

Е. Н. БУКВАРЕВА, Г. М. АЛЕЩЕНКО

Принцип оптимального разнообразия биосистем

Предлагается принцип оптимального разнообразия биосистем, в соответствии с которым оптимальные уровни разнообразия биосистем соответствуют их максимальной жизнеспособности (сминимальной вероятности вымирания). Разработана и исследована математическая модель оптимального разнообразия двухуровневой биологической системы, в которой рассматривается взаимодействие нижнего и верхнего уровней. Подсистемы нижнего уровня интерпретируются как популяции, верхний уровень - как сообщество одного трофического уровня, состоящее из этих популяций. Используемые на верхнем и на нижнем уровнях критерии оптимизации соответствуют максимальной эффективности использования ресурсов биосистемами. Анализ двухуровневой модели позволяет сделать следующие выводы: оптимальное внутривидовое разнообразие снижается по мере стабилизации среды и не зависит от интенсивности поступления ресурса; оптимальное видовое разнообразие (число популяций в сообществе) и соответствующее ему значение суммарной численности (биомассы) растут по мере увеличения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса.

Вопрос о том, как биологическое разнообразие связано с жизнеспособностью, устойчивостью, продуктивностью и другими важнейшими характеристиками биосистем, а также с условиями среды, в которой они существуют, важен как с теоретической, так и с практической точки зрения. Выявление возможных механизмов этой связи необходимо для объяснения наблюдаемых закономерностей распределения биоразнообразия и изучения механизмов его формирования в разных природных условиях. В практическом аспекте это важно для прогнозирования реакции биоты на антропогенные изменения среды и для разработки методов компенсации этих воздействий.

Роль биологического разнообразия в поддержании функций экосистем (в первую очередь - их продуктивности и устойчивости) в последние два десятилетия стала одной из центральных тем экологии (обзоры экспериментов и теоретических моделей: Hector et al, 2001; Johnson et al, 1996; Loreau, 2000; Peterson et al, 1998; Schwartz et al, 2000; Tilman, 1999). Выделяются две основные группы характеристик сообществ, связанные с их разнообразием: а) эффективность выполнения ими экологических функций (в качестве показателей экологических функций чаще всего рассматриваются продуктивность и суммарная биомасса сообщества); б) устойчивость выполнения функций и самих экосистем.

Несмотря на некоторую противоречивость экспериментальных данных, их интерпретаций и теоретических моделей, к сегодняшнему дню результаты исследований можно суммировать следующим образом:

- большинство исследований показывают положительную связь между разнообразием сообществ и эффективностью и стабильностью их экологических функций, однако в ряде экспериментов и в некоторых сообществах это правило не выполняется;
- зависимость эффективности и стабильности экологических функций от биоразнообразия как правило имеет асимптотический вид (рис.1) - экологические функции почти не снижаются (слабо снижаются) при сокращении разнообразия примерно до половины его максимальных значений; при дальнейшем сокращении разнообразия происходит быстрая деградация функций (Hector et al, 2001; Schwartz et al, 2000).

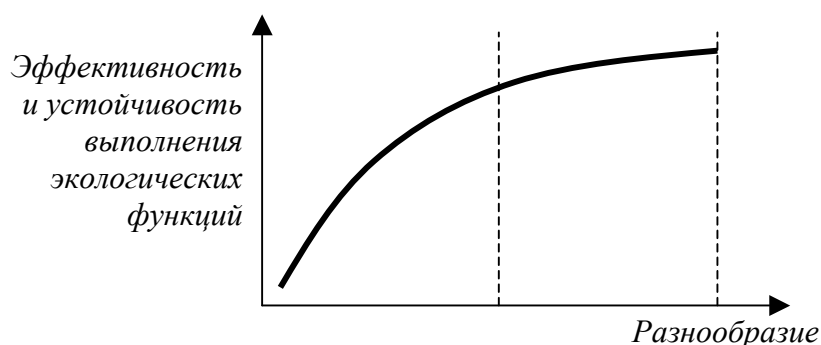


Рис. 1. Обобщенный вид зависимости экологических функций сообществ от их разнообразия (по материалам обзоров литературы).

Существенной трудностью в выявлении связи между биоразнообразием и функционированием экосистем является то, что до сих пор нет единого мнения о том, какова направленность этих связей. Как сформулировал этот вопрос D. Tilman (1999), исследовавший сообщества травянистых растений: зависит ли разнообразие сообществ растений от их продуктивности, или продуктивность зависит от разнообразия, или эта связь двунаправленная? На то, что изменение биоразнообразия может быть как причиной, так и следствием изменений продуктивности и стабильности сообществ указывают и другие авторы (Huston, 1997; Loreau et al, 2001; Worm B., Duffy J.E., 2003).

Зависимость биоразнообразия (в большинстве случаев - видового разнообразия) от различных факторов среды (географической широты, высоты над уровнем моря, глубины водоема, средней температуры, влажности, обеспеченности питательными веществами и др.) общеизвестна и вошла в учебники по экологии (см. например, Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Лебедева, Криволицкий, 2002).

Все многообразие вкратце очерченных выше вопросов в обобщенном виде можно свести к следующей схеме (рис. 2):

- взаимосвязи трех основных характеристик биосистем: их внутреннего разнообразия, интенсивности вещественно-энергетических процессов и устойчивости;
- зависимости этого комплекса от факторов среды, которые можно свести к двум основным характеристикам - интенсивности потока ресурса в среде и степени ее стабильности.

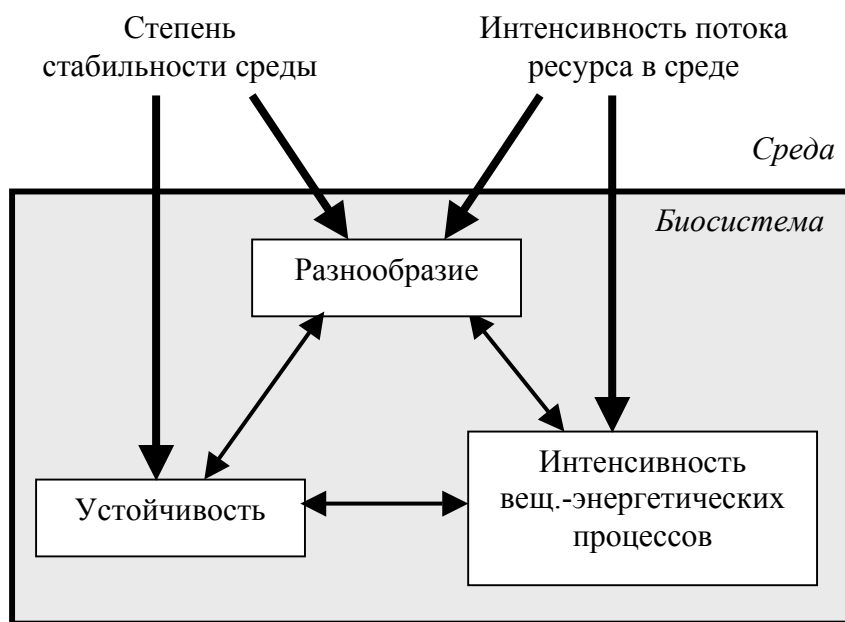


Рис. 2. Схема связей разнообразия с основными характеристиками биосистемы и среды

ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ПРИНЦИПЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Существенную пользу в исследованиях связи разнообразия биосистем с их устойчивостью, продуктивностью и условиями среды, на наш взгляд, может принести использование экстремальных принципов. Согласно им, реализуются лишь те состояния систем (или системы стремятся к таким состояниям), в которых значение характеристики, определяющей развитие системы, является экстремальным (максимальным или минимальным)¹.

¹ Эта функция (характеристика) называется целевой функцией, критерием оптимизации или критерием эффективности.

Экстремальные принципы получили широкое распространение в биологии. Есть немало примеров их удачного использования для объяснения наблюдаемых закономерностей в физиологии, биохимии, эмбриологии, теории эволюции, динамике популяций, экологии (Розен, 1969; Ханин и др., 1978; Фурсова и др., 2003). Однако в области изучения биоразнообразия возможности этого метода, на наш взгляд, до сих пор использовались крайне слабо.

Подчеркнем сразу, что в данной публикации мы не рассматриваем процессы повышения уровня организации биосистем и их усложнения в ходе эволюции. Нас интересует адаптация биосистем определенного уровня организации к разным условиям среды.

При использовании экстремальных принципов в исследовании биоразнообразия возможны два основных подхода.

Один подход основывается на предположении, что максимизируется собственно разнообразие элементов биосистемы (ее сложность)². Предложены энтропийный экстремальный принцип для сообществ (Левич, Алексеев, Рыбакова, 1993; Левич, Алексеев, 1997) и принцип максимального разнообразия (максимальной энтропии) биомассы особей в популяции (Lurie, Valls, Wagensberg, 1983; Wagensberg, Valls, 1987). В первом случае предполагается максимизация сложности сообщества при установленных предельных объемах потребления ресурсов разными видами, во втором – максимизация разнообразия биомассы особей в популяции 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 другой подход, который можно назвать принципом оптимального разнообразия. В основе этого принципа лежит предположение о том, что биоразнообразие связано с некоторыми фундаментальными характеристиками биосистем, определяющими их жизнеспособность (вероятность выживания). Эти жизненно важные характеристики биосистемы стремятся экстремизировать (максимизировать или минимизировать) в ходе своего развития. При этом устанавливается такой уровень разнообразия элементов биосистемы, который соответствует экстремуму избранной жизненно важной характеристики и максимальной жизнеспособности биосистемы. Этот уровень разнообразия является оптимальным.

Проиллюстрировать этот подход можно с помощью графика на рис. 3. Разнообразие D связано с некоторой интегральной характеристикой биосистем G , которую можно назвать «жизнеспособностью». При оптимальном уровне разнообразия D^* жизнеспособность биосистемы максимальна, а снижение или увеличение разнообразия по сравнению с этим значением ведет к снижению жизнеспособности. Эта зависимость предполагает существование кроме оптимального значения, также критических (предельно допустимых) уровней разнообразия. При снижении жизнеспособности биосистемы до определенного критического уровня G_0 система перестает существовать (разрушается, превращается в другую систему). Это значение соответствует уровням разнообразия системы D_0' и D_0'' , которые являются предельно допустимыми (критическими) уровнями. Если разнообразие системы выходит за пределы критических значений, система разрушается (превращается в другую систему).

² С общих позиций разнообразие определяется числом типов систем данного класса, а сложность структуры системы - числом ее элементов и их связей друг с другом (Флейшман, 1982). При рассмотрении иерархических систем понятия разнообразия и сложности, используемые для характеристики системы в целом, оказываются практически идентичными, так как разнообразие элементов нижнего иерархического уровня определяет сложность следующего иерархического уровня.

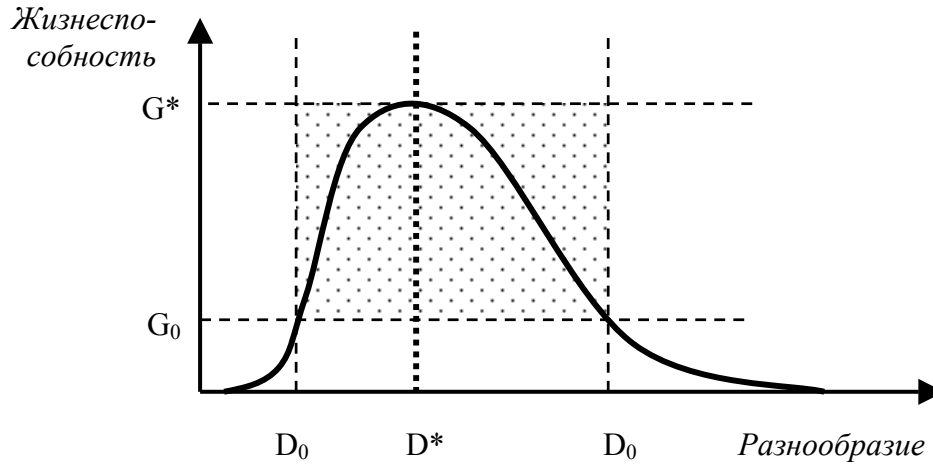


Рис. 1. Оптимальное и критические значения разнообразия биосистем. D^* - оптимальное значение разнообразия; D_0 - критические значения разнообразия; G_0 - критическое значение жизнеспособности; G^* - максимальная жизнеспособность; штриховка – область существования системы.

В ходе своего развития система стремится достигнуть состояния с максимальной жизнеспособностью и оптимальным разнообразием (G^*, D^*). При изменении условий среды система, адаптируясь к ним, изменяет свои параметры, в силу чего оптимальное значение ее разнообразия также может меняться (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.

Возможность использования принципа оптимального разнообразия при моделировании биосистем была продемонстрирована нами на примере моделей биосистем двух типов – статистических и структурных (в соответствии с обозначениями двух способов образования управляющей системы верхнего уровня А. А. Ляпуновым, 1980), которые в рамках экологических проблем можно интерпретировать как модели фенотипического разнообразия популяции (Алещенко, Букварева, 1991 а, б) и оптимального числа видов в сообществе одного трофического уровня (Алещенко, Букварева, 1991 б, 1994). Исследование этих моделей показало, что в биосистемах разных иерархических уровней могут существовать оптимальные уровни разнообразия: в модели популяции формируется оптимальное фенотипическое разнообразие при котором минимальны удельные затраты ресурса или максимальна численность популяции; в модели сообщества устанавливается оптимальное число видов, при котором минимальны общие затраты ресурса. Используемые в этих моделях критерии оптимизации (максимальная численность популяции или минимальные общие затраты ресурса сообществом) могут служить оценками жизнеспособности биосистем. Также был получен, как нам представляется, интересный вывод о том, что при изменении степени стабильности среды оптимальные уровни разнообразия в популяциях и сообществах изменяются противоположным образом (рис.4): при дестабилизации среды оптимальное внутрипопуляционное разнообразие повышается, а оптимальное число видов падает (при таком поведении нижних трофических уровней структура многоуровневого сообщества становится менее иерархичной).

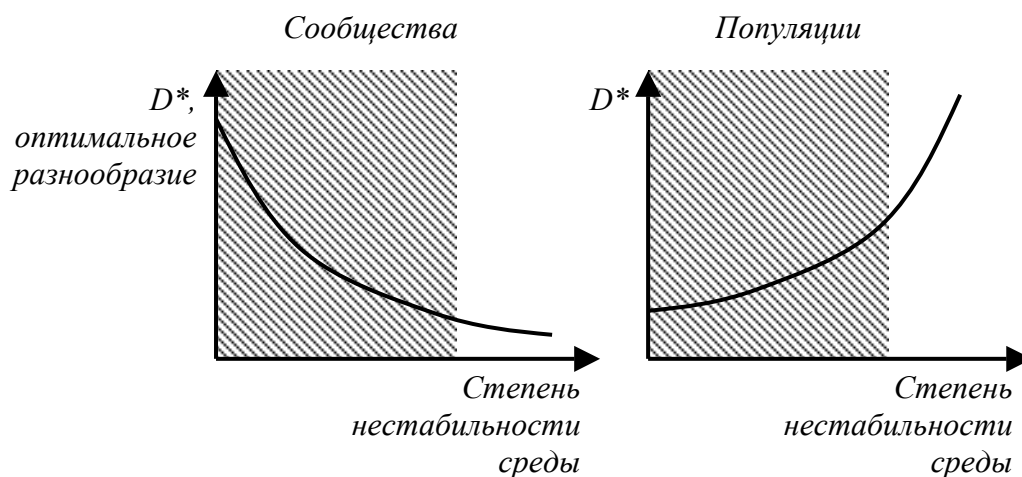


Рис.4. Изменения оптимальных уровней разнообразия в сообществах и популяциях в зависимости от степени стабильности среды (штриховкой показаны области существования систем).

ОПТИМАЛЬНЫЕ УРОВНИ РАЗНООБРАЗИЯ В ДВУХУРОВНЕВОЙ МОДЕЛИ «ПОПУЛЯЦИИ – СООБЩЕСТВО».

В качестве следующего шага нами разработана математическая модель двухуровневой системы, в которой рассматривается взаимодействие нижнего (популяций) и верхнего (сообщества) уровней.

Рассмотрим сообщество S , состоящее из G популяций и существующее в стационарной случайной среде.

Среда характеризуется интенсивностью потока ресурса R и некоторым параметром, который можно интерпретировать как характеристику ресурса (например, длина световой волны, размер добычи и т.п.) или фактор среды, обеспечивающий его потребление (например, температура, влажность и т.п.). Для простоты дальнейших рассуждений будем считать этот параметр характеристикой ресурса. В каждый момент времени реализуется некоторое значение параметра среды в соответствии с заданным законом распределения плотности вероятности реализации его значений. Дисперсия этого распределения σ_R^2 определяет степень стабильности (нестабильности) среды.

На популяционном уровне использовалась разработанная ранее модель (Алещенко, Букварева, 1991 а, б, 1994). Популяция состоит из особей различных фенотипов. Фенотипический признак – способность особей размножаться при реализации различных значений параметра среды (рис. 5).

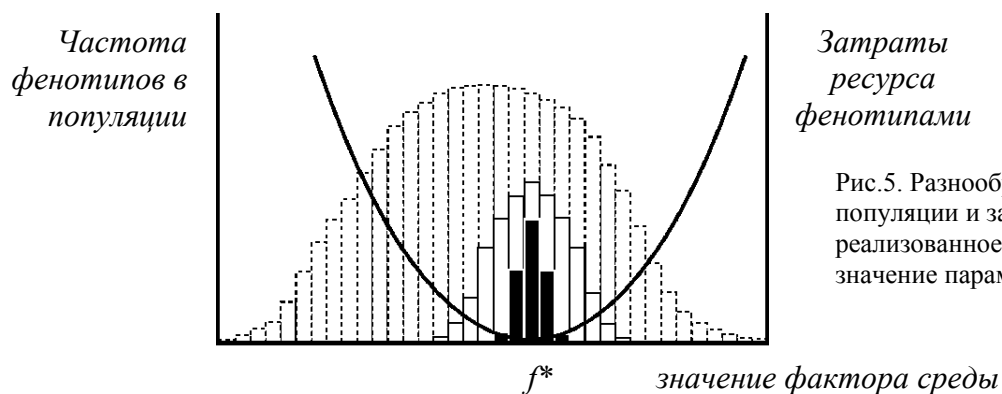


Рис.5. Разнообразие фенотипов в популяции и затраты ресурсов ими. f^* - реализованное в данный момент времени значение параметра среды.

- ⋯ – существующие фенотипы,
- – размножающиеся в данный момент времени фенотипы,
- – потомки размножающихся фенотипов,
- ∪ – затраты ресурса фенотипа f^* при отклонении среды от значения f^* .

В каждый момент времени реализованному значению среды f^* соответствует свой фенотип, для особей которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения. В этот момент времени размножается группа фенотипов вокруг него. 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 затраты ресурса им. Значение дисперсии распределения размножающихся в каждый момент времени фенотипов можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности особей к изменению параметра среды. Значение дисперсии распределения рождающихся в каждый момент времени фенотипов служит показателем уровня разнообразия, воспроизводимого популяцией на каждом шаге своего развития. В ходе вычислительного эксперимента популяция вымирает или достигает некоторой стационарной численности с определенным фенотипическим разнообразием (его показателем является дисперсия распределения существующих фенотипов) и уровнем потребления ресурса.

В качестве целевой функции (критерия оптимизации) для популяции используется максимум ее численности при установленном объеме доступного ресурса (что эквивалентно задаче минимизации удельных затрат ресурса при установленной численности). Популяция стремится достигнуть максимальной численности и устанавливает свое внутреннее разнообразие на том уровне, при котором это возможно. При увеличении или уменьшении разнообразия особей в популяции (отклонении от оптимального уровня разнообразия) происходит снижение численности или рост затрат ресурса.

При снижении стабильности среды оптимальные значения внутривидового разнообразия увеличиваются (рис. 6). Одновременно снижается максимальная численность или увеличиваются минимальные значения удельных затрат ресурса (в соответствии с избранным критерием оптимизации).

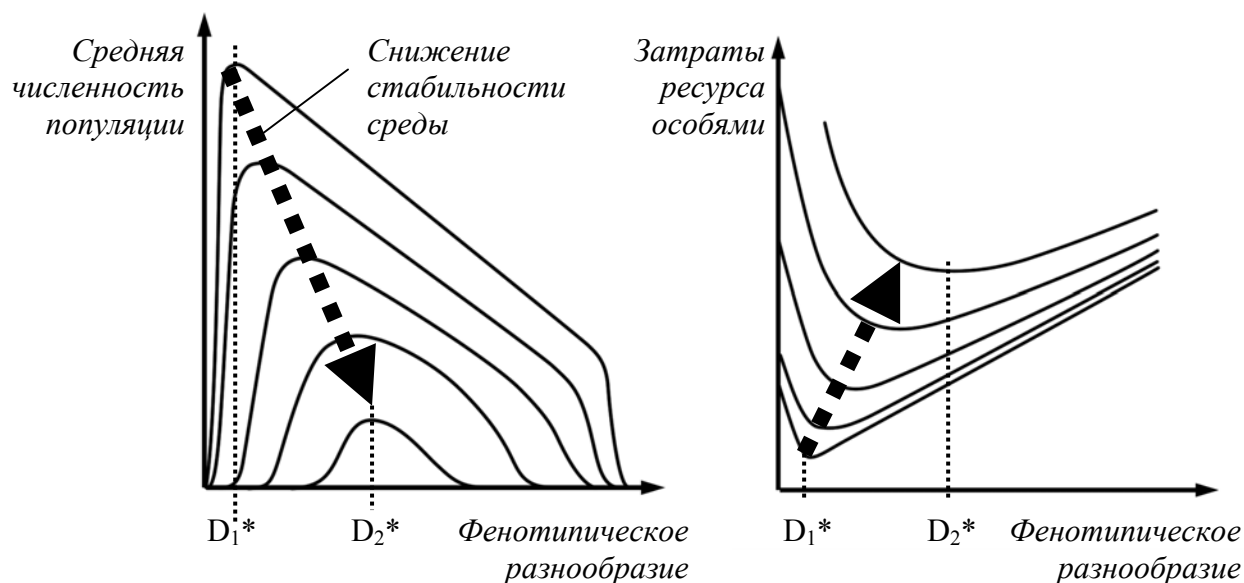


Рис.6. Зависимость средней численности популяции и удельных затрат ресурса от фенотипического разнообразия в средах с разной степенью нестабильности. D^* - оптимальное разнообразие в разных средах.

Таким образом, популяции, адаптированные к менее стабильным средам, характеризуются более высоким внутривидовым разнообразием, а также, в зависимости от критерия оптимизации, либо более высокими затратами ресурса (при одинаковой численности), либо более низкой численностью (при одинаковых затратах ресурса).

На уровне сообщества в качестве целевой функции (критерия оптимизации) использован максимум суммарной биомассы всех популяций при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимума затрат на содержание популяций при условии полного поглощения доступного ресурса.

Формирование оптимальных уровней разнообразия в ходе взаимодействия двух иерархических уровней представляет собой итерационный процесс, схема которого показана на рис. 7.

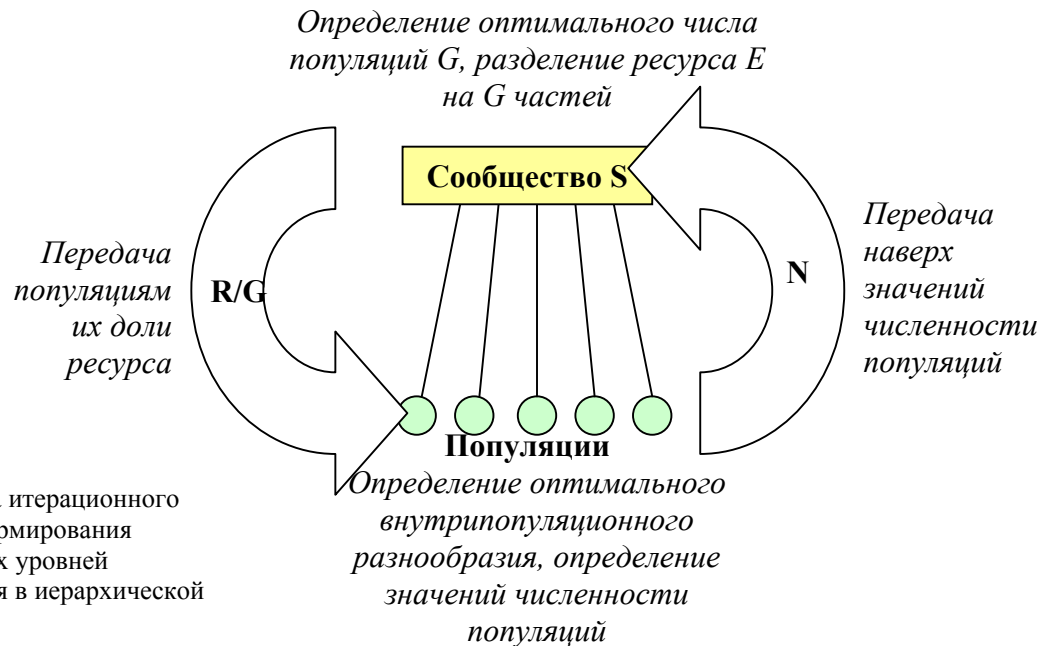


Рис.7. Схема итерационного процесса формирования оптимальных уровней разнообразия в иерархической системе.

Каждая из популяций стремится достигнуть максимальной численности (или плотности в фиксированном объеме среды), устанавливая для этого свое внутреннее разнообразие на оптимальном уровне. Популяция потребляет весь ресурс, выделенный ей верхним уровнем, имеет оптимальное внутреннее разнообразие и достигает максимально возможных в данной среде значений численности $n^*(r, \sigma)$. При вселении в данную среду других популяций, ресурс делится между ними, из-за чего численность (плотность) каждой из них становится ниже максимально возможной. При этом удельные затраты растут за счет дополнительных затрат на конкуренцию и на компенсацию отклонений численности (плотности) от оптимальных значений (например, из-за того, что особи должны тратить дополнительные силы на поиски полового партнера или компенсацию других нарушений структуры популяции при ее разрежении).

На уровне сообщества учитываются установленные на нижнем уровне значения численности популяций и определяется такое число популяций (число видов) G , чтобы суммарная численность (биомасса) особей всех популяций была максимальной при заданном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимизации затрат на их поддержание при условии полного поглощения ресурса.

Если число популяций меньше оптимального, то эффективность использования ресурса низка из-за “неплотной упаковки” отдельных популяций (рис.8). Поскольку мы рассматриваем распределение фенотипов популяции на некотором градиенте фактора среды (ресурса), то это можно интерпретировать как эффект более плотной упаковки экологических ниш. Если допускается перекрытие ниш, эффективность использования ресурса будет расти с ростом числа популяций.

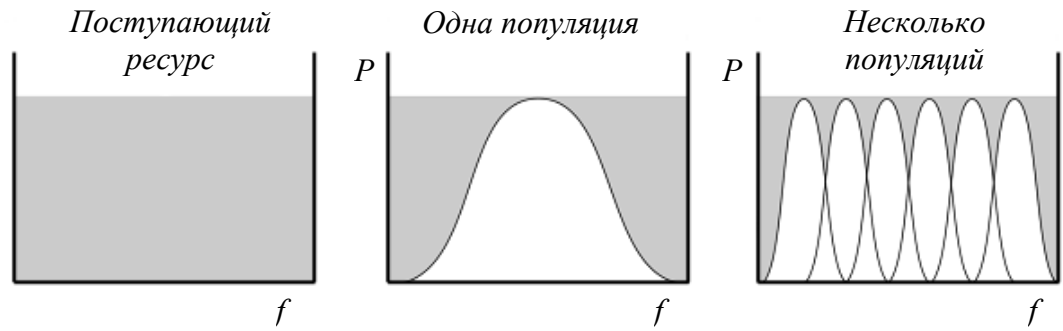


Рис.8. Эффективность использования ресурса одной популяцией и несколькими. P – частота фенотипов в популяции; f – параметр ресурса. Серым цветом обозначен поступающий в среду ресурс, белым – «выращенная» на градиенте ресурса f численность (биомасса). Отношение серого и белого показывает эффективность использования ресурса.

Если число популяций слишком велико, их затраты начинают чрезмерно расти за счет усилий, направленных на компенсацию отклонения реальной численности от желаемой.

Таким образом, устанавливается такое число популяций G , при котором затраты на «содержание» популяций минимальны, а суммарная численность (биомасса) сообщества максимальна. Каждой популяции выделяется часть общего ресурса.

После этого популяции решают свою оптимизационную задачу, исходя из выделенного им ресурса, и т.д.

В формализованном виде задача выглядит следующим образом.

Система S (сообщество), состоящая из набора подсистем (популяций) s_g ($g=1,2,\dots,G$), существует в случайной среде, характеризующейся параметром σ . Каждая из подсистем s_g , используя внутренний параметр p_g , максимизирует свою численность $n_g(r_g, \sigma, p_g)$, где r_g – ресурс, выделяемый S для s_g . Такая задача рассматривалась ранее (Алещенко, Букварева, 1991 а, б, 1994).

На верхнем уровне рассмотрим задачу минимизации системой S затрат на «содержание» своих подсистем s_g , при условии поглощения ими всего имеющегося ресурса R . При этом предполагается, что у S имеются два свободных параметра: G – количество подсистем и N_g – численность подсистемы s_g (которая всегда ниже «комфортной» максимально возможной численности популяции из-за того, что ресурс делится на G частей).

При подобном рассмотрении функционирования системы S мы сталкиваемся со случаем игры с непротивоположными интересами (Гермейер, 1976), то есть 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. Из этого следует иерархичность рассматриваемой задачи: задача верхнего уровня – задача всей системы; задачи нижнего уровня – задачи подсистем.

Определим задачи нижнего и верхнего уровней.

Система определяет количество подсистем G и делит ресурс R , выделяя каждой из подсистем его долю r_g ($\sum_{g=1}^G r_g = R$); целевая функция системы S учитывает «пожелания»

подсистем об их оптимальной численности

$$n_g^*(r_g, \sigma) = \max n_g(r_g, \sigma, p_g). \quad (1)$$

Это и есть совокупность задач подсистемы s_g .

Условие полной переработки ресурса R может быть записано в следующем виде

$$\sum_{g=1}^G C_g N_g = R, \quad (2)$$

где C_g – количество ресурса, перерабатываемое одной особью g -й популяции.

Целевая функция S может быть представлена в виде

$$E = \sum_{g=1}^G b_{1g} N_g + \sum_{g=1}^G f_g(N_g, n_g^*), \quad (3)$$

где b_{1g} – затраты на «содержание» одной особи g -й популяции; f_g – функция «штрафа» за отклонение от оптимальной численности g -й популяции (ее комфортных условий).

Таким образом, задача системы может быть сформулирована следующим образом: минимизировать целевую функцию (3) при выполнении ограничения (2).

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

Пусть каждая из подсистем получает одинаковое количество ресурса $r = R/G$ и, соответственно, устанавливает оптимальную численность $n^*(r, \sigma)$. При этом ограничение (2) может быть переписано в виде

$$CGN = R, \quad (4)$$

а целевая функция (3) примет вид: $E = G(b_1N + f(N, n^*))$, где N – численность каждой популяции, которую «хочет» установить S , 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 линейной окрестности n^* , функцию $f(N, n^*)$ можно представить в виде $f(N, n^*) = b_2(n^* - N)^2$.

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

$$E = G(b_1N + b_2(N - n^*(r, \sigma))^2) \rightarrow \min_{G, N} \quad (5)$$

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

$$n^*(R/G, \sigma) \rightarrow \max_p n(R/G, \sigma, p) \quad (6)$$

Верхний уровень минимизирует «затраты» - целевую функцию E (5) при ограничении (4).

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

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

$$n^* = a_1 R/G + a_2 \sigma \quad (7)$$

Используя соотношение (7) в (5), получим задачу оптимизации верхнего уровня только в терминах этого уровня, что без особых трудов дает возможность найти ее решение.

В данном случае получим $G^* \sim R/\sigma$, где G^* - 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 (2) или (4) в качестве целевой функции, а целевую функцию (3) или (5) в качестве ограничения. Легко показать, что решения эквивалентных задач будут функционально одинаковы.

Для уровня сообщества получены следующие результаты.

1. Оптимальное число популяций в сообществе G^* (оптимальное видовое разнообразие) растет по мере увеличения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса: $G^* \sim R/\sigma$.

2. Максимальное значение суммарной численности (биомассы), соответствующее оптимальному видовому разнообразию, растет по мере стабилизации среды.

Можно показать, что результаты, полученные для одного трофического уровня, качественно верны (в рамках моделируемых механизмов) и для биоценоза в целом. Если рассматривать все трофические уровни, то для каждого из них (после продуцентов)

максимальное доступное для потребления количество ресурса определяется биомассой предыдущего уровня. При стабилизации среды максимальная биомасса на каждом уровне увеличивается, следовательно, при увеличении числа трофических уровней суммарный эффект усиливается – общее число видов растет еще сильнее. Важно и то, что при этом само число трофических уровней может увеличиваться, так как рост максимальных значений биомассы на каждом трофическом уровне при стабилизации среды соответствует сокращению потерь энергии при переходе с одного уровня на другой.

Таким образом, анализ модели взаимодействующих популяционного и биоценотического уровней позволяет сделать следующие выводы:

- оптимальный уровень внутривидового разнообразия снижается по мере стабилизации среды и не зависит от интенсивности поступления ресурса;
- оптимальный уровень видового разнообразия и соответствующее ему значение суммарной численности (биомассы) растут по мере увеличения стабильности среды и интенсивности поступления в среду ресурса.

Таким образом, полученный нами ранее вывод о противоположной реакции оптимального уровня разнообразия на дестабилизацию среды на уровне популяций и сообществ подтвердился.

Качественный характер зависимостей между характеристиками биосистем и среды представлен в табл.1.

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

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

Полученные зависимости оптимальных уровней разнообразия 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. 9).

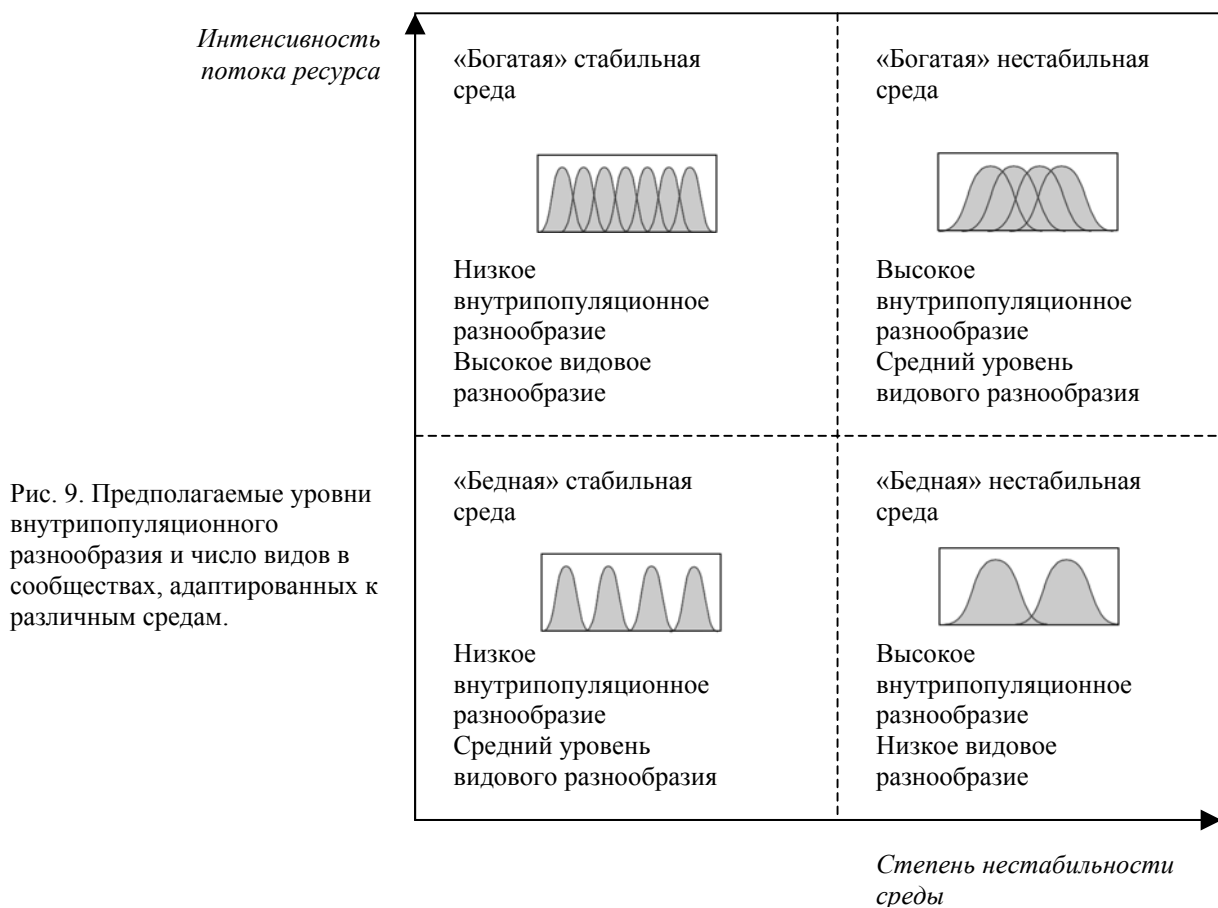


Рис. 9. Предполагаемые уровни внутривидового разнообразия и число видов в сообществах, адаптированных к различным средам.

Если продолжать интерпретацию этих результатов, то можно сделать предположение о разной роли внутривидового и видового разнообразия: основой адаптации сообществ к нестабильности среды является внутривидовое разнообразие, а видовое разнообразие позволяет сообществу в целом более эффективно использовать ресурсы среды 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, 1996), в которых рост видового разнообразия стабилизировал экосистемные процессы (суммарную биомассу сообщества), но не стабилизировал популяционные процессы (межгодовая изменчивость биомассы отдельных популяций не сокращалась).

В рассмотренной модели на нижнем (популяций) и верхнем (сообщества) уровнях используются, по сути, одинаковые критерии оптимизации. Максимизация численности (биомассы) при установленном объеме доступного ресурса и минимизация затрат на поддержание популяций при условии полного поглощения ресурса сводятся к одному - минимизации затрат на создание и поддержание единицы численности (биомассы). То есть речь идет об эффективности использования ресурсов биосистемой: в модельных популяциях и сообществах устанавливается такое оптимальное внутреннее разнообразие, при котором эффективность этих биосистем максимальна. Такой критерий оптимизации для биологических систем представляется довольно правдоподобными. Он непосредственно связан с жизнеспособностью биосистем. Можно ожидать, что уменьшение затрат ресурса на поддержание единицы численности (биомассы) системы будет увеличивать ее устойчивость, и, следовательно, жизнеспособность (вероятность выживания в среде). Увеличение численности популяции или сокращение ее затрат на самоподдержание уменьшает вероятность исчезновения популяции. На уровне сообщества зависимость жизнеспособности от численности (биомассы) менее тривиальна – популяции вынуждены «жертвовать» своей собственной численностью и эффективностью для того, чтобы максимизировать общую биомассу, эффективность, и, вероятно, жизнеспособность сообщества в целом. Как отмечает D. Tilman с соавторами (Tilman et al 1996), видовое разнообразие само по себе не увеличивает

стабильность сообщества, но эмпирически показано, что оно увеличивает эффективность использования ресурса и суммарную биомассу сообщества, а накопленная биомасса «гасит» колебания внешней среды через обратные связи с почвой и абиотическими компонентами.

Вернемся к обобщенному графику зависимости экологических функций от разнообразия сообществ. На первый взгляд, кажется, что монотонность этой функции противоречит нашему предположению о существовании оптимальных уровней разнообразия, при которых, очевидно, показатели экологических функций должны принимать максимальные значения, то есть функция должна иметь куполообразную форму (рис.3). Мы считаем, что здесь противоречия нет.

Во-первых, этот график обобщает данные о нормальных природных сообществах (то есть имеющих разнообразие, близкое к оптимальному) и о сообществах, в которых разнообразие снижено (в том числе и самими экспериментаторами). Таким образом, этот график может отображать только левую восходящую часть куполообразной функции.

Во-вторых. Обе характеристики – как экологические функции, так и разнообразие сообществ - зависят от параметров среды (рис.2). Таким образом, эффективность экологических функций сообществ на самом деле является функцией не от одной, а от трех переменных: стабильности среды, интенсивности потока ресурса в среде, разнообразия сообществ. Логично предположить, что устойчивость и эффективность экологических функций растут с ростом стабильности и «богатства» среды. Оптимальный уровень разнообразия в сообществах при этом также растет (Табл. 1).

Таким образом, эта эмпирическая обобщенная функция на самом деле является суммой следующих процессов (рис.10):

- 1 - роста экологических функций по мере стабилизации среды;
- 2 - роста экологических функций по мере обогащения среды;
- 3 - роста экологических функций в оптимальных сообществах с возрастающим разнообразием (рост оптимального разнообразия совпадает с ростом стабильности и «богатства» среды);
- 4 - падения экологических функций при обеднении сообществ, правое плечо этой функции (на рис. обозначено пунктиром) – падение функций при чрезмерном разнообразии - не рассматривается.

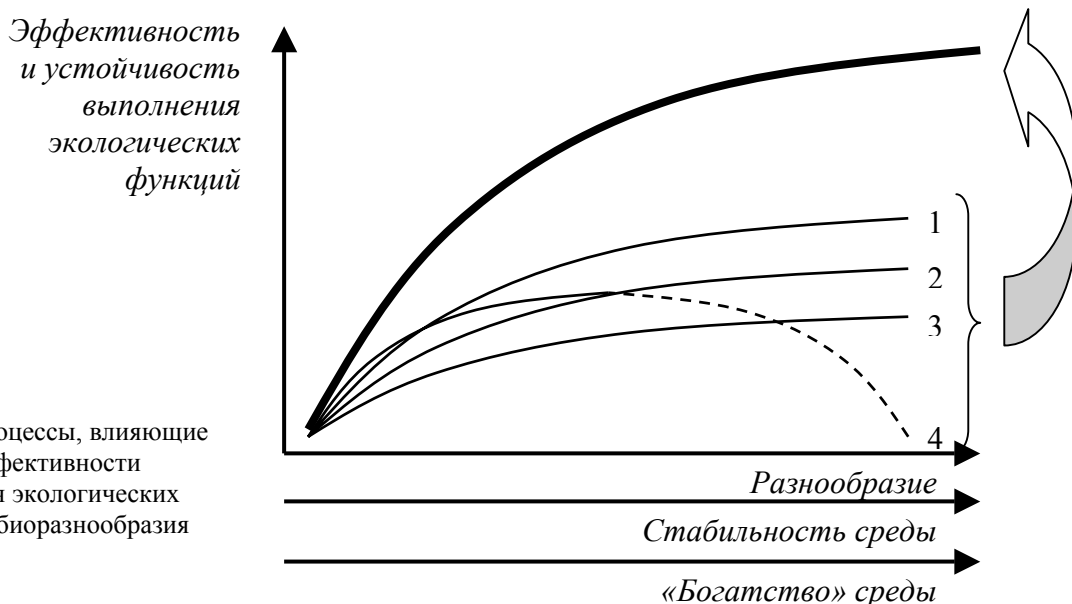


Рис. 10. Процессы, влияющие на связь эффективности выполнения экологических функций и биоразнообразия

Принцип оптимального разнообразия несколько изменяет схему связей разнообразия с основными характеристиками биосистем и среды (см. рис.1). Теперь она в общем виде может выглядеть следующим образом (рис.11). Разнообразие – это оптимизируемый параметр, который устанавливается на таком уровне, чтобы обеспечить экстремальные значения неких жизненно-важных характеристик биосистемы, с которыми связаны ее другие частные характеристики. Параметры среды влияют на вид зависимости «жизнеспособность» -

«разнообразии», на оптимальные значения разнообразия и экстремальные значения жизненно-важных характеристик биосистемы.

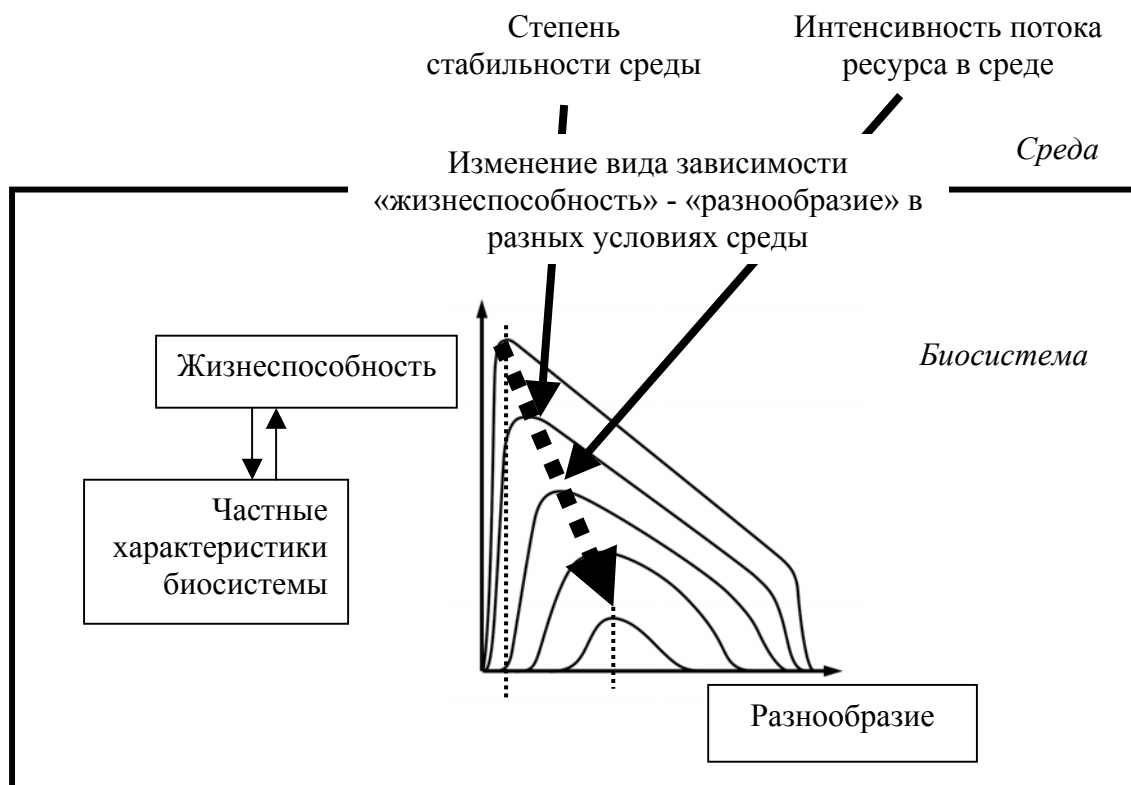


Рис. 11. Схема связей разнообразия с основными характеристиками биосистемы и среды с учетом принципа оптимального разнообразия.

Асимптотический вид этой сборной эмпирической зависимости может послужить основанием для утверждений о том, что для выполнения экологических функций достаточно сохранения лишь относительно небольшой части видов (Schwartz et al 2000), а сохранение всего биоразнообразия – это лишь дорогостоящая прихоть экологов и «зеленых». Несостоятельность такого вывода очевидна. Во-первых, полученная закономерность, как было показано выше, - это комбинация совершенно разных процессов, и использовать ее как основу для принятия решений по управлению биоразнообразием крайне преждевременно. Во-вторых, у нас пока нет достаточных знаний для того, чтобы точно определить роль каждого вида в экосистеме и отдаленные последствия исчезновения каждого вида. В-третьих, и это главное, - разнообразие которое в данных условиях кажется «избыточным», является резервом адаптации сообщества к изменениям среды, основой его устойчивости в долговременном аспекте (Peterson et al., 1998; Loreau 2000). Виды, которые функционально избыточны сегодня (выполняют те же функции, что и другие виды), при изменении условий перестанут быть такими. Эти положения легли в основу «страховой» концепции, утверждающей необходимость сохранения всего биоразнообразия (Walker 1992, Lawton, Brown 1993, Yashi Loreau 1999).

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.

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СТРАТЕГИЯ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА И ПРИРОДЫ

Общие подходы к постановке задачи оптимизации взаимодействия человека и живой природы с использованием принципа оптимального разнообразия были рассмотрены ранее (Букварева, Алещенко, 1994). В данной публикации хотелось бы несколько подробнее остановиться на проблеме выявления целевых функций биосистем и зависимости оптимальных уровней разнообразия от других характеристик биосистем.

Выявление целевых функций (критериев эффективности) биосистем – фундаментальная задача. Ее решение имеет ключевое значение не только в научной сфере - для понимания закономерностей эволюции и функционирования биосистем, но и в сугубо практической области управления процессами взаимодействия человека и природы, что сегодня для нас критически важно.

Задача оптимизации взаимодействия человека и живой природы имеет иерархическую структуру: речь идет об управлении системой, состоящей из двух подсистем – социально-экономической и природной. Эти подсистемы, в отличие от полностью искусственных систем, которые конструируются человеком для выполнения определенных функций (их целевая функция определяется человеком), имеют собственные целевые функции. Наличие собственных целей у социально-экономических подсистем для всех очевидно, но в отношении природных биосистем этот аспект, как правило, не учитывается. Между тем, целевые функции и естественные механизмы оптимизации природных биосистем – результат всей биологической эволюции.

Оптимизация системы верхнего уровня – это итерационный процесс оптимизации взаимодействующих иерархических уровней, похожий на тот, что мы рассматривали выше в отношении системы «популяция – сообщество» (рис. 12).

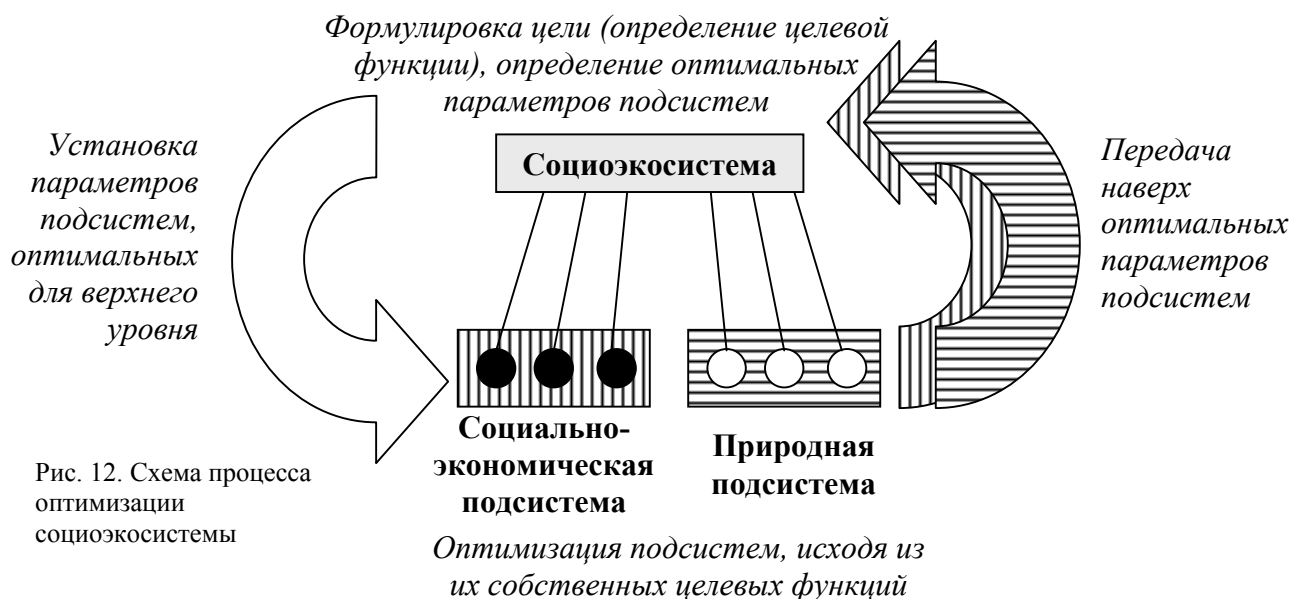


Рис. 12. Схема процесса оптимизации социозэко системы

Крайне важно то, что оптимизация верхнего уровня (социозэко системы) возможна только при условии учета целевых функций ее подсистем. В противном случае управление невозможно – реакции подсистем на управляющие воздействия верхнего уровня будут непредсказуемыми, цель управления не будет достигнута, подсистемы будут деградировать, а в наиболее неблагоприятном случае система будет разрушена.

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

ЛИТЕРАТУРА

1. Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. // Успехи современной биологии. 1991а. Т. 111. Вып.6. С. 803.
2. Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. // Журнал общей биологии. 1991б. Т.52. № 4. С. 499.
3. Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. // Журнал общей биологии. 1994. Т.55. № 1. С. 70.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 1989. 477 с
5. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 2, С. 133.
6. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып.1. С.18.
7. Гермейер Ю.Б. Игры с противоположными интересами. М.: Наука. 1976. 327 с.
8. Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Издательство НУМЦ. 2002. С. 13.
9. Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю. // Биофизика. 1993. Т.38. Вып.5. С.877.
10. Левич А.П., Алексеев В.Л. // Биофизика. 1997. Т.42. Вып.2. С.534.
11. Ляпунов А. А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука. 1980. 335 С.
12. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир. 1969. 215 С.
13. Фаткин Ю.М. // Доклады АН СССР. Т.202. № 1. 1972.
14. Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь. 1982. 368 С.
15. Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.Л. // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 2. С.115.
16. Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Кухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука. 1978. 256 С.
17. Hector A. · Joshi J. · Lawler S.P. · Spehn E.M. Wilby A. // *Oecologia*. 2001. 129: 624-8.
18. Huston, M.A. // *Oecologia* 1997 110, 449–460
19. Johnson K.H., Vogt K.A., Clark H.J., Schmitz O.J., Vogt D.J. // *TREE*, 1996. Vol. 11, N 9, pp. 372-377
20. Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1993. Redundancy in ecosystems. – In: Schulze, E.-D. and Mooney, H. A. (eds), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, pp. 255–270.
21. Loreau M. // *Oikos* 2000. 91:3-17.
22. Loreau M., Naeem S., Inchausti P., et al. 12 авторов // *Science* 2001. 294: 804-808.
23. Lurie D., Valls J., Wagensberg J. // *Bull. of Math. Biol.* 1983. V.45. P.869.
24. Peterson G. Allen CR, Holling C. S. // *Ecosystems*. 1998. 1: 6-18.
25. Schwartz M.W., Brigham C. A., Hoeksema J. D., Lyons K. G., Mills M. H., van Mantgem P.J. // *Oecologia*. 2000. 122:297-305.
26. Tilman D. // *Ecology*. 1996. Vol.77, N 2, pp. 350-363.
27. Tilman, D. // *Ecology* 1999. 80: 1455–1474.
28. Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. // *Nature*. 1996. 379: 718–720.
29. Wagensberg J., Valls J. // *Bull. of Math. Biol.* 1987. V.49.N 5. P.531.
30. Walker B.H. // *Conserv. Biol.* 1992. 6: 18-23.
31. Worm B., Duffy J.E. // *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. V. 12. N 12. P.628.
32. Yachi, S. and Loreau, M. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1999. V.96. P.1463.