

УДК 573.22:519.6

## ОПТИМИЗАЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ НАДОРГАНИЗМЕННЫХ СИСТЕМ КАК ОДИН ИЗ МЕХАНИЗМОВ ИХ РАЗВИТИЯ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ, МИКРОЭВОЛЮЦИОННОМ И ЭВОЛЮЦИОННОМ МАСШТАБАХ

© 2010 г. Е.Н. Букварева<sup>1</sup>, Г.М. Алещенко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

Проанализированы возможности использования принципа оптимального разнообразия биосистем для объяснения некоторых закономерностей формирования и эволюции биоразнообразия в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов. Показано, что оптимизацию разнообразия на популяционном и ценогическом уровнях можно рассматривать как дополнительный механизм сукцессии сообществ, внутривидового формообразования и видообразования, повышения разнообразия в ходе эволюции сообществ, колебания уровней разнообразия на когерентных и некогерентных этапах эволюции; формирования новых структурных уровней биосистем.

Цель настоящей публикации – рассмотреть возможности использования принципа оптимального разнообразия для объяснения некоторых закономерностей формирования надорганизменных биосистем (популяций и сообществ) в ходе экологических, микроэволюционных и эволюционных процессов. Принцип оптимального разнообразия биосистем и соответствующая двухуровневая (популяции–сообщество) математическая модель были рассмотрены в предыдущей публикации в журнале [7], поэтому сейчас мы лишь кратко повторим основные предположения и результаты моделирования, чтобы подробнее остановиться на возможностях использования принципа для объяснения некоторых закономерностей формирования и эволюции биоразнообразия.

### ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ: ОСНОВНЫЕ ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

1. Принцип оптимального разнообразия [7] основан на предположении, что жизнеспособность биосистем максимальна при определенном – оптимальном – уровне ее внутреннего разнообразия<sup>1</sup>. В каждый момент времени вектор развития

системы направлен в сторону состояния с максимальной жизнеспособностью и оптимальным разнообразием.

2. Показатели разнообразия на популяционном уровне (фенотипическое разнообразие) и ценогическом уровне (число видов) рассматриваются как характеристики единой иерархической системы. Адаптация биосистем к условиям среды заключается в оптимизации разнообразия на популяционном и ценогическом уровнях в ходе их взаимодействия.

3. В качестве критерия оптимальности на обоих уровнях использован максимум суммарной биомассы (численности особей) при установленном объеме доступного ресурса, что эквивалентно задаче минимизации затрат ресурса на единицу биомассы. По сути, речь идет о максимальной эффективности использования ресурса биосистемами.

4. Результаты моделирования подтвердили возможность возникновения оптимальных значений

том, что биосфера постоянно “стремится” к поддержанию такого уровня биоразнообразия, который необходим при существующем в данный момент времени уровне непостоянства условий на планете. В отношении генетического разнообразия идея оптимальности была сформулирована Алтуховым с соавторами в форме концепции оптимального генного разнообразия (оптимальных уровней средней гетерозиготности и полиморфизма) как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде [3, 4].

<sup>1</sup> К представлениям об оптимальности биоразнообразия близок принцип его авторегуляции в биосфере, выдвинутый Левченко и Старобогатовым [21], свидетельствующий о

разнообразия как на популяционном (оптимальное фенотипическое разнообразие), так и на биоценотическом (оптимальное число видов) уровнях.

5. 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, а оптимальное число видов уменьшается, эффективность биосистем на обоих уровнях снижается (при увеличении степени стабильности среды происходят обратные процессы);

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

Противоположная реакция оптимальных значений разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях на изменения степени стабильности среды дает основания для предположения 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:

- результаты экспериментов Тильмана с соавторами [59], в которых по мере увеличения видового разнообразия экосистемные процессы стабилизировались (межгодовые колебания суммарной биомассы сообщества уменьшались), а изменчивость биомассы отдельных популяций, наоборот, нарастала;

- результаты экспериментов [56], 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).

Вывод об увеличении внутривидового разнообразия в нестабильной среде соответствует идее МакАртура [50] о том, что ширина экологической ниши связана со степенью стабильности популяции (более стабильные популяции могут иметь более узкие ниши)<sup>2</sup>. К сходным выводам пришел Длусский [12], дополнив модель Р. Мэя и Р. МакАртура 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.

6. Оптимальные значения разнообразия зависят от параметров популяций:

- разнообразия размножающихся в каждый момент времени фенотипов,

- ширины индивидуальной зоны толерантности,

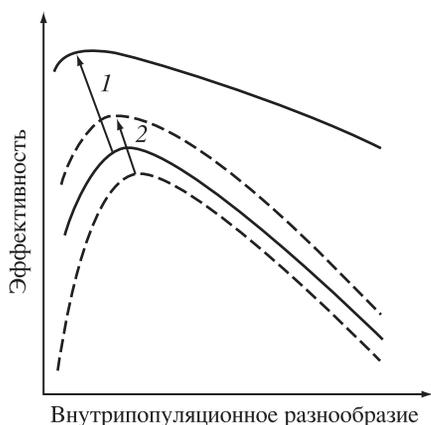
- коэффициентов рождаемости и смертности,

- величины затрат ресурса фенотипами и функции их изменения при отклонении условий от оптимальных.

Прогрессивные изменения любого из этих параметров (увеличение разнообразия размножающихся фенотипов, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение затрат ресурса), например, за счет совершенствования физиологических или поведенческих механизмов 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. 1), и, следовательно, – к росту оптимальных значений видового разнообразия.

Одновременное разнонаправленное изменение популяционных параметров, когда “улучшение” одного компенсируется “ухудшением” другого (например увеличение скорости роста популяции

<sup>2</sup> Эта идея получила дальнейшее развитие в виде гипотезы о связи ширины экологических ниш с географической широтой, согласно которой в более высоких широтах, характеризующихся менее стабильными условиями по сравнению с тропиками, виды вынуждены иметь более широкие ниши [51]. МакАртур [52] выявил отрицательную корреляцию между диапазоном среднемесячных температур и видовым богатством на примере птиц, млекопитающих и моллюсков. Однако гипотеза о связи ширины ниши и географической широты пока не нашла строгого подтверждения, несмотря на наличие большого числа эмпирических данных в ее пользу [60].



**Рис. 1.** Изменение оптимального уровня внутривидового разнообразия и эффективности популяции: 1 – при увеличении максимальной скорости роста популяции, 2 – при расширении зоны экологической толерантности особей.

сопровождается сужением зоны индивидуальной толерантности), можно интерпретировать как разные варианты репродуктивных (r- и K-), экологических (виоленты – пациенты – эксплеренты) или ценологических (ценофобы – ценофилы) стратегий. В этом случае характер изменения оптимальных значений разнообразия предсказать трудно, так как он зависит от конкретного соотношения параметров популяции.

7. 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 соответствует некоторым наиболее общим эмпирическим закономерностям распределения разнообразия в разных типах экосистем и климатических условий (см., например, [5, 11, 26, 28, 39]). Обратная зависимость ширины ниши от числа входящих в сообщество видов также нередко наблюдается в природе [11], особенно в экстремальных условиях [40].

К сожалению, несмотря на огромное количество литературных сведений о биологическом разнообразии природных (и полуприродных) сообществ, выявить более четкие параллели между нашими результатами и эмпирическими данными пока трудно. В целом 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, имеются работы, указывающих на то, что видовое разнообразие максимально при средних уровнях интенсивности нарушений и средней продуктивности сообществ (см. например, обзор [53]). Интерпретация этих данных затруднена тем, что по литературным источникам, как правило, невозможно разделить действие двух основных факторов – интенсивности потока ресурса и степени стабильности среды (вообще, работ, учитывающих степень стабильности среды, сравнительно немного). Кроме того, картина осложняется еще и тем, что в имеющемся массиве данных присутствуют сведения о сообществах, находящихся на разных стадиях сукцессии или антропогенной трансформации. Все это затрудняет корректное сравнение данных.

И все же, в ряде работ имеются данные по сравнению однотипных сообществ, существующих в средах с известными показателями интенсивности потока ресурса и степени их стабильности. Например, при сравнении 49 малых скальных водоемов на Ямайке, существенно различавшихся по степени стабильности их внутренней среды (температура, соленость, кислотность, растворенный кислород), была выявлена обратная зависимость между видовым богатством мелких беспозвоночных (всего учтено около 40 видов) и нестабильностью среды [49]. Сравнение населения крупных травяных в разных регионах Кении показало, что их видовое разнообразие увеличивается с ростом средних значений вегетационного индекса NDVI (показатель количества фотосинтетически активной биомассы) и уменьшается при усилении межгодовых вариаций NDVI [54]. Эти данные полностью совпадают с нашими результатами.

#### ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ЛИЦЕНЗИОННО-НИШЕВАЯ КОНЦЕПЦИЯ

Процессы оптимизации внутривидового и видового разнообразия можно интерпретировать в терминах лицензионно-нишевой концепции Левченко и Старобогатова [21, 22], понимающей под лицензиями совокупность условий, которые экосистема предоставляет популяциям (вместо логически противоречивого понятия “пустой ниши”). Мы предполагаем, что “геометрия” ячеек пространства лицензий определяется показателями оптимального внутривидового разнообразия (ширина ячеек) и оптимального видового разнообразия (число ячеек). Нас в данном случае интересуют не функциональные характеристики индивидуальных лицензий (положение в пространстве экологических признаков), а только их ширина и общее число. Существенным является то, что в

рамках наших рассуждений оптимальные параметры пространства лицензий зависят не только от характеристик среды, но также от характеристик видов и популяций, которым оно предоставляется.

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

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

#### ОПТИМИЗАЦИЯ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ, ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ К РАЗДЕЛЕНИЮ НИШ И КОНКУРЕНЦИИ

Согласно классическим представлениям, ведущие факторы, формирующие структуру сообществ одного трофического уровня – это конкуренция и разделение экологических ниш разных видов. “Принцип конкурентного исключения”, продемонстрированный Г.Ф. Гаузе в лабораторных опытах с инфузориями, не стыковался с высоким разнообразием видов в природных сообществах. Это заставило исследователей искать специальные механизмы, которые бы позволяли видам обойти этот принцип и сосуществовать вместе. Особенно велико число таких работ в области математического моделирования экологических сообществ (см., например, [44]). Но, очевидно, существуют и другие факторы, формирующие видовое разнообразие в сообществах. Например, гипотезы нейтральности и функциональной эквивалентности [47, 48] считают таковым баланс скоростей видо-

образования, вымирания и расселения видов (как отмечает сам автор, по аналогии с классической моделью равновесия МакАртура–Уилсона в островной биогеографии).

Процессы оптимизации разнообразия на внутривидовом и ценозическом уровнях могут быть еще одним дополнительным механизмом, определяющим видовое разнообразие сообществ. Наша модель не учитывает действия конкуренции и разделения экологических ниш, но оптимальные значения видового разнообразия в ней возникают.

Явления быстрого видообразования на островах и в других изолированных местообитаниях в “ненасыщенной” (обедненной) биотической среде часто интерпретируются как результат отсутствия конкуренции. Принцип оптимального разнообразия позволяет интерпретировать эти процессы как движение сообщества к оптимальным уровням разнообразия при недостатке видов (см. ниже). Принцип оптимального разнообразия может быть одним из объяснений симпатрического существования экологических видов-двойников, труднообъяснимого с помощью понятий конкуренции и разделения ниш в сообществе. Как отмечает Северцов [33], 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.

#### ФОРМИРОВАНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ХОДЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

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

Формирование сообщества происходит в ходе двух взаимосвязанных процессов [8]:

– самоорганизации сообщества из “биогеографически доступной” биоты (в зарубежной литературе используется термин “региональный пул видов”) в соответствии с условиями среды в данном местообитании;

– изменений среды развивающимся сообществом.

*Изменение оптимальных значений  
разнообразия в ходе сукцессии*

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

На первых этапах развития сообщества, когда механизмы внутренней экологической регуляции еще отсутствуют, оптимальные уровни разнообразия определяются параметрами стабильности внешней среды и интенсивности потока ресурса. По мере развития сообщества и его усложнения происходит стабилизация его внутренней среды. В соответствии с принципом оптимального разнообразия стабилизация среды стимулирует уменьшение внутривидового разнообразия (сужение ниш) и увеличение видового разнообразия. Именно это, как правило, и происходит в ходе сукцессии. Известно, что на ранних стадиях преобладают быстро растущие, неспециализированные виды, с широкой нишей, ориентированные на выживание в относительно слабопредсказуемой среде, что соответствует небольшому числу широких ячеек пространства лицензий. На более поздних стадиях сукцессии они постепенно сменяются специализированными видами, занимающими более узкие ниши и ориентированными на существование в стабильных сообществах в исторически типичной среде. То есть в ходе сукцессии, по мере совершенствования механизмов экологического гомеостаза и стабилизации внутренней среды сообщества, внутривидовое разнообразие сокращается, а видовое разнообразие растет (ячейки пространства лицензий сужаются, их становится больше)<sup>3</sup>.

Рост числа видов и усложнение структуры сообщества сопровождаются совершенствованием механизмов регуляции и дальнейшей стабилизацией

<sup>3</sup> Существует много свидетельств, что в лесной сукцессии максимальное разнообразие наблюдается на средних стадиях, а в зрелом и старом лесу сокращается. По всей видимости, это обусловлено тем, что эти данные получены для давно освоенных человеком регионов, где практически все леса являются вторичными. Как отмечают Смирнова с соавторами [35], настоящая климаксовая лесная экосистема восстанавливается лишь после многократной смены поколений эдификаторов и представляет собой устойчиво воспроизводящую мозаику сообществ лесных и открытых местообитаний. Видовое разнообразие в такой экосистеме максимально.

цией среды. Этот “автокаталитический” процесс идет до тех пор, пока не будет достигнут предел дробления ниш, который в рамках нашей модели определяется интенсивностью потока ресурса, степенью стабильности внешней по отношению к сообществу среды и максимальным использованием потенциала регионального пула видов. В рамках наших рассуждений “климаксным” можно считать сообщество, которое максимально использует возможности имеющейся биоты по достижению оптимальных значений разнообразия (заполнению ячеек пространства лицензий). Далее в данной публикации мы для простоты будем рассматривать только такие “климаксовые” сообщества.

*“Горбатая” зависимость числа видов  
от продуктивности и концепция  
“регионального пула видов”*

Возможности регионального пула видов далеко не всегда совпадают с оптимальной структурой ячеек лицензионного пространства. Для формирования устойчивого сообщества необходимо не просто достаточное (оптимальное) число видов, но эти виды должны представлять собой исторически сложившиеся коадаптивные комплексы<sup>4</sup>, способные максимально эффективно использовать ресурсы среды и устойчиво поддерживать геохимический круговорот [8].

Результатом недостатка видов в региональном пуле могут быть различные “парадоксальные” эффекты в распределении биоразнообразия. Один из примеров – выявленная для некоторых типов экосистем “горбатая” форма зависимости числа видов от продуктивности местообитания, показывающая, что видовое разнообразие максимально при средних значениях продуктивности (рис. 2) [53], хотя из теоретических соображений следовало бы ожидать положительной зависимости числа видов от продуктивности.

Было предложено множество возможных объяснений этого феномена<sup>5</sup>, среди которых с точки зрения принципа оптимального разнообразия наибольший интерес вызывает концепция “пула видов” [55]. Эта концепция предполагает, что

<sup>4</sup> По определению Длусского [12], коадаптивный комплекс – группа видов, связанных конкурентными и мутуалистическими отношениями, заселяющая один биогеоценоз.

<sup>5</sup> Некоторые гипотезы см., например, в [5]. Также популярны объяснения, основанные на модели Grime [46], которая объясняет существование пика числа видов при средней продуктивности местообитаний усилением “стресса” в низкопродуктивных местообитаниях и ростом конкуренции в высокопродуктивных.



**Рис. 2.** “Горбатая” форма зависимости видового разнообразия от продуктивности сообщества, выявленная для некоторых типов экосистем.

характер зависимости числа видов от какого-либо фактора среды определяется наиболее типичным значением этого фактора в местообитаниях региона, где формировался пул видов<sup>6</sup>. Большое число сведений о “горбатой” форме зависимости числа видов от продуктивности местообитания может объясняться тем, что в наиболее хорошо изученных типах экосистем (прежде всего, это травянистые экосистемы) высокоплодородные местообитания исторически являются относительно редкими, из-за чего пул видов, адаптированных к таким местообитаниям относительно мал [42, 41, 55]. В подтверждение этой гипотезы Partel [55] на основе анализа данных из разных регионов мира показал, что в то время как в умеренной зоне доминирует “горбатая” кривая, в тропиках, где высокопродуктивные местообитания более типичны, преобладает положительная зависимость между видовым разнообразием и продуктивностью.

## МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

В соответствии с лицензионно-нишевой концепцией микроэволюцией можно считать процессы, приводящие реализованные ниши в соответствие с лицензиями, т.е. приспособление популяций к имеющимся условиям, без эволюции экосистем и видов [36, 37]. В рамках нашей модели в этом качестве можно рассматривать процессы оптимизации внутривидовой и видового разнообразия за счет “настройки” ширины стационарного фенотипического распределения, которое интерпретируется как реализованная одномерная ниша популяции.

<sup>6</sup> В частности, показано, что в регионах, где типичны почвы с низкой рН (тропики), обнаруживается отрицательная связь между числом видов и рН почвы, а в регионах, где типичны почвы с высокой рН (умеренная зона) – положительная связь [55].

### *Оптимизация разнообразия как устранение несоответствия между реализованными нишами и оптимальной геометрией ячеек лицензионного пространства*

Возможны две основных группы причин возникновения такого несоответствия:

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

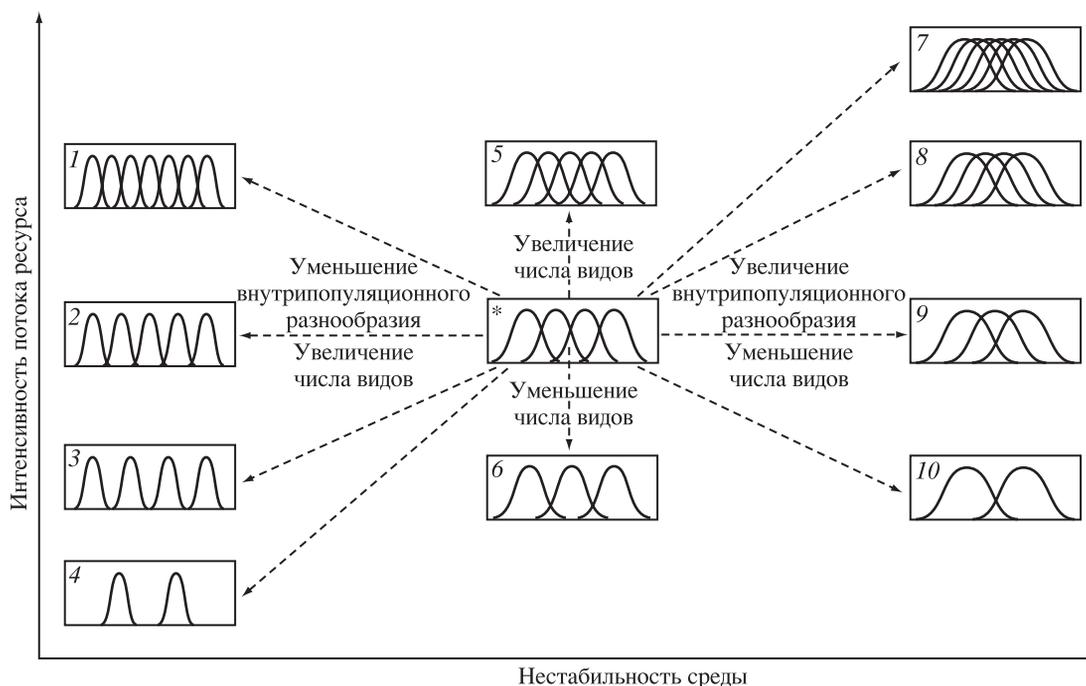
– быстрое изменение абиотических условий (климатические, геологические процессы) или биотической среды (например, при вселении чужеродного вида или при антропогенном воздействии), что ведет к нарушению достигнутого ранее соответствия уровней реализованного и оптимального разнообразия.

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

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

### *Оптимизация внутривидовой популяционного разнообразия*

В соответствии с принципом оптимального разнообразия при стабилизации среды вектор оптимизации внутривидовой популяционного фенотипического разнообразия направлен в сторону его уменьшения, сужения экологических ниш и специализации. При дестабилизации – в сторону увеличения внутривидовой популяционного разнообразия, расширения экологических ниш, деспециализации. В рамках нашей модели оптимизация на уровне популяций в ходе микроэволюционных процессов может происходить в первую очередь за счет изменения разнообразия потомков размножающихся особей. Как было сказано выше, этот параметр популяции можно интерпретировать как показатель, зависящий от уровня генетического разнообразия в популяции и средней ширины нормы реакции особей в популяции. “На-



**Рис. 3.** Основные направления оптимизации разнообразия при изменениях среды: 1, 2 – сужение ниш (специализация), рост числа видов; 3 – сужение ниш; 4 – сужение ниш, вымирание видов; 5 – рост числа видов; 6 – вымирание видов; 7 – расширение ниш (деспециализация), рост числа видов; 8 – расширение ниш; 9, 10 – расширение ниш, вымирание видов. Начальное состояние отмечено звездочкой.

стройка” уровня разнообразия потомков в пределах нормы реакции не требует изменений генотипа и является наиболее лабильным механизмом оптимизации разнообразия. При стабилизации среды необходимое уменьшение внутривидового разнообразия может быть быстро достигнуто за счет воспроизводства более однотипного потомства. При умеренной дестабилизации среды фенотипическая изменчивость потомства возрастает за счет эпигенетической компоненты в пределах нормы реакции, при экстремальных отклонениях условий среды – может выходить за рамки прежней нормы реакции. Эффект сильного расширения фенотипического разнообразия в популяциях при резком изменении условий (экстремальной дестабилизации среды) хорошо известен. Один из наиболее ярких примеров – опыты Шапошникова по смене адаптивной нормы у тлей, когда при пересадке их на нетипичные кормовые растения наблюдался резкий рост изменчивости многих признаков [30].

В дальнейшем оптимизация фенотипического разнообразия также может происходить за счет изменения уровня внутривидового генетического разнообразия, но это, очевидно, требует гораздо большего времени и смены ряда поколений. Другие параметры популяций, влияющие на процесс формирования фенотипического раз-

нообразия – ширина зоны экологической толерантности размножающихся особей, функция затрат ресурса и максимальная скорость роста популяции – являются видовыми признаками и их изменение происходит в эволюционном масштабе времени.

#### *Оптимизация видового разнообразия*

При дестабилизации среды и/или уменьшении потока ресурса вектор оптимизации видового разнообразия направлен в сторону уменьшения числа видов, при стабилизации среды и/или росте потока ресурса – в сторону увеличения числа видов. В первом случае оптимизация происходит в силу исчезновения (вымирания) видов в данном локальном местообитании. Во втором – может происходить их вселение из регионального пула (рис. 4).

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

Разнообразие внутривидовых форм принято рассматривать как один из механизмов более пол-

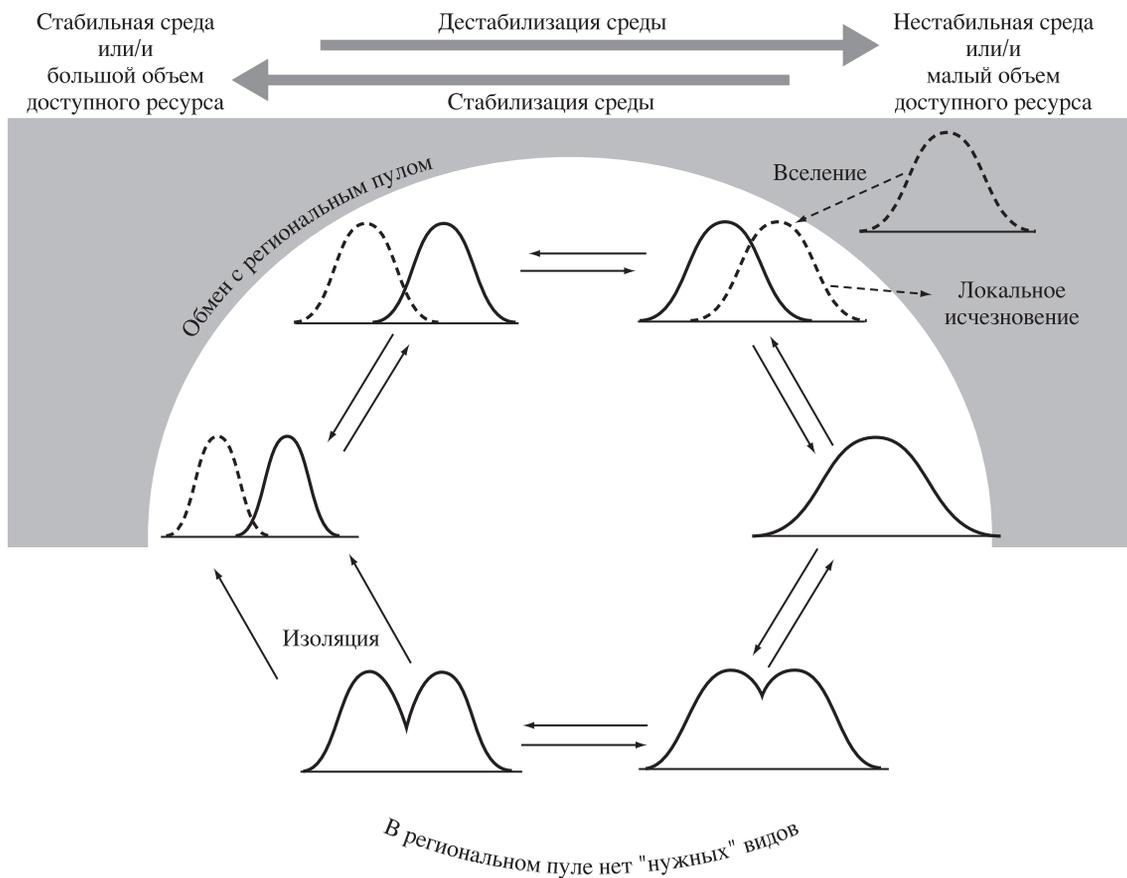


Рис. 4. Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций при изменении условий среды.

ного использования видом разнообразия условий (ресурсов) и повышения вероятности его выживания в изменчивой среде (см. например, [19, 34] – т.е. как механизм оптимизации параметров данного вида. Однако, в рамках принципа оптимального разнообразия можно предположить, что симпатрические варианты подразделенности популяций могут также играть роль механизмов оптимизации структуры сообществ и биоценозов. Если обратиться к аналогии с оптимальными ячейками лицензионного пространства, то развитие симпатрических экотипов можно трактовать как занятие одним видом нескольких лицензий (ячеек), которые пустовали из-за недостатка видов в региональном пуле.

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

Симпатрические внутривидовые формы можно представить в виде динамической системы, постоянно настраивающей показатели своего разнообразия (ширина субниш экологических форм, их число, степень изоляции) в соответствии с изменениями среды – то в сторону с большим числом более специализированных экологических форм – то в сторону с меньшим числом менее специализированных форм (рис. 4). Вероятность формирования дискретных экологических форм будет возрастать при стабилизации условий среды и/или увеличении интенсивности потока ресурса в условиях недостатка видов в региональном пуле (в частности, если данное местообитание удалено или изолировано от других сходных местообитаний). Настройка и переход комплекса внутривидовых форм из одного состояния в другое возможен, пока не произойдет окончательная изоляция форм и не образуются новые виды. Изоляция внутривидовых форм и их распадение на самостоятельные виды наиболее вероятны в периоды стабилизации среды.

Одним из возможных механизмов “настройки” разнообразия внутривидовых форм и возникно-

вения в ней изоляции может быть предложенная Марковым и Куликовым система распознавания брачных партнеров на основе иммунологического тестирования [24, 25]. Приведенные авторами примеры существования оптимального уровня иммунологической близости партнеров, обеспечивающие скрещивание особей с определенной степенью сходства признаков, можно трактовать как компоненты такого механизма.

Многочисленные примеры формирования симпатрических внутривидовых форм при недостатке видов в региональном пуле известны для рыб. В Центральной Азии описана быстрая диверсификация морфотипов алтайских османов в водоемах, имеющих обедненную ихтиофауну. Когда в заселяемом водоеме уже есть многовидовая ассоциация рыб без крупных рыбадных видов, быстрорастущая озерная форма алтайского османа занимает эту нишу [10]. В озере Тана (Эфиопия), отличающемся относительно бедной ихтиофауной, описан целый “куст” морфотипов усачей с разными экологическими свойствами [45]. Арктические гольцы образуют сложный комплекс форм разной степени обособленности. В разных озерах степень их выраженности и обособленности друг от друга различны: от близких репродуктивно не изолированных эпигенетических экотипов до полностью изолированных группировок, морфологически различающихся на уровне “хороших” биологических видов [1, 2, 32]. Известны и другие примеры внутривидового формообразования у рыб в условиях обедненной ихтиофауны [10]. Регистрацию многочисленных случаев внутривидового формообразования именно у рыб можно объяснить спецификой среды их обитания – сеть водоемов создает условия частичной изоляции конкретных сообществ и недостатка видов в региональном пуле для формирования оптимального разнообразия.

Наиболее яркие примеры симпатрического видообразования также относятся прежде всего к относительно изолированным экосистемам – островам и озерам (см. например, [43, 57, 58]).

Другая группа сообществ, где можно найти многочисленные примеры формирования внутривидовых экологических форм в разных группах организмов, относится к экстремальным условиям [40]. Ю.И. Чернов называет интенсивное формо- и видообразование в этих условиях компенсацией недостатка видового разнообразия. В соответствии с нашим подходом, эта компенсация определяется движением популяций и сообществ к оптимальному разнообразию.

Таким образом, оптимизацию разнообразия

можно рассматривать как механизм, дополнительный к действию конкуренции, разделения ниш и дизруптивного отбора, причем для его действия даже не обязательны экологические различия внутривидовых форм и видов (см. выше). Цикл оптимизации разнообразия сообщества и составляющих его популяций в ответ на изменения среды<sup>7</sup> при наличии достаточного регионального пула может осуществляться за счет вселения видов оттуда, при отсутствии “нужных” видов – за счет “настройки” степени подразделенности имеющихся популяций на симпатрические формы. На фазах дестабилизации среды происходит расширение фенотипического разнообразия (формирование потенциальной основы для будущего формообразования), на фазах стабилизации – дискретизация внутривидовых форм, которая в случае развития изоляции может привести к видообразованию.

#### ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ОПТИМАЛЬНОСТИ РАЗНООБРАЗИЯ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

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

##### *Повышение эволюционного уровня организмов и рост оптимальных значений видового разнообразия*

Прогрессивные изменения любого параметра модельных популяций (увеличение разнообразия размножающихся фенотипов, которое интерпретируется как расширение зоны толерантности особей к условиям среды, увеличение максимальной скорости роста популяции, снижение смертности, снижение удельных затрат ресурса особями на самоподдержание и размножение<sup>8</sup>),

<sup>7</sup> Колебания параметров среды могут быть вызваны как внешними по отношению к сообществу причинами (изменения климата или геологические процессы), так и внутренними процессами развития сообщества (дестабилизация среды при разрушении сообщества).

<sup>8</sup> На первый взгляд, снижение затрат ресурса противоречит одному из основных критериев процесса – повышению общей энергии жизнедеятельности организмов (биоэнергетический прогресс). Однако надо учесть, что при этом организмы не только больше расходуют энергии, но также повышают свои возможности “захватывать” больше энергии из среды, и совершенствуют системы внутренней регуляции. На поддержание гомеостаза при изменениях среды затрачивается меньше энергии (см. например, [18]). В результате биоэнергетический прогресс сопровождается увеличением объема доступных организмам ресурсов и по-

происходящие при сохранении неизменными всех остальных характеристик, можно интерпретировать как повышение степени автономизации организмов от среды и увеличение эффективности использования ресурсов в результате совершенствования физиологических или поведенческих механизмов – т.е. сопоставить с повышением эволюционного уровня организмов. Как было сказано выше, такие изменения параметров модельных популяций приводят к качественно одинаковым результатам (рис. 1), которые позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов сопровождается следующими тенденциями:

- расширением диапазона условий среды, при которых могут существовать организмы, что можно интерпретировать как расширение фундаментальной ниши вида или расширение адаптивной зоны таксона (в зависимости от масштаба рассматриваемых процессов);

- увеличением эффективности популяций (увеличение численности при неизменных затратах ресурса, снижение удельных затрат ресурса);

- снижением значений оптимального внутривидового разнообразия за счет расширения зоны толерантности особей (реакция на изменения среды перемещается с уровня популяции на уровень особи, становится более быстрой и эффективной);

- ростом оптимальных значений видового разнообразия в сообществах таких организмов.

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

Таким образом, результаты моделирования позволяют предположить, что повышение эволюционного уровня организмов изменяет оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия, т.е. модифицирует структуру пространства лицензий – ширина ячеек сужается, их число растет. Запускается процесс взаимоусиления роста оптимальных значений видового разнообразия и стабилизации внутренней среды в более сложных сообществах (повышение эволюционного уровня организмов дает дополнительные возможности для формирования сложных и

вышением эффективности их использования. Отношение “захваченной” энергии к тратам на поддержание биомассы растет [27]. В рамках нашей модели это интерпретируется как снижение удельных затрат ресурса.

разнообразных регуляторных механизмов внутри сообщества). Этот “автокаталитический” процесс аналогичен рассмотренному выше росту видового разнообразия в ходе сукцессии, но идет в других масштабах времени за счет эволюционных преобразований. В отличие от экологической оптимизации, когда предел дробления ниш определяется степенью стабильности внешней среды, интенсивностью потока доступного ресурса и потенциалом регионального пула видов, здесь эти ограничения сами изменяются в ходе эволюции организмов.

Примером роста таксономического разнообразия в сообществах эволюционно “продвинутых” организмов может служить поэтапная смена морских “эволюционных фаун” (кембрийская, ордовик-пермская и мезокайнозойская), сопровождавшаяся увеличением доли подвижных и “физиологически забуференных” (т.е. способных к активным формам освоения внешних ресурсов и регуляции своей внутренней среды, менее чувствительных к параметрам среды) животных. Аналогичная тенденция прослеживается и для наземной биоты [23]. Свидетельством того, что происходило именно усложнение сообществ, а не только рост глобального таксономического разнообразия, могут служить данные об изменении характера распределений обилия видов в сообществах на рубеже палеозоя и мезозоя [61].

Таким образом, принцип оптимального разнообразия может быть одним из дополнительных объяснений генеральной тенденции роста биоразнообразия в ходе эволюции биосферы – за счет роста оптимальных значений видового разнообразия в сообществах эволюционно “продвинутых” организмов (сужение ячеек пространства лицензий и рост их числа). Если же будет обнаружена и обратная положительная зависимость – усиление в более сложных сообществах процессов, ведущих к повышению эволюционного уровня организмов, то тогда оптимизация разнообразия может быть одним из факторов гиперболического роста таксономического разнообразия [23].

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

Как было сказано выше, оптимальные значения разнообразия на уровне популяций и сообщества реагируют на изменения степени стабильности среды противоположным образом. На длинных временных интервалах это может выражаться в противофазном колебании разнообразия на этих

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

Этот вывод в общем виде соответствует схеме изменения разнообразия в концепции когерентных и некогерентных этапов эволюции [20]:

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

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

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

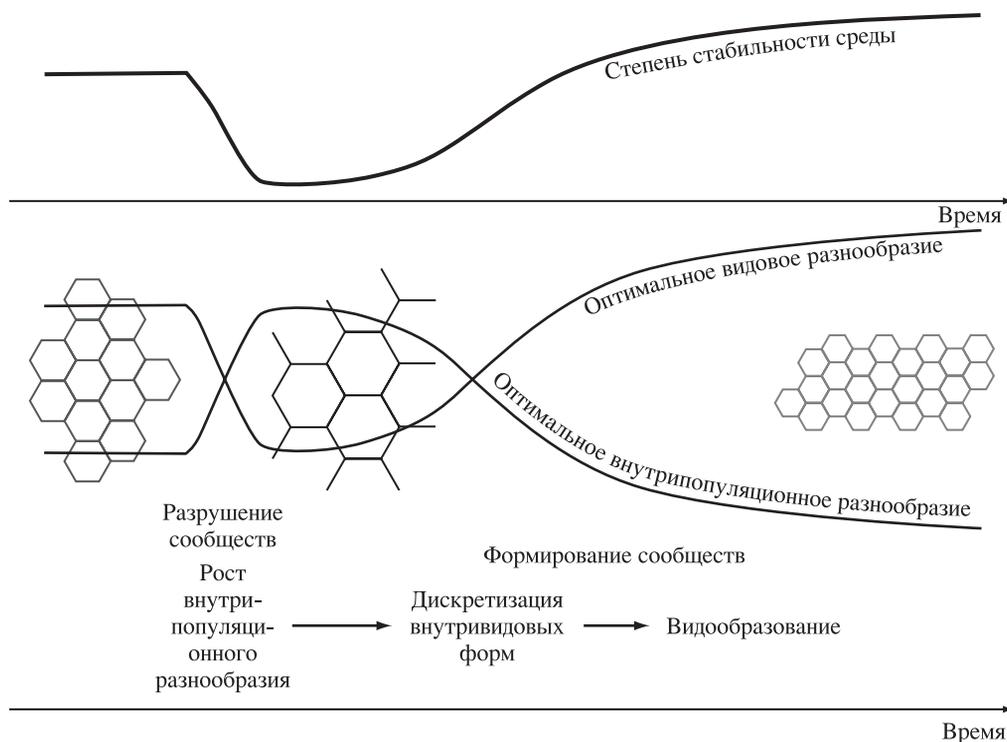
По образному выражению Гладышева [9], биосистемы высших иерархических уровней, стабилизируя свою внутреннюю среду, играют роль “термостатов” для биосистем низших уровней. На уровне эволюции видов и сообществ эту общую закономерность выражает концепция биоценотической регуляции эволюции [13]. В соответствии с ней стабилизирующее и канализирующее действие биоценозов является ограничителем скорости эволюции во время когерентных фаз, а во время некогерентных фаз, при разрушении сообществ, включается компенсаторный механизм резкого повышения скорости эволюции.

На первый взгляд, наши результаты противоречат этой концепции, предсказывая увеличение вероятности видообразования при стабилизации среды (см. выше). На самом деле противоречия нет, так как в рамках нашей модели тенденция дискретизации внутривидовых форм и видообразования поддерживается не высокой степенью

стабильности среды как таковой, а увеличением стабильности среды, переходом от нестабильной среды к более стабильной. Именно эта фаза и начинается сразу после разрушения сообществ, когда начинается процесс формирования их “нового поколения” и постепенной стабилизации среды. Существенная начальная часть этого процесса происходит в условиях относительно нестабильной среды (собственно, именно благодаря этому процессу она и становится стабильной).

На рис. 5 схематично показана динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия после некоторого события (вызванного внутренними или внешними причинами), запустившего процесс разрушения сообществ. В результате этого воздействия и разрушения сообществ происходит резкая дестабилизация среды (после чего она остается относительно нестабильной еще довольно долго). Дестабилизация среды вызывает снижение оптимальных значений для видового разнообразия и рост – для внутривидового разнообразия, ячейки пространства лицензий сильно расширяются, их становится меньше (большие “соты” на рис. 5). Оптимизация разнообразия на этой стадии может происходить в том числе и за счет “усечения сукцессий” [14], так как более ранние стадии, как правило, характеризуются более широкими ячейками пространства лицензий (см. выше). В процессе развития новых сообществ и стабилизации среды происходит рост оптимальных значений для видового разнообразия и снижение – для внутривидовых. Ячейки пространства лицензий постепенно сужаются, их становится больше (причем, если происходит повышение эволюционного уровня организмов, составляющих сообщество, в новом сообществе они становятся еще мельче, чем были до кризиса). Постепенно этот процесс выходит на плато, достигая предела дробления лицензий (ниш), который определяется, как отмечают Раутиан и Жерихин [31], объемом доступного ресурса, а также, в соответствии с результатами нашего моделирования – степенью стабильности среды и эволюционным уровнем организмов, составляющих сообщество (см. выше).

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



**Рис. 5.** Динамика изменения оптимальных значений видового и внутривидового разнообразия в ходе биоценологического кризиса и последующего развития новых сообществ.

*Возможности возникновения новых структурных уровней при колебаниях степени неустойчивости среды*

В соответствии с противофазным колебанием оптимальных уровней разнообразия на популяционном и ценологическом уровнях возможны следующие пути оптимизации разнообразия при колебаниях степени стабильности среды (в более общем виде – для структурных и статистических биосистем этот вопрос рассмотрен ранее [6]).

*В периоды стабилизации среды:*

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

– на уровне сообществ: увеличение внутреннего разнообразия, что соответствует процессам дифференциации популяций.

*В периоды дестабилизации среды:*

– на уровне популяций: а) рост внутривидового разнообразия, деспециализация, расширение ниши; б) вымирание или миграция “специалистов” в другое местообитание; в) ин-

теграция “специалистов” в структурную систему высшего уровня; г) внутрисистемная дифференциация – возникновение и развитие внутри системы функционально различных подсистем;

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

Образование структур нового иерархического уровня позволяет новой системе выдавать адекватный ответ в более широком диапазоне условий среды и продолжать существовать в дестабилизирующейся среде, причем делать это даже более эффективно, чем просто неспециализированная популяция. Образование внутренних функционально различных подсистем (в данном случае не важно каким способом – в ходе интеграции ранее независимых систем или внутренней функциональной дифференциации) дает возможность снижения затрат ресурса на приспособление к колебанию параметров среды. “Разделение труда”

между подсистемами позволяет им выполнять свою задачу, функционируя в относительно узком диапазоне условий и не тратя дополнительных ресурсов на содержание большого разнообразия своих элементов. Общий ответ системы при этом достаточно широк. Другими словами, “специалисты” увеличивают свои шансы на выживание в нестабильной среде, если объединяются в систему более высокого уровня или формируют внутри себя функционально различные подсистемы (правда, в результате они превращаются совсем в другие системы).

Объединение ранее автономных биосистем в новую систему более высокого уровня можно сопоставить с последовательными стадиями увеличения степени интегрированности в ряду: ко-адаптивный комплекс видов – симбиотический комплекс – симбиотический организм. Этот путь можно считать одним из магистральных путей эволюции. Симбиогенетическое происхождение эукариот признается сегодня большинством биологов. В плотных морфологически оформленных бактериальных сообществах взаимодействие между разными функциональными группами бактерий осуществляется с той же степенью интеграции как в едином организме [16]. Известны современные бактериальные высокоинтегрированные симбиотические комплексы, которые могут служить аналогами систем, давших начало эукариотическому уровню организации [15]. Организмы животных и растений также представляют собой, по сути, “консорциумы паразитов и симбионтов” [17]. Для них описаны процессы объединения метаболических систем и формирования надорганизменных генных комплексов в ходе формирования высокоинтегрированных симбиотических комплексов из фрагментов экосистем – синтрофических консорциев, совместно утилизирующих ресурс или из фрагментов последовательных трофических цепей [29, 38].

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

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

## ВЫВОДЫ

1. Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия определяются параметрами среды (степенью ее стабильности и интенсивностью потока ресурса), и характеристиками видов и популяций, участвующих в построении сообщества (в частности, эволюционным уровнем организмов, репродуктивными и экологическими стратегиями).

2. Оптимальные значения внутривидового и видового разнообразия можно трактовать как ширину и число ячеек пространства лицензий.

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

4. Возникновение оптимальных значений внутривидового и видового разнообразия возможно без действия конкуренции и разделения ниш. Это позволяет предположить, что оптимизация может дополнять действие этих механизмов, являясь в том числе предпосылкой для существования симпатрических экологических видов-двойников.

5. Оптимизация разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях может быть одним из механизмов формирования структуры сообществ в ходе сукцессии: взаимного усиления процессов роста видового разнообразия и сложности сообщества и стабилизации его внутренней среды за счет развития механизмов экологического гомеостаза, пока не будет достигнут предел дробления ниш, который определяется параметрами внешней среды и потенциалом регионального пула видов (биогеографически доступной биоты).

6. Формирование симпатрических внутривидовых форм можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке регионального пула видов. Стабилизация среды способствует усилению обособленности внутривидовых форм и повышает вероятность видообразования.

7. Рост эволюционного уровня организмов и степени их автономизации от среды приводит к изменению параметров оптимальности, в част-

ности – к увеличению оптимальных уровней видового разнообразия. Это может служить дополнительным фактором общего роста таксономического разнообразия в ходе эволюции.

8. Противофазное колебание оптимальных уровней внутривидового и видового разнообразия при изменении степени стабильности среды могут быть использованы как одно из объяснений процессов изменения биоразнообразия на когерентных и некогерентных этапах эволюции.

9. Образование новых структурных уровней (путем интеграции и внутрисистемной дифференциации) можно рассматривать как один из механизмов оптимизации разнообразия в периоды дестабилизации среды.

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

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирин Э.М. // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 6. С. 842.
2. Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 293.
3. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
4. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
6. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. № 1. С. 18.
7. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125. № 4. С. 337.
8. Вахрушев Г.А., Раутиан А.С. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 532.
9. Гладышев Г.П. Термодинамическая теория эволюции живых существ. М.: Луч, 1996. 86 с.
10. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
11. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
12. Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 113 с.
13. Жерихин В.В. // Палеонтологический журн. 1987. № 1. С. 3.
14. Жерихин В.В. // Избр. тр. по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК, 2003. С. 173.
15. Заварзин Г.А. // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 3. С. 394.
16. Заварзин Г.А. // Вестн. РАН. 1995. Т. 65. № 1. С. 8.
17. Заварзин Г.А. // Вестн. РАН. 2006. Т. 76. № 6. С. 522.
18. Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука, 1999. 495 с.
19. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М.: Академия, 2001. 425 с.
20. Красилов В.А. Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ, 1986. 140 с.
21. Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН, 2003. 164 с.
22. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 619.
23. Марков А.В., Коротаев А.В. // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 3. С. 175.
24. Марков А.В., Куликов А.М. // Успехи соврем. биологии. 2006а. Т. 126. № 1. С. 10.
25. Марков А.В., Куликов А.М. // Успехи соврем. биологии. 2006б. Т. 126. № 2. С. 132.
26. Одум Ю.П. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
27. Печуркин Н.С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Новосибирск: Наука, 1982. 112 с.
28. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
29. Проворов Н.А., Долгих Е.А. // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67. № 6. С. 403.
30. Раутиан А.С. // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76.
31. Раутиан А.С., Жерихин В.В. // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 4. С. 20.
32. Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
33. Северцов А.С. // Эволюционная биология. Томск: Томский гос. ун-т, 2001. Т. 1. С. 89.
34. Северцов А.С. Теория эволюции. М.: ВЛАДОС, 2005. 380 с.
35. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. // Успехи соврем. биологии. 2006. Т. 126. № 1. С. 26.
36. Старобогатов Я.И. // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 138.

37. Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 4. С. 389.
38. Тихонович И.А., Проворов Н.А. // Успехи соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 4. С. 339.
39. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
40. Чернов Ю.И. // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221.
41. Aarssen L.W. // Basic and Applied Ecology. 2001. V. 2. № 2. P. 105.
42. Aarssen L.W., Schamp B.S. // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2002. V. 5. № 1. P. 3.
43. Barluenga M., Stolting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. // Nature. 2006. V. 439. P. 719.
44. Chesson P. // Annual Review of Ecology and Systematics. 2000. V. 31. P. 343.
45. Golubtsov A.S., Dgebuadse Yu.Yu., Mina M.V. // Ethiopian Rift Valley Lakes / Ed. by C. Tudorancea, W.D. Taylor. Leiden, Holland: Backhuys Publishers, 2002. P. 167.
46. Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester, UK: John Wiley, 1979. 222 p.
47. Hubbell S.P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography Princeton: Princeton University Press, 2001. 448 p.
48. Hubbell S.P. // Functional Ecology. 2005. V. 19. № 1. P. 166.
49. Kolasa J., Hewitt C.L., Drake J.A. // Biodiversity and Conservation. 1998. V. 7. № 11. P. 1447.
50. MacArthur R.H. // Ecology. 1955. V. 36. № 3. P. 533.
51. MacArthur R.H. Geographical ecology. N.Y.: Harper and Row, 1972. 269 p.
52. MacArthur J. // Ecology and Evolution of Communities / Ed. by M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge, Massachusetts: Belknap, 1975. P. 74.
53. Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I., Gough L. // Ecology. 2001. V. 82. № 9. P. 2381.
54. Oindo B.O. // Biodiversity and Conservation. 2002. V. 11. № 7. P. 1205.
55. Partel M. // Ecology. 2002. V. 83. № 9. P. 2361.
56. Pfisterer A.B., Schmid B. // Nature. 2002. V. 416. P. 84.
57. Ryan P.G., Bloomer P., Moloney C.L., Grant T.J., Delpport W. // Science. 2007. C. 315. № 5817. P. 1420.
58. Savolainen V., Anstett M.-Ch., Lexer Ch., Hutton I., Clarkson J.J., Narup M.V., Powell M.P., Springate D., Salamin N., Baker W.J. // Nature. 2006. V. 441. P. 210.
59. Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H. // Nature. 2006. V. 441. P. 629.
60. Vázquez D.P., Stevens R.D. // American Naturalist. 2004. V. 164. № 3. P. E1.
61. Wagner P.J., Kosnik M.A., Lidgard S. // Science. 2006. V. 314. P. 1289.

## Optimization of Diversity of Superorganism Systems as One of the Mechanisms for Their Development on Ecological, Microevolutionary and Evolutionary Scales

E. N. Bukvareva<sup>1</sup>, G. M. Aleshchenko<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

The potentialities of using the principle of optimum diversity are analyzed to explain some regularities in the formation and evolution of biodiversity in the course of ecological, microevolutionary and evolutionary processes. The optimization of intrapopulation and species diversity may be considered as an additional mechanism of ecological successions, morphogeny and speciation, increase of diversity in the course of evolution, changes in the diversity at coherent and incoherent stages of evolution, and formation of new structural levels of biosystems.