

ДВУХУРОВНЕВАЯ ИЕРАРХИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ОПТИМИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

© 2010 г. Г. М. Алешенко*, Е. Н. Букварева**

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, географический ф-т,
119991 Москва, Ленинские горы, 1

**Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, 119071 Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: bukvarova@mail.ru

Поступила в редакцию 06.05.2009 г.

Для анализа возможных механизмов оптимизации биоразнообразия разработана и исследована двухуровневая иерархическая модель. Подсистемы нижнего уровня интерпретируются как популяции, верхнего — как сообщество одного трофического уровня, состоящее из этих популяций. Показатели разнообразия на популяционном (фенотипическое разнообразие) и ценотическом (число видов) уровнях рассматриваются как характеристики единой иерархической системы. Адаптация биосистем к условиям среды заключается в оптимизации разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях в ходе их взаимодействия. Используемые на верхнем и нижнем уровнях критерии оптимизации соответствуют максимальной эффективности использования ресурсов биосистемами. Соответствие результатов моделирования некоторым хорошо известным эмпирическим закономерностям распределения биоразнообразия позволяет принять в качестве рабочей гипотезы принцип оптимального разнообразия как дополнительный механизм его формирования на популяционном и ценотическом уровнях.

Исследования зависимости экосистемного функционирования от показателей биологического разнообразия — одно из наиболее быстро развивающихся направлений экологических исследований (Balvanera *et al.*, 2006). Выявление этих закономерностей необходимо для формирования эффективной политики в области сохранения и устойчивого использования живой природы, что приобретает ключевое значение на фоне усиления глобального экологического кризиса, в основе которого лежит разрушение средообразующих (регуляторных) функций живой природы (Павлов, Букварева, 2007). Ряд крупных международных проектов (LTER — программа долговременных экологических исследований; проект BIODEPTH — эксперименты с полустественными травянистыми сообществами в разных природных зонах Европы; проект Ecotron — создание лабораторных искусственных сообществ из нескольких трофических уровней; проект ecoSERVICES международной программы DIVERSITAS) и множество отдельных исследовательских работ доказали, что биоразнообразие должно быть включено в список важнейших факторов, которые определяют устойчивость и интенсивность функционирования экосистем (Tilman, 2000; Hector *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2001; Naeem *et al.*, 2002; Symstad *et al.*, 2003; Bulte *et al.*, 2005; Hooper *et al.*, 2005; Spehn *et al.*, 2005).

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Существенную пользу в исследованиях связи разнообразия биосистем с их устойчивостью и продуктивностью в разных условиях среды может принести использование экстремальных принципов, согласно которым реализуются лишь те состояния систем (системы “стремятся” к таким состояниям), в которых значение некоторой ключевой характеристики (целевой функции, критерия оптимальности), определяющей развитие системы, является экстремальным (максимальным или минимальным).

Экстремальные принципы получили широкое распространение в биологии (Фурсова и др., 2003). Однако для изучения биоразнообразия возможности этого метода до сих пор использовались слабо.

В области исследований экстремальных свойств разнообразия биосистем надорганизменного уровня (популяций и сообществ) 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

максимизировать или минимизировать ее другие жизненно важные характеристики.

В рамках первого подхода были предложены принцип максимума обобщенной энтропии для сообществ (Левич, 2004) 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 оловах).

Мы предлагаем использовать второй подход — принцип оптимального разнообразия биосистем (Букварева, Алешенко, 2005), основанный на предположении, что разнообразие связано с некими фундаментальными характеристиками биосистем, определяющими вероятность их выживания (жизнеспособность). Жизнеспособность биосистемы максимальна при определенном уровне разнообразия, который является оптимальным. Уменьшение или увеличение разнообразия по сравнению с оптимальным значением ведет к снижению жизнеспособности биосистемы. В каждый момент времени вектор развития системы направлен в сторону состояния с максимальной жизнеспособностью и оптимальным разнообразием. Если систему, достигшую этого состояния, нарушает какой-то внешний фактор, она восстанавливает свое оптимальное разнообразие. При изменении условий среды положение оптимума может измениться, и система будет вынуждена “подстраивать” свои параметры к новому оптимуму.

К представлениям об оптимальности биоразнообразия близок принцип его авторегуляции в биосфере, выдвинутый Левченко и Старобогатовым (Левченко, 2003), говорящий о том, что биосфера постоянно “стремится” к поддержанию такого уровня биоразнообразия, который необходим при существующем в данный момент времени уровне непостоянства условий на планете¹. В отношении

генетического разнообразия идея оптимальности была сформулирована Алтуховым (2003) в форме концепции оптимального генного разнообразия (оптимальных уровней средней гетерозиготности и полиморфизма) как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде.

Свирижев и Логофет (1978) показали возможность существования стационарных решений для структуры многовидового сообщества одного трофического уровня при решении задачи максимизации одной из важных характеристик сообщества — его мощности или скорости протекания через него энергии.

ДВУХУРОВНЕВАЯ 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 (Алешенко, Букварева, 1991, 1994; Букварева, Алешенко, 2005). Показатели разнообразия на популяционном (фенотипическое разнообразие) и ценопопуляционном уровнях (число видов) рассматриваются как характеристики единой иерархической системы. Адаптация биосистем к условиям среды заключается в оптимизации разнообразия на популяционном и ценопопуляционном уровнях в ходе их взаимодействия.

Сообщество Ω состоит из M популяций ω_μ ($\mu = 1, 2, \dots, M$) и существует в случайной среде, характеризующейся объемом поступающего в нее ресурса R и параметром σ^R , определяющим степень нестабильности среды. Популяции делят ресурс R и составляют сообщество одного трофического уровня. Каждая популяция получает часть ресурса ρ_μ .

На данном этапе моделирования принимается, что все популяции одинаковы по своим параметрам, явления доминирования и разделения ниш не рассматриваются. Еще одним упрощением является то, что под популяциями в модели понимаются ценопопуляции, т.е. части реальных популяций, обитающие в пределах данного сообщества. Очевидно, что при этом не рассматривается их оптимизация как частей подразделенной видовой популяции.

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

Параметр среды можно интерпретировать как характеристику самого ресурса (например, как длину световой волны, размер добычи и т.п.) или как

¹ Этот принцип близок к принципу необходимого разнообразия Эшби (1959) для кибернетических систем, который говорит, что разнообразие воздействующих на сложную систему возмущений требует адекватного им разнообразия регулятора системы.

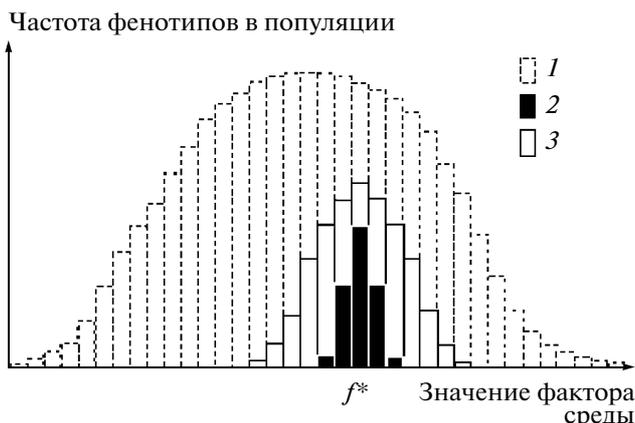


Рис. 1. Разнообразие фенотипов в популяции. f^* — реализованное в данный момент времени значение параметра среды. 1 — существующие фенотипы, 2 — размножающиеся в данный момент времени фенотипы, 3 — потомки размножающихся фенотипов.

любой фактор среды, обеспечивающий его потребление особями популяции (например, температуру, влажность и т.п.). На множестве S задана функция распределения вероятности выбора s -го значения параметра среды $V(s, c^R)$, удовлетворяющая условиям нормирования (в задаче данного уровня ρ_μ неизменно и поэтому может быть принято равным единице)

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

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.

Популяция состоит из особей различных фенотипов (множество F). Моделируемый фенотипический признак — способность размножаться при реализации определенного значения параметра среды. Каждому реализующемуся в момент времени t элементу s множества S (параметру среды) соответствует свой элемент f множества F (фенотип), для особи которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения.

В каждый момент времени число особей популяции равно $N(t)$. Все особи распределены по F фенотипам. Количество особей фенотипа f равно $n(t, f)$, т.е. $N(t) = \sum n(t, f)$ (рис. 1, 1).

При реализации в момент времени t элемента s^* множества S размножается группа фенотипов (рис. 1, 2) вокруг фенотипа f^* , в наибольшей степени соответствующего реализованным условиям среды. 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 неко-

торой функции $A(f, s^*, c^A)$, определенной для всех элементов $s^* \in S$ и удовлетворяющей условиям

$$\forall f \in F, s^* \in S : 0 \leq A(f, s^*, c^A) \leq 1; \quad (2)$$

$$A(f^*, s^*, c^A) = 1$$

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 индивидуальной толерантности особей в популяции.

Размножающиеся в каждый момент времени особи производят потомков различных фенотипов. Потомство каждого размножающегося фенотипа f^* (рис. 1, 3) 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 (1), 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 показателем разнообразия потомков на каждом шаге развития популяции. Показатели разнообразия размножающихся (σ^A) и рождающихся (σ^B) фенотипов формируют в ходе эксперимента общее фенотипическое разнообразие популяции. Наиболее лабильным параметром, который позволяет популяции быстро “настраивать” свое разнообразие в соответствии с условиями среды, можно считать разнообразие

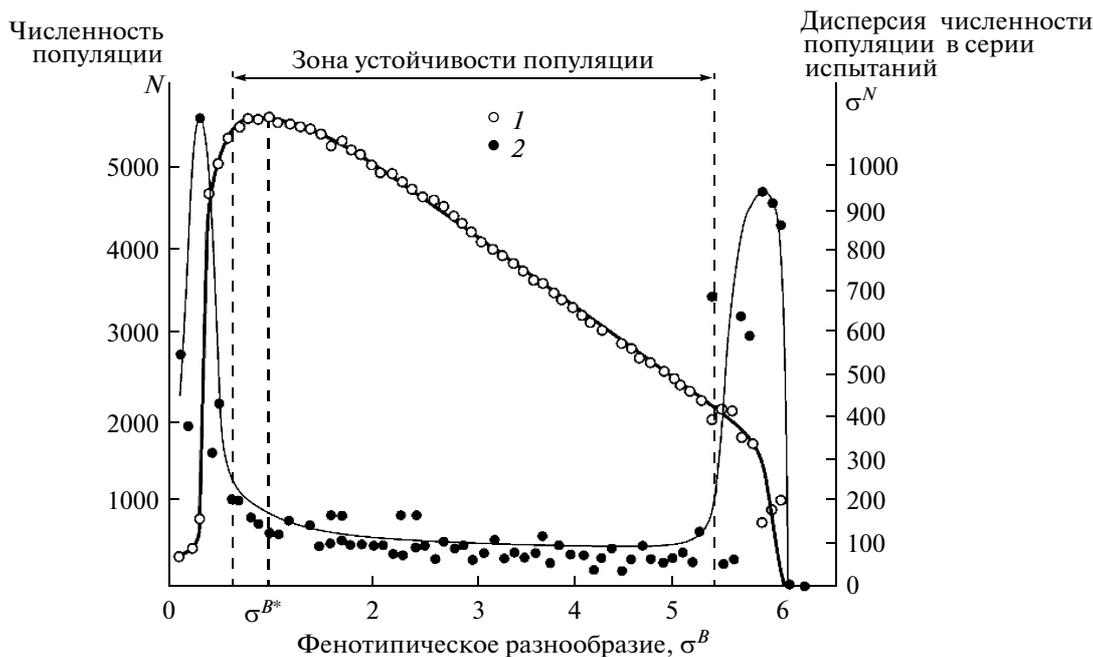


Рис 2. Пример возникновения оптимального значения фенотипического разнообразия (σ^{B*}) в серии испытаний. 1 – средние значения численности популяции, 2 – дисперсия численности популяции (показатель амплитуды колебаний численности в разных сериях испытаний).

рождающихся в каждый момент времени потомков. 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^* в соответствии с распределениями (2), (3) и зависимостью (4) рассчитывается 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.

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^* (рис. 2). Значение N^* и соответствующее ему значе-

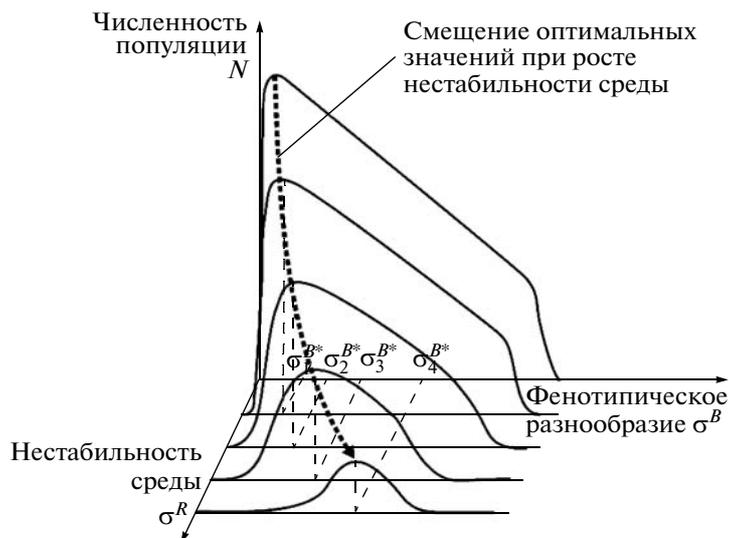


Рис. 3. Увеличение оптимальных значений внутривидового разнообразия и снижение максимальной численности популяции при росте неустойчивости среды.

ние параметра σ^B зависят также от стабильности среды σ^R (рис. 3). 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, которое в задаче этого уровня было принято равным единице, а в задаче следующего уровня соответствует значению параметра ρ_μ .

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 внутривидового фенотипического разнообразия. Его можно сопоставить с шириной ее экологической ниши, а разнообразие размножающихся фенотипов (показатель ширины зоны индивидуальной толерантности) – с внутривидовым компонентом ниши (Пианка, 1981).

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 (6)

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

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 (что эквивалентно задаче

максимизации суммарной биомассы сообщества при установленном объеме ресурса). При этом предполагается, что у Ω имеются два свободных параметра: M – количество подсистем (т.е. 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 так:

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

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

Целевая функция системы верхнего уровня Ω может быть представлена в виде

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

где $\beta_{1\mu}$ – затраты на “содержание” одной особи μ -й популяции; ϕ_μ – функция “штрафа” за отклонение μ -й популяции от оптимальной численности (N_μ всегда ниже N_μ^*), которую можно интерпретировать как рост дополнительных затрат на межви-

довую конкуренцию или на компенсацию отклонений плотности популяции от оптимальных значений (например, из-за того, что особи должны тратить дополнительные силы на поиски партнера).

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

Постановка и решение иерархической задачи. Общий вид двухуровневой иерархической модели:

$$L_2(U_2, U_1) \longrightarrow \underset{U_2}{\text{extr}} \quad L_1(U_1, U_2) \longrightarrow \underset{U_1}{\text{extr}}$$

$$\omega_2(U_2, U_1) \leq 0 \quad \omega_1(U_1, U_2) \leq 0,$$

где L_2 – целевая функция верхнего уровня (9), ω_2 – ограничение верхнего уровня (8), U_2 – количество подсистем нижнего уровня (M), L_1 – целевая функция нижнего уровня (6), ω_1 – ограничение нижнего уровня (количество ресурса, выделенного популяции верхним уровнем), U_1 – значение фенотипического разнообразия рождающихся или размножающихся особей (σ^B, σ^A).

Такая постановка задачи принципиально отличается от упомянутых выше подходов к анализу экстремальных принципов организации биоразнообразия, рассматривающих задачи только на одном уровне.

В поставленной нами иерархической задаче мы сталкиваемся со случаем игры с непротивоположными интересами (Гермейер, 1976), т.е. целевая функция всей системы отличается от целевых функций ее подсистем. Анализ такой модели в настоящее время возможен лишь с использованием принципа “строгой подчиненности” (Фаткин, 1972), в соответствии с которым подсистемы, имея свои целевые функции и не имея возможности предугадывать решения верхнего уровня, вынуждены экстремизировать свои параметры в условиях, определяемых верхним уровнем, задача которого является задачей всей системы, а задачи нижнего уровня решаются ее подсистемами.

Реализовать принцип строгой подчиненности возможно в виде итерационного процесса:

1. Каждая из популяций потребляет весь ресурс, выделенный ей верхним уровнем, и стремится достигнуть максимальной численности $N_\mu^*(\rho_\mu, \sigma^R)$, устанавливая для этого свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне (σ^{B*}).

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

3. Верхний уровень, учитывая установленные на нижнем уровне значения численности популяций,

определяет такое число популяций M , при котором затраты на их поддержание минимальны.

4. В соответствии с выбранным числом популяций M , верхний уровень выделяет каждой популяции часть общего ресурса ρ_μ .

5. Возвращение к шагу 1.

Однако и 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 так:

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

Тогда целевая функция (9) 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

$$\varphi(N, N^*) = \beta_2(N^* - N)^2.$$

Следовательно, целевая функция верхнего уровня может быть записана таким образом

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

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

$$N^*(R/M, \sigma^R) \longrightarrow \max_{\sigma^B} N(R/M, \sigma^R, \sigma^B). \quad (12)$$

Таким образом, верхний уровень минимизирует “затраты” – целевую функцию E (11) при ограничении (10), а нижний максимизирует численность (12). По сути, речь идет о максимальной эффективности использования ресурса биосистемами (далее для краткости критерий оптимальности обозначен как “эффективность”).

Решение такой двухуровневой задачи 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) дают нам такую информацию. Однако для простоты решения данной задачи мы без потери

общности можем предположить линейность функции N^* относительно ее переменных

$$N^* = \alpha_1 R/M - \alpha_2 \sigma^R. \quad (13)$$

Используя соотношение (13) в (11), получим задачу оптимизации верхнего уровня только в его терминах. Это позволяет без особого труда решить данную задачу.

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

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).

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Вопрос заключался в том, могут ли существовать оптимальные (соответствующие максимальной эффективности) значения внутривидового разнообразия и видового разнообразия в сообществе, и как они зависят от параметров среды и свойств самих биосистем.

Оптимальные значения разнообразия существуют как на популяционном, так и на биоценотическом уровнях. Пример возникновения оптимального разнообразия в модельной популяции показан на рис. 2.

Отметим, что возможны и совершенно другие механизмы возникновения оптимальных уровней разнообразия. Например, формирование оптимального значения числа видов, максимизирующего эффективность “экосистемного функционирования”, может происходить за счет баланса положительного и отрицательного эффектов от роста разнообразия: по мере увеличения числа видов вначале экосистемное функционирование повышается за счет эффекта комплементарности локальных ниш и более полного использования ресурсов, но в какой-то момент начинает снижаться в силу усиления межвидовой конкуренции (Bond, Chase, 2002).

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:

– при уменьшении степени стабильности среды оптимальные значения внутривидового разнообразия растут (рис. 3), а оптимальное число видов уменьшается, эффективность биосистем на обоих уровнях снижается; при увеличении степени стабильности среды, 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.

Вывод об увеличении внутривидового разнообразия в нестабильной среде соответствует идее МакАртура (MacArthur, 1955) о том, что ширина экологической ниши связана со степенью стабильности популяции (более стабильные популяции могут иметь более узкие ниши). К сходным выводам пришел Длусский (1981), дополнив модель Мэя и Мак-Артура (May, MacArthur, 1972) показателем изменчивости среды. Его рассуждения показывают, что число видов, потребляющих один ресурс, зависит не только от количества этого ресурса, но и от степени варибельности среды: чем сильнее меняется среда, тем больше должно быть расстояние между центрами ниш видов, что должно приводить к сокращению числа видов. Первоначальная идея МакАртура (MacArthur, 1955) получила 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). Отрицательная корреляция между диапазоном среднемесячных температур и видовым богатством была выявлена на примере птиц, млекопитающих и моллюсков (MacArthur, 1975), однако строгого эмпирического подтверждения эта гипотеза пока не нашла (Vázquez, Stevens, 2004).

Норберг с соавт. (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 “размывается” 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 Длусского (1981), с другой – о росте видового разнообразия внутри гильдии.

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

На основании противоположной реакции оптимальных значений разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях при изменении

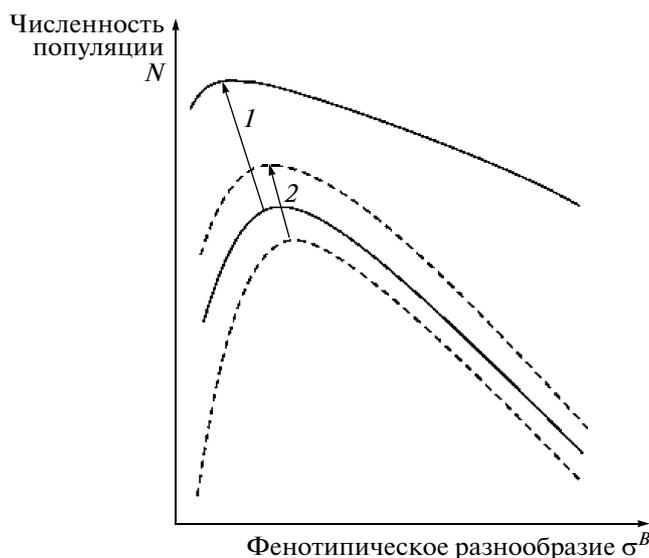


Рис. 4. Изменения оптимального уровня внутривидового разнообразия и эффективности популяции: 1 — при увеличении максимальной скорости роста популяции; 2 — при расширении зоны экологической толерантности особей.

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 некоторые данные об экспериментальных травянистых сообществах: а) результаты экспериментов Тильмана с соавт. (Tilman *et al.*, 2006), в которых по мере увеличения видового разнообразия экосистемные процессы стабилизировались (межгодовые колебания суммарной биомассы сообщества уменьшались), а изменчивость биомассы отдельных популяций, наоборот, нарастала; б) результаты экспериментов Пфистерера и Шмида (Pfisterer, Schmid, 2002), которые показывают, что экспериментальные сообщества, состоящие из большего числа видов характеризуются большей биомассой, но меньшей устойчивостью к засухам, по сравнению с образцами из меньшего числа видов (т.е. разнообразие видов позволяет более эффективно использовать ресурсы среды, но не помогает противостоять колебаниям условий среды).

Оптимальные значения разнообразия зависят от параметров модельных популяций — разнообразия

размножающихся в каждый момент времени фенотипов (ширины зоны индивидуальной толерантности), максимальной скорости роста популяции и коэффициента смертности². Прогрессивные изменения любого из этих параметров при сохранении неизменными всех остальных можно интерпретировать как повышение эволюционного уровня организмов. Такие изменения ведут к качественно одинаковому результату — снижению значений оптимального внутривидового разнообразия, увеличению эффективности популяций (рис. 4) и к росту оптимальных значений видового разнообразия. Таким образом, можно предположить, что повышение эволюционного уровня организмов может способствовать росту видового разнообразия в сообществах.

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

² 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.

разнообразия предсказать трудно, так как он зависит от конкретного соотношения параметров популяций.

Возникновение оптимальных значений внутри-популяционного и видового разнообразия в нашей модели, не учитывающей явлений 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 сообществах³. Например, явления быстрого видообразования на островах и в других изолированных местообитаниях в “ненасыщенной” (обедненной) биотической среде часто интерпретируются как результат отсутствия конкуренции. Другая группа сообществ, где можно найти многочисленные примеры формирования внутривидовых экологических форм, относится к экстремальным условиям. Чернов (2005) называет интенсивное формо- и видообразование в этих условиях компенсацией недостатка видового разнообразия. Принцип оптимального разнообразия позволяет интерпретировать эти процессы как движение сообщества к оптимальным уровням разнообразия при недостатке видов и может быть одним из объяснений симпатрического существования экологических видов-двойников, труднообъяснимого с помощью понятий конкуренции и разделения ниш в сообществе. Как отмечает 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.

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. Этот вывод в самом общем виде соответствует некоторым эмпирическим закономерностям распределения разнообразия в разных типах экосистем и климатических

условий⁴ (Пианка, 1981; Одум, 1986; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989), что позволяет нам принять принцип оптимального разнообразия биосистем в качестве рабочей гипотезы.

ВЫВОДЫ

Разработанная иерархическая двухуровневая (популяции—сообщество) оптимизационная модель позволяет качественно оценить возможные направления изменения оптимальных уровней разнообразия на популяционном (внутрипопуляционное фенотипическое разнообразие) и ценотическом (число видов) уровнях в зависимости от свойств видов и характеристик среды (интенсивность потока ресурса и степень его стабильности). При этом показатели разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях рассматриваются как характеристики единой иерархической системы. Адаптация биосистем к условиям среды заключается в оптимизации разнообразия на обоих уровнях в ходе их взаимодействия. Сходство результатов моделирования с рядом известных эмпирических закономерностей распределения разнообразия позволяет принять принцип оптимального разнообразия биосистем в качестве рабочей гипотезы.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие”

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 4. С. 499–508.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55. № 1. С. 70–77.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 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. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125. № 4. С. 337–348.
- Гермейер Ю.Б. Игры с непротивоположными интересами. М.: Наука, 1976. 328 с.

³ В последнее время стала пользоваться популярностью гипотеза нейтральности (функциональной эквивалентности) Хаббела (Hubbel, 2001, 2005), в которой основным механизмом формирования видового разнообразия считается баланс скоростей видообразования, вымирания и расселения видов (как отмечает сам автор, по аналогии с классической моделью равновесия МакАртура-Уилсона в островной биогеографии).

⁴ 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 (Mittelbach *et al.*, 2001).

- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Длусский Г.М.* Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Левич А.П.* Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования // Успехи соврем. биологии. 2004. Т. 124. № 6. С. 3–21.
- Левченко В.Ф.* Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Ин-т эволюц. физиологии и биохимии РАН, 2003. 164 с.
- Одум Ю.П.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Павлов Д.С., Букварева Е.Н.* Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестн. РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Северцов А.С.* Микроэволюция и филогенез // Эволюционная биология: Матер. конф. "Проблема вида и видообразования". Т. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2001. С. 89–105.
- Фаткин Ю.М.* Оптимальное управление в иерархических структурах // ДАН СССР. 1972. Т. 202. № 1. С. 1972–1975.
- Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л.* Экстремальные принципы в математической биологии // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123. № 2. С. 115–137.
- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. 432 с.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N. et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services // Ecol. Lett. 2006. V. 9. P. 1146–1156.
- Bond E., Chase J.* Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales // Ecol. Lett. 2002. V. 5. P. 467–470.
- Bulte E., Hector A., Larigauderie A.* EcoSERVICES: Assessing the impacts of biodiversity changes on ecosystem functioning and services. DIVERSITAS Report № 3. 2005. 40 p.
- Hector A., Joshi J., Lawler S.P. et al.* Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning // Oecologia. 2001. V. 129. P. 624–628.
- Hooper D.U., Chapin F.S.I., Ewel J.J. et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research // Ecol. Monographs. 2005. V. 75. P. 3–35.
- Hubbell S.P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princet. Univ. Press, 2001. 448 p.
- Hubbell S.P.* Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // Functional Ecol. 2005. V. 19. P. 166–172.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // Science. 2001. V. 294. P. 804–808.
- Lurie D., Valls J., Wagensberg J.* Thermodynamic approach to biomass distribution in ecological systems // Bull. Mathem. Biol. 1983. V. 45. № 5. P. 869–872.
- MacArthur R.H.* Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // Ecology. 1955. V. 36. P. 533–536.
- MacArthur R.H.* Geographical ecology. N.Y.: Harper, Row, 1972. 269 p.
- MacArthur J.W.* Environmental fluctuations and species diversity // Ecology and evolution of communities / Eds Gogy M.L., Diamond J.M. Cambridge; Massachusetts: Belknap, 1975. P. 74–80.
- May R.M., MacArthur R.H.* Niche overlap as a function of environmental variability // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1972. V. 69. № 5. P. 1109–1113.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M. et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity? // Ecology. 2001. V. 82. № 9. P. 2381–2396.
- Naeem S., Loreau M., Inchausti P.* Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework // Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives / Eds Loreau M., Naeem S., Inchausti P. Oxford: Oxf. Univ. Press, 2002. P. 3–11.
- Norberg J., Swaney D.P., Dushoff J. et al.* Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: A theoretical framework // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. № 20. P. 11376–11381.
- Pfisterer A.B., Schmid B.* Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning // Nature. 2002. V. 416. P. 84–86.
- Spehn E.M., Hector A., Joshi J. et al.* Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands // Ecol. Monographs. 2005. V. 75. № 1. P. 37–63.
- Symstad A.J., Chapin III F.S., Wall D.H. et al.* Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning // BioScience. 2003. V. 53. № 1. P. 89–98.
- Tilman D.* Causes, consequences and ethics of biodiversity // Nature. 2000. V. 405. P. 208–211.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H.* Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment // Nature. 2006. V. 441. P. 629–632.
- Vazquez D.P., Stevens R.D.* The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence // Am. Natur. 2004. V. 164. № 3. P. E1–E19.
- Wagensberg J., Valls J.* The [extended] maximum entropy formalism and the statistical structure of ecosystems // Bull. Mathem. Biol. 1987. V. 49. № 5. P. 531–538.

Two-Level Hierarchical Model of Optimum Biological Diversity**G. M. Aleshchenko*, E. N. Bukvareva******Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, MSU, Leninskie Gory, Moscow, 119899, Russian Federation.****A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninskij prosp. 33, Moscow, 119071, Russian Federation**E-mail: bukvareva@mail.ru*

Abstract—In order to analyze the possible mechanisms of optimization of biodiversity, the two-level hierarchical model was developed and studied. The lower level subsystems are interpreted as the populations and the upper level is considered as the community of one trophic level consisting of these populations. The indexes at the population level (phenotypic diversity) and at the community level (the number of species) were considered as the characteristics of an integrated hierarchical system. The adaptation of biosystems to environmental conditions occurs through the optimization of diversity at the population and community levels during their interaction. The criteria of optimization used in the lower and upper levels correspond to maximal efficiency of resource utilization by biosystems. The results of modeling correspond to a known empirical biodiversity pattern that allows the use of the optimal diversity principle as an additional mechanism of its formation at the population and cenosis levels.