

Механизмы оптимизации разнообразия в ходе формирования и эволюции надорганизменных биосистем

Е. Н. Букварева¹, Г. М. Алещенко²

1. Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова, bukwareva@mail.ru.

2. Географический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова.

«... эту линию продукции характеризует строгий и элегантный дизайн в сочетании с оптимальным разнообразием конфигураций при демократичной стоимости...»

Из рекламы электронной техники

Цель настоящей публикации – рассмотреть возможности использования принципа оптимального разнообразия для объяснения некоторых закономерностей формирования надорганизменных биосистем (популяций и сообществ) в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

1. Принцип оптимального разнообразия

Исследования, основанные на использовании экстремальных принципов функционирования и развития систем¹, в настоящее время широко распространены в разных областях биологии (Фурсова и др. 2003). Показатели разнообразия биосистем надорганизменного уровня (популяций и сообществ) также можно рассматривать с этой точки зрения. При этом возможны два основных подхода:

1 – принципы максимального разнообразия, предполагающие, что максимизируется само разнообразие элементов биосистемы (ее сложность) при установленных ограничениях;

2 - принцип оптимального разнообразия, предполагающий, что разнообразие элементов (сложность) биосистемы является оптимизируемым (регулируемым) параметром, который позволяет экстремизировать (максимизировать или минимизировать) ее другие жизненно-важные характеристики.

В рамках первого подхода были предложены принцип максимума обобщенной энтропии для сообществ (Левич 2004; Левич и др. 1993; Левич, Алексеев 1997) и принцип максимального разнообразия распределения биомассы особей в популяции (Lurie et al. 1983; Wagensberg, Valls 1987), основанные на предположении, что стационарное состояние биосистем характеризуется экстремальными свойствами их структуры. В первом случае предполагается максимизация сложности сообщества при установленных предельных объемах потребления ресурсов разными видами, во втором – максимизация показателя разнообразия в распределении особей популяции по их массе при установленной предельной суммарной биомассе популяции. Обнаружено соответствие данным принципам некоторых экспериментальных и природных популяций и сообществ (лабораторные поликультуры фитопланктона, сообщества фитопланктона в озерах разных регионов мира, эксперименты с удобрением озер, распределение рыб по весам в уловах).

Мы предлагаем использовать второй подход - принцип оптимального разнообразия биосистем (Букварева, Алещенко 2005), основанный на предположении, что разнообразие связано с некими фундаментальными характеристиками биосистем, определяющими вероятность их выживания (жизнеспособность). Предположим, что жизнеспособность биосистемы максимальна при определенном уровне разнообразия, который является оптимальным (рис. 1). Уменьшение или увеличение разнообразия по сравнению с ним ведет к снижению жизнеспособности биосистемы. В каждый момент времени вектор развития системы

¹ Согласно этим принципам, предполагается, что в каждый момент времени вектор развития биосистемы направлен к определенному состоянию, в котором значение ее некоторой жизненно-важной характеристики является экстремальным (максимальным или минимальным).

направлен в сторону состояния с максимальной жизнеспособностью и оптимальным разнообразием. Если система достигает этого состояния, но какой-то внешний фактор нарушает его, она восстанавливает свое оптимальное разнообразие. При изменении условий среды положение оптимума может измениться, и система будет вынуждена «подстраивать» свои параметры к новому оптимуму. Возможные механизмы оптимизации разнообразия рассмотрены ниже - в п. 5.

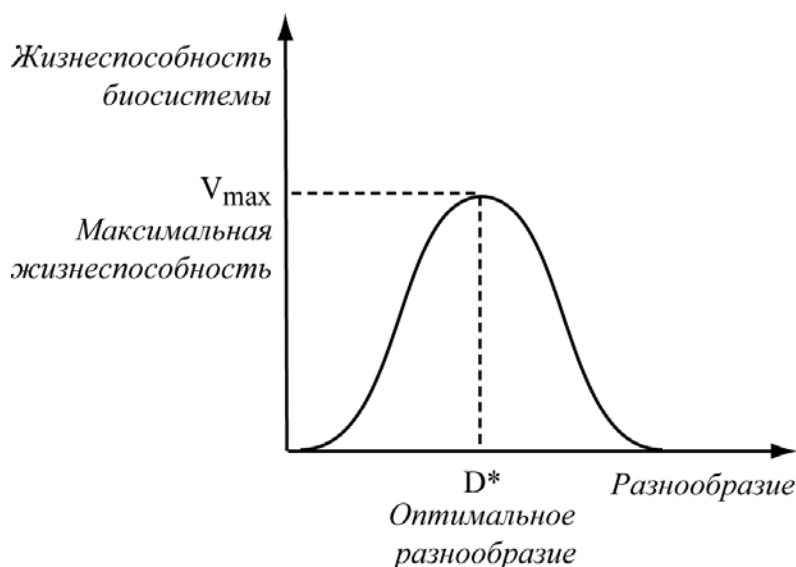


Рис. 1. Оптимальное разнообразие как условие максимальной жизнеспособности биосистемы.

К представлениям об оптимальности биоразнообразия близок принцип его авторегуляции в биосфере, выдвинутый В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатовым (Левченко 2003: 76), 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 Ю.П. Алтуховым с соавторами в форме концепции оптимального генного разнообразия (оптимальных уровней средней гетерозиготности и полиморфизма) как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде (Алтухов и др. 1997; Алтухов 2003).

2. Модель оптимального разнообразия

Для иллюстрации работы принципа оптимального разнообразия нами была создана и исследована двухуровневая иерархическая модель, включающая популяции (ценопопуляции), объединенные в сообщество одного трофического уровня (Алещенко, Букварева 1991, 1994; Букварева, Алещенко 2005). Формальное описание модели представлено в Приложении.

Среда в модели 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, обеспечивающий его потребление (например, температуру, влажность и т.п.). Ширина распределения реализующихся значений (диапазон значений) определяет степень стабильности среды.

Динамика численности популяции формируется логистическим законом, который определяется значениями постоянного коэффициента смертности, максимальной скорости роста численности популяции и максимально возможной численности популяции (последнее можно считать емкостью среды для этой популяции или максимальным доступным ей объемом ресурса).

Популяция состоит из особей различных фенотипов (рис.2). Моделируемый фенотипический признак – способность размножаться при реализации различных значений параметра среды. В каждый момент времени размножается группа фенотипов вокруг

реализованного значения среды (f^* на рис.2), каждый из них воспроизводит вокруг себя группу потомков. Эти два показателя - разнообразие размножающихся фенотипов и разнообразие рождающихся фенотипов (разнообразие оценивается по дисперсии соответствующих распределений) - формируют в ходе эксперимента общее фенотипическое разнообразие популяции. Как будет пояснено ниже, наиболее лабильным параметром, который позволяет популяции быстро «настраивать» свое разнообразие в соответствии с условиями среды, можно считать разнообразие рождающихся в каждый момент времени потомков. Поэтому этот показатель в ходе вычислительного эксперимента являлся той степенью свободы, которой могли «оперировать» популяции, адаптируясь к условиям среды.

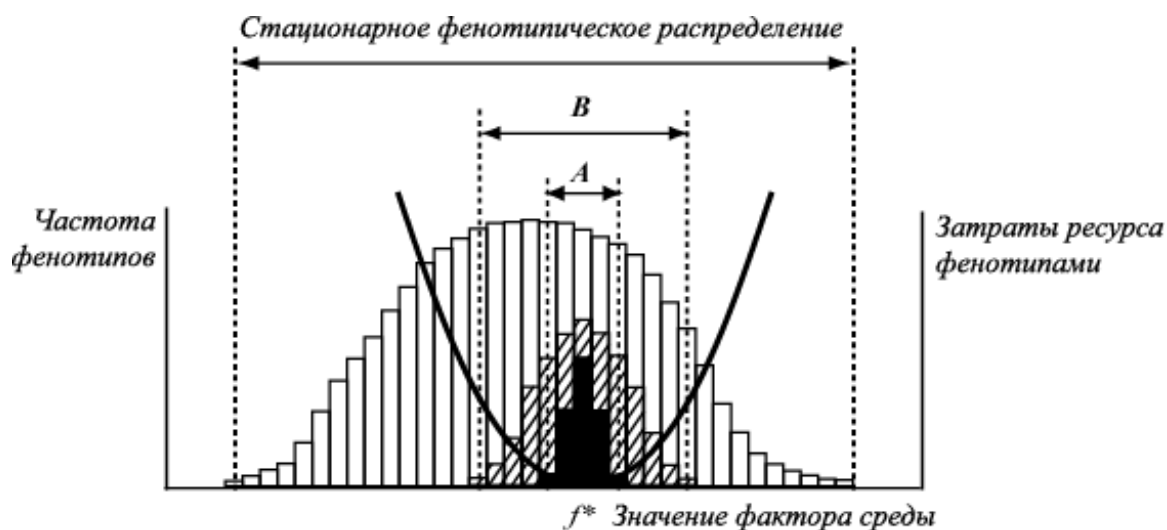


Рис. 2. Характеристики фенотипического разнообразия популяции и затраты ресурса фенотипами. f^* - реализованное в данный момент времени значение параметра среды. A – разнообразие размножающихся фенотипов; B – разнообразие их потомков

- – существующие фенотипы,
- – размножающиеся в данный момент времени фенотипы,
- ▨ – потомки размножающихся фенотипов,
- ∪ – удельные затраты ресурса фенотипами.

Параметры модельных популяций представляют собой комбинацию видовых характеристик и генетического разнообразия в популяции (рис.3), например:

- разнообразие фенотипов, размножающихся в каждый момент времени (A на рис.2), 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 размножающихся фенотипов (B на рис.2) зависит от уровня генетического разнообразия популяции (чем больше генетическое разнообразие фенотипов в каждом столбике, тем больше разнообразие их потомков), а также от характерной для популяции зависимости фенотипического разнообразия потомков от колебаний условий среды и средней ширины нормы реакции² особей в популяции (чем шире норма реакции, тем выше фенотипическое разнообразие потомков).

² Норма реакции – пределы, в которых фенотип может изменяться под действием среды без изменения генотипа (Северцов, 2005).



Рис. 3. Интерпретация параметров модельных популяций как комбинации видовых характеристик и уровня генетического разнообразия внутри популяций.

На обеспечение своего существования и размножения особи тратят некий 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 парабола на рис.2). Можно сделать оговорку, что здесь 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, например, данными о росте потребления кислорода в разных классах млекопитающих при отклонении температуры от оптимальных значений (Зотин, Зотин 1999: рис. 33).

В ходе вычислительного эксперимента популяция вымирает или выходит в статистически стационарный режим с определенной средней численностью и распределением фенотипов. Ширина этого распределения является показателем реализованного в данных условиях среды внутрипопуляционного фенотипического разнообразия.

Реализованное общее фенотипическое разнообразие популяции можно сопоставить с шириной ее экологической ниши и ее межфенотипическим компонентом (см., например, Пианка 1981: 280), а разнообразие размножающихся фенотипов (показатель ширины зоны индивидуальной толерантности) - с внутрифенотипическим компонентом.

Модельное сообщество состоит из некоторого числа популяций, которые делят один и тот же ресурс, то есть представляет собой сообщество одного трофического уровня. На данном этапе моделирования принимается, что все популяции одинаковы по своим параметрам, то есть явления доминирования и разделения ниш не рассматриваются. Еще одним упрощением является то, что под популяциями в модели понимаются ценопопуляции, то есть части реальных популяций, которые обитают в пределах данного сообщества. Очевидно, что при этом не рассматривается их оптимизация как частей подразделенной видовой популяции. Однако, эти упрощения, на наш взгляд, не влияют на качественный характер полученных выводов. В

частности, как отмечает А.С. Северцов (2005: 94), выделение популяций во многом условно и операционально и зависит от задач и объектов исследования.

На двух иерархических уровнях решается оптимизационная задача. Оптимизируемым параметром на уровне популяций является фенотипическое разнообразие, на уровне сообщества – число видов. В качестве критерия оптимальности на обоих уровнях использован максимум суммарной биомассы (численности) при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимизации затрат ресурса на единицу биомассы. По сути, речь идет о максимальной эффективности использования ресурса биосистемами (далее для краткости критерий оптимальности обозначен как «эффективность»).

3. Результаты моделирования

Таким образом, вопрос заключался в том, могут ли существовать оптимальные (то есть соответствующие максимальной эффективности) значения внутривидового фенотипического разнообразия и видового разнообразия в сообществе, и как они зависят от параметров среды и свойств самих биосистем?

Исследование модели взаимодействующих популяционного и биоценотического уровней позволило сделать следующие выводы (Алещенко, Букварева 1991, 1994; Букварева, Алещенко 2005).

3.1. Оптимальные значения разнообразия существуют как на популяционном, так и на биоценотическом уровнях. Примеры возникновения оптимального разнообразия в модельной популяции в средах с разной степенью нестабильности показаны на рис. 4. В зависимости от используемого критерия оптимальности, при оптимальном фенотипическом разнообразии достигается максимум численности популяции или минимум удельных затрат ресурса.

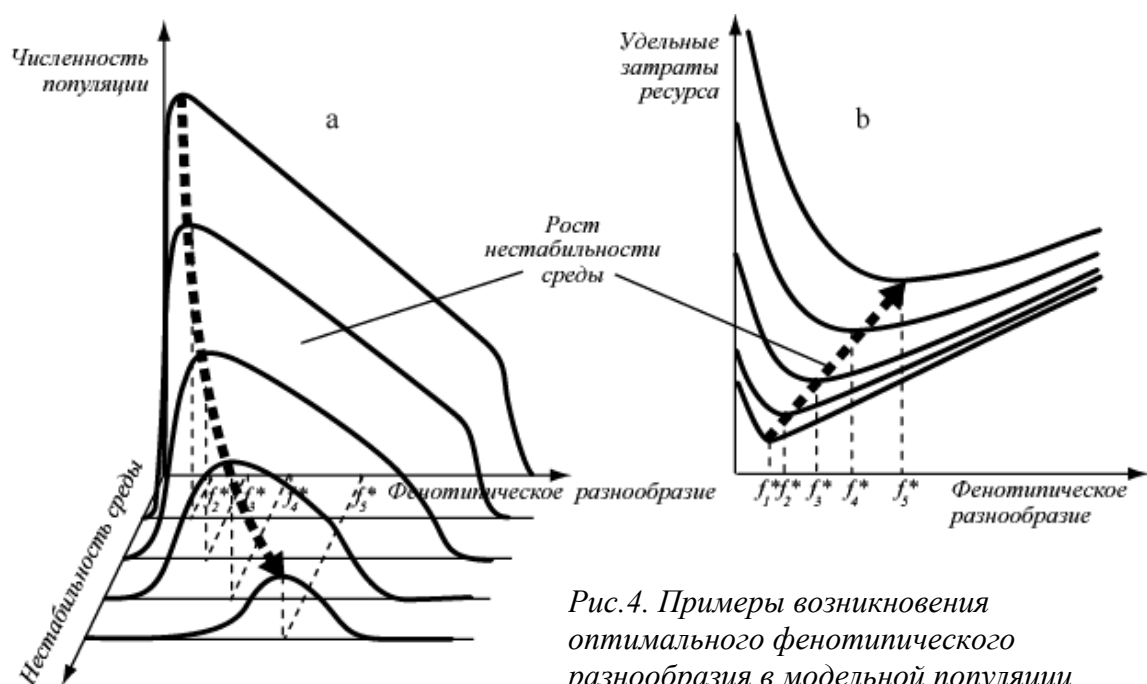


Рис.4. Примеры возникновения оптимального фенотипического разнообразия в модельной популяции

Отметим, что возможны и совершенно другие механизмы возникновения оптимальных уровней разнообразия. Например, вербальная модель Е. Bond и J. Chase (Bond, Chase 2002) описывает формирование оптимального значения числа видов, максимизирующего эффективность «экосистемного функционирования» сообщества, за счет баланса положительного и отрицательного эффектов от роста разнообразия. В их модели на начальных этапах роста видового разнообразия экосистемное функционирование повышается за счет эффекта комплементарности локальных ниш и более полного использования ресурсов, а после того, как число видов начинает превышать некоторое значение, экосистемное функционирование начинает снижаться в силу усиления межвидовой конкуренции.

3.2. Популяции с конкретными наборами параметров (рождаемость, смертность) и сообщества из таких популяций могут устойчиво существовать в определенных областях значений параметров среды (интенсивности потока ресурса и его стабильности). Увеличение рождаемости, сокращение смертности, сокращение затрат ресурса (например, за счет совершенствования физиологических или поведенческих механизмов) и увеличение разнообразия размножающихся фенотипов при прочих равных условиях расширяют диапазон условий среды, при которых популяция устойчива.

3.3. Оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды – степени стабильности и интенсивности потока ресурса, причем реакции популяционного и ценотического уровней на изменения степени стабильности среды - противоположны (рис. 4, 5):

- при уменьшении степени стабильности среды оптимальные значения внутривидового разнообразия растут, а оптимальное число видов уменьшается, эффективность биосистем на обоих уровнях снижается; при увеличении степени стабильности среды все 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.

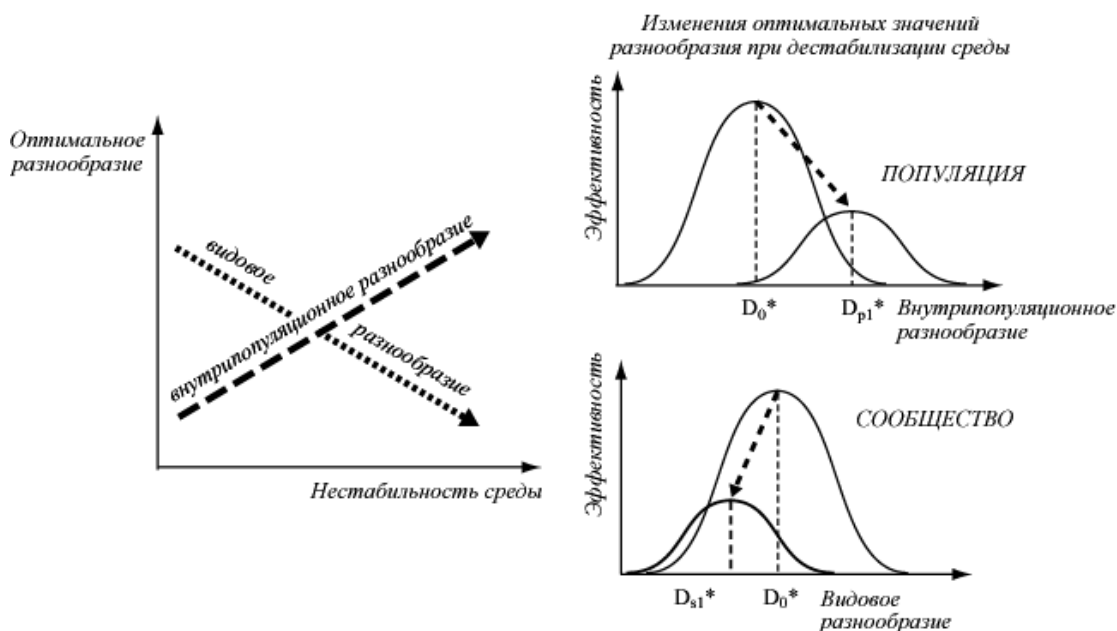


Рис. 5. Изменения оптимальных значений разнообразия и эффективности на популяционном и биоценотическом уровнях при дестабилизации среды.

Вывод об увеличении внутривидового разнообразия в нестабильной среде соответствует идее МакАртура (1955) о том, что ширина экологической ниши связана со степенью стабильности популяции (более стабильные популяции могут иметь более узкие ниши)³. К сходным выводам пришел Г.М. Длусский (1981: 212), дополнив модель Р. Мэя и Р. Мак-Артура показателем изменчивости среды. Его рассуждения показывают, что число видов, потребляющих один ресурс, зависит не только от количества этого ресурса, но и от степени вариабельности среды: чем сильнее меняется среда, тем больше должно быть расстояние между центрами ниш видов. Очевидно, что при одном и том же суммарном количестве ресурса это должно приводить к сокращению числа видов в сильно меняющейся среде.

³ Эта идея получила дальнейшее развитие в виде гипотезы о связи ширины экологических ниш с географической широтой, согласно которой в более высоких широтах, характеризующихся менее стабильными условиями по сравнению с тропиками, виды вынуждены иметь более широкие ниши (MacArthur, 1972). Однако, эта гипотеза пока не нашла строгого подтверждения, несмотря на наличие эмпирических данных в ее пользу (Vázquez, Stevens, 2004).

J. Norberg с соавторами (Norberg et al. 2001), исследуя свою модель, в которой группа «фенотипов» постоянно следует за сдвигами среды, также получили сходные результаты: увеличение скорости изменения параметра среды ведет к росту разнообразия фенотипов (распределение как бы «размазывается» по оси, не успевая за быстро меняющимся значением параметра среды), а суммарная биомасса падает. Однако, из-за того, что эти авторы рассматривают «фенотипы» как генерализованные характеристики разных видов, конкурирующих за один ресурс, интерпретация их результатов довольно противоречива: с одной стороны можно сделать вывод о росте межвидовых различий внутри гильдии при росте нестабильности среды (аналогично выводу Г.М. Длусского), а с другой – о росте видового разнообразия внутри гильдии.

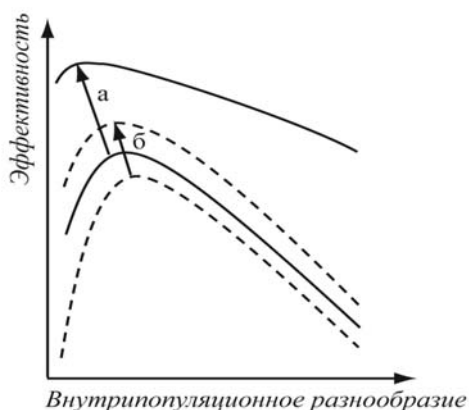
Обратная зависимость ширины ниши от числа входящих в сообщество видов нередко наблюдается в природе (например, Джиллер 1988: глава 10), особенно в экстремальных условиях (Чернов 2005: 1225).

На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и биоценотическом 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. Подчеркнем, что этот вывод сделан для ненарушенных систем, существующих в исторически типичной среде, в которых установился оптимальный уровень разнообразия. Косвенным подтверждением этого предположения могут служить результаты экспериментов Д. Тильмана (Tilman et al. 1996), в которых рост видового разнообразия стабилизировал экосистемные процессы (суммарную биомассу сообщества), но не стабилизировал популяционные процессы (межгодовая изменчивость биомассы отдельных популяций не сокращалась).

3.4. Оптимальные значения разнообразия зависят от параметров модельных популяций⁴:

- разнообразия размножающихся в каждый момент времени фенотипов;
- максимальной скорости роста популяции и коэффициента смертности;
- величины затрат ресурса фенотипами и скорости их роста по мере удаления реализованных значений фактора среды от оптимальных.

Прогрессивные изменения любого из этих параметров (увеличение разнообразия размножающихся фенотипов, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение затрат ресурса) при сохранении неизменными всех остальных можно интерпретировать как повышение эволюционного уровня организмов (см. п. 8 данной публикации). Такие изменения ведут к качественно одинаковому результату – снижению значений оптимального внутривидового разнообразия, увеличению эффективности популяций (рис. 6), и, следовательно, – к росту оптимальных значений видового разнообразия.



*Рис. 6. Изменения оптимального уровня внутривидового разнообразия и эффективности популяции:
а – при увеличении максимальной скорости роста популяции;
б – при расширении зоны экологической толерантности особей.*

⁴ Как было сказано выше, показатель разнообразия рождающихся в каждый момент времени потомков в ходе вычислительного эксперимента рассматривался как степень свободы, которой может оперировать популяция с теми или иными параметрами, адаптируясь к условиям среды.

Одновременное разнонаправленное изменение популяционных параметров, когда «улучшение» одного компенсируется «ухудшением» другого (например увеличение скорости роста популяции сопровождается сужением зоны индивидуальной толерантности), можно интерпретировать как разные варианты репродуктивных (r- и K-), экологических (виоленты – пациенты - эксплеренты) или ценологических (ценофобы - ценофилы) стратегий. В этом случае характер изменения оптимальных значений разнообразия предсказать трудно, так как он зависит от конкретного соотношения параметров популяций.

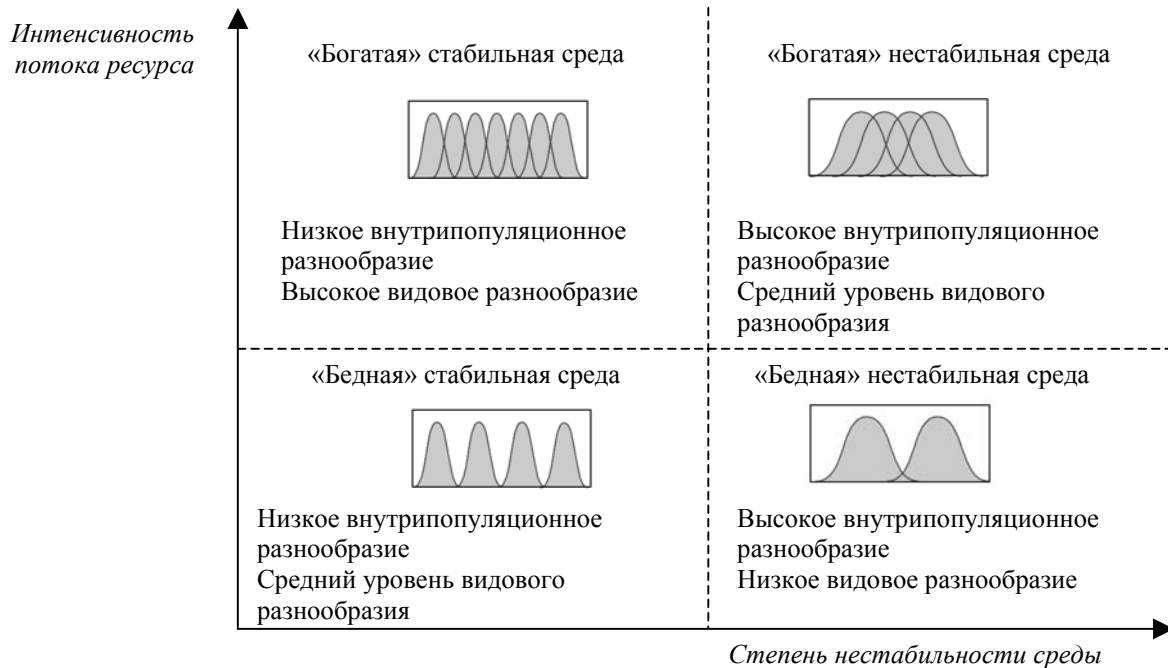


Рис.7. Предполагаемые уровни внутривидового разнообразия и число видов в сообществах, адаптированных к различным средам.

3.5. В соответствии с результатами моделирования, природные сообщества, существующие в «богатых» и стабильных средах должны состоять из большого числа видов при низком уровне внутривидового разнообразия, в «бедных» нестабильных средах – из малого числа видов с высоким внутривидовым разнообразием (рис.7). Этот вывод в самом общем виде соответствует некоторым эмпирическим закономерностям распределения разнообразия в разных типах экосистем и климатических условий⁵ (см., например, Бигон и др. 1989: глава 22; Пианка 1981; Одум 1986, Т.2: глава 7; Джиллер 1988: глава 8), что позволяет нам принять принцип оптимального разнообразия биосистем в качестве рабочей гипотезы.

6. Возникновение оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия в нашей модели, не учитывающей явления разделения ниш и конкуренции, позволяет предположить, что оптимизация разнообразия может быть еще одним механизмом, дополнительным к действию этих факторов, традиционно считающихся основой формирования видового разнообразия в сообществах. Например, явления быстрого видообразования на островах и в других изолированных местообитаниях в «ненасыщенной» (обедненной) биотической среде часто интерпретируются как результат отсутствия конкуренции. Принцип оптимального разнообразия позволяет интерпретировать эти процессы как движение сообщества к оптимальным уровням разнообразия при недостатке видов (см. п. 7). Принцип оптимального разнообразия может быть одним из объяснений симпатрического существования

⁵ Хотя надо признать, что вопрос о характере зависимости биоразнообразия от факторов среды еще далек от окончательного решения, в частности, наряду с данными о положительной зависимости видового разнообразия от продуктивности и стабильности, имеется большое число теоретических работ и эмпирических данных, указывающих на то, что видовое разнообразие максимально при средних уровнях интенсивности нарушений в сообществах и средней продуктивности (см. например, обзор Mittelbach et al.2001)

экологических видов-двойников (некоторые примеры см.: Северцов 2001), труднообъяснимого с помощью понятий конкуренции и разделения ниш в сообществе. Как отмечает А.С. Северцов (2001), биоценоз как целое «не различает» экологически близкие виды. К этому можно добавить, что биоценоз прежде всего «различает» количество и ширину ниш, и лишь затем – положение ниш на градиенте условий среды. Наши результаты позволяют предположить, что прежде всего оптимизируются именно показатели разнообразия независимо от расположения ниш на градиенте ресурса.

4. Принцип оптимального разнообразия и лицензионно-нишевая концепция

Процессы оптимизации внутривидового и видового разнообразия можно интерпретировать в терминах лицензионно-нишевой концепции В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова (Левченко, Старобогатов 1990; Старобогатов, Левченко 1993), понимающей под лицензиями совокупность условий, которые экосистема предоставляет популяциям (вместо логически противоречивого понятия «пустой ниши»). Мы предполагаем, что «геометрия» ячеек пространства лицензий определяется показателями оптимального внутривидового разнообразия (ширина ячеек) и оптимального видового разнообразия (число ячеек). Нас в данном случае интересуют не функциональные характеристики индивидуальных лицензий (положение в пространстве экологических признаков), а только их ширина и общее число. Существенным является то, что в рамках наших рассуждений оптимальные параметры пространства лицензий зависят не только от характеристик среды, но также от характеристик видов и популяций, которым оно предоставляется.

В рамках лицензионно-симбиотического подхода достижение соответствия между реализованными нишами и лицензиями рассматривается как основное направление развития сообщества. Это соответствует основному вектору развития биосистем в точки зрения принципа оптимального разнообразия - их движения в сторону максимального соответствия показателей внутривидового и видового разнообразия оптимальной «геометрии» ячеек лицензионного пространства.

В соответствии с лицензионно-нишевой концепцией, реализованные ниши представляют собой пересечения фундаментальных ниш видов с лицензиями. В рамках нашей модели стационарное фенотипическое распределение, формируемое популяцией в конкретных условиях среды, можно считать ее одномерной реализованной нишей. Все множество таких распределений, которое данная популяция может сформировать в области своего существования (при всех условиях среды, где она устойчиво существует) – фундаментальной нишей вида. Достижение популяциями и сообществом оптимальных значений разнообразия представляет собой случай полного совпадения реализованных ниш и лицензий (полного заполнения ячеек лицензионного пространства).

5. Возможные механизмы оптимизации разнообразия

Разработка гипотез о возможных механизмах оптимизации разнообразия на популяционном и ценозическом уровнях, а тем более выявление их в реальных биосистемах, является самостоятельной исследовательской темой. В этой статье мы можем лишь кратко обозначить самое общее представление о том, какими они могут быть.

На уровне организмов в качестве механизма оптимизации обычно рассматривается отбор (преимущественное выживание и размножение) особей с оптимальными признаками, то есть «наиболее приспособленных». Интересно, что этот механизм входит в определенное противоречие с идеей оптимизации разнообразия как на уровне популяций, так и сообществ, поскольку возникают вопросы, почему «наиболее приспособленные» особи в популяции не вытесняют особей с другими фенотипами, и почему «наиболее приспособленный» вид не вытесняет все остальные виды из сообщества (имеется в виду сообщество одного трофического уровня)? Какие же механизмы могут обеспечивать оптимизацию на уровне популяций и сообществ?

Представление о том, что внутривидовое и внутривидовое разнообразие является основой устойчивости популяций и видов в изменяющейся среде можно считать

общепринятым (см. например, Северцов 2005: Иорданский 2001: 49). То есть определенный уровень внутреннего разнообразия должен повышать вероятность выживания популяций и видов. Однако не понятно, как достигается это состояние с оптимальным разнообразием и максимальной вероятностью выживания? Гипотетически можно представить некий механизм отбора среди множества популяций, составляющих вид, в ходе которого отбираются наиболее жизнеспособные популяции с оптимальным уровнем внутреннего разнообразия (субоптимальные популяции локально вымирают, на их место распространяются оптимальные популяции). Но такой механизм кажется маловероятным – слишком много ресурсов и времени нужно, чтобы он работал. Тем более, такой механизм не работает на уровне целого вида – тут просто не из чего выбирать, так как вид один. Значит, должны быть какие-то другие механизмы оптимизации. Тут наши рассуждения кончаются большим знаком вопроса.

Что касается механизмов оптимизации разнообразия на уровне сообщества – здесь ясности не больше. Проблема на этом уровне близка к традиционному для экологии сообществ вопросу о механизмах, которые позволяют сосуществовать видам в сообществе одного трофического уровня, избегая конкурентного исключения. В поисках этих механизмов проведено большое число исследований природных и экспериментальных сообществ, создано множество математических моделей (см. например, Chesson, 2000). В качестве основных механизмов сосуществования видов предлагались баланс внутривидовой и межвидовой конкуренции, круговые и сетевые системы подавления или поддержки видов друг другом, воздействие на конкурирующие виды врагов (хищников, паразитов, болезней), колебания условий среды и характеристик видов во времени, пространственная гетерогенность среды и характеристик конкурирующих видов. Результатом этих исследований явилось определение условий сосуществования видов – комбинаций параметров моделей (в зависимости от постановки задачи - демографических характеристик видов, скорости их расселения, коэффициентов конкуренции, характеристик их экологических ниш, величины пятен в гетерогенной среде, скорости изменений среды, скорости мутаций и др.), которые обеспечивают возможность присутствия в сообществе нескольких видов. Основным механизмом сосуществования видов продолжает считаться расхождение их экологических свойств (дифференциация ниш), хотя в последнее время стали популярными гипотезы нейтральности и функциональной эквивалентности видов (Hubbel, 2005), которые утверждают, что сосуществование видов со сходными экологическими свойствами возможно, и рассматривают видовое разнообразие как результат баланса скоростей видообразования, вымирания и расселения видов.

Но как у видов, составляющих сообщество, возникают именно такие комбинации параметров, которые позволяют им сосуществовать в данной среде, не вытесняя друг друга? Это остается непонятным. Самое простое объяснение, что сосуществование видов в данном сообществе в каждый момент времени - это только постоянно сдвигающаяся точка в процессе, который никогда не достигает равновесия – просто в данный момент в силу комбинации исторических, абиотических и стохастических процессов получилась такая комбинация... Но такому взгляду противоречит присутствие некоторых явных закономерностей в формировании структуры сообществ – например, удивительное сходство сообществ, существующих в сходных условиях на разных континентах и составленных филогенетически далекими видами (тропические леса, средиземноморские сообщества, саванны и др.). Напрашивается предположение, что сообщества – это далеко не случайные композиции видов и должны быть какие-то механизмы, которые обеспечивают их эволюцию как целостных систем. Эти механизмы могут служить и механизмами оптимизации внутреннего разнообразия сообществ.

Очевидно, что на ценологическом уровне прямая аналогия с отбором «наиболее приспособленных» особей не годится. Реализация преимуществ сообществ с оптимальным разнообразием может происходить, скорее, не путем вымирания одних сообществ и замещения их другими, а в ходе процессов сукцессионного типа. В соответствии с нашей гипотезой, сообщество с оптимальным разнообразием наиболее эффективно (полно) использует ресурсы среды, то есть по отношению к субоптимальным сообществам его можно рассматривать как очередную (на данный момент финальную) стадию сукцессии. Механизмы распространения

оптимального сообщества при этом те же, что и механизмы замещения сериальных сообществ в ходе сукцессии. Субоптимальные сообщества при этом могут сохраняться в виде начальных стадий сукцессии. Пространственно-временные масштабы процессов такого типа могут быть любыми. Так, например, Г.А. Заварзин говорит о сукцессии всей биосферы (Заварзин, 2001, 2004).

Однако в этой схеме тоже много неясностей и противоречий. Одно из наиболее ярких – постепенное «наползание» верхового болота на окружающий лес, что мы нередко можем наблюдать в европейской и сибирской тайге. Очевидно, что в этом случае болото – это сообщество с минимальным разнообразием, которое наименее эффективно использует ресурсы (именно поэтому оно откладывает торф). При этом оно «побеждает» окружающие более разнообразные и эффективные сообщества, то есть все происходит не как в нашей схеме, а наоборот. Понятно, что в этих ландшафтах на самом деле есть какой-то баланс между болотными и лесными сообществами (иначе бы все покрылось болотами), но никакого явного преимущества более разнообразных сообществ при этом не наблюдается.

Таким образом, рассуждения о возможных механизмах оптимизации разнообразия на уровне сообществ тоже пока приходится завершить знаком вопроса.

Возможно ли достижение оптимального состояния биосистемами? Можно предположить, что такие случаи должны быть довольно редкими, если они вообще возможны. Как было сказано выше, оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик среды и самих биосистем. И те, и другие постоянно меняются. Можно выделить следующие основные факторы сдвига параметров оптимальных состояний биосистем (они могут иметь как естественный, так и антропогенный характер):

- изменения характеристик абиотической среды - степени стабильности и интенсивности потока ресурса – например, в результате климатических изменений или геологических процессов;

- изменения характеристик биотической среды, в частности, ее стабилизация в результате совершенствования механизмов внутренней регуляции в ходе сукцессии сообщества; или, наоборот, дестабилизация биотической среды при разрушении сообществ;

- изменения уровня генетического разнообразия в популяциях;

- изменения видовых характеристик в ходе эволюции (ширины зоны индивидуальной толерантности, максимальной скорости роста популяции, затрат ресурса).

В результате этих процессов 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. Ненарушенные климаксные сообщества и входящие в их состав ценопопуляции находятся в состояниях, максимально приближенных к оптимальным - насколько это им позволяет соотношение скорости изменения параметров оптимальности и скорости их адаптации к этим изменениям. Однако, случаи достижения биосистемами оптимального состояния и стационарного существования в нем, вероятно, тоже возможны (их можно сопоставить со случаями длительного эволюционного стазиса).

6. Формирование биоразнообразия в ходе экологических процессов

В рамках модели оптимального разнообразия в качестве экологических можно рассматривать процессы, в ходе которых в конкретных условиях среды происходит оптимизация структуры сообщества в процессе его «самосборки» из доступного в данный момент времени набора видов. Параметры видов и популяций при этом не изменяются.

Формирование сообщества происходит в ходе двух взаимосвязанных процессов (Вахрушев, Раутиан 1993):

- самоорганизации сообщества из «биогеографически доступной» биоты (в зарубежной литературе используется термин «региональный пул видов») в соответствии с условиями среды (экотопа) данной местности;

- изменений среды (экотопа) развивающимся сообществом, выражающихся в том числе в ее стабилизации.

Как и любую совокупность видов, региональный пул можно представить в виде набора фундаментальных ниш. Процесс оптимизации разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях будет заключаться в максимально плотном заполнении ячеек пространства лицензий реализованными нишами из регионального пула видов. Этот процесс можно сопоставить с автогенной сукцессией.

На первых этапах развития сообщества, когда механизмы внутренней экологической регуляции еще отсутствуют, оптимальные уровни разнообразия определяются параметрами стабильности внешней среды и интенсивности потока ресурса. По мере развития сообщества, его усложнения и роста видового разнообразия происходит стабилизация его внутренней среды. В соответствии с принципом оптимального разнообразия по мере стабилизации среды должно происходить уменьшение внутривидового разнообразия и увеличение видового разнообразия. Именно это и происходит, как правило, в ходе сукцессий. Известно, что на ранних стадиях преобладают быстро растущие, неспециализированные виды, с широкой нишей, ориентированные на выживание в относительно слабопредсказуемой среде, что соответствует небольшому числу широких ячеек пространства лицензий. На более поздних стадиях сукцессии они постепенно сменяются специализированными видами, занимающими более узкие ниши и ориентированными на существование в стабильных сообществах в исторически типичной среде. То есть в ходе сукцессии, по мере совершенствования механизмов экологического гомеостаза и стабилизации внутренней среды сообщества, внутривидовое разнообразие сокращается, а видовое разнообразие растет (ячейки пространства лицензий сужаются, их становится больше)⁶.

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 в рамках нашей модели определяется интенсивностью потока ресурса, степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и максимальным использованием потенциала регионального пула видов. В рамках наших рассуждений «климаксным» можно считать сообщество, которое максимально использует возможности имеющейся биоты по достижению оптимальных значений разнообразия (заполнению ячеек пространства лицензий). Далее в данной публикации мы для простоты будем рассматривать только такие «климаксные» сообщества.

Возможности регионального пула видов далеко не всегда не совпадают с оптимальной структурой ячеек лицензионного пространства. Для формирования устойчивого сообщества необходимо не просто достаточное (оптимальное) число видов, но эти виды должны представлять собой исторически сложившиеся коадаптивные комплексы⁷, способные максимально эффективно использовать ресурсы среды и устойчиво поддерживать геохимический круговорот (Вахрушев, Раутиан 1993).

Результатом недостатка видов в региональном пуле могут быть различные «парадоксальные» эффекты в распределении биоразнообразия. Один из примеров - наблюдаемая для некоторых типов экосистем «горбатая» форма зависимости числа видов от продуктивности местообитания (рис.8), показывающая, что видовое разнообразие максимально при средних значениях продуктивности (Mittelbach et al. 2001), хотя из теоретических соображений следовало бы ожидать положительной зависимости числа видов от продуктивности.

⁶ Существует много свидетельств, что в лесной сукцессии максимальное разнообразие наблюдается на средних стадиях, а в зрелом и старом лесу сокращается. По всей видимости, это обусловлено тем, что эти данные получены для давно освоенных человеком регионов, где практически все леса являются вторичными. Как отмечают О.В. Смирнова с соавторами (2006), настоящая климаксная лесная экосистема восстанавливается лишь после многократной смены поколений эдификаторов и представляет собой устойчиво воспроизводящуюся мозаику сообществ лесных и открытых местообитаний. Видовое разнообразие в такой экосистеме максимально.

⁷ По определению Г.М. Длусского (1981: 13), коадаптивный комплекс – группа видов, связанных конкурентными и мутуалистическими отношениями, заселяющая один биогеоценоз.



Рис.8. «Горбатая» форма зависимости видового разнообразия от продуктивности сообщества, выявленная для некоторых типов экосистем

Было предложено множество возможных объяснений этого феномена⁸, среди которых с точки зрения принципа оптимального разнообразия наибольший интерес вызывает «концепция пула видов» (Partel 2002). Эта концепция предполагает, что характер зависимости числа видов от какого-либо фактора среды определяется наиболее типичным значением этого фактора в местообитаниях региона, где формировался пул видов⁹. Большое число сведений о «горбатой» форме зависимости числа видов от продуктивности местообитания может объясняться тем, что в наиболее хорошо изученных типах экосистем (прежде всего, это травянистые экосистемы) высокоплодородные местообитания исторически являются относительно редкими, из-за чего пул видов, адаптированных к таким местообитаниям относительно мал (Partel 2002; Aarssen 2001; Aarssen, Schamp 2002). В подтверждение этой гипотезы М. Partel (2002) на основе анализа данных из разных регионов мира показал, что в то время как в умеренной зоне доминирует «горбатая» кривая, в тропиках, где высокопродуктивные местообитания более типичны, преобладает положительная зависимость между видовым разнообразием и продуктивностью.

7. Микроэволюционные процессы и видообразование

В соответствии с лицензионно-нишевой концепцией микроэволюцией можно считать процессы, приводящие реализованные ниши в соответствие с лицензиями, то есть приспособление популяций к имеющимся условиям, без эволюции экосистем и видов (Старобогатов 1988; Старобогатов, Левченко 1993). В рамках нашей модели в этом качестве можно рассматривать процессы оптимизации внутривидового и видового разнообразия за счет «настройки» ширины стационарного фенотипического распределения (рис.2), которое интерпретируется как реализованная одномерная ниша популяции.

Возможны две основных группы причин возникновения несоответствия между шириной и числом реализованных ниш в сообществе и оптимальной геометрией ячеек лицензионного пространства (чаще всего, видимо, следует ожидать их комбинации):

- несоответствие между потенциальными возможностями регионального пула видов и условиями среды, включая случаи нехватки видов при заселении удаленных изолированных местообитаний (островов, озер и т.п.);

- быстрое изменение абиотических условий (климатические, геологические процессы) или биотической среды (например, при вселении чужеродного вида или при антропогенном воздействии), что ведет к нарушению достигнутого ранее соответствия уровней реализованного и оптимального разнообразия.

В рамках нашей модели эти два случая неотличимы. Главное, что ширина и число реализованных ниш не соответствуют оптимальным значениям. Учитывая описанный выше характер зависимости значений оптимального разнообразия от параметров среды (рис.3), можно выделить основные варианты этого несоответствия и направления оптимизации разнообразия при изменении условий среды (рис. 9, Табл.1):

⁸ См. например, Бигон и др., 1989. Также популярны объяснения, основанные на модели J. Grime (1979), которая объясняет существование пика числа видов при средней продуктивности местообитаний усилением «стресса» в низкопродуктивных местообитаниях и ростом конкуренции в высокопродуктивных.

⁹ В частности, этот исследователь показал, что в регионах, где типичны почвы с низкой РН (тропики), обнаруживается отрицательная связь между числом видов и РН почвы, а в регионах, где типичны почвы с высокой РН (умеренная зона) – положительная связь (Partel 2002).

Таблица 1. Несоответствия между реализованными и оптимальными значениями разнообразия и направления его оптимизации при изменениях среды

Изменения среды		Несоответствие реализованных параметров оптимальным	Направления оптимизации разнообразия	
Стабильность	Поток ресурса		Внутрипопуляционное разнообразие	Число видов
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)

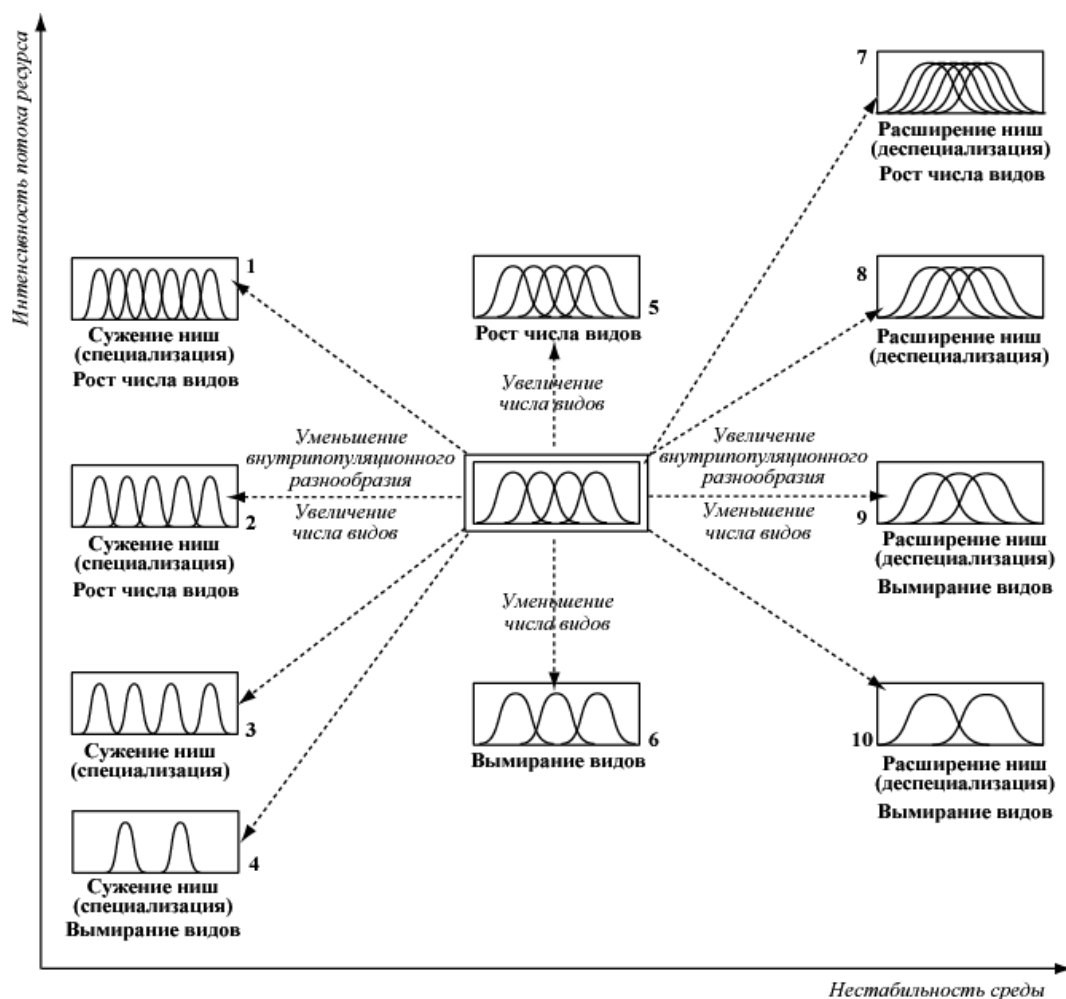


Рис. 9. Основные направления оптимизации разнообразия при изменениях среды. Реализованное в данный момент времени состояние сообщества обведено двойной рамкой, в одинарных рамках оптимальные состояния после соответствующих изменений среды, к которым система стремится, пунктирные стрелки – направления оптимизации.

Оптимальные показатели внутривидового разнообразия (ширины ниш) и числа видов неразрывно связаны и являются двумя сторонами единого процесса, но для более последовательного изложения материала мы рассмотрим их отдельно.

Оптимизация внутривидового разнообразия

В соответствии с принципом оптимального разнообразия при стабилизации среды вектор оптимизации внутривидового фенотипического разнообразия направлен в сторону его уменьшения, сужения экологических ниш и специализации. При дестабилизации – в сторону увеличения внутривидового разнообразия, расширения экологических ниш, деспециализации. В рамках нашей модели оптимизация на уровне популяций в ходе микроэволюционных процессов может происходить в первую очередь за счет изменения разнообразия потомков размножающихся особей (рис.2). Как было сказано выше, этот параметр популяции можно интерпретировать как показатель, зависящий от уровня генетического разнообразия в популяции и средней ширины нормы реакции особей в популяции. «Настройка» уровня разнообразия потомков в пределах нормы реакции не требует изменений генотипа и является наиболее лабильным механизмом оптимизации разнообразия. При стабилизации среды необходимое уменьшение внутривидового разнообразия может быть быстро достигнуто за счет воспроизводства более однотипного потомства. При умеренной дестабилизации среды фенотипическая изменчивость потомства возрастает за счет эпигенетической компоненты в пределах нормы реакции, при экстремальных отклонениях условий среды – может выходить за рамки прежней нормы реакции. Эффект сильного расширения фенотипического разнообразия в популяциях при резком изменении условий (экстремальной дестабилизации среды) хорошо известен. Один из наиболее ярких примеров - опыты Г.Х. Шапошникова по смене адаптивной нормы у тлей, когда при пересадке их на нетипичные кормовые растения наблюдался резкий рост изменчивости многих признаков (Раутиан 1988).

В дальнейшем оптимизация фенотипического разнообразия также может происходить за счет изменения уровня внутривидового генетического разнообразия, но это, очевидно, требует гораздо большего времени и смены ряда поколений. Другие параметры популяций, влияющие на процесс формирования фенотипического разнообразия - ширина зоны экологической толерантности размножающихся особей, функция затрат ресурса и максимальная скорость роста популяции – являются видовыми признаками и их изменение происходит в эволюционном масштабе времени.

Оптимизация видового разнообразия в сообществе

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. В первом случае оптимизация происходит в силу исчезновения (вымирания) видов в данном локальном местообитании. Во втором - может происходить их вселение из регионального пула (рис.10).

Однако наиболее интересен случай, когда видов в региональном пуле не хватает для достижения оптимального разнообразия в сообществе (см. п.6). В этом случае оптимизация может происходить за счет развития симпатрических внутривидовых форм.

Разнообразие внутривидовых форм принято рассматривать как один из механизмов более полного использования видовым разнообразием условий (ресурсов) и повышения вероятности его выживания в изменчивой среде (см. например, Северцов 2005; Иорданский 2001: 49) – то есть, как механизм оптимизации параметров данного вида. Однако, в рамках принципа оптимального разнообразия можно предположить, что симпатрические варианты подразделенности популяций могут также играть роль механизмов оптимизации структуры сообществ и биоценозов. 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.

Надо подчеркнуть, что процесс формирования одним видом дискретных экологических форм принципиально отличается от увеличения фенотипического разнообразия, когда фенотипы составляют единое непрерывное распределение по признаку. Если рассматривать структуру сообщества - в первом случае внутривидовые формы занимают разные экологические ниши, во втором – расширяется единая ниша вида.

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. 10). 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 и не образуются новые виды. Изоляция внутривидовых форм и их распадение на самостоятельные виды также наиболее вероятны в периоды стабилизации среды.

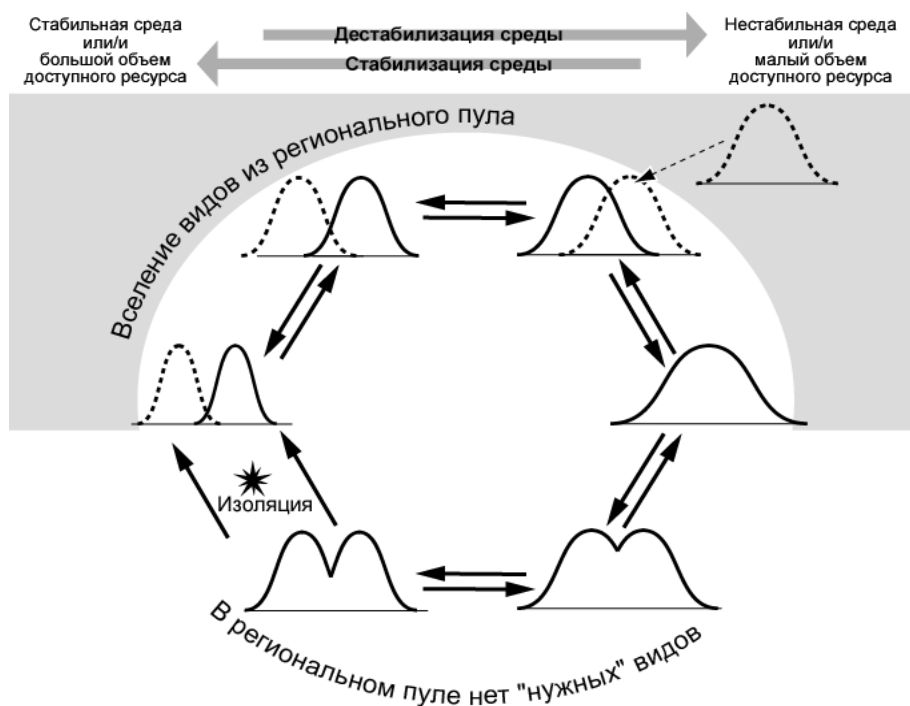


Рис.10. Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций при изменении условий среды.

Одним из возможных механизмов «настройки» разнообразия внутривидовых форм и возникновения изоляции может быть предложенная А.В. Марковым и А.М. Куликовым система распознавания брачных партнеров на основе иммунологического тестирования (Марков, Куликов 2006 а,б). Приведенные авторами примеры существования оптимального уровня иммунологической близости партнеров, обеспечивающие скрещивание особей с определенной степенью сходства признаков, можно трактовать как компоненты такого механизма.

Многочисленные примеры формирования симпатрических внутривидовых форм при недостатке видов в региональном пуле известны для рыб. В Центральной Азии описана быстрая диверсификации морфотипов алтайских османов в водоемах, имеющих обедненную ихтиофауну. Когда в заселяемом водоеме уже есть многовидовая ассоциация рыб без крупных рыбоядных видов, быстрорастущая озерная форма алтайского османа занимает эту нишу (Дгебуадзе 2001:103). В озере Тана (Эфиопия), отличающемся относительно бедной ихтиофауной, описан целый «куст» морфотипов усачей, отличающихся экологическими свойствами (Golubtsov et al. 2002). Арктические гольцы образуют сложный комплекс форм разной степени обособленности. В разных озерах степень их выраженности и обособленности

друг от друга различна: от близких репродуктивно не изолированных эпигенетических экотипов до полностью изолированных группировок, морфологически различающихся на уровне «хороших» биологических видов (Савваитова 1989, Алексеев и др. 2000, Алексеев и др. 2003). Известны и другие примеры внутривидового формообразования у рыб в условиях обедненной ихтиофауны (Дгебуадзе 2001). Регистрацию многочисленных случаев внутривидового формообразования именно у рыб можно объяснить спецификой среды их обитания – сеть водоемов создает условия частичной изоляции конкретных сообществ и недостатка видов в региональном пуле для формирования оптимального разнообразия.

Известные примеры симпатрического видообразования также относятся прежде всего к относительно изолированным экосистемам - островам и озерам (см. например, Barluenga et al 2006; Savolainen et al 2006; Ryan 2007).

Другая группа сообществ, где можно найти многочисленные примеры формирования внутривидовых экологических форм в разных группах организмов, относится к экстремальным условиям (Чернов 2005). Ю.И. Чернов называет интенсивное формо- и видообразование в этих условиях компенсацией недостатка видового разнообразия. В соответствии с нашим подходом, эта компенсация определяется движением популяций и сообществ к оптимальному разнообразию.

Таким образом, оптимизацию разнообразия можно рассматривать как механизм, дополнительный к действию конкуренции, разделения ниш и дизруптивного отбора, причем для его действия даже не обязательны экологические различия внутривидовых форм и видов (см. п. 3.6.). Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций в ответ на изменения среды¹⁰ при наличии достаточного регионального пула может осуществляться за счет вселения видов оттуда, при отсутствии «нужных» видов – за счет «настройки» степени подразделенности имеющихся популяций на симпатрические формы. На фазах дестабилизации среды происходит расширение фенотипического разнообразия (формирование потенциальной основы для будущего формообразования), на фазах стабилизации – дискретизация внутривидовых форм, которая в случае развития изоляции может привести к видообразованию.

8. Изменение параметров оптимальности разнообразия в ходе эволюционных процессов

На эволюционных масштабах времени происходит не только оптимизация разнообразия, но и изменение самих параметров оптимальности.

1. Повышение эволюционного уровня организмов и рост оптимальных значений видового разнообразия.

Прогрессивные изменения любого параметра модельных популяций (увеличение разнообразия размножающихся фенотипов, которое интерпретируется как расширение зоны толерантности особей к условиям среды, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение удельных затрат ресурса особями на самоподдержание и размножение¹¹), происходящие при сохранении неизменными всех остальных характеристик, можно интерпретировать как повышение степени автономизации организмов от среды и увеличение эффективности использования ресурсов в результате совершенствования

¹⁰ Колебания параметров среды могут быть вызваны как внешними по отношению к сообществу причинами (изменения климата или геологические процессы), так и внутренними процессами развития сообщества (дестабилизация среды при разрушении сообщества)

¹¹ На первый взгляд, снижение затрат ресурса противоречит одному из основных критериев прогресса – повышению общей энергии жизнедеятельности организмов (биоэнергетический прогресс). Однако при этом организмы не только больше расходуют энергии, но также повышают свои возможности «захватывать» больше энергии из среды, и совершенствуют системы внутренней регуляции. На поддержание гомеостаза при изменениях среды затрачивается меньше энергии (см. например, Зотин, Зотин 1999: 221). В результате биоэнергетический прогресс сопровождается увеличением объема доступных организмам ресурсов и повышением эффективности их использования. Отношение «захваченной» энергии к тратам на поддержание биомассы растет (Печуркин 1982: 48). В рамках нашей модели это интерпретируется как снижение удельных затрат ресурса.

физиологических или поведенческих механизмов – то есть сопоставить с повышением эволюционного уровня организмов. Как было сказано выше, такие изменения параметров модельных популяций приводят к качественно одинаковым результатам (рис.6), которые позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов сопровождается следующими тенденциями:

- расширением диапазона условий среды, при которых могут существовать организмы, что можно интерпретировать как расширение фундаментальной ниши вида или расширение адаптивной зоны таксона (в зависимости от масштаба рассматриваемых процессов);
- увеличением эффективности популяций (увеличение численности при неизменных затратах ресурса, снижение удельных затрат ресурса);
- снижением значений оптимального внутривидового разнообразия за счет расширения зоны толерантности особей (реакция на изменения среды перемещается с уровня популяции на уровень особи, становится более быстрой и эффективной);
- ростом оптимальных значений видового разнообразия в сообществах таких организмов.

Кроме того, повышение эволюционного уровня организмов в рамках нашей модели может сопровождаться увеличением интенсивности потока ресурса, доступного для популяций, что также увеличивает оптимальные значения видового разнообразия.

Таким образом, результаты моделирования позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия, то есть модифицирует структуру пространства лицензий – ширина ячеек сужается, их число растет. Запускается процесс взаимоусиления роста оптимальных значений видового разнообразия и стабилизации внутренней среды в более сложных сообществах (повышение эволюционного уровня организмов дает дополнительные возможности для формирования сложных и разнообразных регуляторных механизмов внутри сообщества). Этот «автокаталитический» процесс аналогичен рассмотренному выше росту видового разнообразия в ходе сукцессии, но идет в других масштабах времени за счет эволюционных преобразований. В отличие от экологической оптимизации, когда предел дробления ниш определяется степенью стабильности внешней среды, интенсивностью потока доступного ресурса и потенциалом регионального пула видов, здесь эти ограничения сами изменяются в ходе эволюции организмов.

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 биоты (Марков, Коротаев 2007, 2008). Свидетельством того, что происходило именно усложнение сообществ, а не только рост глобального таксономического разнообразия, могут служить данные об изменении характера распределений обилия видов в сообществах на рубеже палеозоя и мезозоя (Wagner et al. 2006).

Таким образом, принцип оптимального разнообразия может быть одним из дополнительных объяснений генеральной тенденции роста биоразнообразия в ходе эволюции биосферы – за счет роста оптимальных значений видового разнообразия в сообществах эволюционно «продвинутых» организмов (сужение ячеек пространства лицензий и рост их числа). Если же будет обнаружена и обратная положительная зависимость – усиление в более сложных сообществах процессов, ведущих к повышению эволюционного уровня организмов, то тогда оптимизация разнообразия может быть одним из факторов гиперболического роста таксономического разнообразия (Марков, Коротаев 2007, 2008).

2. Противофазное колебание оптимальных значений разнообразия на соседних иерархических уровнях и концепция когерентных и некогерентных этапов эволюции.

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 (при одном и том же эволюционном уровне организмов). В периоды стабилизации среды внутрипопуляционное разнообразие уменьшается, ниши сужаются, число видов растет, увеличивается степень иерархичности структуры сообществ. В периоды дестабилизации – наоборот, внутрипопуляционное разнообразие увеличивается, ниши расширяются, число видов уменьшается.

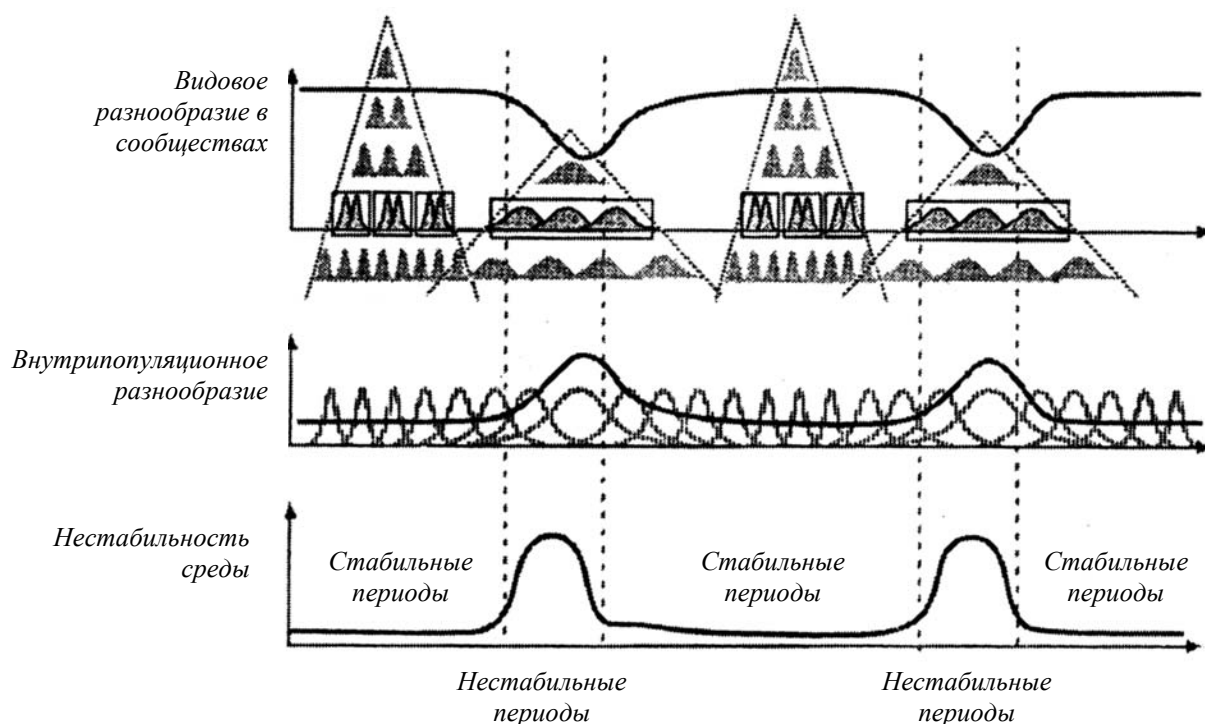


Рис.11. Противофазное колебание значений оптимального разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях

Этот вывод в общем виде соответствует схеме изменения разнообразия в концепции когерентных и некогерентных этапов эволюции (Красилов 1986):

- в стабильных условиях происходит когерентная эволюция – идет специализация видов, высокополиморфные видовые системы распадаются на мелкие виды, слабоспециализированные виды (пионеры, r-стратеги) вытесняются на периферию сообществ, рост разнообразия экологических сообществ ведет к высокой эффективности использования ресурсов; эволюционные изменения ограничены и канализированы имеющейся структурой биоценозов;

- при дестабилизации среды происходит некогерентное развитие - разнообразие и уровень специализации, достигнутые в спокойный период, оказываются чрезмерными, происходит упрощение структуры сообществ, внутривидовое разнообразие растет, неспециализированные виды играют доминирующую роль в сообществах, регулирующее воздействие биоценозов ослаблено.

3. Влияние на оптимальные уровни разнообразия стабилизации внутренней среды сообщества и концепция биоценотической регуляции эволюции.

По образному выражению Г.П. Гладышева (1996), биосистемы высших иерархических уровней, стабилизируя свою внутреннюю среду, играют роль «термостатов» для биосистем низших уровней. На уровне эволюции видов и сообществ эту общую закономерность выражает концепция биоценотической регуляции эволюции (Жерихин 1987). В соответствии с ней стабилизирующее и канализирующее действие биоценозов является ограничителем скорости эволюции во время когерентных фаз, а 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. п.7). 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 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).

На рис.12 схематично показана динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия после некоторого события (вызванного внутренними или внешними причинами), запустившего процесс разрушения сообществ. В результате этого воздействия и разрушения сообществ происходит резкая дестабилизация среды (после чего она остается относительно нестабильной еще довольно долго – серая зона на рис.12). Дестабилизация среды вызывает снижение оптимальных значений для видового разнообразия и рост – для внутривидового разнообразия, ячейки пространства лицензий сильно расширяются, их становится меньше (серые «соты» на рис.12). Оптимизация разнообразия на этой стадии может происходить в том числе и за счет «усечения сукцессий» (Жерихин 2003), так как более ранние стадии, как правило, характеризуются более широкими ячейками пространства лицензий (см. п.6). В процессе развития новых сообществ и стабилизации среды происходит рост оптимальных значений для видового разнообразия и снижение – для внутривидового. Ячейки пространства лицензий постепенно 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 А.С. Раутиан и В.В. Жерихин (1997) объемом доступного ресурса, а также, в соответствии с результатами нашего моделирования – степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и эволюционным уровнем организмов, составляющих сообщество (см. п. 3).

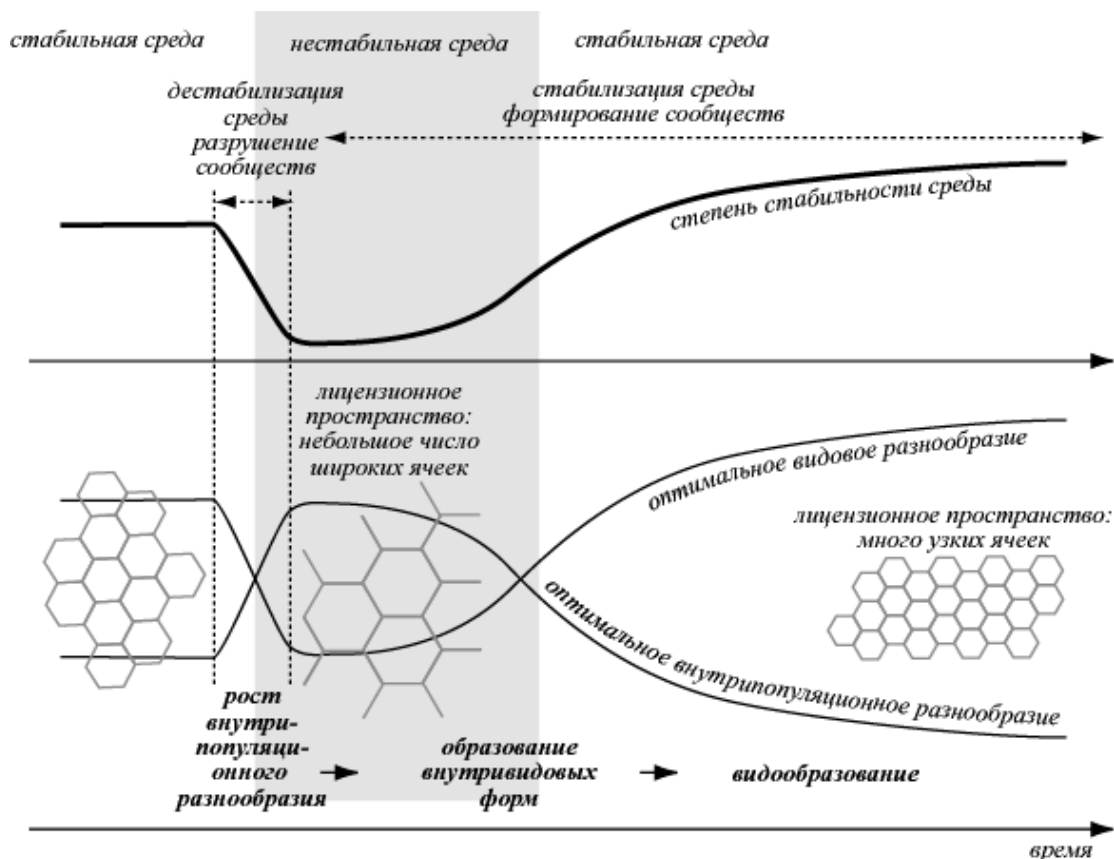


Рис.12. Динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия в ходе биоценотического кризиса и последующего развития новых сообществ. Серые «соты» обозначают геометрию лицензионного пространства.

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.

4. Возможности возникновения новых структурных уровней при колебаниях степени неустойчивости среды.

В соответствии с противофазным колебанием оптимальных уровней разнообразия на популяционном и ценогическом уровнях возможны следующие пути оптимизации разнообразия при колебаниях степени стабильности среды¹²:

в периоды стабилизации среды:

- на уровне популяций: а) сокращение внутривидового разнообразия, специализация, сужение экологической ниши; б) дискретизация внутривидовых форм, видообразование; в) вымирание или миграция неспециализированных популяций в другое местообитание;

- на уровне сообществ: увеличение внутреннего разнообразия, что соответствует процессам дифференциации популяций;

в периоды дестабилизации среды:

- на уровне популяций: а) рост внутривидового разнообразия, деспециализация, расширение ниши; б) вымирание или миграция "специалистов" в другое местообитание; в) интеграция "специалистов" в структурную систему высшего уровня; г) внутрисистемная дифференциация – возникновение и развитие внутри системы функционально различных подсистем;

- на уровне сообществ: уменьшение оптимального числа видов, чему непосредственно соответствуют деспециализация и вымирание "специалистов" на уровне популяций (интеграция и внутрисистемная дифференциация хотя и ведут к усложнению всей системы в целом, формируя новый иерархический уровень, но если рассматривать только уровень сообщества, число видов не увеличивается или даже уменьшается, рис. 13).

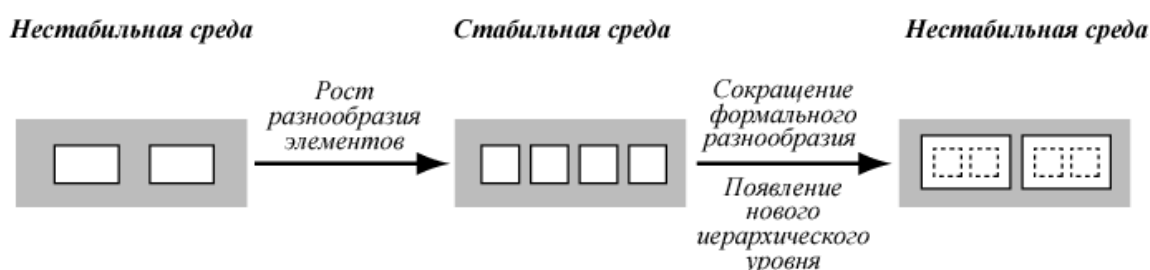


Рис. 13. Изменение сложности формальной структуры сообщества в стабильной и нестабильной средах.

Образование структур нового иерархического уровня позволяет новой системе выдавать адекватный ответ в более широком диапазоне условий среды и продолжать существовать в дестабилизирующей среде, причем делать это даже более эффективно, чем просто неспециализированная популяция. На рис.14 показаны три возможности адаптации популяций к дестабилизации среды: деспециализация, интеграция и внутрисистемная дифференциация. Два последних варианта за счет формирования внутренних функционально различных подсистем дают возможность снижения затрат ресурса на приспособление к колебанию параметров среды. «Разделение труда» между подсистемами позволяет им выполнять свою задачу, функционируя в относительно узком диапазоне условий и не тратя дополнительных

¹² В более общем виде для структурных и статистических биосистем этот вопрос рассмотрен ранее (Букварева, Алещенко 1997)

ресурсов на содержание большого разнообразия своих элементов. Общий ответ системы при этом достаточно широк. «Экономия» ресурсов на схеме обозначена выполаживанием центральной части функции зависимости средних затрат ресурса фенотипами от отклонений параметра среды, в результате чего основная часть элементов тратит незначительное количество ресурсов (однако, при этом часть ресурса должна идти на обеспечение работы управляющей системы, интегрирующей и координирующей работу подсистем, что обозначено небольшим поднятием всей кривой). При простой деспециализации в ответ на дестабилизацию среды сильно увеличивается количество «крайних» элементов, которые тратят много ресурсов, сильно повышая суммарные затраты системы. Другими словами, "специалисты" увеличивают свои шансы на выживание в нестабильной среде, если объединяются в систему более высокого уровня или формируют внутри себя функционально различные подсистемы (правда, в результате они превращаются совсем в другие системы).

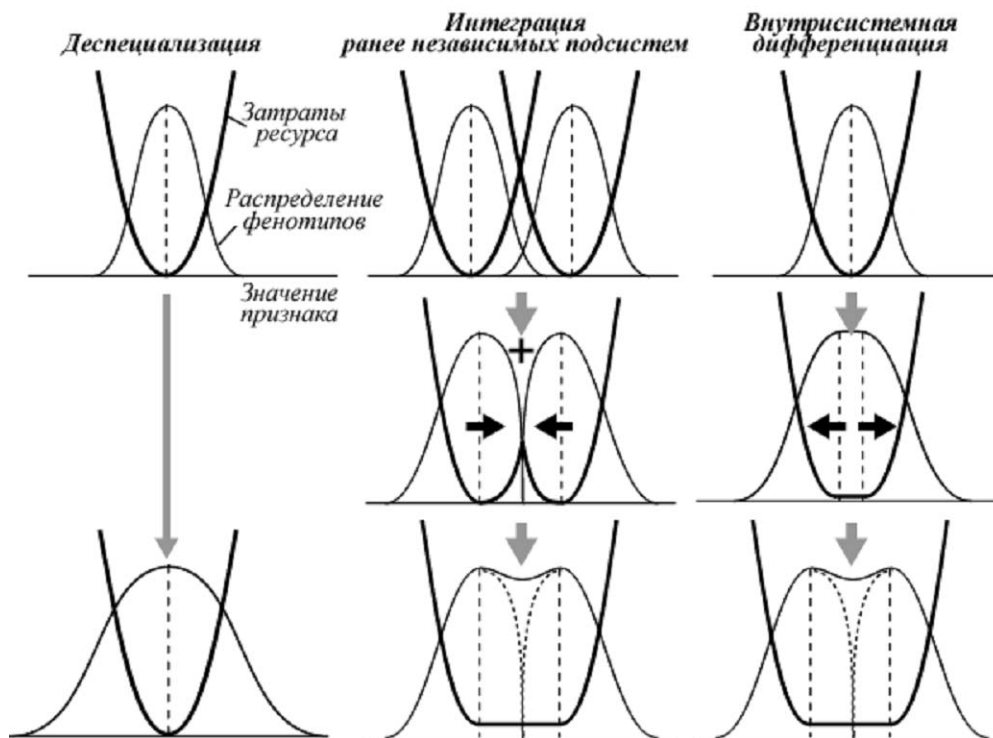


Рис. 14. Гипотетический ход изменения внутреннего разнообразия и энергетических затрат при разных путях адаптации популяций к дестабилизации среды

Объединение ранее автономных биосистем в новую систему более высокого уровня можно сопоставить с последовательными стадиями увеличения степени интегрированности в ряду: коадаптивный комплекс видов - симбиотический комплекс - симбиотический организм. Этот путь можно считать одним из магистральных путей эволюции. Симбиогенетическое происхождение эукариот признается сегодня большинством биологов. В плотных морфологически оформленных бактериальных сообществах взаимодействие между разными функциональными группами бактерий осуществляется с той же степенью интеграции как в едином организме (Заварзин 1995:12). Известны современные бактериальные высокоинтегрированные симбиотические комплексы, которые могут служить аналогами систем, давших начало эукариотическому уровню организации (Заварзин 1992:401). Организмы животных и растений также представляют собой, по сути, «консорциумы паразитов и симбионтов» (Заварзин 2006). Для них описаны процессы объединения метаболических систем и формирования надорганизменных генных комплексов в ходе формирования высокоинтегрированных симбиотических комплексов из фрагментов экосистем -

синтрофических консорций, совместно утилизирующих ресурс, или из фрагментов последовательных трофических цепей (Проворов, Долгих 2006; Тихонович, Проворов 2007).

Примерами внутрисистемной дифференциации на надорганизменных уровнях могут служить различные варианты развития внутривидовых социальных структур, когда социальные подсистемы выполняют разные функции, обеспечивая ответ всей системы в широком диапазоне (наиболее яркий пример такого рода – образование каст у общественных насекомых).

Таким образом, формирование новых иерархических уровней за счет интеграции биосистем или внутрисистемной дифференциации может рассматриваться как один из механизмов оптимизации разнообразия биосистем в периоды дестабилизации среды.

9. Выводы

Принцип оптимального разнообразия может быть использован для объяснения следующих известных закономерностей формирования и эволюции биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов.

1. Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия определяются параметрами среды (степенью ее стабильности и интенсивностью потока ресурса), и характеристиками видов и популяций, участвующих в построении сообщества (в частности, их эволюционным уровнем, репродуктивными и экологическими стратегиями).
2. Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия можно трактовать как характеристики ячеек пространства лицензий: их ширину и число, соответственно.
3. На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и биоценотическом 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.
4. Возникновение оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия возможно без действия механизмов разделения ниш и конкуренции. Это позволяет предположить, что оптимизация может дополнять действие этих механизмов, являясь в том числе предпосылкой для существования симпатрических экологических видов-двойников.
5. Оптимизация разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях может быть одним из механизмов формирования структуры сообществ в ходе сукцессии: взаимного усиления процессов роста видового разнообразия и сложности сообщества и стабилизации его внутренней среды за счет развития механизмов экологического гомеостаза, пока не будет достигнут предел дробления ниш, который определяется параметрами внешней среды и потенциалом регионального пула видов (биогеографически доступной биоты).
6. Формирование симпатрических внутривидовых форм можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке регионального пула видов. Стабилизация среды способствует усилению обособленности внутривидовых форм и повышает вероятность видообразования.
7. 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.
8. 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.
9. Образование новых структурных уровней (путем интеграции и внутрисистемной дифференциации) можно рассматривать как один из механизмов оптимизации разнообразия в периоды дестабилизации среды.

Таким образом, оптимизацию разнообразия можно рассматривать как дополнительный механизм формирования и эволюции биоразнообразия, действующий наряду с конкуренцией, разделением экологических ниш, естественным отбором.

Приложение. Формальное описание модели

Сообщество Ω состоит из набора популяций ω_μ ($\mu=1,2,\dots,M$) и существует в случайно изменяющейся среде, характеризующейся объемом поступающего в нее ресурса R и параметром σ^R , определяющим степень нестабильности среды. Каждая популяция получает часть ресурса ρ_μ

1. Нижний уровень: популяция

Имеются два множества $S = \{s_i\}$ и $F = \{f_i\}$ ($i = 1,2,\dots,I$), элементы которых поставлены во взаимоднозначное соответствие. Множество S представляет собой набор значений параметра среды, множество F — выделенный набор фенотипов.

На множестве S задана функция распределения вероятности выбора s -го значения параметра среды $V(s, c^R)$, удовлетворяющая условиям нормирования

$$\forall s \in S : V(s, c^R) \geq 0; \sum_{s \in S} V(s, c^R) = \rho_\mu \quad (1)$$

В задаче данного уровня ρ_μ неизменно и поэтому может быть принято равным 1.

В каждый момент времени параметр среды принимает новое значение в соответствии с заданным законом распределения вероятностей $V(s, c^R)$. Дисперсия σ^R этого распределения характеризует степень нестабильности среды

Множество F интерпретируется как множество фенотипов. В каждый момент времени число особей популяции равно $N(t)$. Все особи распределены по F фенотипам (фенотипическим классам). Количество особей f фенотипа равно $n(t, f)$, т.е. $N(t) = \sum n(t, f)$ (белые столбики на рис.2)

В качестве основного фенотипического признака использована способность особей размножаться при определенном значении параметра среды. Каждому реализующемуся в момент времени t элементу s множества S (параметру среды) соответствует свой элемент f множества F (фенотип), для особей которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения.

При реализации в момент времени t элемента s^* множества S размножается группа фенотипов вокруг фенотипа f^* , в наибольшей степени соответствующего реализованным условиям среды (черные столбики на рис.2). Предположив, что близким (по евклидовой мере) значениям параметра среды соответствуют близкие фенотипы, можно определить долю особей каждого фенотипа, участвующих в размножении при реализации в момент t элемента s^* в виде некоторой функции $A(f, s^*, c^A)$, определенной для всех элементов $s^* \in S$ и удовлетворяющей условиям

$$\forall f \in F, s^* \in S : 0 \leq A(f, s^*, c^A) \leq 1; A(f^*, s^*, c^A) = 1 \quad (3)$$

Распределение $A(f, s^*, c^A)$ можно трактовать двояко, по мере удаления фенотипа от f^* либо снижается плодовитость размножающихся особей, либо снижается доля особей, участвующих в размножении. Значение дисперсии распределения размножающихся фенотипов σ^A можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности отдельных особей в популяции, аналогичный «внутрифенотипическому» компоненту, предложенному Рафгарденом (Roughgarden, 1972).

Особи каждого размножающегося в фиксированный момент времени фенотипа производят потомков различных фенотипов. Потомство каждого размножающегося фенотипа f^* (заштрихованные столбики на рис.2) распределяется по фенотипам в соответствии с функцией $B(q, f^*, c^B)$, ($\forall f^* \in F$), определенной на множестве F и удовлетворяющей условиям нормирования, аналогичным (2), т.е.

$$\forall f^*, q \in F : \sum_{q \in F} B(q, f^*, c^B) = 1; B(q, f^*, c^B) \geq 0; \quad (3)$$

Таким образом, значение $B(q, f^*, c^B)$ задает долю особей фенотипа q в потомстве размножающегося фенотипа f^* . Векторы c^R , c^B и c^A в (1) - (3) являются параметрами соответствующих распределений.

Значение дисперсии распределения по фенотипам рождающихся особей σ^B , задаваемое одним из компонентов вектора c^B , является в модели наиболее существенным параметром, влияющим на уровень фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией на каждом шаге своего развития. Это обстоятельство определило при проведении вычислительных экспериментов использование параметра σ^B в качестве одного из аргументов полученных зависимостей

Смертность задается в модели экспоненциальной зависимостью с постоянным коэффициентом смертности d , т.е. количество погибших за время Δt особей определяется как $N(t)d\Delta t$.

Механизм регулирования рождаемости моделируется логистическим законом с коэффициентом размножения $b(t)$, монотонно уменьшающимся с ростом численности популяции:

$$b(t, N) = b_{\max} \left(\frac{1 - N(t)}{N_{\max}} \right) \quad (4)$$

b_{\max} , N_{\max} — константы, задающие соответственно максимальные значения коэффициента размножения и численности популяции.

Предположим, что размножение особей происходит в дискретные моменты, а воздействие внешней среды остается неизменным между последовательными моментами размножения. Процесс моделирования существования популяции, состоящей из особей разных фенотипов, можно представить следующим образом.

На каждом шаге моделирования ($t = 1, 2, \dots$) с помощью генератора случайных чисел и в соответствии с распределением вероятностей значений параметра среды $V(s, c^R)$ определяется реализованное значение параметра среды s^* . Для полученного элемента s^* рассчитывается в соответствии с распределениями (2), (3) и зависимостью (4) распределение потомков по фенотипам, т.е. величины

$$b(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(q, f, c^B) n(t, f) (\forall q \in F)$$

Распределение погибших на t -м шаге особей определяется величинами $n(t, q) d (\forall q \in F)$.

Таким образом, на начало $t+1$ -го шага моделирования распределение общего количества особей по фенотипам определяется выражением

$$n(t+1, q) = n(t, q) + b(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(q, f, c^B) n(t, f) - n(t, q) d \quad (5)$$

Система (5) является основной системой рекуррентных уравнений, определяющей динамику общей численности популяции и распределения особей по фенотипам. Пошаговый анализ уравнений (5) для заданных начальных условий $n(0, q)$ осуществлен в соответствии со схемой метода статистических испытаний. Результат одной из серий испытаний показан на рис. 4.

Результаты моделирования численности популяции $N(t)$ на стационарном режиме при варьировании параметра σ^B показывают существование оптимального значения его математического ожидания, т.е. существует такое значение параметра σ^B , при котором величина математического ожидания $N(t)$ достигает своего максимального значения N^* . Значение N^* и соответствующее ему значение параметра σ^B зависят также стабильности среды σ^R . На этом уровне эту задачу формально можно записать в виде

$$N^*(\sigma^R) = \max \{N(\sigma^R, \sigma^B)\} \quad (6)$$

Очевидно, что значение максимальной численности (6), также должно зависеть от величины доступного ресурса, которая в задаче этого уровня была принята равной 1, а в задаче следующего уровня соответствует значению параметра ρ_μ .

2. Верхний уровень: сообщество

Как было сказано выше, рассмотрим сообщество Ω состоящее из набора M популяций ω_μ ($\mu=1,2,\dots,M$). Каждая из подсистем ω_μ , используя внутренний параметр σ_μ^B , максимизирует свою численность (см. 6)

$$N_\mu^*(\rho_\mu, \sigma^R) = \max \{N_\mu(\rho_\mu, \sigma^R, \sigma_\mu^B)\} \quad (7)$$

где ρ_μ – ресурс, выделяемый Ω для ω_μ .

На верхнем уровне рассмотрим задачу минимизации системой Ω затрат на «содержание» своих подсистем ω_μ , при условии поглощения ими всего имеющегося ресурса R . При этом предполагается, что у Ω имеются два свободных параметра: M – количество подсистем (то есть число популяций) и N_μ – численность популяции ω_μ , которая всегда ниже максимально возможной численности N_μ^* (6) из-за того, что популяция получает лишь часть доступного ресурса.

Система верхнего уровня (сообщество) определяет количество подсистем M и делит ресурс R , выделяя каждой из подсистем его долю ρ_μ ($\sum_{\mu=1}^M \rho_\mu = R$); целевая функция системы Ω учитывает «пожелания» подсистем об их оптимальной численности (7).

Условие полной переработки ресурса R может быть записано в следующем виде

$$\sum_{\mu=1}^M \rho_{1\mu} N_\mu = R, \quad (8)$$

где $\rho_{1\mu}$ – количество ресурса, перерабатываемое одной особью μ -й популяции.

Целевая функция системы верхнего уровня Ω может быть представлена в виде

$$E = \sum_{\mu=1}^M \beta_{1\mu} N_\mu + \sum_{\mu=1}^M \varphi_\mu(N_\mu, N_\mu^*) \quad (9)$$

где $\beta_{1\mu}$ – затраты на «содержание» одной особи μ -й популяции; φ_μ – функция «штрафа» за отклонение от оптимальной численности μ -й популяции (ее комфортных условий).

Таким образом, задача системы может быть сформулирована следующим образом: минимизировать целевую функцию (9) при выполнении ограничения (8).

В такой постановке решение данной проблемы весьма затруднительно. Поэтому, руководствуясь желанием получить хотя бы качественную оценку поведения системы и ее подсистем, предлагается упростить поставленную задачу верхнего уровня.

Пусть каждая из подсистем получает одинаковое количество ресурса $\rho = R/M$ и, соответственно, устанавливает оптимальную численность $N^*(\rho, \sigma^R)$. При этом ограничение (8) может быть переписано в виде

$$\rho MN = R, \quad (10)$$

а целевая функция (3) примет вид: $E = M(\beta_1 N + \varphi(N, N^*))$, где N – численность каждой популяции, которую «хочет» установить Ω , а N^* – оптимальная численность для каждой из подсистем.

Функция «штрафа» равна 0 при $N = N^*$ и возрастает при отклонении значения N от N^* поэтому без нарушения общности в постановке задачи и в предположении, что решение будет находиться в квадратичной окрестности N^* , функцию $\varphi(N, N^*)$ можно представить в виде $\varphi(N, N^*) = \beta_2(N^* - N)^2$.

Таким образом, целевая функция верхнего уровня может быть записана в виде

$$E = M(\beta_1 N + \beta_2(N - N^*(\rho, \sigma^R))^2) \rightarrow \min_{M, N} \quad (11)$$

Теперь задача функционирования рассматриваемой двухуровневой системы может быть сформулирована так: нижний уровень максимизирует численность

$$N^*(R/M, \sigma^R) \rightarrow \max_{\sigma^B} N(R/M, \sigma^R, \sigma^B),$$

а верхний уровень минимизирует «затраты» - целевую функцию E (11) при ограничении (10).

Решение в такой двухуровневой задаче без использования итерационных процедур может быть получено лишь в случае известной функции $N^*(R/M, \sigma^R)$.

Предварительные исследования стохастической модели популяции (Алещенко, Букварева, 1991 б, 1994) дают нам такую информацию. Однако для простоты решения данной задачи мы без потери общности можем предположить линейность функции N^* относительно ее переменных, то есть

$$N^* = \alpha_1 R / M - \alpha_2 \sigma^R \quad (12)$$

Используя соотношение (12) в (11), получим задачу оптимизации верхнего уровня только в терминах этого уровня, что без особых трудов дает возможность найти ее решение.

В данном случае получим $M^* \sim R / \sigma^R$, где M^* - оптимальное количество групп.

Необходимо отметить, что возможны и другие эквивалентные постановки задач как верхнего, так и нижнего уровней. Например, для верхнего уровня возможно использование ограничения (8) или (10) в качестве целевой функции, а целевую функцию (9) или (11) в качестве ограничения. Легко показать, что решения эквивалентных задач будут функционально одинаковы.

Анализ двухуровневой модели проведен с помощью комбинации данных о поведении стохастической модели популяции, полученных методом статистических испытаний (метод Монте-Карло), и аналитического решения оптимизационной задачи верхнего уровня (уровень сообщества).

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов»

Литература

- Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 2000. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по иерархическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм. *Вопросы ихтиологии* 40/3: 293-311.
- Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирин Э.М. 2003. Озерный арктический голец *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля). *Вопросы ихтиологии* 43/6: 842-846.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 1991. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде. *Журнал общей биологии* 52/4: 499-508.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. 1994. Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценологического уровней. *Журнал общей биологии* 55/1: 70-77.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 1989. 477 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 1997. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде. *Успехи современной биологии* 117/1: 18-32.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. 2005. Принцип оптимального разнообразия биосистем. *Успехи современной биологии* 125/4: 337-348.
- Вахрушев Г.А., Раутиан А.С. 1993. Исторический подход к экологии сообществ. *Журнал общей биологии* 54: 532-553.
- Гладышев Г.П. Термодинамическая теория эволюции живых существ М.: Луч, 1996. - 86 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб.- М.: Наука, 2001. 276 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Длусский Г. М. Муравьи пустынь. М. Наука, 1981.
- Жерихин В.В. 1987. Биоценологическая регуляция эволюции. *Палеонтол. журнал* 1: 3-12.
- Жерихин В.В. 2003. Усечение сукцессий: возможный механизм диверсификации биомов. *Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике*. М.: КМК. С. 173-187.

- Заварзин Г.А. 1992.** Биоразнообразие и устойчивость микробного сообщества. *Журнал общей биологии* 53/3:394-406.
- Заварзин Г.А. 1995.** Смена парадигмы в биологии. *Вестник РАН* 65/1: 8-23.
- Заварзин Г.А. 2001.** Становление биосферы. *Вестник РАН* 71/11: 988-997.
- Заварзин Г.А. 2004.** Будущее отбирается прошлым. *Вестник РАН* 74/9: 813-822.
- Заварзин Г.А. 2006.** Составляет ли эволюция смысл биологии? *Вестник РАН* 76/6:522-533.
- Зотин А.И., Зотин А.А.** Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Наука, 1999. – 495 с.
- Иорданский Н.Н.** Эволюция жизни. М.: Академия, 2001. 425 с.
- Красилов В.А.** Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ, 1986. 140 с.
- Левич А.П. 2004.** Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования. *Успехи современной биологии* 124/6: 3-21.
- Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю. 1993.** Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ. *Биофизика* 38/5: 877-892.
- Левич А.П., Алексеев В.Л. 1997.** Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение *Биофизика* 42/2: 534-541.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990.** Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии). *Журнал общей биологии* 51/5: 619-631.
- Левченко В.Ф.** Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург 2003. Институт эволюционной физиологии и биохимии Российской Академии наук. 164 с.
- Марков А.В., Коротаев А.В. 2007.** Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста. *Журнал общей биологии* 1: 1-12.
- Марков А.В., Коротаев А.В. 2008.** Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ. *Журнал общей биологии* 69/3: 175-194.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2006 а.** Системы различения «своего» и «чужого» и формирование репродуктивной изоляции (гипотеза иммунологического тестирования брачных партнеров). *Успехи современной биологии* 126/1:10-25.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2006 б.** Историческое развитие систем распознавания «своего» и «чужого» и их роль в эволюции биоразнообразия. *Успехи современной биологии* 126/2:132-148.
- Одум Ю.П.** Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2., 376 с.
- Печуркин Н.С.** Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука, 1982
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981, 400 с.
- Прворов Н. А., Долгих Е. А. 2006.** Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза. *Журнал общей биологии* 67/6: 403-422
- Раутиан А.С. 1988.** Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. *Современная палеонтология*. М.: Недра. Т.2. С. 76-118.
- Раутиан А.С., Жерихин В.В. 1997.** Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого. *Журнал общей биологии* 58/4: 20-47.
- Савваитова К.А.** 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 223 с.
- Северцов А.С. 2001.** Микроэволюция и филоценогенез. *Эволюционная биология*. Томск. Т. 1. С. 89-105.
- Северцов А.С. 2005.** Теория эволюции. М.: ВЛАДОС. 2005. 380 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2006.** Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России. *Успехи современной биологии* 126/1: 26-48.
- Старобогатов Я.И. 1988.** О соотношении между микро- и макроэволюцией. *Дарвинизм: история и современность*. Ленинград. С. 138-145.
- Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. 1993.** Экоцентрическая концепция макроэволюции. *Журнал общей биологии* 4: 389-407.

- Тихонович И.А., Проворов Н.А. 2007.** Кооперации растений и микроорганизмов: новые подходы к конструированию экологически устойчивых агросистем. *Успехи современной биологии* 127/4:339-357.
- Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л. 2003.** Экстремальные принципы в математической биологии. *Успехи современной биологии* 123/ 2: 115-137.
- Чернов Ю.И. 2005.** Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах. *Зоологический журнал* 84/10: 1221-1238.
- Aarssen L. W. 2001.** On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. *Basic and Applied Ecology* 2: 105–114.
- Aarssen L. W., Schamp B. S. 2002.** Predicting distributions of species richness and species size in regional floras: Applying the species pool hypothesis to the habitat templet model. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5/1: 3–12.
- Barluenga M., Stolting K. N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. 2006.** Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439: 719-723.
- Bond E., Chase J. 2002.** Biodiversity and ecosystem function at local and regional spatial scales. *Ecology Letters* 5: 467–470.
- Chesson P.L. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Golubtsov A.S., Dgebuadse Yu.Yu., Mins M.V. 2002.** Fishes of the Ethiopian Rift Valley. *Ethiopian Rift Valley Lakes/* Eds. C. Tudorancea, W.D. Taylor. Leiden, Holland: Backhuys Publishers. P. 167-258.
- Grime J. P. 1979.** Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester, UK.
- Hubbell S.P. 2005.** Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172.
- Lurie D., Valls J., Wagensberg J. 1983.** Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems. *Bulletin of Mathematical Biology* 45/5: 869-872.
- MacArthur R.H. 1955.** Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533–536.
- MacArthur R.H. 1972.** Geographical ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Mittelbach G. G., Steiner C. F., Scheiner S. M., Gross K. L., Reynolds H. L., Waide R. B., Willig M. R., Dodson S. I., Gough L. 2001.** What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82/9: 2381–2396.
- Norberg, J., Swaney D. P., Dushoff J., Lin J., Casagrandi R., Levin, S. A. 2001.** Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98/20: 11376-11381.
- Partel M. 2002.** Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology* 83/9: 2361-2366
- Ryan P. G., Bloomer P., Moloney C. L., Grant T. J., Delpont W. 2007.** Ecological Speciation in South Atlantic Island Finches. *Science* 315/5817:1420–1423.
- Roughgarden J. Evolution of niche width // American Naturalist. 1972. V. 106. N 952. P.683-718.
- Savolainen V., Anstett M.-Ch., Lexer Ch., Hutton I., Clarkson J. J., Norup M. V., Powell M. P., Springate D., Salamin N., Baker W. J. 2006.** Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441:210-213.
- Tilman D., Wedin D., Knops J. 1996.** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718–720.
- Vázquez D.P., Stevens R.D. 2004.** The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *American Naturalist* 164/3: E1-E19.
- Wagensberg J., Valls J. 1987.** The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems. *Bulletin of Mathematical Biology* 49/5: 531-538.
- Wagner P.J., Kosnik M.A., Lidgard S. 2006.** Abundance distributions imply elevated complexity of post-paleozoic marine ecosystems. *Science* 314:1289–1292.

Принцип оптимального разнообразия предполагает, что разнообразие биосистем связано с их жизнеспособностью. Максимальная жизнеспособность биосистемы достигается при оптимальном уровне разнообразия ее компонентов. На основе анализа модели оптимального разнообразия иерархической системы «популяция – сообщество» получены данные о тенденциях изменения оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия в зависимости от параметров среды и характеристик биосистем. Проанализированы возможности использования принципа оптимального разнообразия биосистем для объяснения некоторых закономерностей формирования и эволюции биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов. Показано, что оптимизацию разнообразия на популяционном и ценопопуляционном уровнях можно рассматривать как дополнительный механизм сукцессий сообществ, внутривидового формообразования и видообразования, повышения разнообразия в ходе эволюции сообществ, колебания уровней разнообразия на когерентных и некогерентных этапах эволюции, формирования новых структурных уровней биосистем.