

Принцип оптимального разнообразия биосистем и стратегия управления биоресурсами

Букварева Е.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

www.biosystems.narod.ru

Алещенко Г.М.

Географический факультет МГУ, кафедра физической географии и ландшафтоведения

Человек стремительно изменяет биосферу и основная тенденция этой трансформации – упрощение. Сокращение разнообразия жизни идет на всех иерархических уровнях: снижается генетическое разнообразие внутри популяций и видов, исчезают виды (сокращается видовое разнообразие), уничтожаются уникальные типы сообществ и экосистем, деградируют ландшафты и целые биомы. Очень тревожные факты глобального и во многом необратимого сокращения биоразнообразия Земли приведены в докладе «Оценка экосистем на пороге тысячелетия. Биоразнообразие» (Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis). В течение последних десятилетий биологическое разнообразие исчезало более быстрыми темпами, чем когда-либо за всю историю человечества. В настоящее время под угрозой исчезновения находятся от 10 до 50% видов животных и растений (дать более или менее точные оценки возможно только для хорошо изученных позвоночных животных и высших растений, среди других групп большинство видов исчезает, так и не став известными науке). От 20 до 50% территории пригодных для жизни человека биомов используются им, а в наиболее благоприятных биомах травянистых сообществ и лесов умеренных широт и средиземноморских лесов уничтожено более $\frac{3}{4}$ природных сообществ.

Прискорбный парадокс, технократическая часть нашей цивилизации, которая, во многом, определяет масштабность наступления человечества на природу, с трудом воспринимает очевидную с инженерной точки зрения мысль: **упрощение системы и уничтожение ее структурных частей неизбежно изменяет ее функционирование.** Понимание важности сохранения разнообразия живой природы стало приходиться, когда скорость его уничтожения приобрела катастрофические масштабы. Сегодня мировая экологическая и научная общественность выражает крайнюю обеспокоенность тем, что продолжающееся уничтожение разнообразия видов и экосистем может привести к прекращению экологических процессов, которые они осуществляли в ходе своей жизнедеятельности, к утрате их биосферных функций и нарушению глобальных биогеохимических процессов в биосфере. Значению биоразнообразия для благополучия населения Земли посвящен специальный доклад программы «Оценка экосистем на пороге тысячелетия» (Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis).

Связь биоразнообразия и экосистемных функций

В последние два десятилетия одной из центральных тем экологии стала роль биоразнообразия в поддержании экосистемных функций (основные обзоры: Hector et al, 2001; Johnson et al, 1996; Loreau, 2000; Peterson et al, 1998; Schwartz et al, 2000; Tilman, 1999). Под экосистемными функциями понимается интегральное влияние экосистемы на окружающую среду, сумма процессов, которую она «выдает на выходе» – результат суммарной активности всех входящих в нее живых организмов (полезность экосистемных

функций непосредственно для человека определяется понятием «экосистемных услуг»). В экспериментах и обследованиях природных экосистем в качестве показателей экологических функций чаще всего рассматриваются продуктивность и суммарная биомасса сообщества, в качестве показателей биоразнообразия – разнообразие видов или функциональных групп в сообществе.

Масштабные исследования, проведенные в разных странах к сегодняшнему дню, позволяют сделать принципиально важный для разработки стратегии использования и охраны биоресурсов вывод: **биоразнообразие должно быть включено в список важнейших факторов, которые определяют функционирование экосистем, оно обеспечивает устойчивость экосистемных функций и повышает их интенсивность** (Naeem et al. 2002, Lawler et al. 2001, Tilman 2000, Srivastava 2002, Hector et al. 2001, Schwartz et al. 2000).

Предложено несколько десятков гипотез о характере связи экосистемных функций и биоразнообразия (Naeem et al 2002). Подавляющая их часть рассматривает различные формы положительной зависимости экосистемных функций от разнообразия, основные из которых показаны на рис.1.

а) Виды частично функционально дублируют друг друга. При большом числе видов экосистемные функции мало меняются при изъятии (добавлении) видов, так как оставшиеся виды продолжают выполнять функции утраченных. По мере дальнейшей утраты видов скорость ухудшения функционирования нарастает. Этот тип зависимости наиболее часто выявляется в экспериментах и наблюдениях (Hector et al, 2001; Schwartz et al, 2000).

б) Виды функционально уникальны и изъятие (добавление) любого из них существенно влияет на экосистемные функции - форма зависимости приближается к линейной.

в) Гипотеза ключевых видов предполагает, что их утрата сразу сильно нарушает функционирование сообщества.

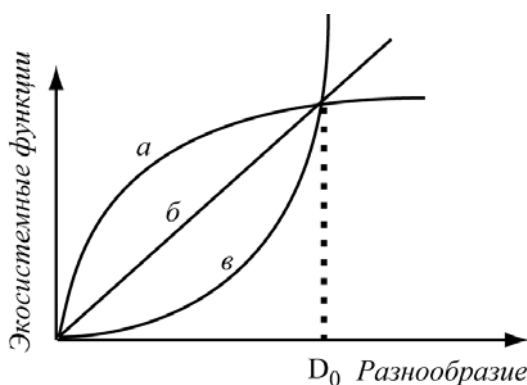


Рис. 1. Гипотезы о форме зависимости экосистемных функций от разнообразия: а – функционально избыточные виды; б – функционально уникальные виды; в – «ключевые виды»; D_0 – естественный уровень разнообразия.

Мы предлагаем использовать для анализа возможных изменений экосистемных функций принцип оптимального разнообразия.

Принцип оптимального биоразнообразия и иерархическая модель «популяции – сообщество»

В основе принципа оптимального биоразнообразия (Букварева, Алещенко, 2005) лежит предположение о том, что разнообразие связано с некими фундаментальными характеристиками биосистем, определяющими их жизнеспособность (вероятность долговременного выживания). В данном случае речь не идет об усложнении биосистем в ходе эволюции. Нас интересует адаптация биосистем определенного эволюционного уровня к разным условиям среды. В ходе своего развития биосистемы стремятся максимизировать свою жизнеспособность. Для этого они должны установить

разнообразие своих элементов на уровне, который обеспечивает их максимальную жизнеспособность. Этот уровень разнообразия является оптимальным (рис. 2).

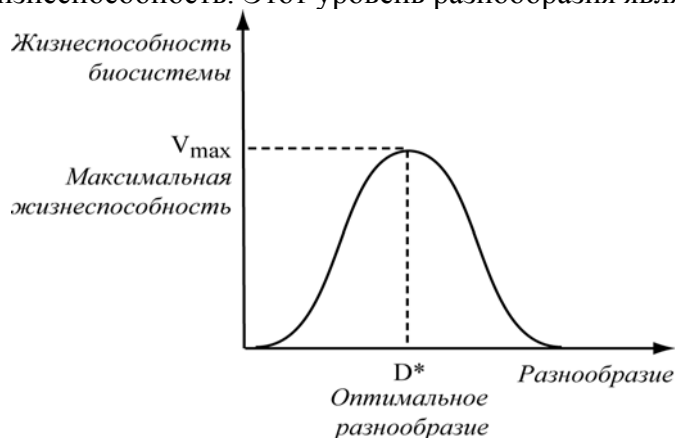


Рис. 2. Зависимость жизнеспособности биосистемы от ее внутреннего разнообразия

При изменении условий среды система, адаптируясь к ним, в силу чего оптимальное значение ее разнообразия изменяются (имеются в виду изменения, характерное время которых сопоставимо со временем, необходимым для «настройки» структуры системы на новый оптимальный уровень разнообразия).

Можно считать, что уровни разнообразия ненарушенных природных систем наиболее близки к оптимальным значениям. Искусственное снижение и повышение внутреннего разнообразия биосистем, а также быстрые изменения среды ведут к снижению их жизнеспособности.

Принцип оптимального разнообразия был исследован с помощью математических моделей фенотипического разнообразия популяции (Алещенко, Букварева, 1991а), оптимального числа видов в сообществе одного трофического уровня (Алещенко, Букварева, 1991б) и модели двухуровневой иерархической биосистемы, в которой рассматривается взаимодействие нижнего (популяций) и верхнего (сообщества) уровней (Букварева, Алещенко, 2005).

В этих моделях биосистемы существуют в среде с определенной интенсивностью потока ресурса и степенью его нестабильности и имеют тот или иной уровень внутреннего разнообразия (популяции – фенотипическое разнообразие, сообщество – число популяций или видов). Критерием эффективности (целевой функцией) является максимальная суммарная биомасса (численность) при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимизации удельных затрат ресурса при установленной биомассе и условии полного поглощения ресурса. Таким образом, речь идет об эффективности использования ресурсов биосистемой. В модельных популяциях и сообществах устанавливается такое оптимальное внутреннее разнообразие, при котором эффективность использования ресурсов этими биосистемами максимальна. Данные критерии оптимизации для биологических систем представляются довольно правдоподобными, поскольку они непосредственно связаны с жизнеспособностью биосистем. Можно ожидать, что уменьшение затрат ресурса на поддержание единицы биомассы системы будет увеличивать ее устойчивость, и, следовательно, жизнеспособность. Критерий максимальной суммарной биомасс при установленном объеме доступного ресурса также может служить обобщенной оценкой эффективности экосистемных функций (как было сказано выше, показатели биомассы часто используют для оценки экосистемных функций в экспериментах и наблюдениях). Таким образом, мы можем говорить об оптимальных уровнях биоразнообразия, соответствующих максимальным показателям экосистемных функций.

Анализ модели взаимодействующих популяционного и биоценотического уровней позволяет сделать следующие выводы (рис. 3).

Популяции. Оптимальные значения внутривидового разнообразия увеличиваются при снижении стабильности среды и не зависят от интенсивности потока

ресурса. При дестабилизации среды одновременно снижается максимальная численность или увеличиваются минимальные значения удельных затрат ресурса (в соответствии с избранным критерием оптимизации). Таким образом, популяции, адаптированные к менее стабильным средам, характеризуются более высоким внутривидовым разнообразием и более низкими показателями экосистемных функций.

Сообщества. Оптимальное число популяций в сообществе (оптимальное видовое разнообразие) сокращается по мере снижения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса. Максимальное значение суммарной биомассы сообщества (показатель экосистемных функций), также уменьшается по мере дестабилизации среды.

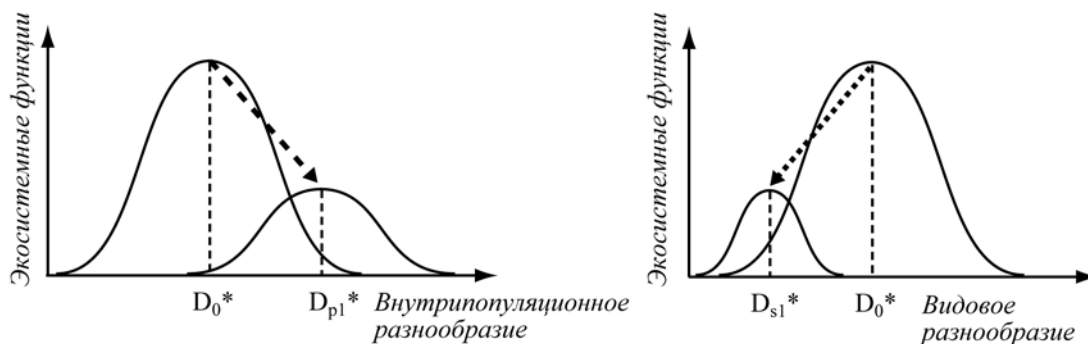


Рис. 3. Изменения оптимальных уровней внутривидового и видового разнообразия при дестабилизации среды.

Для популяций также было показано, что увеличение смертности, снижение рождаемости и сокращении экологической толерантности особей изменяют оптимальные значения разнообразия так же как увеличение нестабильности среды – оптимальный уровень внутривидового разнообразия растет, а суммарная биомасса падает (рис. 4). Таким образом, увеличение внутривидового разнообразия, расширение толерантности особей, рост рождаемости и снижение смертности можно рассматривать как параллельные механизмы адаптации к дестабилизации среды. Эти механизмы могут работать как на уровне популяций – в пределах их возможностей изменять свои параметры, так и на уровне сообществ – за счет замены одних популяций другими, с более подходящими в данной среде характеристиками.

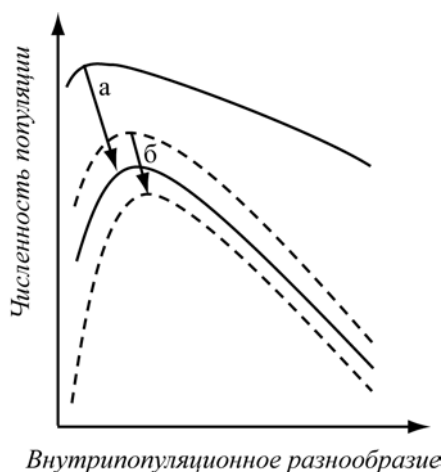


Рис. 4. Изменения оптимального уровня внутривидового разнообразия:
а – при уменьшении рождаемости;
б – при сокращении экологической толерантности особей.

Структура сообществ в разных средах и ее антропогенные сдвиги

Полученные зависимости оптимальных уровней разнообразия популяций и сообществ от характеристик среды позволяют ожидать, что природные сообщества, существующие в «богатых» и стабильных средах будут состоять из большого числа видов при низком уровне внутривидового разнообразия, в «бедных» нестабильных

средах – из малого числа видов с высоким внутривидовым разнообразием, в «бедных» стабильных и «богатых» нестабильных средах можно ожидать средний уровень видового разнообразия при, соответственно, низком и высоком внутривидовом разнообразии (рис. 5). Стрелки показывают направления адаптации некоторого «среднего» сообщества к изменениям интенсивности потока ресурса и стабильности среды.

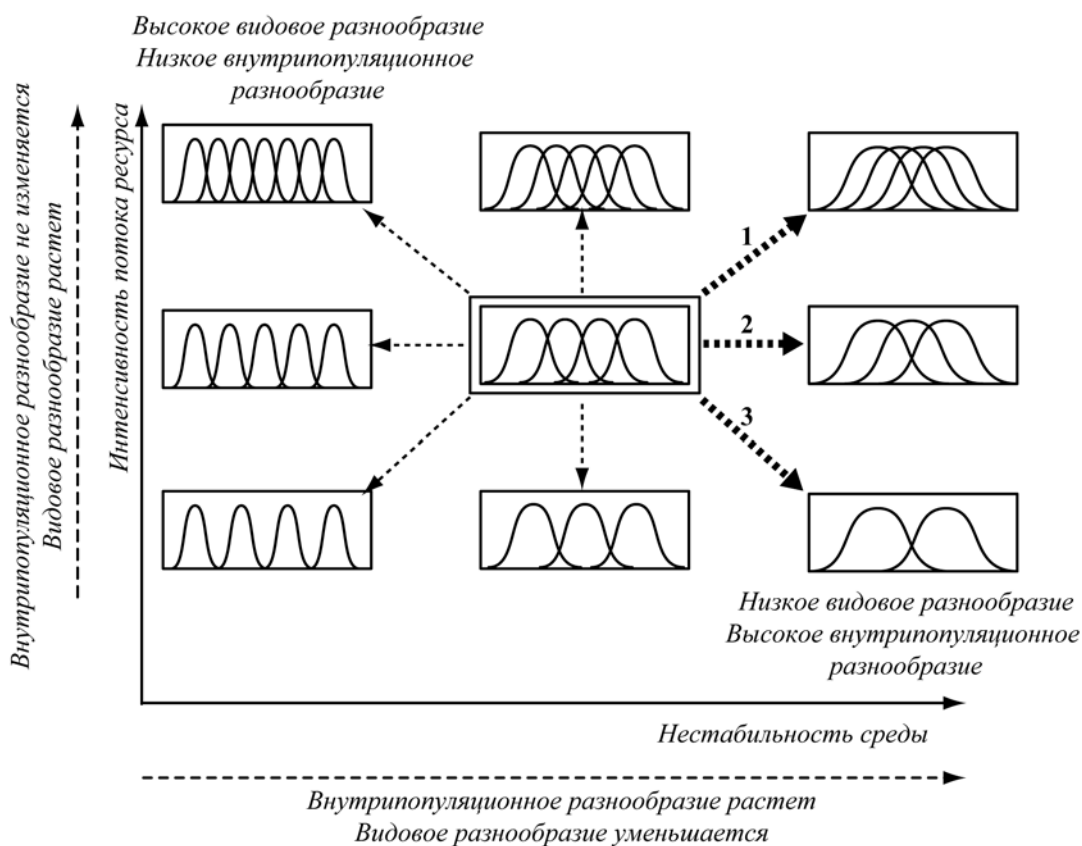


Рис. 5. Структура сообществ в разных средах и ее антропогенные сдвиги

Эта схема позволяет также дать на качественном уровне оценку основных трендов антропогенных сдвигов оптимальных уровней разнообразия. Пронумерованные стрелки показывают антропогенные изменения, связанных с использованием биоресурсов: 1 – дестабилизация и обогащение среды (например, удобрение); 2 – только дестабилизация; 3 – дестабилизация и обеднение среды (любое изъятие биомассы).

Во всех этих случаях оптимальное внутривидовое разнообразие растет. Если при этом не происходит обогащения среды, число видов сокращается. Что будет происходить при одновременном обогащении (удобрении) среды – сказать трудно, все зависит от соотношения интенсивности этих процессов. Однако при достаточно быстрых изменениях среды в любом случае будут преобладать факторы дестабилизации среды, то есть следует ожидать сокращения числа видов. Хочется подчеркнуть, что сокращение числа видов с одновременным увеличением их внутреннего разнообразия – это адаптация биосистем к дестабилизации среды. Так они подстраивают свою структуру к новым условиям среды, пытаясь выжить.

Адаптация к антропогенным изменениям требует повышения внутривидового разнообразия, а основное воздействие человека на виды и популяции природных сообществ заключается как раз в сокращении их численности внутреннего разнообразия. Природные виды и популяции лишаются возможности адаптироваться к антропогенному

прессу. Тогда начинают работать адаптационные механизмы на уровне сообщества – эти виды заменяются другими. При этом преимущество имеют быстроразмножающиеся виды с широкой зоной толерантности. Происходит сдвиг структуры сообщества от К-стратегов к r-стратегам и от специалистов к генералистам. Такой прогноз соответствует современному распространению «серой» синантропной биоты.

В заключение этого раздела хочется еще раз подчеркнуть, что оптимальное разнообразие устанавливается в ненарушенных биосистемах, существующих в исторически типичной для них среде. При существенных и быстрых (превышающих по скорости время адаптации биосистемы) изменениях внешней среды и нарушениях самих биосистем они будут отклоняться от оптимального состояния, их эффективность и жизнеспособность будут снижаться. Если негативное воздействие на биосистему прекратится, то она будет иметь шанс через какое-то время перейти в оптимальное состояние (старое или новое), если же воздействие будет продолжаться, то «болезнь» перейдет в хроническую форму, что может закончиться гибелью биосистемы.

Функции биоразнообразия и цели управления им

Жизненно важные для человека функции биоразнообразия и экосистемные услуги группируются в три основные категории:

- средообразующие (биосферные, жизнеобеспечивающие) функции - формирование и поддержание параметров окружающей среды, пригодных для жизни человека;
- производственные функции - производство биомассы, которую человек изымает из экосистем (древесина, морепродукты, пушнина и т.п.);
- нематериальные или информационные (эстетические, культурные, научные) функции - информация, которая содержится в природных экосистемах и организмах.

Использование разных функций биоразнообразия требует разных целей управления и разной политики в отношении экосистем и популяций. В докладе «Оценка экосистем на пороге тысячелетия» (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) отмечается, что целенаправленное улучшение одной функции часто приводит к ухудшению другой. Теоретически именно этого и следует ожидать, так как невозможно оптимизировать систему сразу по многим критериям, особенно если они противоречат друг другу. И такие противоречия действительно возникают в управлении биоразнообразием.

Показателями эффективности выполнения разных функций биоразнообразия могут быть использованные нами в модели основные характеристики биосистем – их биомасса и уровни внутреннего разнообразия. Однако принципиально важно различать показатели постоянно поддерживаемой биомассы и изымаемой из сообщества биомассы. Цели управления биоразнообразием при использовании его разных функций в общем виде можно определить так:

- использование средообразующих функций – максимизация постоянно поддерживаемой биомассы при оптимальном разнообразии;
- использование производственных функций – максимизация изымаемой из сообщества биомассы;
- использование информационных функций – сохранение естественного, то есть оптимального уровня разнообразия.

Таким образом, мы видим, что цель управления биоразнообразием при использовании его средообразующих и информационных функций одна и та же и она совпадает с критериями эффективности (целевыми функциями) самих биосистем – это поддержание максимально возможной в данной среде суммарной биомассы при оптимальном (то есть естественном) уровне разнообразия. А вот цель управления при использовании производственной функции – другая, причем она в общем виде противоречит первой. Управленческая цель максимизации изымаемой биомассы наиболее четко

выражена в концепции максимального устойчивого урожая. По сути, для популяций речь идет о максимальном искусственном увеличении смертности, допустимом с точки зрения ее демографической устойчивости. В нашей модели это соответствует сильной дестабилизации среды с ее одновременным обеднением (стрелка 3 на рис. 5). В соответствии с принципом оптимального разнообразия при таких управляющих воздействиях адаптивные тренды биосистем будут следующими: 1 – повышение внутривидового разнообразия; 2 - снижение видового разнообразия; 3 – снижение суммарной постоянно поддерживаемой биомассы. Если учесть, что промышленное давление на популяции практически исключает возможности первого механизма, остаются только второй и третий, которые противоречат целям управления при использовании средообразующих и информационных функций.

Как видно на рис. 6, при усилении эксплуатации биоресурсов (увеличении скорости изъятия биомассы) ход изменения целевых показателей разных функций биоразнообразия различен:

- средообразующие и информационные функции (показатель – постоянно поддерживаемая биомасса при оптимальном уровне разнообразия, V) монотонно снижаются;
- продукционные функции (показатель - объем изымаемой биомассы, ΔV) вначале растут, а потом снижаются.

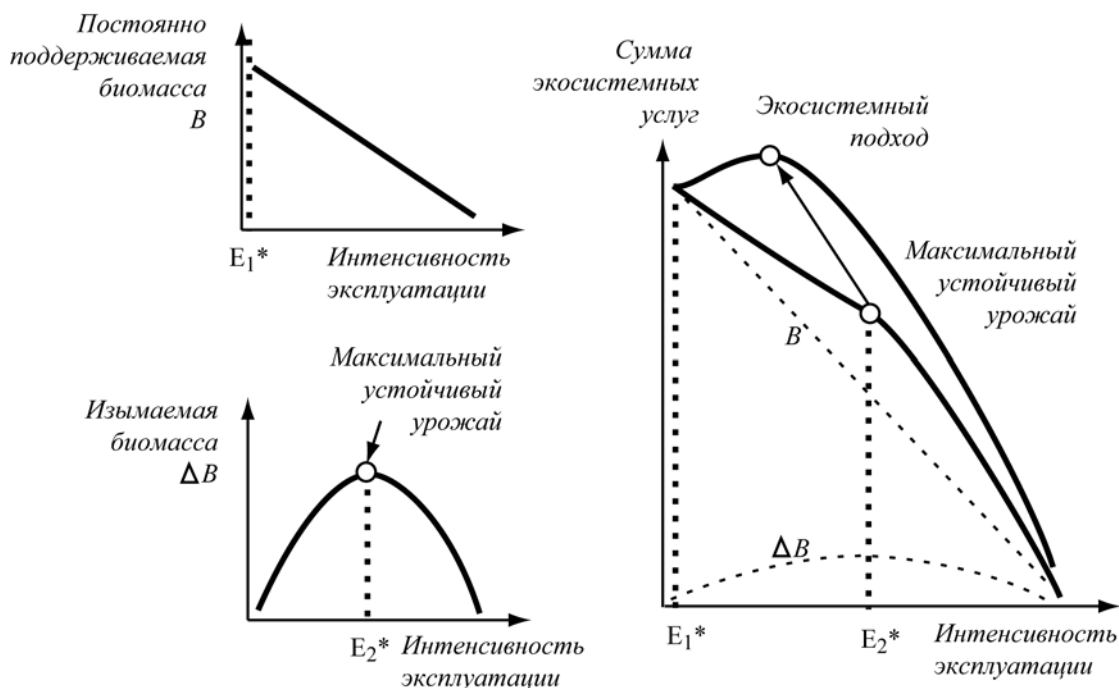


Рис. 6. Изменение целевых показателей разных функций биоразнообразия при интенсификации эксплуатации биоресурсов. E_1^* - оптимальная интенсивность эксплуатации при использовании средообразующих и информационных функций. E_2^* - оптимальная интенсивность эксплуатации при использовании продукционной функции.

Наша задача - определить стратегию использования биоразнообразия для максимизации суммы его полезных функций и экосистемных услуг. Первый вопрос при этом – определение оптимальной интенсивности его эксплуатации. Как видно на рис. 6, эти значения для разных функций биоразнообразия качественно различны. Сумма экосистемных услуг и характер ее зависимости от интенсивности эксплуатации биоресурсов определяются соотношением «выгод», получаемых от разных функций биоразнообразия.

На протяжении тысячелетий для человечества основными были производственные функции живой природы, но сегодня приоритеты меняются и важнейшими для человека становятся средообразующие функции (поддержание параметров атмосферы и устойчивого климата, сглаживание экстремальных погодных явлений; формирование и защита почв от эрозии; очистка воды и формирование устойчивого гидрологического режима территорий; биологическая переработка и обезвреживание отходов и др.). Устойчивое выполнение этих функций экосистемами определяет саму возможность существования человека на Земле.

Определить точные количественные соотношения «выгод» от разных функций биоразнообразия сегодня пока не представляется возможным. Методы экономической оценки в достаточной мере разработаны только для производственных функций биоразнообразия (мы хорошо знаем, какую прибыль дает добыча древесины, морепродуктов, пушнины и т.п.). Что касается оценки других функций биоразнообразия, то тут мы находимся в начале пути, сегодня имеются только самые общие подходы и приблизительные оценки. Но уже сейчас ясно, что ценность средообразующих функций многократно превышает все выгоды, которые можно получить, добывая биопroduкцию из природных экосистем. Так, по оценкам международной группы экспертов в области «экологической экономики» (Costanza et al, 1997) стоимость производственных функций биоразнообразия составляет всего около 6% от общей стоимости экосистемных услуг (интересно также, что по оценкам этих экспертов суммарная стоимость экосистемных услуг в ценах 1994 г. оказалось в 1,8 раза больше глобального ВВП в тот период). Учитывая это, на графике суммарных экосистемных услуг (рис. 6) показатели производственных функций оказываются существенно меньше показателей других функций биоразнообразия. При таком соотношении реализация стратегии «максимального устойчивого урожая» существенно уменьшает суммарную «пользу» от биоразнообразия. Но сегодня мы не можем сразу отказаться от использования биопroduкционной функции (хотя в перспективе такая цель, вероятно, может быть поставлена). Как же соединить задачи использования разных функций биоразнообразия? Единственный выход – применение «экосистемного подхода» (такое понятие используется в документах по реализации Конвенции по биологическому разнообразию). Объемы и формы эксплуатации природных биоресурсов с целью получения утилитарно-полезной продукции должны жестко ограничиваться требованием сохранения структуры и средообразующих функций природных экосистем, видов и популяций. При принятии решений о характере использования территории и эксплуатации биоресурсов необходимо учитывать экономические последствия от снижения при этом их средообразующей функции. Также необходимо развивать такие методы получения продукции из природных экосистем, которые не нарушают их структуру и разнообразие. Оптимизация использования разных функций биоразнообразия возможна в том случае, если будут исключены противоречия между их целевыми показателями.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России»

ЛИТЕРАТУРА

Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде // Журн. общ. биол., 1991 а, Т.52, № 4, с. 499-508.

Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. Некоторые вопросы моделирования разнообразия в биологических системах различных типов // Успехи совр. биол., 1991 б. Т. 111. вып.6, С. 803-811.

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125. Вып.4. С. 337-348.

- Costanza R., d'Arge R., de Groot R. et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital // *Nature*. 1997. V.387. P.253-260.
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S.P., Spehn, E.M., Wilby, A. 2001. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning – *Oecologia* 129: 624-628.
- Johnson K.H., Vogt K.A., et al. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems // *TREE*, Vol. 11, N 9, pp. 372-377.
- Lawler, S.P., Armesto, J.J., Kareiva, P. 2001. How relevant to conservation are studies linking biodiversity and ecosystem functioning? - In: Kinzig, A.P., Pacala, S.W., Tilman, D. (ed.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, pp. 294-313.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances - *Oikos* 91: 3-17.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Naeem, S., Loreau, M., Inchausti, P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. - In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P.(ed.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, pp. 3-11.
- Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H., van Mantgem, P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation biology. – *Oecologia* 122: 297-305.
- Srivastava, D. S. 2002. The role of conservation in expanding biodiversity research. - *Oikos* 98: 351-360.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. – *Ecology* 80: 1455–1474.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. – *Nature* 405: 208-211.