодная международная конференция факультета государственного управления МГУ им. М.В. Ломоносова «Государственное управление в XXI веке: традиции и инновации». Москва. 2006 г.;
- 13-й Международный симпозиум «Сложные системы в экстремальных условиях», Красноярск, 2006 г.;
- конференция «Современные проблемы биологической эволюции» к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. Москва, 2007 г.;
- Международная научная школа «Эволюция сложных систем: устойчивые и критические режимы». Ергаки – Красноярск, 2008 г.;
- Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: сквозь время и расстояние» ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, 2011 г.

Публикации

По теме диссертации опубликована 31 научная работа, включая одну монографию и 15 статей в рецензируемых российских и международных научных журналах.

Структура и объем диссертации

Диссертация изложена на 450 страницах и состоит из введения, 4 глав с подразделениями, выводов и списка литературы, который включает 625 наименований, в том числе 472 на английском языке, иллюстрирована 252 рисунками, из которых 47 оригинальных, имеет 1 приложение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении обоснована актуальность работы, определены цель и задачи исследования, а также описаны использованные материалы и методы.

Материалы и методы

Работа является теоретическим исследованием, основанным на оценке адекватности предложенного принципа оптимального биоразнообразия имеющимся сегодня теоретическим представлениям и эмпирическим данным. Работа включала следующие основные этапы.

1. Разработка концептуальных моделей оптимального разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях. Были разработаны три концептуальные модели.

- модель оптимального фенотипического разнообразия в популяции;

- двухуровневая иерархическая модель оптимального числа популяций в сообществе без расхождения популяций по разным экологическим нишам, включающая модели популяций в качестве элементов нижнего иерархического уровня;

- модель сообщества с возможностью расхождения популяций по разным нишам на градиенте ресурса.

2. Разработка на этой концептуальной основе математических моделей и их программная реализация (осуществлена к.т.н. Алещенко Г.М.). Формальное описание моделей представлено в Приложении к диссертации.

3. Исследование моделей оптимального разнообразия в ходе вычислительного эксперимента. Проведено более 2000 испытаний модели оптимального фенотипического разнообразия в популяции для выявления оптимальных значений разнообразия при разных параметрах среды и популяций, а также более 800 испытаний модели сообщества с расхождением популяций по разным нишам. Модель сообщества без расхождения популяций по нишам является аналитической и не предусматривает проведение вычислительного эксперимента.

4. Проверка на качественном уровне адекватности моделей реальным биосистемам путем анализа литературных данных теоретических, экспериментальных и натуральных исследований биоразнообразия на популяционном и ценотическом уровнях. В ходе выполнения данного этапа проанализировано 319 индивидуальных исследований и обзора и 15 мета-анализов, включающих данные более 1000 работ.

Глава 1. Принцип оптимального разнообразия биосистем

Общая формулировка принципа оптимального разнообразия биосистем

Принцип оптимального разнообразия предполагает, что разнообразие элементов биосистемы является оптимизируемым (регулируемым) параметром, который позволяет экстремизировать (максимизировать или минимизировать) ее другие жизненно-важные характеристики. В соответствии с нашим подходом жизнеспособность биосистемы максимальна при определенном уровне разнообразия, который является оптимальным (рис. 1). То есть, критерием оптимизации (целевой функцией) является максимальная жизнеспособность (максимальная вероятность выживания), оптимизируемым параметром – разнообразие. Уменьшение или увеличение разнообразия биосистемы по сравнению с оптимальным значением ведет к снижению ее жизнеспособности.

Самостоятельным важнейшим вопросом является выбор критерия оптимизации (целевой функции). В наиболее общей формулировке принципа используется понятие «жизнеспособность» как термин, отражающий вероятность выживания (существования) биосистемы. Прямо измерить жизнеспособность таких си-

стем как популяции и экологические сообщества практически невозможно, поэтому для ее оценки необходимо привлекать другие показатели, непосредственно связанные с вероятностью существования биосистем. В качестве таких показателей для надорганизменных биосистем наиболее часто используются вещественно-энергетические критерии, которые можно разделить на две основные группы: максимизация общей *интенсивности* вещественно-энергетических потоков через биосистему; максимизация *эффективности* использования вещества и энергии биосистемой. В наших моделях в качестве критерия оптимальности используется максимальная биомасса, которую система может поддерживать при имеющемся потоке доступного ресурса, или минимальные затраты ресурса на поддержание единицы биомассы, которые, по сути, являются показателями *эффективности биосистем*.

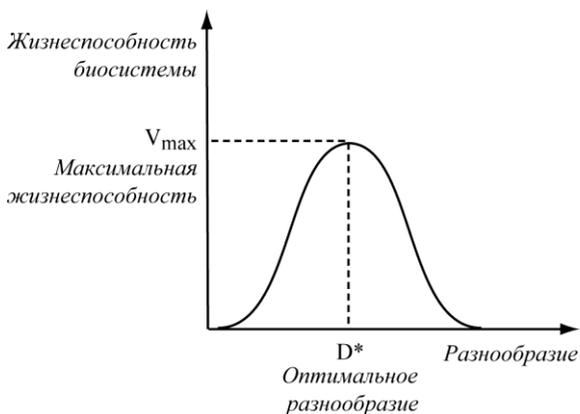


Рис. 1. Оптимальное разнообразие как условие максимальной жизнеспособности биосистемы.

К представлениям об оптимальности биоразнообразия близок принцип его авторегуляции в биосфере, выдвинутый Левченко и Старобогатовым⁴, говорящий о том, что биосфера постоянно «стремится» к поддержанию такого уровня биоразнообразия, который необходим при существующем в данный момент времени уровне непостоянства условий на планете. В отношении генетического разнообразия идея оптимальности была сформулирована Алтуховым с соавторами⁵ в форме концепции оптимального генного разнообразия (оптимальных уровней средней гетерозиготности и полиморфизма) как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде.

⁴ Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Институт эволюционной физиологии и биохимии Российской Академии наук, 2003. 164 с.

⁵ Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.; Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.

Модели оптимального разнообразия биосистем

Модель фенотипического разнообразия в популяции.

В модели фенотипического разнообразия популяции среда характеризуется интенсивностью потока ресурса и степенью стабильности. В каждый момент времени реализуется некоторое значение параметра среды, который можно интерпретировать как характеристику самого ресурса (например, как длину световой волны, размер добычи и т.п.) или как любой фактор среды, регулирующий его потребление. Ширина распределения реализующихся значений σ^R определяет степень стабильности среды.

Рассматривается изолированная неподразделенная популяция, состоящая из особей различных фенотипов. Фенотипический признак – способность особей размножаться при реализации различных значений параметра среды (рис. 2). Динамика численности популяции формируется логистическим законом, который определяется значениями постоянного коэффициента смертности, максимальной скорости роста численности популяции и максимально возможной численности популяции.

В каждый момент времени размножается группа фенотипов вокруг реализованного значения среды (f^* на рис. 2), которое является для них благоприятным, и каждый из них воспроизводит вокруг себя группу потомков. Эти два показателя – разнообразие размножающихся фенотипов σ^A и разнообразие рождающихся фенотипов σ^B (оцениваются по дисперсии соответствующих распределений) – формируют в ходе эксперимента общее фенотипическое разнообразие популяции σ^X . Разнообразие рождающихся фенотипов является наиболее лабильным параметром, который позволяет популяции быстро «настраивать» свое разнообразие в соответствии с условиями среды. Поэтому этот показатель в ходе вычислительного эксперимента являлся той степенью свободы, которой могли «оперировать» популяции, адаптируясь к условиям среды.

В модели не рассматриваются механизмы соотношения генетического и фенотипического разнообразия, являющиеся самостоятельной обширной областью исследований. Связи между генофондом популяции и ее фенотипическим разнообразием в скрытом виде заключены в параметрах популяции (σ^A , σ^B , r_{max} , d), которые представляют собой комбинацию видовых характеристик и генетического разнообразия (рис.2). Разнообразие фенотипов, размножающихся в каждый момент времени (σ^A), зависит от уровня генетического разнообразия популяции (чем оно выше, тем больше генетическое разнообразие фенотипов в каждом столбике и они могут размножаться в более широком диапазоне условий) и ширины зоны индивидуальной толерантности к условиям среды. Разнообразие потомков (σ^B) также зависит от уровня генетического разнообразия популяции (чем больше генетическое разнообразие фенотипов в каждом столбике, тем больше разнообразие их потомков) и от характерной для популяции средней ширины нормы реакции (чем шире норма реакции, тем выше фенотипическое разнообразие потомков).

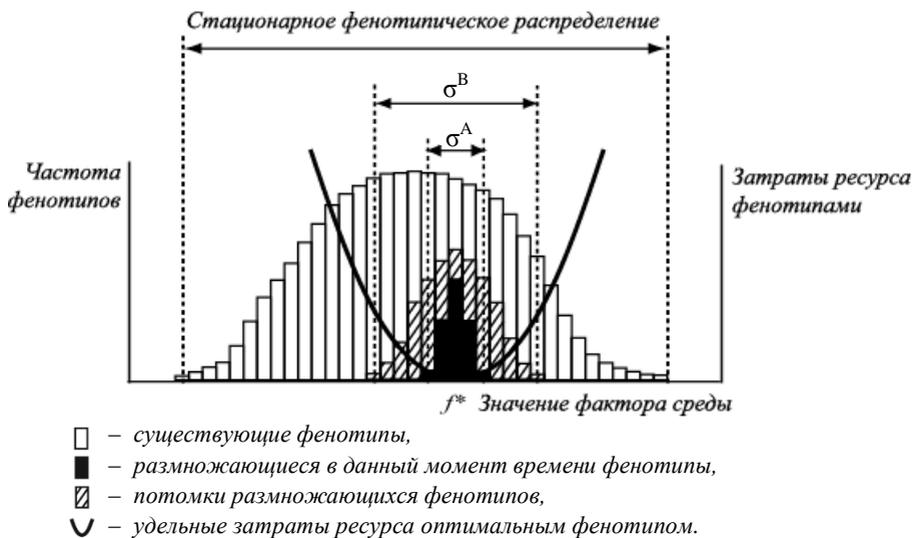


Рис. 2. Характеристики фенотипического разнообразия популяции и затраты ресурса фенотипами. f^* - реализованное в данный момент времени значение параметра среды. А – разнообразие размножающихся фенотипов; В – разнообразие их потомков

На обеспечение своего существования и размножения особи тратят ресурс. Чем дальше реализованное в каждый момент времени значение параметра среды от оптимального для данного фенотипа, тем больше он тратит ресурса на существование и размножение (черная параболы на рис. 2). В данном случае речь идет о затратах ресурса «на единицу полезного действия», что в нашей модели соответствует существованию одной особи или одному произведенному потомку. Правомерность использования нелинейно возрастающей функции затрат по мере удаления реализованных условий от оптимальных можно проиллюстрировать данными о росте потребления кислорода в разных классах млекопитающих при отклонении температуры от оптимальных значений⁶. Очевидно, такой вид зависимости имеет достаточно общий характер и его можно применить также и к отдельным фенотипам.

В ходе вычислительного эксперимента популяция вымирает или выходит в статистически стационарный режим с определенной средней численностью, распределением фенотипов и уровнем потребления ресурса. Дисперсия численности популяции, т.е. показатель величины колебаний ее численности σ^N , при существовании на больших временных интервалах была использована в качестве критерия стабильности популяции.

⁶ Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука, 1999. 495 с.

В результате большого количества отдельных событий размножения разных фенотипов (черные столбики на рис. 2) после выхода популяции в стационарный режим формируется общее фенотипическое распределение, которое после этого практически не меняется. Ширина распределения фенотипов в стационарном состоянии (белые столбики на рис. 2) является показателем реализованного в данных условиях внутривидового фенотипического разнообразия. Его можно сопоставить с шириной экологической ниши популяции, разнообразие рождающихся потомков – с ее межфенотипическим компонентом, а разнообразие размножающихся фенотипов (показатель ширины зоны индивидуальной толерантности) – с внутривидовым компонентом.

В качестве целевой функции (критерия оптимизации) для популяции используется максимум ее численности при установленном объеме доступного ресурса (что эквивалентно задаче минимизации удельных затрат ресурса при установленной численности). Для достижения максимальной численности при данном потоке ресурса (или минимизации потребления ресурса при установленной численности) популяция должна иметь оптимальное внутреннее разнообразие, которое дает эту возможность. Показатель разнообразия рождающихся в каждый момент времени потомков в ходе вычислительного эксперимента рассматривался как степень свободы, которой может «оперировать» популяция, адаптируясь к условиям среды.

Двухуровневая иерархическая модель «популяции – сообщество» без расхождения популяций по нишам

Двухуровневая иерархическая модель состоит популяций, объединенных в экологическое сообщество, то есть на нижнем иерархическом уровне модели имеются популяции, на верхнем – экологическое сообщество. На нижнем уровне использована модель популяции, описанная ранее.

Популяции делят один и тот же ресурс, то есть представляют один трофический уровень. На данном этапе моделирования принимается, что все популяции одинаковы по своим параметрам, явления доминирования не рассматриваются. Критерием для выделения самостоятельных популяций является не экологическая ниша (которая в данной модели у всех популяций одинакова), а единство процесса размножения внутри отдельных популяций (все фенотипы размножаются только «внутри» своей популяции).

На уровне сообщества в качестве целевой функции (критерия оптимизации) использован максимум суммарной биомассы всех популяций при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимума затрат на содержание популяций при условии полного поглощения доступного ресурса. Такой же критерий оптимальности использован и в модели популяции. По сути, речь идет о максимальной эффективности использования ресурса биосистемами (далее для краткости критерий оптимальности обозначен как «эффективность»).

Формирование оптимальных уровней разнообразия в ходе взаимодействия двух иерархических уровней представляет собой итерационный процесс, состоящий из следующих шагов:

1. Каждая из популяций потребляет весь ресурс, выделенный ей верхним уровнем, и развивается в сторону состояния с максимальной численностью, устанавливая для этого свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне.

2. Значения численности популяций, выбранные на нижнем уровне, передаются на верхний уровень (сообщества).

3. На верхнем уровне с учетом установленных на нижнем уровне значений численности популяций определяется такое число популяций M , при котором затраты на их поддержание минимальны.

4. В соответствии с выбранным числом популяций M , общий ресурс делится на M частей и каждой популяции достается $1/M$ от общего количества ресурса.

5. Возвращение к шагу 1.

Модель сообщества с возможностью расхождения популяций по разным нишам

Данная модель позволяет видам располагаться в разных частях диапазона значений параметра доступного ресурса, что можно интерпретировать как распределение их экологических ниш на оси ресурса. Как и в предыдущих моделях, среда представлена градиентом параметра ресурса. Ось ресурса образует кольцо, чтобы избежать краевых эффектов. В каждый момент времени в несколько случайно выбранных точек на оси поступает ресурс (рис. 3).

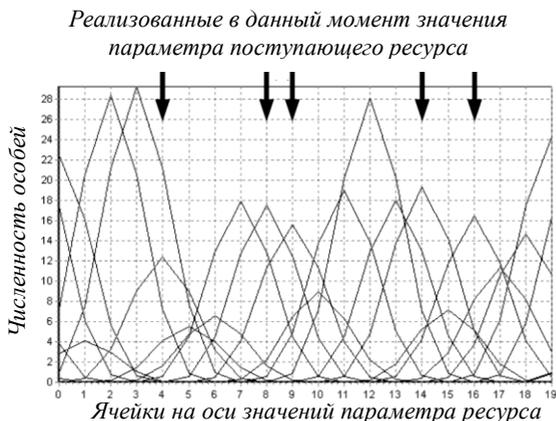


Рис. 3. Распределение видов на оси параметра ресурса в некий момент времени (вариант модели с 20 ячейками).

Степень стабильности среды определяется числом ячеек, в которые поступает ресурс на каждом шаге — чем в большее число точек поступает ресурс, тем более стабильна среда. Количество ресурса и стабильность среды — независимые параметры.

В этой среде существует несколько видов, каждый из которых состоит из различных фенотипов. Как и в других моделях, фенотипический признак — способность размножаться при реализации данного значения параметра ресурса. Механизмы смертности, размножения и распространения фенотипов в соседние ячейки также сходны с таковыми в других моделях. Изначально виды размещаются в каждой ячейке на оси ресурса. Через несколько поколений система пере-

ходит в стационарное состояние или все виды вымирают. Ширина фенотипического распределения вида интерпретируется как ширина его экологической ниши. Ниши видов могут перекрываться.

Результаты моделирования

Исследование моделей структурной, статистической систем и двухуровневой систем позволило сделать следующие выводы.

1. Оптимальные значения разнообразия существуют как на популяционном, так и на ценовическом уровнях.

В зависимости от используемого критерия оптимальности, при оптимальном фенотипическом разнообразии достигается максимум численности популяции или минимум удельных затрат ресурса. Пример возникновения в модельной популяции разнообразия, оптимального по критерию максимальной численности, показан на рис. 4.

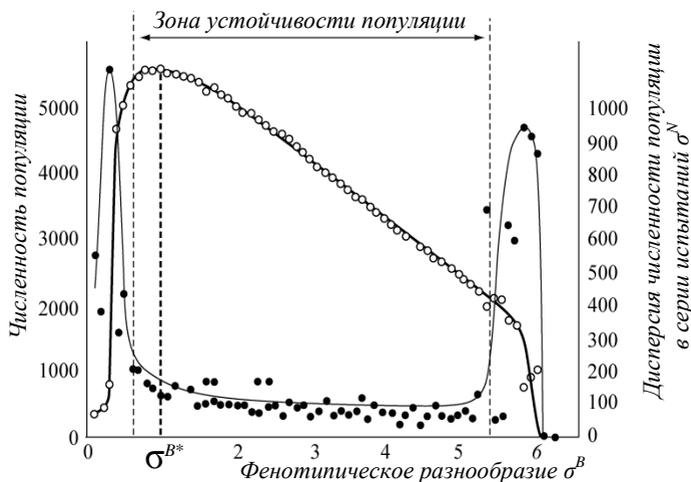


Рис. 4. Пример возникновения оптимального значения фенотипического разнообразия (σ^{B*}) в серии испытаний. Белые кружки – средние значения численности популяции, черные кружки – дисперсия численности популяции (показатель амплитуды колебаний численности в разных сериях испытаний).

Зависимость средней численности популяции (белые точки на рис. 4) от значения дисперсии распределения рождающихся фенотипов σ^B имеет максимум, т.е. существует оптимальный по критерию максимальной численности популяции уровень разнообразия возникающих в ней фенотипов σ^{B*} . Как снижение, так и увеличение σ^B ведет к снижению средней численности популяции.

Пример возникновения оптимальных значений фенотипического разнообразия по критерию минимальных удельных затрат ресурса и минимумов функции зависимости удельных затрат ресурса от значений фенотипического разнооб-

разия показан на рис. 6. То есть, отклонение фенотипического разнообразия от оптимальных значений ведет к росту удельных затрат ресурса.

Поскольку разнообразие рождающихся фенотипов σ^B линейно связано с общим фенотипическим разнообразием в стационарной популяции σ^X , эти выводы можно распространить и на общее фенотипическое разнообразие популяции (пример показан на рис. 6).

На ценотическом уровне возникают оптимальные значения числа видов, при которых максимальна суммарная биомасса/численность сообщества или минимальны удельные затраты ресурса на единицу биомассы/особь (в зависимости от выбранного критерия оптимизации).

Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия устанавливаются при взаимодействии популяционного и ценотического уровней в конкретных условиях среды.

2. Критерии оптимизации, использованные в моделях, соответствуют максимальной эффективности биосистем. На нижнем (популяции) и верхнем (сообщества) уровнях используются, по сути, одинаковые критерии оптимизации, которые сводятся к одному – минимизации затрат на создание и поддержание единицы численности (биомассы). То есть, при оптимальном внутреннем разнообразии эффективность использования ресурсов популяциями и сообществами максимальна. Такой критерий оптимизации для биологических систем представляется довольно правдоподобными, так как он непосредственно связан с жизнеспособностью биосистем. Можно ожидать, что уменьшение затрат ресурса на поддержание единицы численности (биомассы) системы будет увеличивать вероятность ее выживания в среде (жизнеспособность).

Таким образом, оптимальные значения разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях соответствуют максимальной эффективности использования ресурса популяциями и экологическими сообществами, то есть способности поддерживать максимальную биомассу/численность на единицу доступного ресурса.

3. Существуют области значений параметров популяции, при которых популяция устойчивы. Существуют области значений разнообразия потомков σ^B и общего фенотипического разнообразия σ^X , при которых популяция устойчива в данной среде. При выходе значений разнообразия из этих областей как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения, популяция становится неустойчивой. На рис. 4 приведены результаты, показывающие зависимость статистической оценки дисперсии общей численности популяции σ^N при стационарных значениях численности для различных значений дисперсии рождающихся фенотипов σ^B (черные точки). Данная зависимость характеризуется ярко выраженной зоной малых значений дисперсии численности популяции, что соответствует зоне устойчивого существования популяции. Причины утраты популяций устойчивости при снижении значений σ^B очевидны: при малых значениях дисперсии рождающихся фенотипов уменьшается вероятность реализации условий среды, благоприятных хотя бы для одного фенотипа. Утрату устойчивости при росте σ^B можно объяснить тем, что при чрезмерно большом разнообразии по-

томков в каждый фенотипический класс попадает слишком мало особей, из-за чего вероятность вымирания популяции также увеличивается.

4. При росте нестабильности среды область устойчивого существования популяции сокращается за счет состояний с низкими значениями максимального коэффициента, высокими коэффициентами смертности и низкими показателями фенотипического разнообразия. Устойчивость в нестабильной среде может достигаться либо увеличением скорости роста популяции, либо расширением внутривидового разнообразия и/или индивидуальной зоны толерантности, что можно интерпретировать как баланс между r - и K -стратегиями. Прогрессивные изменения любого параметра популяции (увеличение рождаемости, сокращение смертности, сокращение затрат ресурса, например, за счет совершенствования физиологических или поведенческих механизмов), а также увеличение разнообразия размножающихся фенотипов при прочих равных условиях расширяют диапазон условий среды, при которых популяция устойчива.

5. Оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды – степени стабильности и интенсивности потока ресурса. Реакции популяционно-генетического уровня на изменения степени стабильности среды противоположны. Увеличение нестабильности среды (σ^R) ведет к росту оптимальных значений фенотипического разнообразия потомков (σ^{B*}) и общего фенотипического разнообразия (σ^{X*}) в популяции. Другими словами, для достижения максимальной численности в менее стабильной среде популяция вынуждена поддерживать более высокое разнообразие. Одновременно снижается максимальная численность, которую популяция может поддерживать в данной среде (рис. 5).

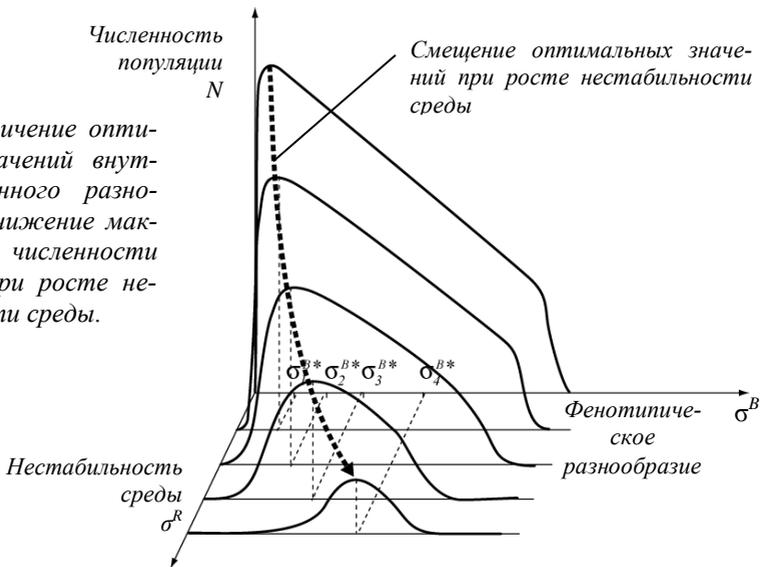


Рис. 5. Увеличение оптимальных значений внутривидового разнообразия и снижение максимальной численности популяции при росте нестабильности среды.

Аналогично изменяются также и оптимальные значения по критерию минимальных удельных затрат, при этом затраты растут при дестабилизации среды (рис. 6).

При неизменном уровне фенотипического разнообразия потомков популяция достигает в менее стабильных средах большего фенотипического разнообразия (пунктирные линии на левом графике рис. 6 соединяют популяции с равными значениями σ^B).

На ценотическом уровне оптимальные значения числа видов (популяций) в сообществе изменяются противоположным образом – при уменьшении степени стабильности среды оптимальное число видов уменьшается. Однако суммарная численность (биомасса) сообщества при дестабилизации среды снижается так же, как и у популяций.

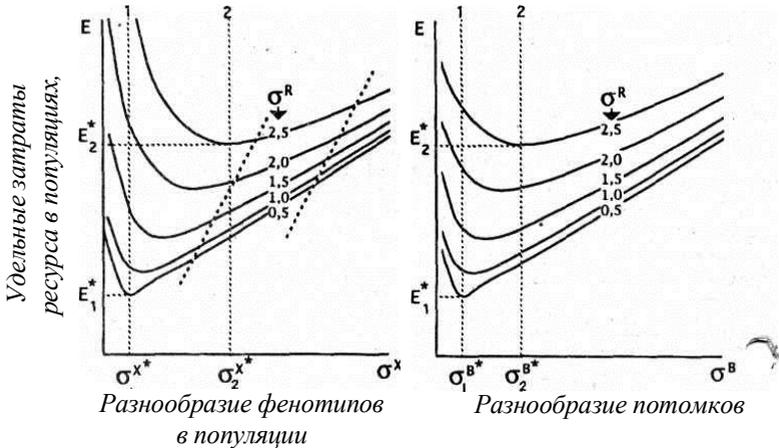


Рис. 6. Удельные затраты ресурса популяциями в средах с разной степенью стабильности (σ^R) в зависимости от общего фенотипического разнообразия в популяции (σ^X) и от фенотипического разнообразия потомков (σ^B). Популяция 1 имеет оптимальные значения σ^{X*} и σ^{R*} в более стабильной среде ($\sigma^R = 0,5$), популяция 2 – в менее стабильной среде ($\sigma^R = 2,5$). E_1^* и E_2^* – минимальные затраты ресурса популяциями 1 и 2 соответственно.

Таким образом, при увеличении нестабильности среды эффективность популяций и сообществ снижается (при том же потоке ресурса они могут поддерживать меньшую биомассу). При увеличении стабильности среды все происходит наоборот: оптимальное внутривидовое разнообразие сокращается, оптимальное число видов растет, эффективность биосистем увеличивается.

Увеличение интенсивности потока ресурса не влияет на оптимальные значения внутривидового разнообразия и увеличивает оптимальное число видов в сообществе.

В модели с расхождением популяций по нишам качественный характер изменения оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в зависимости от степени стабильности среды аналогичен: в менее стабильных средах оптимальное внутривидовое разнообразие (ширина ниш) увеличивается, а оптимальное число видов в сообществе – сокращается. В

более стабильных средах наоборот – оптимальное число видов растёт, ширина ниш сужается (рис. 7).

На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях при изменении степени стабильности среды можно сделать предположение о разной роли разнообразия на этих двух уровнях: внутривидовое разнообразие является основой адаптации популяций и сообществ к нестабильности среды; видовое разнообразие позволяет сообществу в целом более эффективно использовать ресурсы за счет дифференциации ниш.

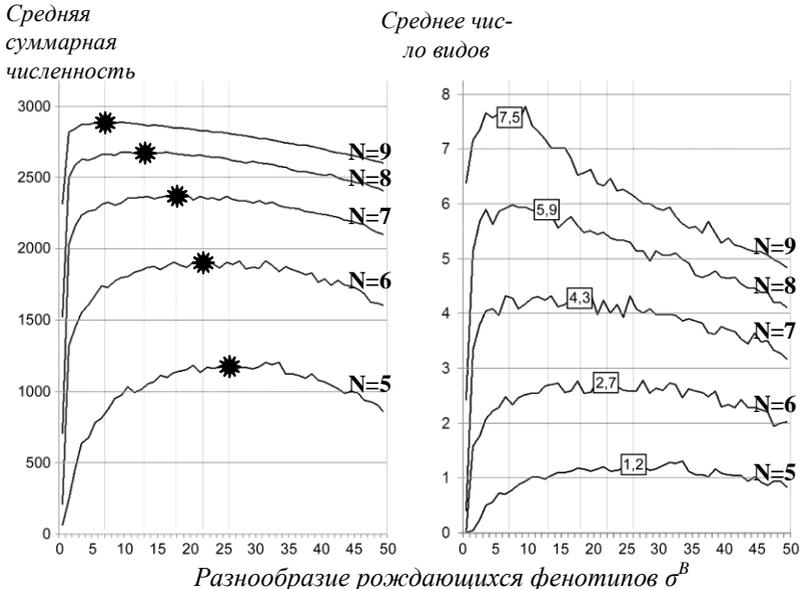


Рис. 7. Изменение оптимальных значений внутривидового разнообразия (звёздочки на рис. а) и числа видов (числа в рамках на рис. б) в модели с расхождением видов по нишам. N – число ячеек, в которые поступает ресурс (является показателем степени стабильности среды – чем в большее число ячеек в каждый момент времени поступает ресурс, тем более стабильна среда).

6. Удельные затраты ресурса в популяции с фиксированными параметрами по мере роста нестабильности среды нелинейно увеличиваются. Скорость этого роста у популяций, адаптированных к стабильным средам выше, чем у популяций, адаптированных к нестабильным средам. Это можно интерпретировать как указание на то, что виды-специалисты в стабильной среде тратят меньше ресурсов (более эффективны), чем генералисты, но в нестабильной среде специалисты вынуждены тратить больше ресурсов (становятся менее эффективными), чем генералисты.

7. Оптимальные значения разнообразия зависят от параметров модельных популяций:

- разнообразия размножающихся в каждый момент времени фенотипов, то есть ширины зоны экологической толерантности особей (показатель разнообразия потомков рассматривался как степень свободы в ходе вычислительного эксперимента);
- максимальной скорости роста популяции и коэффициента смертности;
- величины затрат ресурса фенотипами и скорости роста затрат по мере удаления реализованных значений фактора среды от оптимальных значений.

Прогрессивные изменения любого из этих параметров (расширение зоны индивидуальной толерантности, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение затрат ресурса) ведут к качественно одинаковому результату – снижению значений оптимального внутривидового разнообразия, увеличению эффективности популяций (рис. 8), и, следовательно, – к росту оптимальных значений видового разнообразия и увеличению эффективности сообществ.

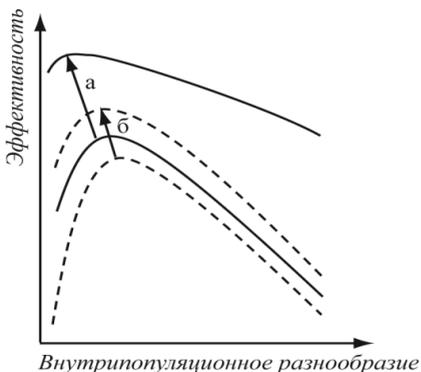


Рис. 8. Изменения оптимального уровня внутривидового разнообразия и эффективности популяции: а – при увеличении максимальной скорости роста популяции; б – при расширении зоны экологической толерантности особей.

Прогрессивные изменения указанных выше параметров модельных популяций при сохранении неизменными остальных характеристик можно сопоставить с повышением эволюционного уровня организмов. Таким образом, повышение эволюционного уровня организмов ведет к росту оптимальных значений видового разнообразия и снижению значений оптимального внутривидового разнообразия.

8. В целом, анализ двухуровневой модели взаимодействующих популяционного и биоценологического уровней позволяет сделать следующие выводы об изменении параметров популяций и экологических сообществ в зависимости от условий среды:

- оптимальные значения числа видов и соответствующие ему значения суммарной численности (биомассы) растут по мере увеличения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса (табл.1).

- оптимальные значения внутривидового разнообразия снижаются по мере стабилизации среды и не зависят от интенсивности поступления ресурса;
- максимальная численность популяции растет при стабилизации среды и увеличении потока ресурса;
- затраты ресурса в популяции, приходящиеся на 1 особь, снижаются при стабилизации среды;
- суммарные затраты ресурса популяцией растут при увеличении потока ресурса (так как растет численность)

Таблица 1. Связь между характеристиками модельных биосистем и среды: «+» - положительная связь, «-» - отрицательная связь; «0» – нет связи; «?» - связь не известна.

Характеристики биосистем		Характеристики среды		Стабильность среды	Интенсивность потока ресурса
Сообщество	Число видов			+	+
	Максимальная суммарная биомасса			+	+
Популяция	Внутривидовое разнообразие			-	0
	Макс. численность (биомасса)			+	+
	Удельные затраты			-	0
	Общие затраты			?	+

9. В соответствии с результатами моделирования, ненарушенные природные сообщества, существующие в стабильных средах с большим количеством ресурса (далее мы будем называть их «богатыми» для краткости), должны состоять из большого числа видов при низком уровне внутривидового разнообразия, сообщества существующие в «бедных» нестабильных средах – из малого числа видов с высоким внутривидовым разнообразием, в «богатых» нестабильных средах – из среднего числа видов с высоким внутривидовым разнообразием, в «бедных» стабильных средах – из среднего числа видов с низким внутривидовым разнообразием.

Можно предположить, что к оптимальным значениям разнообразия наиболее близки ненарушенные природные системы, находящиеся в состоянии равновесия (для биоценозов это соответствует климаксу). Популяции и сообщества, подвергающиеся антропогенным воздействиям (эксплуатации, загрязнению и др.), а также находящиеся в условиях частых природных нарушений (например, в зонах нестабильных русел рек, оползней, штормовых разрушений и т.п.), очевидно, находятся в стороне от оптимальных значений разнообразия. К числу систем, которые находятся в субоптимальном состоянии, также можно отнести изолированные местообитания с обедненным видовым богатством.

Глава 2. Проверка соответствия принципа оптимального разнообразия другим теоретическим представлениям и эмпирическим данным о биоразнообразии

Интерпретация моделей: ограничения и основные вопросы для верификации моделей на качественном уровне

Ограничения моделей оптимального разнообразия, представленных в работе

При интерпретации результатов моделирования необходимо учитывать ряд серьезных ограничений.

1. Модельные популяции не имеют внутренней структуры (возрастной, половой, социальной и др.), кроме параметров фенотипического распределения, и не подразделены на субпопуляции.

2. Модельные сообщества состоят из видов с одинаковыми демографическими характеристиками (в разных сериях моделирования видовые параметры изменялись, что дало возможность сравнения сообществ, состоящих из видов с разными характеристиками).

3. Модели не учитывают явления доминирования видов в сообществе. В модели без расхождения видов по нишам все популяции в сообществе имеют одинаковые численности. В модели с расхождением по нишам популяции имеют в стационарном сообществе разные численности, но на данном этапе исследований оценка характера ранговых распределений в модельном сообществе нами не ставилась.

4. Моделируются изолированные популяции и сообщества, пространственная структура популяций и сообществ, процессы миграции особей и видов из соседних популяций и сообществ не учитываются.

5. Анализируются параметры популяций и биосистем, которые находятся в стационарном состоянии, то есть процессы развития популяций и сообществ в динамике (колебания численности популяций и сукцессии экологических сообществ) не рассматриваются.

6. Моделируется сообщество одного трофического уровня (популяции делят один ресурс), трофические взаимодействия видов и трофическая структура сообществ не рассматривается.

В моделях в качестве фенотипического признака рассматривается способность особей размножаться при реализации того или иного значения фактора среды. То есть, ширина фенотипического распределения популяции соответствует диапазону факторов среды, в которых существует данная популяция, или диапазону параметра ресурса, который она потребляет. Поэтому в дальнейшем ширина распределения фенотипов в популяции интерпретируется как ширина ее реализованной экологической ниши на оси фактора среды или ресурса (поскольку пространственная структура биосистем и процессы их развития в динамике не рассматриваются, то, очевидно, мы не рассматриваем пространственные и временные экологические ниши).

Вопросы для верификации моделей на качественном уровне

Верификация представленных моделей оптимального разнообразия биосистем на данном этапе исследований может быть проведена лишь на качественном уровне. Задача количественной верификации не ставилась.

Чтобы принять предлагаемый в данной работе принцип оптимального разнообразия в качестве рабочей гипотезы, надо показать, что наблюдаемые в природе и в экспериментах закономерности не противоречат результатам моделирования. В соответствии с результатами моделирования, поведение реальных биосистем не должно противоречить следующим утверждениям.

Влияние факторов среды на биоразнообразие:

- увеличение количества ресурса в среде ведет к росту числа видов;
- увеличение степени нестабильности среды ведет к росту внутривидового разнообразия (ширины экологической ниши) и снижению числа видов;

Взаимосвязь показателей биосистем:

- снижение числа видов может сопровождаться увеличением внутривидового разнообразия (ширины экологической ниши);
- повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и наоборот, снижение эволюционного уровня ведет к уменьшению числа видов и повышению их внутренней фенотипической гетерогенности;

Влияние разнообразия на экосистемное функционирование:

- максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном внутривидовом и видовом разнообразии (не минимальном и не максимальном);
- популяции наиболее устойчивы при оптимальном внутривидовом разнообразии, при его сокращении или увеличении они утрачивают устойчивость.

Результаты проверки соответствия принципа оптимального разнообразия имеющимся теоретическим представлениям и эмпирическим данным

Проанализировано 319 индивидуальных исследований и обзоров и 15 мета-анализов, включающих данные более 1000 работ. Проанализированные работы включают исследования экспериментальных сообществ, обследования природных сообществ и популяций, а также анализы региональных и мировых баз данных по биоразнообразию. Спектр охваченных типов биосистем включает популяции различных видов организмов (микроорганизмов, растений, беспозвоночных и позвоночных животных), морские, пресноводные и наземные сообщества (например, сообщества морских и пресноводных рыб, беспозвоночных, водорослей, почвенные сообщества, сообщества травянистых растений, лесные сообщества, сообщества растений и животных тундр и пустынь и др.). На этих примерах показано, что данные экспериментов и обследований природных сообществ не противоречат следующим положениям принципа оптимального разнообразия:

- увеличение количества ресурса в среде ведет к росту числа видов;

- увеличение степени нестабильности среды ведет к росту внутрипопуляционного разнообразия (ширины экологической ниши) и снижению числа видов;
- снижение числа видов может сопровождаться увеличением внутрипопуляционного разнообразия (ширины экологической ниши);
- повышение эволюционного уровня организмов может вести к увеличению оптимального числа видов и сокращению межфенотипического компонента их экологических ниш и наоборот;
- максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном видовом разнообразии (не минимальном и не максимальном);
- максимальные показатели экосистемного функционирования наблюдаются при оптимальном внутрипопуляционном разнообразии;
- популяции наиболее устойчивы при оптимальном внутрипопуляционном разнообразии, при его сокращении или увеличении они утрачивают устойчивость.

Таким образом, имеющиеся в мировой литературе эмпирические данные о зависимости биоразнообразия от факторов среды и зависимости показателей функционирования биосистем от их разнообразия, не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия, а в ряде случаев подтверждают их. Принцип оптимального разнообразия также не противоречит основным теоретическим представлениям о закономерностях формирования биоразнообразия. Это позволяет принять защищаемый принцип в качестве рабочей гипотезы, которая может расширить спектр возможных механизмов формирования биоразнообразия.

Глава 3. Процессы и механизмы оптимизации разнообразия надорганизменных биосистем

Процессы оптимизации внутрипопуляционного и видового разнообразия удобно рассматривать в терминах лицензионно-нишевой концепции Левченко и Старобогатова⁷, понимающей под лицензиями совокупность условий, которые экосистема предоставляет популяциям. Для интерпретации принципа оптимального разнообразия можно расширить этот подход и считать, что «геометрия» ячеек пространства лицензий определяется оптимальными значениями внутрипопуляционного разнообразия (ширина ячеек) и оптимального видового разнообразия (число ячеек). В данном случае нас интересуют не функциональные показатели и положение лицензий в пространстве экологических признаков, а только их ширина и общее число. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, оптимальные параметры пространства лицензий определяются условиями среды (количество ресурса и степень нестабильности) и характеристиками видов, которым оно предоставляется. Конечно, есть некоторое логиче-

⁷ Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 619-631.
 Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биол. 1993. Т. 53. № 4. С. 389-407.

ское противоречие в том, что пространство лицензий зависит от свойств видов. Но речь идет о *потенциальных* свойствах видов и заранее не известно, в какой форме эти потенции могут быть реализованы в конкретном местообитании. Например, очевидно, что пространства лицензий в наземных сообществах, скажем, девонского периода и современных сообществах совершенно различны, прежде всего, из-за разного эволюционного уровня организмов, которые в принципе могли их заполнить. На наш взгляд, можно говорить о том, что оптимальные параметры пространства лицензий определяются эволюционным уровнем биоты и условиями среды в конкретных местообитаниях.

Несоответствие реализованной структуры сообщества оптимальным параметрам разнообразия как причина оптимизационных процессов

Оптимизация показателей разнообразия будет происходить в тех случаях, когда имеющиеся в данный момент значения числа видов и ширины видовых ниш не соответствуют оптимальным параметрам лицензионно-нишевого пространства. Возможны следующие основные группы причин возникновения такого несоответствия (чаще всего, видимо, следует ожидать комбинации этих причин).

1- Действие внешних факторов изменения абиотических условий (климатические, геологические процессы, антропогенные воздействия, в том числе эвтрофикация и др.) или биотической среды (например, при вселении чужеродных видов, антропогенном вымирании видов или сокращении их численности), что ведет к нарушению достигнутого ранее соответствия уровней реализованного и оптимального разнообразия.

2 – Изменения среды в ходе сукцессии сообщества, которые вызывают изменения оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства (см. раздел 4.2.1 диссертации).

3 - Несоответствие между потенциальными возможностями регионального пула видов и оптимальными параметрами лицензионно-нишевого пространства, включая случаи нехватки видов при заселении изолированных местообитаний (островов, озер и т.п.).

4 – Изменение характеристик видов в ходе их эволюции, что также изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия в сообществах.

В первых двух случаях оптимальные значения могут быть достигнуты в ходе экологических процессов – вселения видов из регионального пула и «настройки» их ниш за счет онтогенетических механизмов или изменения поведения. В третьем случае оптимизация может идти за счет микроэволюционных процессов, то есть изменений параметров внутривидового и внутривидового разнообразия на генетическом уровне. Четвертая группа причин относится к оптимизации биоразнообразия в ходе эволюционных процессов.

В рамках нашей модели эти случаи неотличимы. Главное, что число и ширина реализованных ниш не соответствуют оптимальным значениям. Учитывая выявленный в результате моделирования характер зависимости значений опти-

мального разнообразия от параметров среды, можно выделить основные варианты этого несоответствия и направления оптимизации разнообразия при изменении условий среды (Табл. 3).

Таблица 3. Несоответствия между реализованными и оптимальными значениями разнообразия и направления его оптимизации при изменениях среды

<i>Изменения среды</i>		<i>Несоответствие реализованных параметров оптимальным</i>	<i>Направления оптимизации разнообразия</i>	
<i>Стабильность</i>	<i>Поток ресурса</i>		<i>Внутрипопуляционное разнообразие</i>	<i>Число видов</i>
Стабилизация	Постоянный или увеличивается	Ниши шире оптимальных Число видов меньше оптимального	Уменьшение (сужение ниш, специализация)	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)
	Уменьшается	Ниши шире оптимальных Число видов оптимально	- \\\ -	Не меняется
	Сильно уменьшается	Ниши шире оптимальных Число видов больше оптимального	- \\\ -	Сокращение (локальное вымирание)
Не меняется	Увеличивается	Ширина ниш оптимальна Число видов меньше оптимального	Не меняется	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)
	Уменьшается	Ширина ниш оптимальна Число видов больше оптимального	Не меняется	Сокращение (локальное вымирание)
Дестабилизация	Постоянный или уменьшается	Ниши уже оптимальных Число видов больше оптимального	Увеличение (расширение ниш, деспециализация)	Сокращение (локальное вымирание)
	Увеличивается	Ниши уже оптимальных Число видов оптимально	- \\\ -	Не меняется
	Сильно увеличивается	Ниши уже оптимальных Число видов меньше оптимального	- \\\ -	Рост числа видов (вселение видов, видообразование)

Экологический, микрореволюционный и эволюционный аспекты оптимизации

Как отмечено выше, оптимальные значения разнообразия можно рассматривать как оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства – оптимальное число и ширину ниш. Однако это лишь основа для формирования разнообразия в реальных биосистемах. Оптимальные значения разнообразия могут

быть достигнуты биосистемами или нет в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов развития биосистем. При этом под «экологическим, микроэволюционным и эволюционным» надо понимать именно характер процессов, а не время их длительности. Различия времени протекания этих процессов условны и они могут происходить одновременно.

Под *экологическими* мы понимаем процессы, в ходе которых в имеющихся условиях среды происходит оптимизация структуры сообщества путем его «самосборки» из доступного пула видов, параметры видов и популяций при этом могут меняться за счет сдвигов в поведении или модификаций организмов в ходе онтогенеза, то есть не затрагивают генофонд популяций. Как сказано выше, на данном этапе исследований мы рассматриваем стационарные сообщества и не рассматриваем в динамике процесс их развития. Несмотря на это, предположения, сделанные на основе принципа оптимального разнообразия, полезно проанализировать в аспекте экологических сукцессий, сопоставив сообщества, адаптированные к разным условиям среды с климаксными и сериальными стадиями.

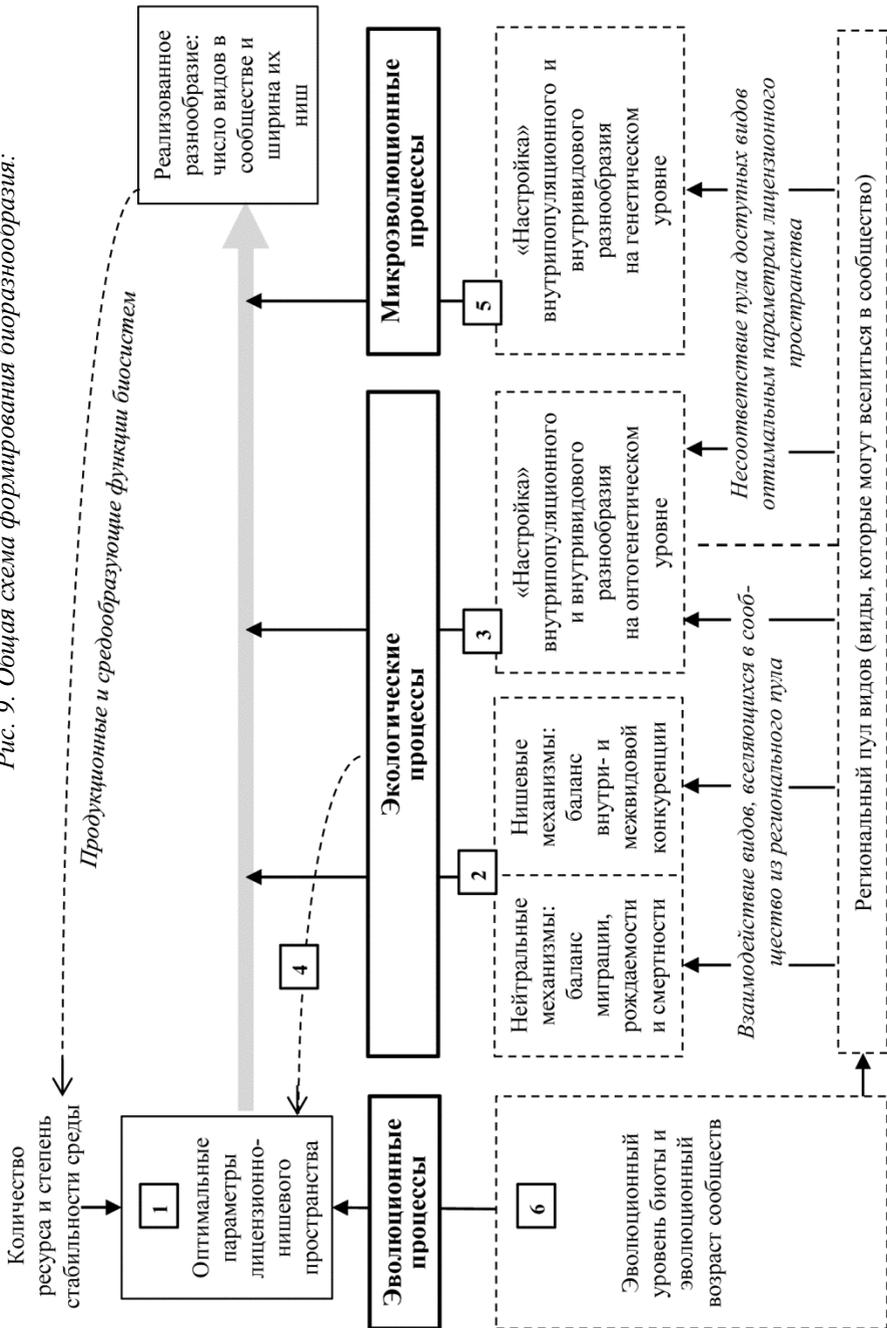
В качестве *микроэволюционных* мы рассматриваем процессы оптимизации внутрипопуляционного и видового разнообразия за счет «настройки» ширины стационарного фенотипического распределения (ширины реализованной ниши популяции) за счет изменения генофонда популяции (изменение генетического разнообразия в популяции, изменения средней ширины нормы реакции, характерной для популяции). Такой подход соответствует упомянутой выше лицензионно-нишевой концепции, которая считает микроэволюцией процессы, приводящие реализованные ниши в соответствие с лицензиями, то есть приспособление популяций к имеющимся условиям без эволюции видов и экосистем.

В ходе *эволюционных* процессов происходит изменение параметров оптимальности биосистем в связи с изменением характеристик видов (например, величины затрат энергии или спектра потребляемых ресурсов, показателей смертности и рождаемости) и с эволюцией сообществ.

Общая схема формирования разнообразия в соответствии с нашей гипотезой показана на рис. 9. Процесс формирования разнообразия состоит из следующих основных фаз (цифры соответствуют обозначениям на рис. 9):

- 1 - определение оптимальных параметров лицензионно нишевого пространства в зависимости от эволюционного уровня биоты и условий среды;
- 2 - заполнение ячеек лицензионного пространства видами из регионального пула в ходе «нишевых» и «нейтральных» межвидовых взаимодействий;
- 3 - «настройка» внутрипопуляционного и внутривидового разнообразия за счет изменений поведения и модификаций организмов в ходе онтогенеза;
- 4 - корректировка оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства в ходе сукцессий;
- 5 - «настройка» внутрипопуляционного и внутривидового разнообразия в ходе микроэволюционных процессов;
- 6 - изменение оптимальных параметров лицензионно-нишевого пространства в ходе эволюции организмов и сообществ.

Рис. 9. Общая схема формирования биоразнообразия:



Поскольку реализованное разнообразие в существенной степени влияет на показатели эффективности функционирования биосистем, включая средообразующие функции, то схема формирования биоразнообразия замыкается в подобие цикла зависимостью показателей среды (количества доступного ресурса и степени стабильности среды) от реализованных показателей биоразнообразия.

Возможно ли достижение оптимального состояния биосистемами? Можно предположить, что такие случаи могут быть довольно редкими. Оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды и самих биосистем, но те и другие постоянно меняются. Поэтому оптимальные значения разнообразия постоянно сдвигаются, и, поскольку вектор развития биосистем в каждый момент времени направлен в сторону оптимальных значений разнообразия, биосистема как бы находится в постоянной «погоне» за своим оптимальным состоянием. Максимально приближенных к оптимальным значениям разнообразия можно считать ненарушенные климаксные сообщества и входящие в их состав ценопопуляции. Насколько близки реальные параметры этих биосистем к оптимальным – зависит от соотношения скорости изменения оптимальных значений и скорости адаптации биосистем к этим изменениям. Однако, случаи достижения биосистемами оптимального состояния и стационарного существования в нем, вероятно, возможны - их можно сопоставить со случаями длительного эволюционного стазиса.

Оптимизация биоразнообразия в ходе экологических и микроэволюционных процессов

В качестве экологических мы рассматриваем такие процессы, в ходе которых в имеющихся условиях среды происходит оптимизация структуры сообщества путем его «самосборки» из доступного пула видов. Параметры видов и популяций при этом не изменяются.

Изменение оптимальных значений разнообразия в ходе сукцессий

Несмотря на то, что представленные в работе модели не рассматривают в динамике процесс развития биосистем, предположения, сделанные на основе принципа оптимального разнообразия, можно проанализировать в аспекте экологических сукцессий, сопоставив сообщества, адаптированные к разным условиям среды с климаксными и сериальными стадиями⁸.

Основной двигатель сукцессионного процесса – несоответствие показателей валовой продукции и суммарного дыхания сообщества. В ходе сукцессии их отношение стремится в 1, то есть к состоянию, когда вся энергия, ассимилированная системой, расходуется на поддержание ее биомассы. По мере накопления биомассы увеличивается отношение суммарной биомассы к поступающей энергии, и в состоянии климакса на единицу доступного потока энергии приходится максимум биомассы. Это направление развития соответствует критерию оптимальности в моделях оптимального разнообразия, а именно – максимизации

⁸ Дальнейшие рассуждения базируются на концепции сукцессии Одума (Одум Ю. П. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.).

отношения суммарной биомассы к имеющемуся ресурсу при условии его полного использования или минимизация количества ресурса, затрачиваемого на поддержание единицы биомассы. Таким образом, направление сукцессии соответствует критерию оптимизации в представленных моделях и оптимизацию сообществ можно сопоставить с сукцессией. Оптимизация разнообразия может быть дополнительным фактором смены стадий в ходе сукцессии. Каждая следующая стадия, благодаря стабилизации внутренней среды сообщества более эффективно использует ресурсы среды и поэтому может поддерживать все большую биомассу. Увеличение эффективности использования ресурсов можно считать одним из механизмов закономерной смены стадий сукцессии.

В соответствии с концепцией Одума, в ходе сукцессии круговороты элементов становятся более замкнутыми, увеличивается запас и время оборота питательных элементов, стабильность системы в целом увеличивается. Климатическая биота в значительной степени автономна от среды и имеет активную средообразующую функцию. Несмотря на то, что развитие сообщества в ходе сукцессии изменяет среду, что и обуславливает смену стадий, внутренняя среда сообщества при этом становится все более стабильной. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, можно предположить, что в ходе сукцессии будет происходить увеличение оптимальных показателей видового разнообразия и снижение оптимальных показателей внутривидового разнообразия, то есть ячейки пространства лицензий будут становиться меньше, их число будет расти. Поэтому сериальные сообщества можно сопоставить с оптимальными сообществами, адаптированными к менее стабильным условиям среды, а климаксные сообщества – с сообществами, адаптированными к более стабильным условиям. Данные об изменениях видового состава сообществ в ходе типичной сукцессии подтверждают это предположение. Последовательные переходы между оптимальными сообществами, адаптированными к средам с разной степенью стабильности, образуют оптимальную траекторию сукцессии (рис. 10). Отклонения хода сукцессии от оптимальной траектории могут быть вызваны изменением условий среды под действием внешних факторов (например, в результате эвтрофикации) или нарушениями самого сообщества (например, при вселении чужеродного вида).

Рост числа видов и усложнение структуры сообщества сопровождаются совершенствованием механизмов регуляции и дальнейшей стабилизацией среды. Этот «автокаталитический» процесс идет до тех пор, пока не будет достигнут предел дробления ниш, который определяется интенсивностью потока ресурса, степенью стабильности внешней среды и максимальным использованием потенциала регионального пула видов.

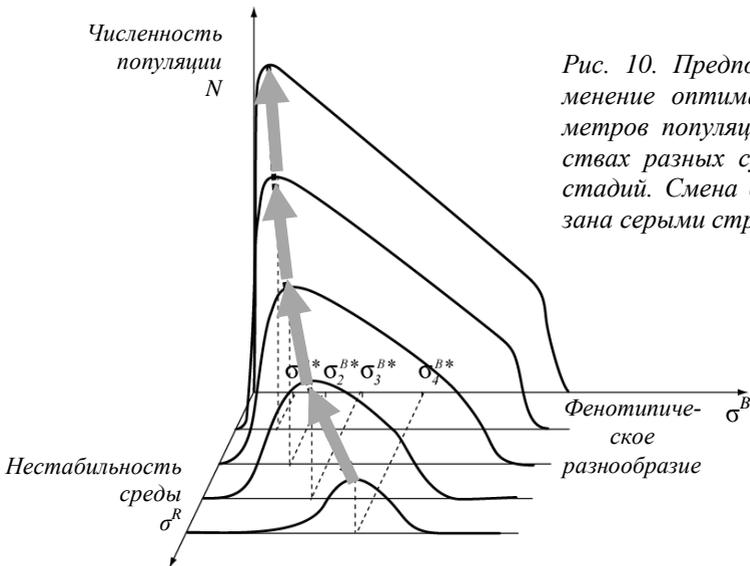


Рис. 10. Предполагаемое изменение оптимальных параметров популяций в сообществах разных сукцессионных стадий. Смена стадий показана серыми стрелками

Соотношение оптимизации с нишевыми и нейтральными механизмами формирования экологических сообществ

Основными механизмами формирования экологических сообществ считаются нишевые (то есть основанные на конкуренции и разделении экологических ниш видов) и нейтральные (основанные на соотношении скоростей миграции, размножения и смертности особей в популяциях разных видов). Рассмотрено возможное соотношение оптимизации с нишевыми и нейтральными механизмами формирования сообществ и показано, что нишевые, нейтральные и оптимизационные механизмы не противоречат, а дополняют друг друга. Выдвинута гипотеза, что преобладание нейтральных или нишевых механизмов в формировании структуры сообществ определяется не просто «богатством» и стабильностью среды, а соотношением этих характеристик с оптимальными параметрами лицензионного пространства, то есть соотношениями D/D^* и R/R^* , где R – имеющийся ресурс, R^* – ресурс, необходимый для существования популяции с оптимальной для данной среды шириной экологической ниши, D – диапазон значений параметра ресурса (в данном случае, так же как и в модели оптимизации сообщества с расхождением популяций по нишам, диапазон значений параметра ресурса не является показателем степени стабильности среды), D^* – оптимальная в данной среде ширина экологической ниши.

На основании принципа оптимального разнообразия можно предложить следующую схему совместной работы различных механизмов формирования видовой структуры сообществ:

1 – параметры лицензионного пространства (число и ширина ниш) определяются оптимальными значениями видового и внутривидового разнообра-

- зия в соответствии с объемом доступного ресурса, степенью стабильности среды и эволюционным уровнем биоты;
- 2 – при формировании сообщества происходит заполнение ячеек лицензионного пространства в ходе взаимодействия видов, вселяющихся из регионального пула; преобладание нейтральных или нишевых механизмов определяется соотношением количества ресурса и диапазона значений его параметра с оптимальными параметрами лицензионного пространства:
- конкуренция в максимальной степени влияет на формирование сообщества, если число оптимальных ниш, которые «помещаются» в этом местообитании, разделив диапазон параметра ресурса, и число видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса, примерно одинаково $D/D^* \approx R/R^*$ (рис. 11),
 - в очень «богатой» среде, где мощный поток ресурса допускает существование гораздо большего числа видов, чем число оптимальных ниш, определяемых диапазоном значений параметра ресурса, действуют преимущественно нейтральные механизмы (зона выше диагонали равенства $D/D^* \approx R/R^*$);
 - в скудной (суровой) среде, где число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, «помещающихся» на данном диапазоне ресурса, действуют преимущественно «абиотические фильтры» и часть ниш может оказаться пустой (зона ниже диагонали $D/D^* \approx R/R^*$).



Рис. 11. Схема преимущественного действия основных механизмов формирования видового состава в зависимости от соотношения числа оптимальных ниш и числа видов, которые могут существовать на имеющемся ресурсе.

Таким образом, можно предположить, что разделение ниш в определенном диапазоне условий не является обязательным механизмом формирования видового разнообразия сообществ. В предложенной нами схеме число видов в сообществе и ширина их ниш определяются, прежде всего, оптимальными показателями разнообразия, а конкуренция и расхождение видов по нишам модифицирует эту структуру в зависимости от условий среды, характеристик видов в региональных пулах, стадии развития коадаптивных комплексов видов и т.д.

Механизмы оптимизация ширины популяционных ниш и разнообразия симпатрических внутривидовых форм

Последние обзоры экспериментальных работ и данных о природных популяциях животных показывают, что ширина популяционной ниши может изменяться как за счет межфенотипического, так и за счет внутрифенотипического компонентов⁹. Как сказано выше, в модели оптимального разнообразия в популяции ширина стационарного распределения фенотипов, которая интерпретируется как ширина популяционной ниши, формируется двумя параметрами - разнообразием рождающихся потомков (межфенотипический компонент) и разнообразием размножающихся фенотипов (индивидуальная толерантность особей, внутрифенотипический компонент). В рамках представленных в работе моделей, оптимизация внутривидового разнообразия и ширины ниши может происходить любым из этих способов или их комбинацией – за счет различного соотношения параметров фенотипического разнообразия потомков и разнообразия размножающихся фенотипов, что мы интерпретируем как изменение ширины индивидуальной зоны толерантности особей.

В соответствии с современными представлениями, оптимизация ширины популяционной ниши и числа симпатрических внутривидовых форм происходит в ходе экологических процессов (изменение поведения особей, модификационный полиморфизм, выбор дискретных онтогенетических траекторий) и микроэволюционных процессов (отбор по ширине нормы реакции, дизруптивный отбор, увеличение или уменьшение генетического разнообразия популяции). Считается, что ширина ниши определяется соотношением вектора увеличения фенотипического разнообразия под давлением внутривидовой конкуренции и противоположного вектора сужения внутривидового разнообразия под давлением межвидовой конкуренции. Усиление внутривидовой конкуренции рассматривается как основной фактор расширения популяционной ниши, ослабление межвидовой конкуренции - как основной фактор расширения экологических ниш (явление «экологического высвобождения» в биологически обедненной среде). Однако к сегодняшнему дню накоплено немало факторов, которые теория конкуренции не может объяснить, В частности, это касается примеров

⁹ Bolnick D.I., Svanbak R., Fordyce J.A. et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // The Am. Nat. 2003.V. 161 N. 1. P. 1–28.

Bolnick D.I., Ingram T., Stutz W.E. et al. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010.V. 277. N. 1689. P. 1789-1797.

существования видов с сильно перекрывающимися или почти идентичными нишами. Одним из дополнительных механизмов формирования ширины ниш в сообществе может быть оптимизация внутривидового разнообразия. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, оптимизация ширины ниши позволяет популяции максимизировать свою численность при имеющемся потоке ресурса, что в свою очередь минимизирует вероятность ее случайного вымирания и позволяет более успешно конкурировать с другими популяциями.

Формирование внутривидовых форм как путь оптимизации популяционного и ценотического разнообразия

Обзор примеров формирования внутривидовых симпатрических форм с разными экологическими характеристиками показывает, что большинство из них обнаружены в условиях обеднения видового богатства на островах, в озерах и в экстремальных местообитаниях. Однако формирование различающихся по экологическим характеристикам внутривидовых форм наблюдается также и в условиях, когда явных признаков обеднения видового богатства нет.

Исходя из принципа оптимального разнообразия, можно предположить, что симпатрические варианты подразделенности видов и популяций могут играть роль механизмов оптимизации их внутреннего разнообразия. В предыдущем разделе были рассмотрены возможности оптимизации ширины экологической ниши вида за счет «настройки» уровней внутривидового и внутривидового разнообразия. Однако в данном случае вид занимает не одну, а несколько субниш. Почему же не формируется одна широкая видовая ниша? Как упоминалось выше, слишком широкая ниша требует дополнительных затрат ресурсов. Вид не может быть эффективным на очень широком спектре условий среды в силу роста противоречий между адаптациями к разным условиям. Поэтому формирование нескольких субниш вместо одной широкой ниши можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия в тех случаях, если спектр освоенных видов условий и ресурсов превышает оптимальную в данных условиях ширину ниши. Таким образом, формирование внутривидовых и внутривидовых форм приближает внутривидовое разнообразие к оптимальным значениям, сохраняя при этом широкий спектр используемых видов ресурсов и условий, то есть увеличивает эффективность и устойчивость вида.

В то же время, образование симпатрических внутривидовых и внутривидовых подразделений можно трактовать и как оптимизацию разнообразия на ценотическом уровне. Если обратиться к аналогии с оптимальными ячейками лицензионного пространства, то развитие симпатрических экотипов можно трактовать как занятие одним видом нескольких лицензий (ячеек), которые пустовали из-за недостатка видов в региональном пуле. То есть, за счет формирования внутривидовых симпатрических форм увеличивается также эффективность и устойчивость сообщества в целом.

При дестабилизации среды и/или уменьшении потока ресурса вектор оптимизации видового разнообразия в сообществе направлен в сторону уменьшения числа видов, при стабилизации среды и/или росте потока ресурса – в сторону увеличения числа видов. Очевидно, что в тех случаях, когда оптимальное число

видов не превышает существующее в данный момент времени, проблем практически не возникает – оптимизация происходит за счет исчезновения видов в данном локальном местообитании. Во втором случае, когда оптимальное число видов превышает имеющееся, может происходить вселение видов из регионального пула. Однако для нас наиболее интересен случай, когда видов в региональном пуле не хватает для достижения оптимального разнообразия в сообществе. Причем эта нехватка видов может наблюдаться не только в полуизолированных и экстремальных местообитаниях, но и в «обычных» местообитаниях, что, возможно, наблюдается в бореальных и арктических экосистемах. В этом случае оптимизация может происходить за счет развития симпатрических внутривидовых форм и симпатрического видообразования.

Симпатрические внутривидовые формы можно представить в виде динамической системы, постоянно настраивающей показатели своего разнообразия (ширина субниш экологических форм, их число, степень изоляции) в соответствии с изменениями среды – то в сторону с большим числом более специализированных экологических форм – то в сторону с меньшим числом менее специализированных форм (рис. 12).

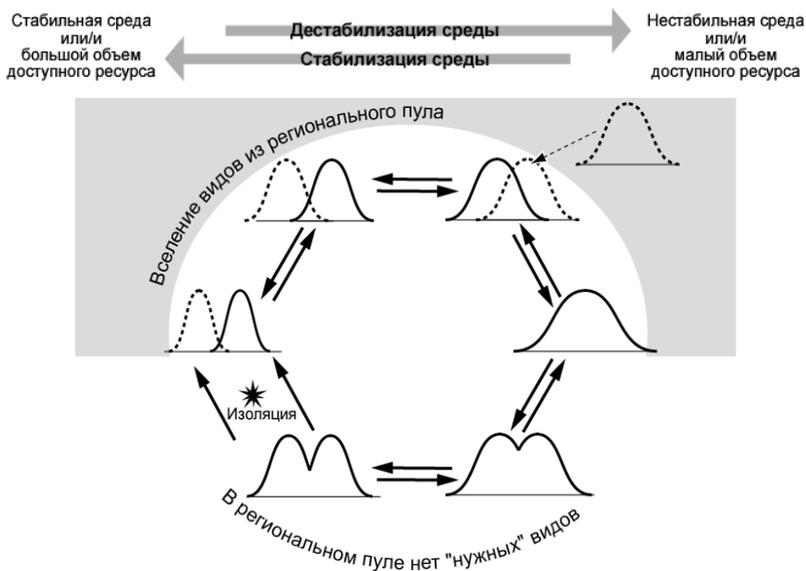


Рис. 12. Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций при изменении условий среды.

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, вероятность формирования дискретных экологических форм будет возрастать при стабилизации условий среды и/или увеличении интенсивности потока ресурса в условиях недостатка видов в региональном пуле (в частности, если данное местообитание

удалено или изолировано от других сходных местообитаний). Настройка и переход комплекса внутривидовых форм из одного состояния в другое возможен, пока не произойдет окончательная изоляция форм друг от друга и не образуются новые виды. Изоляция внутривидовых форм и их распадение на самостоятельные виды также наиболее вероятны в периоды стабилизации среды.

Механизмы оптимизации разнообразия надорганизменных биосистем

Механизмы оптимизации биоразнообразия можно разделить на две основные группы:

- механизмы оптимизации биоразнообразия, то есть механизмы, которые позволяют биосистемам достигать оптимального разнообразия;
- механизмы реализации оптимальными биосистемами их преимуществ по сравнению с неоптимальными биосистемами.

Механизмы, которые позволяют биосистемам достигать оптимального разнообразия, частично были рассмотрены выше и суммированы в таблице 4.

Таблица 4. Механизмы оптимизации биоразнообразия в ходе экологических и микроэволюционных процессов

<i>Оптимизируемые показатели</i>	<i>Экологические процессы</i>	<i>Микроэволюционные процессы</i>
Внутрипопуляционное разнообразие Ширина видовой ниши в сообществе	Изменение поведения особей Модификационный полиморфизм (производство одним генотипом некоторого разнообразия фенотипов)	Отбор на ширину нормы реакции Изменения генетического разнообразия в популяции
Разнообразие внутривидовых форм Число видových субниш в сообществе	Реализация различных траекторий онтогенеза организмов	Дизруптивный отбор
Число видов в сообществе	Нишевые и «нейтральные» механизмы взаимодействия видов Абиотические «фильтры»	Симпатрическое видообразование

Основой механизмов реализации оптимальными биосистемами их преимуществ по сравнению с неоптимальными биосистемами является то, что в соответствии с принципом оптимального разнообразия популяции и сообщества с оптимальными показателями разнообразия достигают большей численности и биомассы, чем субоптимальные системы. Можно предположить, что это дает им больше шансов на выживание и распространение.

На уровне организмов в качестве механизма, обеспечивающего преимущества оптимальных особей, обычно рассматривается отбор (преимущественное выживание и размножение) особей с оптимальными признаками, то есть «наиболее приспособленных». Однако на надорганизменном уровне предста-

вить существование механизма, который бы «отбирал» популяции, виды и сообщества с оптимальными параметрами разнообразия, довольно трудно.

Выявление конкретных механизмов реализации преимуществ оптимальных биосистем надорганизменного уровня – задача будущих исследований. В качестве гипотезы можно предположить, что оптимальные параметры устанавливаются в популяциях и в сообществах за счет преимущественного распространения их субъединиц, которые имеют показатели разнообразия, наиболее близкие к оптимальным (ниже в данном разделе, говоря «оптимальный», мы имеем в виду «наиболее близкий к оптимальному», поскольку достижение оптимума биосистемами может быть достаточно редким событием в постоянно изменяющейся среде).

На популяционном уровне такими субъединицами могут быть субпопуляции, группы особей или даже отдельные особи. Можно предположить, что оптимальные показатели внутривидового разнообразия могут распространяться в большой подразделенной популяции вместе с особями, которые являются носителями оптимальных значений этих параметров. Другим механизмом может быть преимущественное расширение внутри ареала популяции ареалов субпопуляций с оптимальными параметрами за счет сокращения ареалов субпопуляций с неоптимальными параметрами. Как может происходить оптимизация внутреннего разнообразия в подразделенной изолированной популяции – пока не понятно.

На ценолическом уровне возможные механизмы оптимизации разнообразия также не ясны. Какие-то формы отбора на уровне сообществ, вероятно, могут работать через популяции входящих в них видов. Например, определенную роль может играть отбор в группах экологически сопряженных видов, при котором выживают и размножаются преимущественно те особи, которые включены в оптимальные сообщества. Однако наиболее вероятным механизмом преимущественного выживания и распространения сообществ с оптимальными параметрами нам представляются процессы сукцессионного типа. В соответствии с принципом оптимального разнообразия, сообщество с оптимальным разнообразием наиболее эффективно использует ресурсы среды, то есть по отношению к субоптимальным сообществам его можно рассматривать как следующую стадию сукцессии. Механизмы распространения оптимального сообщества при этом те же, что и механизмы замещения сериальных сообществ в ходе сукцессии.

Изменение оптимальных значений разнообразия в ходе эволюционных процессов

В ходе эволюционных процессов происходит изменение параметров оптимальности биосистем при повышении *эволюционного уровня организмов* и в результате *эволюции сообществ*. Эти процессы неразрывно взаимосвязаны, но в целях более последовательного изложения материала мы их рассмотрим отдельно.

Изменение параметров оптимальности при повышении эволюционного уровня организмов

Результаты моделирования (вывод 7) позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов сопровождается следующими тенденциями:

- увеличением эффективности популяций, то есть снижением удельных затрат ресурса и увеличением численности при неизменном количестве ресурса;
- снижением значений оптимального внутривидового разнообразия за счет расширения зоны индивидуальной толерантности особей, благодаря чему реакция на изменения среды перемещается с уровня популяции на уровень особи и становится более быстрой и эффективной;
- ростом оптимальных значений видового разнообразия в сообществах таких организмов.

Таким образом, повышение эволюционного уровня организмов изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия, то есть модифицирует структуру пространства лицензий – ячейки сужаются, их число растет.

В исторической перспективе примером роста таксономического разнообразия в сообществах эволюционно «продвинутых» организмов может служить поэтапная смена морских эволюционных фаун (кембрийская, ордовик-пермская и мезокайнозойская), сопровождавшаяся увеличением доли подвижных и «физиологически забуференных» (то есть способных к активным формам освоения внешних ресурсов и регуляции своей внутренней среды, менее чувствительных к параметрам среды) животных. Аналогичная тенденция прослеживается и для наземной биоты¹⁰.

Самостоятельным фактором роста разнообразия в ходе эволюции является увеличение доступного для организмов потока энергии благодаря прогрессивным «эволюционным инновациям», которые позволяли на каждом этапе эволюции расширять спектр используемых ресурсов и увеличивать интенсивность их потребления. Современные теоретические представления предполагают, что увеличение количества доступной энергии – один из главных факторов роста биологического разнообразия, что подтверждается многочисленными эмпирическими фактами. Эта тенденция полностью соответствует принципу оптимального разнообразия, так как при увеличении потока доступных ресурсов растут оптимальные значения числа видов в сообществе (вывод 8).

В современных условиях косвенным подтверждением нашей гипотезы является сопоставление структуры северных и тропических сообществ. Арктические сообщества характеризуются повышенной долей примитивных и архаичных таксонов по сравнению с тропическими. Для объяснения этой закономерности

¹⁰ Марков А.В., Коротаев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 1. С.1-12.
Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 3. С.175-194.

выдвинуто несколько гипотез (гипотеза оттесненных реликтов, концепция тропического давления, гипотеза эффективного эволюционного времени).

Очевидно, что основным фактором снижения видового разнообразия в Арктике и других «суровых» местообитаниях следует считать сокращение потока доступного для организмов энергии, а увеличение доли относительно примитивных таксонов в таких местообитаниях может объясняться относительной успешностью «пассивных» форм освоения суровой среды. Однако, по мнению Чернова¹¹, увеличение доли архаичных таксонов в биотах северных регионов может быть дополнительной причиной снижения видового разнообразия на севере. Продолжая эту мысль, можно предположить, что принцип оптимального разнообразия может быть одним из дополнительных объяснений генеральной тенденции роста видового разнообразия в сообществах более продвинутых организмов. В соответствии с нашей гипотезой, при повышении эволюционного уровня организмов увеличивается оптимальное число видов при одновременном снижении оптимального внутривидового разнообразия. В наших моделях это происходит за счет того, что более продвинутые в эволюционном плане организмы имеют больше шансов выжить в среде с определенной степенью нестабильности за счет более высоких темпов прироста популяции и меньших затрат энергии, а также расширения зоны индивидуальной толерантности. В сообществах эволюционно более продвинутых организмов увеличивается число ячеек лицензионно-нишевого пространства, а сами ячейки становятся более узкими. Можно также предположить, что повышение эволюционного уровня организмов дает дополнительные возможности для формирования сложных и разнообразных регуляторных механизмов внутри популяций и сообществ, что увеличивает их стабильность, что, в соответствии с нашей гипотезой, еще больше способствует росту оптимального числа видов.

Изменение параметров оптимальности в ходе эволюции сообществ

В соответствии с концепцией биоценотической регуляции эволюции Жерихина¹², стабилизирующее и канализирующее действие биоценозов является ограничителем скорости эволюции во время когерентных фаз, когда устойчивые сообщества медленно изменяются на протяжении длительных периодов. Во время некогерентных фаз, при разрушении сообществ, включается компенсаторный механизм резкого повышения скорости эволюции. На первый взгляд, наши результаты противоречат этой концепции, предсказывая увеличение вероятности видообразования при стабилизации среды (см. выше). На самом деле, противоречия нет, так как в рамках нашей модели тенденция дискретизации внутривидовых форм и видообразования поддерживается не высокой степенью стабильности среды как таковой, а *увеличением стабильности* среды, переходом от нестабильной среды – к

¹¹ Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. 1991. Т. 111. № 4. С. 499 – 507.

Чернов Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоол. журн. 2002. Т.81. № 12. С. 1411-1431.

¹² Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3-12.

более стабильной. Именно эта фаза и начинается сразу после разрушения сообществ, когда начинается процесс формирования их «нового поколения» и постепенная стабилизация среды. Существенная начальная часть этого процесса происходит в условиях относительно нестабильной среды (собственно, именно благодаря этому процессу она и становится стабильной).

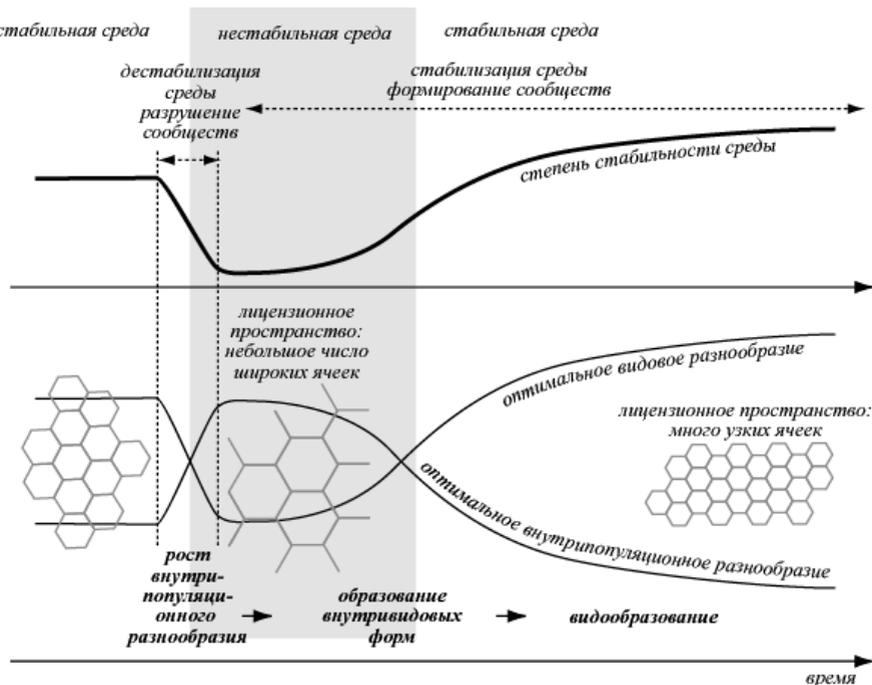


Рис.13. Динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия в ходе биоценозического кризиса и последующего развития новых сообществ. Серые «соты» обозначают геометрию лицензионного пространства.

На рис. 13 схематично показана динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия после некоторого события (вызванного внутренними или внешними причинами), запустившего процесс разрушения сообществ. В результате происходит резкая дестабилизация среды (после чего она остается относительно нестабильной еще довольно долго – серая зона на рис. 13). Дестабилизация среды вызывает снижение оптимальных значений для видового разнообразия и рост значений внутривидового разнообразия, ячейки пространства лицензий сильно расширяются, их становится меньше (серые «соты» на рис. 13). Оптимизация разнообразия на этой стадии

может происходить в том числе и за счет «усечения сукцессий»¹³, так как более ранние стадии, как правило, характеризуются более широкими ячейками пространства лицензий (см. выше). В процессе развития новых сообществ и стабилизации среды происходит рост оптимального видового разнообразия и снижение внутривидового. Ячейки пространства лицензий сужаются, их становится больше (причем, если происходит повышение эволюционного уровня организмов, составляющих сообщество, в новом сообществе они становятся еще мельче, чем были до кризиса). Постепенно этот процесс выходит на плато, достигая предела дробления лицензий (ниш), который определяется, как отмечают Раутиан и Жерихин¹⁴, объемом доступного ресурса, а также, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, – степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и эволюционным уровнем организмов, составляющих сообщество.

Таким образом, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, во время разрушения сообществ и дестабилизации среды происходит рост внутривидового разнообразия (основы для будущего формообразования), во время развития «нового поколения» сообществ и постепенной стабилизации среды – дискретизация внутривидовых форм и видообразование.

Как было сказано выше, оптимальные значения разнообразия на уровне популяций и сообщества реагируют на изменения степени стабильности среды противоположным образом. На длинных временных интервалах это может выражаться в противофазном колебании разнообразия на этих иерархических уровнях. В *периоды стабилизации* среды происходит сокращение внутривидового разнообразия, сужение ниш, дискретизация внутривидовых форм, видообразование, рост числа видов и иерархичности структуры сообществ. В *периоды дестабилизации среды* происходит рост внутривидового разнообразия, расширение ниш, вымирание "специалистов", снижение видового разнообразия. Эти процессы в общем виде соответствует схеме изменения разнообразия в концепции когерентных и некогерентных этапов эволюции¹⁵. Таким образом, оптимизация разнообразия на популяционном и ценогенетическом уровне может быть дополнительным фактором чередования когерентных и некогерентных фаз эволюции.

Общая схема формирования биологического разнообразия

Таким образом, оптимизацию можно рассматривать как дополнительный механизм формирования биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов (рис. 14, пункты ниже соответствуют буквенным обозначениям на схеме).

¹³ Жерихин В.В. Усечение сукцессий: возможный механизм диверсификации биомов // Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК. 2003. С. 173-187.

¹⁴ Раутиан А.С., Жерихин В.В. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 4. С. 20-47.

¹⁵ Красилов В.А. Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ. 1986. 140 с.

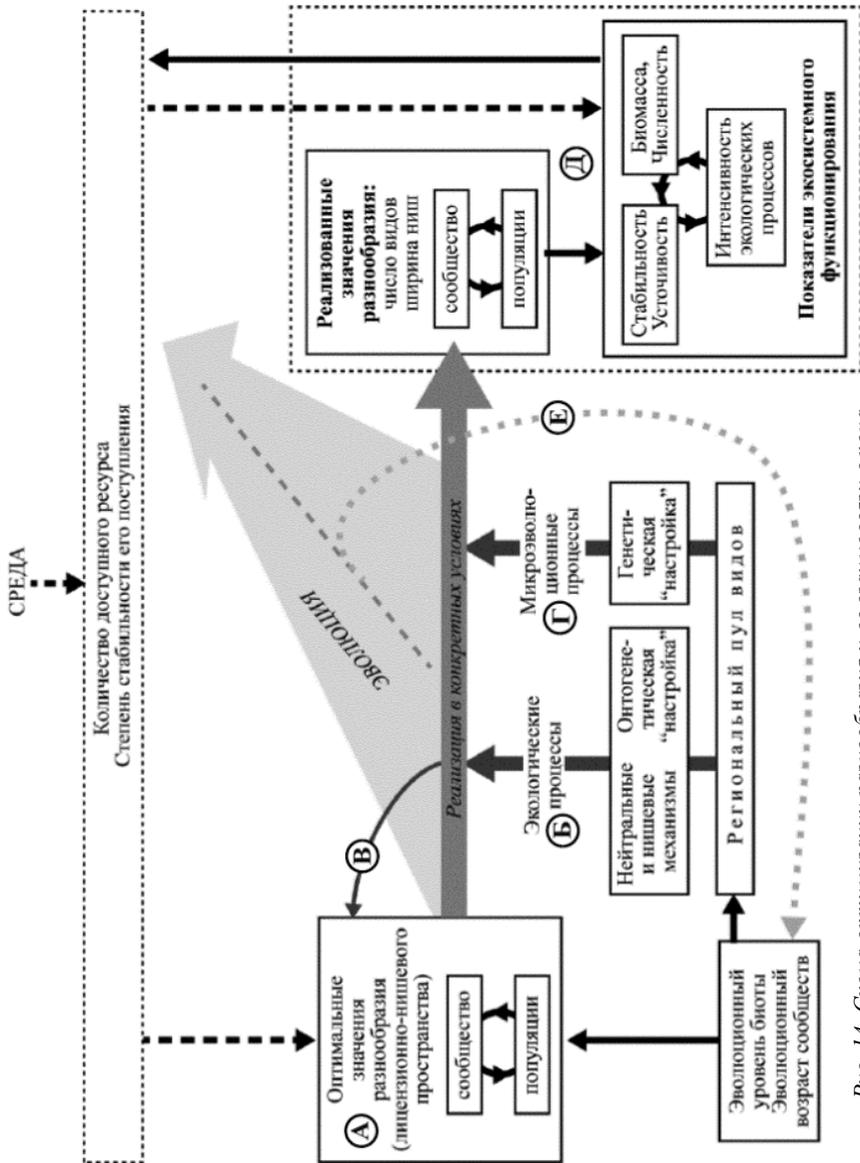


Рис. 14. Схема оптимизации разнообразия и ее взаимосвязи с показателями экосистемного функционирования (номера соответствуют пунктам в тексте).

А) Оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства (оптимальные уровни внутривидового и видового разнообразия, то есть оптимальная ширина ниш и их число) зависят от эволюционного уровня биоты и характеристик среды – степени ее стабильности и количества доступного для организмов ресурса. Оптимальные значения на популяционном и ценоотическом уровне реагируют на изменения степени стабильности среды противоположным образом: в более стабильной среде число видов увеличивается, внутривидовое разнообразие (ширина ниши) сокращается. То есть, в более стабильной среде растет число ячеек лицензионно-нишевого пространства и они становятся более узкими. На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и биоценоотическом уровнях на изменение степени стабильности среды можно сделать предположение о разной роли разнообразия на этих двух уровнях: внутривидовое разнообразие является основой адаптации популяций и сообществ к нестабильности среды; видовое разнообразие позволяет сообществу в целом более эффективно использовать ресурсы за счет дифференциации ниш.

Б) Лицензионно-нишевое пространство заполняется в ходе экологических процессов – при взаимодействии видов, проникающих в местообитание из регионального пула. При этом преобладание нейтральных или нишевых механизмов определяется соотношением «богатства» и стабильности среды с оптимальными параметрами лицензионного пространства:

- конкуренция в максимальной степени влияет на формирование сообщества, если число оптимальных ниш, которые «помещаются» на имеющемся диапазоне значений параметра ресурса, примерно равно оптимальному числу видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса;
- в очень «богатой» среде, где мощный поток ресурса допускает существование гораздо большего числа видов, чем число оптимальных ниш, определяемых диапазоном значений параметра ресурса, действуют преимущественно нейтральные механизмы;
- в скудной (суровой) среде, где число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, «помещающихся» на данном диапазоне ресурса, действуют преимущественно «абиотические фильтры» и часть ниш может оказаться пустой.

Поскольку наши модели показывают, что возникновение оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия возможно без действия механизмов разделения ниш и конкуренции, можно предположить, что оптимизация может дополнять действие этих механизмов, являясь, в частности, предпосылкой для существования симпатрических экологических видов-двойников.

Оптимизация ширины популяционных ниш в ходе экологических процессов происходит за счет изменения поведения особей и модификационного полиморфизма (производство одним генотипом разнообразия фенотипов).

Направление сукцессии в сторону максимизации биомассы при сохранении потока ресурса соответствует критерию оптимизации, поэтому сукцессию сообщества можно сопоставить с процессом его оптимизации. Оптимизация раз-

нообразие может быть дополнительным фактором смены стадий в ходе сукцессии, поскольку каждая следующая стадия более эффективно использует ресурсы среды и поэтому может поддерживать все большую биомассу.

В). По мере сукцессии, благодаря развитию механизмов внутриценотического гомеостаза, оптимальные параметры разнообразия изменяются – число видов растёт, ниши сужаются. Сообщества начальных стадий сукцессии можно сопоставить с сообществами, оптимальными в менее стабильных средах. Климаксовые сообщества – с сообществами, оптимальными в более стабильных средах. Переходы между ними образуют оптимальную траекторию сукцессии.

Г) Если за счет видов из регионального пула невозможно достигнуть оптимальных показателей разнообразия «настройка» внутривидового разнообразия может происходить за счет микроэволюционных процессов – отбора по ширине нормы реакции, дизруптивного отбора, увеличения генетического разнообразия внутри популяции. Формирование симпатрических внутривидовых форм при этом можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке регионального пула видов.

Д) Реализованные значения разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях определяют показатели эффективности функционирования биосистем, в том числе биомассу и численность, которую биосистемы могут поддерживать на единицу доступного ресурса. При отклонении показателей разнообразия от оптимальных значений по тем или иным причинам (в том числе из-за антропогенных нарушений) эффективность функционирования популяций и сообществ снижается. Показатели экосистемного функционирования биосистем также непосредственно зависят от условий среды. Достигнутая эффективность функционирования, в свою очередь, влияет на объем доступного для биосистем ресурса и стабильность его поступления, а через эти показатели – на оптимальные значения разнообразия. Таким образом, взаимосвязь «биоразнообразие» – «функционирование» двунаправленна.

Е) В ходе эволюции видов и сообществ оптимальные показатели разнообразия (оптимальные параметры лицензионно-нишевого пространства) изменяются. В частности, рост эволюционного уровня организмов и степени их автономизации от среды приводит к изменению параметров оптимальности, в частности – к увеличению оптимальных уровней видового разнообразия. Это может служить дополнительным фактором общего роста таксономического разнообразия в ходе эволюции. Также можно предположить, что по мере увеличения эволюционного возраста сообществ в них также увеличивается оптимальное число видов и сужаются ниши (речь идет о сообществах, развивающихся в типичных условиях среды). Противофазное колебание оптимальных уровней внутривидового и видового разнообразия при изменении степени стабильности среды могут быть использованы как одно из объяснений процессов изменения биоразнообразия на когерентных и некогерентных этапах эволюции.

Глава 4. Значение принципа оптимального разнообразия для разработки стратегии природопользования

Направления перехода биосистем в субоптимальное состояние при антропогенных воздействиях

В результате антропогенного воздействия на природу оптимальный уровень разнообразия биосистем может нарушаться двумя основными путями: из-за антропогенных изменений среды и из-за нарушения структуры биосистем.

Наиболее частыми *антропогенными изменениями среды* являются дестабилизация и обогащение среды (например, удобрение, эвтрофикация), дестабилизация (например, беспокойство животных человеком), изъятие биомассы из сообществ и их дестабилизация (например, в результате промысла). Основное направление адаптаций биосистем к этим изменениям – увеличение внутривидового разнообразия в ответ на дестабилизацию среды. Именно в эту сторону, как правило, направлены сдвиги структуры сообществ при антропогенных изменениях среды. Постоянное изъятие части биомассы из экосистемы переводит ее в более раннюю стадию сукцессии и препятствует развитию в сторону климаксового состояния. Примером могут быть луга, которые после прекращения сенокоса зарастают лесом. Как отмечено выше, эвтрофикацию тоже можно рассматривать как переход сообщества в состояние более ранней стадии сукцессии, так как увеличение потока ресурса переводит сообщество из стационарного сбалансированного состояния в «растущее».

Антропогенное воздействие на саму структуру биосистем выражается, прежде всего, в сокращении числа видов и внутривидового разнообразия, при этом биосистемы также удаляются от оптимального состояния. Типичный результат антропогенного воздействия на популяции – сокращение их внутреннего разнообразия.

Как сказано выше, адаптация видов к антропогенной дестабилизации среды требует повышения внутривидового разнообразия, а основное воздействие человека на виды и популяции природных сообществ заключается в сокращении их численности, внутривидового и внутривидового разнообразия. Природные виды и популяции лишаются возможности адаптироваться к антропогенному прессу. Поэтому начинают работать адаптационные механизмы на уровне сообщества – эти виды заменяются другими. Как мы отмечали выше, в антропогенно измененных местообитаниях преимущество имеют быстроразмножающиеся виды-генералисты. Популяции видов с разными репродуктивными стратегиями (г- и К- стратегии) отличаются по устойчивости к антропогенному прессу. Консервативная репродуктивная К-стратегия с выраженной заботой о потомстве, предполагающая авторегуляцию плотности, соответствует стабильным условиям существования видов. В нестабильных и антропогенных условиях преимущества будут получать виды с реактивной репродуктивной г-стратегией, предполагающей резкие и значительные колебания плотности в зависимости от обилия и доступности ресурсов и не связанные с действием авторегуляторных механизмов. В антропогенных условиях происходит сдвиг структуры сообщества от К-стратегов к г-стратегам и от специалистов к генерали-

стам. Такой прогноз соответствует современному распространению «серой» синантропной биоты.

Антропогенные изменения структуры биоценозов чаще всего выражаются в сокращении видового разнообразия, в результате чего сообщества перестает быть оптимальными, их жизнеспособность и эффективность снижаются. Вероятность исчезновения наиболее высока для редких видов. Несмотря на их малочисленность и кажущуюся незначительность экосистемных функций, суммарный вклад редких видов оказывает существенное влияние на функционирование сообщества.

Цели управления экосистемными функциями и услугами с учетом изменений биоразнообразия

Сегодня необходим переход к новой экологическоцентрической концепции природопользования, в которой приоритетное значение должны иметь средообразующие функции живой природы. Поскольку эффективность экосистемных услуг неразрывно связана с показателями биологического разнообразия (см. раздел 2.4 диссертации), при разработке методов оценки и стратегии использования экосистемных услуг надо учитывать состояние и возможные изменения биологического разнообразия. Прежде всего, необходимо проанализировать возможные изменения биоразнообразия при использовании тех или иных экосистемных услуг. Использование разных услуг требует разных целей управления и политики в отношении экосистем и популяций. В таблице 5 показаны цели управления при использовании продукционных, средообразующих и информационных экосистемных услуг и изменения биоразнообразия и суммарной биомассы сообществ, которые соответствуют этим целям.

Таблица 5. Цели управления при использовании разных экосистемных функций и изменения биоразнообразия при этом

<i>Функции</i>	<i>Цели управления</i>	<i>Изменения биоразнообразия</i>	<i>Изменения биомассы сообществ</i>
Продукционные	Максимум устойчиво изымаемой биомассы	Снижение разнообразия	Снижение постоянно поддерживаемой биомассы
Средообразующие	Эффективное и устойчивое экосистемное функционирование	Сохранение естественного уровня биоразнообразия	Сохранение естественного уровня биомассы
Информационные	Получение информации из природных систем		

Из таблицы 5 видно, что при эксплуатации природных биосистем возникает противоречие между целями получения максимального устойчивого урожая и поддержания средообразующих функций. Стратегии управления биосистемами для достижения этих целей различны. При использовании средообразующих и

информационных функций цели управления совпадают с поддержанием естественных уровней биоразнообразия и биомассы. Средообразующие функции наиболее эффективно и устойчиво осуществляются ненарушенными климаксными природными сообществами, которые в соответствии с нашей гипотезой, наиболее близки к оптимальному состоянию с максимально эффективными функциями. Любые их нарушения ведут к ослаблению природной регуляции среды. То есть, целью управления для использования средообразующих функций является сохранение естественного состояния природных систем и минимизация их антропогенных нарушений. Информационные функции в большинстве случаев также максимальны в ненарушенных экосистемах. А вот при использовании продукционной функции цель управления противоречит поддержанию естественных уровней разнообразия, так как требует неизбежных нарушений природных экосистем. Цель управления при этом – максимизация устойчиво изымаемого урожая. Высокая продуктивность сообществ возможна только при упрощении их структуры и снижении разнообразия. Для цели изъятия максимального урожая оптимальны ранние и средние стадии сукцессии, имеющие наиболее высокую продуктивность, или их искусственные аналоги. Антропогенно трансформированные экосистемы в целом отражают эти закономерности – в них происходит упрощение структуры сообществ при повышении их продуктивности.

Если спуститься на уровень эксплуатируемых популяций, то максимизация изымаемой биомассы означает максимально допустимое в рамках демографической устойчивости увеличение смертности. Это соответствует сильной дестабилизации среды с ее одновременным обеднением. При таких воздействиях, в соответствии с принципом оптимального разнообразия, адаптивные тренды биосистем будут следующими: повышение внутривидового разнообразия; снижение видового разнообразия; снижение суммарной постоянно поддерживаемой биомассы. Если учесть, что промышленное давление на популяции практически исключает возможности первого механизма, остаются только второй и третий, которые противоречат целям управления при использовании средообразующих и информационных функций. При этом минимизация биомассы популяций ведет к сокращению и дестабилизации потоков вещества и энергии, идущих через них, и ослабляет их экосистемные функции.

При усилении эксплуатации биоресурсов (увеличении изъятия биомассы) показатели разных экосистемных услуг изменяются по-разному: средообразующие и информационные услуги монотонно снижаются; продукционные услуги (показатель – объем изымаемой биомассы) вначале растут, а после прохождения точки максимального устойчивого урожая – снижаются.

Для максимизации суммы экосистемных услуг необходимо определить оптимальную интенсивность эксплуатации природных биосистем. Сумма экосистемных услуг и характер ее зависимости от интенсивности эксплуатации природных сообществ и популяций определяются соотношением «выгод», получаемых от разных функций биоразнообразия (рис. 15).

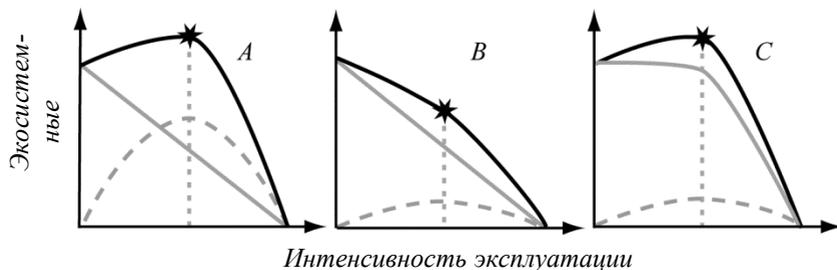


Рис. 15. Сумма экосистемных услуг при разных соотношениях производственных и средообразующих услуг. Серый пунктир – производственные услуги; сплошная серая линия – средообразующие услуги; сплошная черная линия – сумма услуг; звездочка – максимальный устойчивый урожай (объяснения в тексте).

Определить точные количественные соотношения ценности разных экосистемных услуг мы пока не можем. Методы экономической оценки в достаточной мере разработаны лишь для производственных услуг (древесины, морепродуктов, пушнины и т.п.). Для других функций имеются лишь приблизительные оценки. Несмотря на это предварительные предположения о соотношении значимости разных услуг можно сделать.

Промышленное использование природных систем целесообразно лишь в том случае, если ценность их средообразующих услуг сопоставима с ценностью получаемой биопродукции (рис. 15 В), однако такое соотношение услуг не является типичным. Следует ожидать, что в большинстве случаев ценность средообразующих функций многократно превышает выгоды, которые можно получить, добывая биопродукцию из природных экосистем. Поэтому показатели производственных услуг, как правило, будут оказываться существенно меньше показателей других услуг (рис. 15 А). В этих случаях реализация стратегии «максимального устойчивого урожая» существенно уменьшает суммарную «пользу» от биоразнообразия. Выход – применение «экосистемного подхода», при котором объемы и формы эксплуатации природных систем с целью получения биопродукции жестко ограничены требованием сохранения структуры и средообразующих функций экосистем, видов и популяций. Если удастся добиться таких форм эксплуатации природных экосистем, при которых их средообразующие функции не будут деградировать, возможна оптимизация комплексного использования всех экосистемных услуг (рис. 15 С).

Критерий для природоохранной политики - оптимальное разнообразие

Долгое время внимание мировой природоохранной общественности было приковано к тропическим странам, где сосредоточено основное видовое разнообразие. Возник даже специальный термин «megadiversity countries». Однако в соответствии с принципом оптимального разнообразия, наиболее эффективно функционируют сообщества, имеющие не максимальное, а оптимальное в данных условиях среды разнообразие. Например, по показателям видового разно-

образия северные экосистемы несопоставимы с тропическими, но при этом играют ключевую роль в биосферной регуляции. Как отмечалось выше, в более суровых и менее стабильных по сравнению с тропиками условиях Севера, относительно невысокий уровень видового разнообразия компенсируется повышенным внутривидовым и внутривидовым разнообразием, что обеспечивает эффективное выполнение биосферных функций. Аналогичная ситуация складывается и на региональном уровне: например, видовое разнообразие сообществ болот во много раз меньше, чем лугов или смешанных лесов, но их экосистемные функции при этом не менее важны.

Критериями ценности биосистем должны быть не формальные количественные индексы биоразнообразия (например, число видов), а степень его соответствия естественным показателям, которые обеспечивают максимально эффективное выполнение экосистемных функций. Более того, как показывает моделирование процессов локального вымирания видов, в сообществах с низким видовым разнообразием последствия вымирания видов будут менее предсказуемыми и более серьезными, чем в сообществах с большим видовым разнообразием. Поэтому задачи сохранения разнообразия в маловидовых сообществах не менее важны, чем сохранение так называемых «горячих точек» биоразнообразия.

Заключение

В результате исследования сформулирован принцип оптимального разнообразия биосистем надорганизменного уровня, в соответствии с которым оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия соответствуют максимальной эффективности и жизнеспособности популяций и экологических сообществ. Оптимальные значения разнообразия достигаются в ходе взаимодействия популяционного и ценотического уровней и зависят от характеристик видов, количества ресурса в среде и степени ее стабильности. Выявлены тенденции изменения оптимальных значений разнообразия в зависимости от указанных факторов. В частности, показано, что в нестабильных средах оптимальные значения внутривидового разнообразия увеличиваются, а оптимальное число видов снижается, что может указывать на разную роль разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях.

Показано, что имеющиеся в мировой литературе эмпирические данные о зависимости биоразнообразия от факторов среды и зависимости показателей функционирования биосистем от их разнообразия, не противоречат положениям принципа оптимального разнообразия, а в ряде случаев подтверждают их. Сформулированный принцип также не противоречит основным теоретическим представлениям о закономерностях формирования биоразнообразия. Это позволяет принять защищаемый принцип оптимального разнообразия в качестве рабочей гипотезы о механизмах формирования и функционирования биоразнообразия.

На основании примеров различных типов морских, пресноводных и наземных сообществ растений и животных показано, что оптимизацию можно рас-

смагивать как дополнительный механизм формирования биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

В ходе экологических процессов число видов в сообществе и ширина их ниш определяются, прежде всего, оптимальными показателями разнообразия, а конкуренция и расхождение видов по нишам модифицирует эту структуру в зависимости от условий среды, характеристик видов в региональных пулах, стадии развития коадаптивных комплексов видов и т.д. Преобладание нейтральных или нишевых механизмов в ходе формирования сообщества определяется соотношением «богатства» и стабильности среды с оптимальными параметрами разнообразия.

Микроэволюционные процессы (отбор по ширине нормы реакции, дизруптивный отбор, увеличение генетического разнообразия внутри популяции) включаются, когда невозможно достигнуть оптимальных показателей разнообразия за счет видов из регионального пула. Формирование симпатрических внутривидовых форм можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке регионального пула видов.

Реализованные значения разнообразия определяют показатели эффективности функционирования биосистем, которая, в свою очередь, влияет на объем доступного для биосистем ресурса и стабильность его поступления, а через эти показатели – на оптимальные значения разнообразия. Таким образом, взаимосвязь «биоразнообразия» – «функционирование» двунаправлена.

В ходе эволюции видов и сообществ оптимальные показатели разнообразия изменяются. Рост эволюционного уровня организмов приводит к изменению параметров оптимальности, в частности, к увеличению оптимальных уровней видового разнообразия.

Выявлены основные следствия из принципа оптимального разнообразия биосистем для разработки стратегии использования и сохранения биологического разнообразия:

- главным критерием для выявления наиболее ценных природоохранных объектов должны быть не максимальные показатели биоразнообразия, а оптимальные, то есть наиболее близкие к показателям ненарушенных природных систем;

- в практике природопользования и сохранения биоразнообразия необходим учет различной роли и различных тенденций изменения биоразнообразия на разных иерархических уровнях биосистем (популяционном, видовом, ценотическом);

- при конфликте целей управления биоразнообразием в отношении продукционных, средообразующих и информационных функций долговременным приоритетом следует считать сохранение оптимальных показателей разнообразия природных систем, которые обеспечивают поддержание их средообразующих функций.

Автор выражает глубокую благодарность Г.М. Алещенко за многолетнюю высококвалифицированную работу по созданию математических моделей оптимального биоразнообразия и их программную реализацию, а также А.С. Северцову за ценные замечания и дополнения в ходе подготовки диссертации.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список публикаций по теме диссертации

Статьи в рецензируемых журналах

1. Алещенко, Г. М. Некоторые вопросы моделирования разнообразия в биологических системах различных типов / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // *Успехи современной биологии.* – 1991. – Т. 111. – № 6. – С. 803–811.
2. Алещенко, Г. М. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // *Журнал общей биологии.* – 1991. – Т. 52. – № 4. – С. 499–508.
3. Алещенко, Г. М. Использование вычислительного эксперимента при изучении проблемы биоразнообразия на популяционном уровне / Г. М. Алещенко, Г. И. Бельчанский, Е. Н. Букварева // *Доклады АН СССР.* – 1991. – Т. 316. – № 3. – С. 759–763.
4. Алещенко, Г. М. Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценологического уровней / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // *Журнал общей биологии.* – 1994. – Т. 55. – № 1. – С. 70–77.
5. Букварева, Е. Н. Задача оптимизации взаимодействия человека и живой природы и стратегия сохранения биоразнообразия / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // *Успехи современной биологии.* – 1994. – Т. 114. – № 2. – С. 133–143.
6. Букварева, Е. Н. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // *Успехи современной биологии.* – 1997. – Т. 117. – № 1. – С. 18–32.
7. Букварева, Е. Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // *Успехи современной биологии.* – 2005. – Т. 125. – № 4. – С. 337–348.
8. Павлов, Д. С. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества / Д. С. Павлов, Е. Н. Букварева // *Вестник РАН.* – 2007. – Т. 77. – № 11. – С. 974–986.
9. Алещенко, Г. М. Двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // *Известия РАН. Серия биологическая.* – 2010. – № 1. – С. 5–15.
10. Букварева, Е. Н. Оптимизация разнообразия надорганизменных систем как один из механизмов их развития в экологическом, микроэволюционном и эволюционном масштабах / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // *Успехи современной биологии.* – 2010. – Т. 130. – № 2. – С. 115–129.

11. Павлов, Д. С. Экологоцентрическая концепция природопользования / Д. С. Павлов, Б. Р. Стриганова, Е. Н. Букварева // Вестник РАН. – 2010. – Т. 80. – № 2. – С.131–140.
12. Павлов, Д. С. Климаторегулирующие функции наземных экосистем и экологоцентрическая концепция природопользования / Д. С. Павлов, Е. Н. Букварева // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131. – № 4. – С. 324–345.
13. Букварева, Е. Н. Разделение ниш – условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // Успехи современной биологии. – 2012. – Т. 132. – № 4. – С. 337 – 352.
14. Bukvareva, E. N. The Principle of Optimal Biodiversity and Ecosystem Functioning / E. N. Bukvareva, G. M. Aleshchenko // International Journal of Ecosystem. – 2012. – V. 2(4). – P. 78–87.
15. Bukvareva, E. N. Optimization, Niche and Neutral Mechanisms in the Formation of Biodiversity / E. N. Bukvareva, G. M. Aleshchenko // American Journal of Life Sciences. – 2013. – V. 1. – No. 4. – P. 174-183.

Монографии, статьи в сборниках и материалы конференций

16. Букварева, Е. Н. Сохранение генофонда животного мира и проблема минимальной численности популяций / Е. Н. Букварева. – Пушино: НЦБИ АН СССР, 1985. – 26 с.
17. Алещенко, Г.М. Подходы к моделированию оптимального уровня разнообразия биологических систем / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. – Фрунзе: Илим, 1990. – С. 6–7.
18. Мартынов, А. С. Анализ социально-экономических факторов, влияющих на состояние биологического разнообразия / А. С. Мартынов, В. Е. Флинт, В. В. Артюхов, В. Г. Виноградов, Ю. Г. Пузаченко, Е. Н. Букварева, И. Е. Каменнова, С. Н. Бобылев, С. В. Соловьева, Н. Г. Челинцев, Т. О. Яницкая, Р. О. Бутовкая, Ю. А. Бобров. – М.: ПАИМС, 1995. – 288 с.
19. Bukvareva E., Aleshchenko G. Principle of biosystem optimal diversity // European Conference on Ecological Modelling. Proceedings / The Fifth European Conference on Ecological Modelling – ECEM, 2005, Pushchino, Russia, September 19-23, 2005 ; edited by Alexander S.Komarov. – Pushchino : IPBPSS RAN, 2005, P.29–30.
20. Букварева, Е. Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем и стратегия управления биоресурсами / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // Государственное управление в XXI веке: традиции и инновации. Материалы 4-й ежегодной международной конференции факультета государственного управления МГУ им. М.В. Ломоносова. – М: МГУ, 2006. – С. 204–210.
21. Букварева, Е. Н. Изменение оптимальных уровней разнообразия природных биосистем при антропогенных воздействиях. Результаты моделирования / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // Тезисы докладов 13 Международного сим-

- познума «Сложные системы в экстремальных условиях». – Красноярск: КГУ, 2006. – С. 33.
22. Bukvareva, E. Megadiversity vs. keydiversity // J. Young, C. Neshover, K. Henle, K. Jax, G. Lawson, J. Weber, A. D. Watt (Editors). European research for a sustainable Europe: Research contributing to the implementation of the EU Biodiversity Strategy. Report of an e-conference. 2007. – P.111–113.
 23. Букварева, Е. Н. Принцип оптимального разнообразия: возможные следствия для эволюции биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко. // Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. – М.: Изд-во ГДМ, 2007. – С. 260.
 24. Павлов, Д. С. Ресурсы биосферы и необходимость новой концепции природопользования / Д. С. Павлов, Б. Р. Стриганова, Е. Н. Букварева // На пути к устойчивому развитию России. – М.: Центр экологической политики России, 2008. – № 43. – С. 14–17.
 25. Bukvareva E.N. The Principle of Optimum Diversity in Biological and Social Systems // Hierarchy and power in the history of civilizations. Fifth International Conference. Abstracts. – Moscow: Institute for African Studies of RAS, Russian State University for the Humanities, 2009. – P. 128–129.
 26. Павлов, Д. С. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития / Д. С. Павлов, Б. Р. Стриганова, Е. Н. Букварева, Ю. Ю. Дгебуадзе. – М.: ООО «Типография ЛЕВКО»; Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России, 2009. – 84 с.
 27. Павлов, Д. С. Экологоцентрическая концепция: изменение целей и принципов природопользования / Д. С. Павлов, Б. Р. Стриганова, Е. Н. Букварева // На пути к устойчивому развитию России. № 50. Устойчивое природопользование и экосистемные услуги. – М.: Центр экологической политики России, 2009. – С.25–29.
 28. Букварева, Е. Н. Механизмы оптимизации разнообразия в ходе формирования и эволюции надорганизменных биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко. // Эволюция. Проблемы и дискуссии – М.: Издательство ЛКИ, 2010. – С. 17–59.
 29. Павлов, Д. С. Средообразующие функции живой природы и экологоцентрическая концепция природопользования / Д. С. Павлов, Е. Н. Букварева // Экономика экосистем и биоразнообразия: потенциал и перспективы стран Северной Евразии. Материалы совещания "Проект ТЕЕВ – экономика экосистем и биоразнообразия: перспективы участия России и других стран ННГ". – М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2010. – С. 7–19.
 30. Букварева, Е. Н. Ключевая экономическая ценность средообразующие функции живой природы и новая стратегия природопользования / Е. Н. Букварева // Методы решения экологических проблем. – Сумы: Изд-во СумГУ, 2010. – С. 100–124.
 31. Букварева, Е. Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко. – М.: КМК-Товарищество научных изданий, 2013. – 522 с.

Основные публикации доступны на сайте: <http://biodiversity.ucoz.com/>