

Место хранение книги: <http://nature.ok.ru/>



## *Редкие и исчезающие животные России*

English

О проекте

Новости

Классификация  
животных

Голоса  
животных

Библиотека

Видео сюжеты



Поиск

Ссылки

Подпишись  
на новости!

Вебмастеру!

Форум

Гостевая  
книга

*Проект Экологического центра МГУ им М.В. Ломоносова  
к 250-летию Московского Университета*

В соответствии с российским и международным авторским правом запрещается перемещение на данном сайте материалов, а также их использование без цитирования источника. Запрещается использование данных материалов в издательской или коммерческой деятельности без согласования с Экоцентром МГУ (095)-932-89-82.

СЕРИЯ УЧЕБНЫХ ПОСОБИЙ  
«СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ»



ОСНОВЫ СОХРАНЕНИЯ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ



СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ



ГЕОГРАФИЯ И МОНИТОРИНГ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ



СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИЕ  
И ПРАВОВЫЕ ОСНОВЫ СОХРАНЕНИЯ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ



ГЕОГРАФИЯ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ



ГЕОГРАФИЯ И МОНИТОРИНГ  
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

ГЭФ  
МГУ

Глобальный Экологический Фонд  
Проект «Сохранение биоразнообразия»  
Экоцентр МГУ им. М.В. Ломоносова

Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия»



# **ГЕОГРАФИЯ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

Издательство НУМЦ  
Москва 2002

УДК 504  
ББК 26.8  
28.088

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия».  
Научный руководитель серии Н.С. Касимов.  
География и мониторинг биоразнообразия. Колл. авторов. М.:  
Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. 432 с.

### **Редакционная коллегия книги:**

Касимов Н.С., Романова Э.П., Тишков А.А.

### **Рецензенты книги:**

Артюхов В.Г., Добровольский Г.В., Марфенин Н.Н., Смирнова О.В.,  
Медведева О.Е., Корзун Л.П.

*Рекомендовано Советами по экологии и биологии учебно-методического объединения по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по экологическим и биологическим направлениям и специальностям, а также для системы дополнительного образования.*

*Раздел I.* Н.В. Лебедева, Д.А. Криволуцкий. Биологическое разнообразие и методы его оценки

*Раздел II.* Ю.Г. Пузаченко, К.Н. Дьяконов, Г.М. Алещенко. Разнообразие ландшафта и методы его измерения

*Раздел III.* А.В. Смуров, В.Н. Максимов, В.С. Тикунов. Мониторинг биоразнообразия

*Раздел IV.* Г.Н. Огуреева, Т.В. Котова. Картографирование биоразнообразия

**Серия учебных пособий издана при поддержке  
Глобального Экологического Фонда**

ISBN 5-89414-027-7

© Экоцентр МГУ, 2002

© Н.В. Лебедева, Д.А. Криволуцкий, 2002

© Ю.Г. Пузаченко, К.Н. Дьяконов, Г.М. Алещенко., 2002

© А.В. Смуров, В.Н. Максимов, В.С. Тикунов, 2002

© Г.Н. Огуреева, Т.В. Котова, 2002

Понятие «биоразнообразие» вошло в широкий научный обиход в 1972 году на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде, где экологи сумели убедить политических лидеров стран мирового сообщества в том, что охрана живой природы должна стать приоритетной при осуществлении любой деятельности человека на Земле. Через двадцать лет, в 1992 году в Рио-де-Жанейро во время Конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята Конвенция о биологическом разнообразии, которую подписали более 180 стран, в том числе и Россия. Активная реализация Конвенции о биоразнообразии в России началась после ее ратификации Государственной Думой в 1995 году. На федеральном уровне был принят целый ряд природоохранных законов, а в 1996 году Указом Президента РФ, утверждена «Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию», в которой в качестве одного из важнейших направлений развития России рассматривается сохранение биоразнообразия. Россия, как и другие страны, подписавшие и ратифицировавшие Конвенцию о биологическом разнообразии действует не в одиночку. Проект Глобального экологического фонда (ГЭФ) по сохранению биоразнообразия России, финансируемый Международным банком реконструкции и развития, стартовал в декабре 1996 года. С тех пор разработана и в 2001 году принята Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России, разрабатываются механизмы сохранения биоразнообразия, осуществляется поддержка национальных парков и заповедников, реализуются мероприятия по сохранению биоразнообразия и улучшению экологической обстановки в различных регионах. Проект ГЭФ и Национальная стратегия наряду с другими проектами по сохранению биоразнообразия в качестве приоритетных направлений предусматривают разработку и реализацию образовательных программ.

Настоящая серия учебных пособий и справочных материалов призвана хотя бы в некоторой мере заполнить тот вакуум, который существует в России. Казалось бы, что проблема сохранения биоразнообразия, обсуждаемая на самых разных уровнях, уже давно должна была найти отражение в учебных планах, образовательных



стандартах, по крайней мере экологических специальностей. Однако, как показал тщательный анализ Государственных образовательных стандартов, разделы, связанные с изучением феномена биоразнообразия, методами его оценки, значимости сохранения биоразнообразия для устойчивого развития и т.д. в явном виде не включены ни в один из них. Практически отсутствуют и учебные пособия по этой тематике.

Авторы, редакторы и другие участники проекта по созданию серии учебников, учебных пособий и справочных материалов для студентов вузов и работников системы особо охраняемых территорий России искренне надеются, что предлагаемые читателю материалы помогут ориентироваться в сложнейшей и многообразнейшей проблеме биоразнообразия. Список учебных материалов данной серии открывается переводом на русский язык, наиболее популярного за рубежом учебника Р. Примака «Основы сохранения биоразнообразия». Для удобства читателя остальные материалы объединены в три книги: «Сохранение и восстановление биоразнообразия», «География и мониторинг биоразнообразия» и «Социально-экономические и правовые основы сохранения биоразнообразия». Каждая книга снабжена собственным предисловием редакторов и глоссарием. Серия учебных материалов помимо книг содержит два лазерных диска и буклеты.

Участники проекта отдают себе отчет в том, что лишенных недостатков учебников и учебных пособий, особенно в первом издании, не бывает, поэтому будут искренне признательны за все замечания и предложения, которые позволят улучшить их структуру и содержание.

Научный руководитель проекта,  
член-корр. РАН Н.С. Касимов  
Директор Экоцентра МГУ,  
член-корр. РЭА А.В. Смуров

## ВВЕДЕНИЕ

Подготовка студентов географов, экологов и биологов, а также повышение квалификации практиков охраны природы на современном этапе невозможно без получения основ знаний по проблемам формирования, географии и сохранения биоразнообразия. При этом следует отдавать себе отчет, что понятие «биоразнообразия» за сравнительно короткий отрезок времени получило расширительное многоуровневое толкование, а с принятием Конвенции о биологическом разнообразии, к которой присоединилось большинство стран на планете, еще и политическое звучание. Собственно его биологический смысл раскрывается через представления о внутривидовом, видовом и надвидовом (ценотическом) разнообразии жизни, а географический – через традиционные положения биогеографической науки, которую в современной интерпретации можно трактовать как науку обо всех географических закономерностях формирования биоразнообразия. В добавление к этому, сначала деятели охраны природы, а затем и ученые стали говорить об экосистемном и ландшафтном разнообразии как объектах сохранения, а соответственно изучения и выделения в природе. Некоторые исследователи, в т.ч. и авторы одного из представленных здесь учебных пособий, пошли дальше и рассматривают, вполне резонно в качестве объекта сохранения, иерархическую организацию ландшафта.

Концепция биоразнообразия, несмотря на некоторую сложность объяснения ее феноменологии, доступна для понимания студентами при наличии у них базовых знаний, полученных при изучении общих биологических, экологических и физико-географических дисциплин. Теоретические и практические знания в биоразнообразии невозможно усвоить без знакомства с основами систематики растений и животных, биогеографии, ландшафтоведения, картографии, общей экологии. Но и уповать только на базовое образование, не стимулируя учащегося к самостоятельному развитию интереса к проблемам биоразнообразия, также нельзя. Поэтому нам видится, что подбор дисциплин и авторов в «географическом блоке» пособий по биоразнообразию удачен, а главное – органичен, обеспечивая преемственность знаний между собой и с основными пособиями «биологического блока».

Д.А. Криволуцкий и Н.В. Лебедева в последние годы выпустили несколько учебников и пособий по изучению биоразнообразия, в т.ч. и по методам его оценки (измерения). Сразу отмечу, что авторы нисколько не повторяют биологические аспекты проблемы, а внедряют в учебный процесс биогеографические подходы анализа и синтеза материалов о биоразнообразии. Биогеография, как и любая другая наука, сформировалась и развивалась в соответствии с потребностями общества. Отличие в данном случае от других наук географического цикла связано с тем, что возникновение биогеографии не определялось утилитарными нуждами, а исходно несло предпосылки фундаментального характера [Cox, Moore, 1993]. В их основе – выявление географических закономерностей биоразнообразия, его распределения по градиентам среды и в соответствии с действием исторических факторов. Связывая возникновение биогеографии с именем А. Гумбольта, большинство исследователей сужают определение науки – объяснение закономерностей распространения живых организмов на поверхности Земли. Как все молодые науки, она развивается, уточняет свой предмет, задачи и методы. Это отразилось и на трактовке самого содержания науки – оно меняется в соответствии с эволюцией географии и биологии, на стыке которых и возникла биогеография.

В основу современной биогеографии закладывается изучение актуальной картины живой природы, познание особенностей распределения организмов и их сообществ по градиентам абиотической среды. Как показывают авторы пособия, ключевым словом науки становится «биоразнообразие», а центральной проблемой теории – закономерности формирования биоразнообразия и роль в нем географических факторов. При такой методологической поддержке значительно легче объяснять современное распространение организмов, а главное – оценивать биогеографические последствия действия антропогенных факторов. Недаром, в пятом издании одного из лучших учебников биогеографии – *C. Barry Cox и Peter D. Moore «Biogeography»* (1993) рассмотрение курса начинается с представлений о биоразнообразии, его градиентах и изменчивости в пространстве и во времени. Такой взгляд на биогеографию делает эту науку просто незаменимой при решении практических задач охраны природы и устойчивого развития регионов.

Н.В. Лебедева и Д.А. Криволуцкий идут дальше – они вооружают будущего исследователя методами оценки биоразнообразия, помогают ему учитывать уровневый характер объекта изучения, классифицировать элементы биоразнообразия в зависимости от задач исследований, измерять его параметры и использовать полученные результаты в практике охраны природы.

К рассмотренной выше работе примыкает небольшое по объему, но исключительно содержательное пособие по «Мониторингу биологического разнообразия», подготовленное А.В. Смуровым, В.Н. Максимовым и В.С. Тикуновым. К сожалению, в Единой государственной системе экологического мониторинга биоразнообразие как объект контроля и наблюдения занимает подчиненное положение и ограничено показателями, фиксируемыми в рамках программы Летописи природы в государственных заповедниках (далеко не во всех). Мониторинг состояния биоразнообразия, будучи прикладной комплексной дисциплиной, одинаково полезна и студентам-биологам, и географам. Но еще более значима она для повышения квалификации практиков охраны природы.

На каких аспектах организации биомониторинга сосредоточились авторы пособия? Во-первых, на методах оценки состояния и выявления изменений в природной и антропогенной динамике на разных уровнях организации живого. Во-вторых, на дидактически и методологически последовательном разборе использования геоинформационных систем как интегральных элементов биомониторинга. И, в-третьих, на детальном представлении средств обеспечения мониторинга биоразнообразия (технических, программных, организационных и приборных). Студенты будут приятно удивлены тем, что многие разработки для организации и ведения биомониторинга знакомы нескольким поколениям биологов и географов и апробированы на объектах, хорошо знакомых им по полевым практикам.

Сравнительно небольшое по объему, но важное в ряду обучающих материалов по проблемам биоразнообразия учебное пособие подготовили опытные педагоги Географического факультета МГУ Т.П. Котова и Г.Н. Огуреева. Оно посвящено картографированию биоразнообразия. К сожалению, следует отметить, что в последние десятилетия, даже на Географическом факультете МГУ, не говоря уже о полевых кафедрах Биологического

факультета и других профильных вузов, выпускники имеют слабую картографическую подготовку. Речь идет не только и не столько о фундаментальных основах картографии как ведущей географической дисциплины (здесь сохраняются традиции подготовки картографов высокого уровня), сколько о тематическом картографировании – геоботаническом, зоогеографическом и др. Выпускники практически не умеют работать с основой, не способны адаптировать первичный материал к нуждам картографического отображения, путаются в масштабах, не могут провести первичную классификацию объектов картографирования и правильно подготовить легенду.

Авторы в своем учебном пособии как раз дают основы для понимания задач картографирования биоразнообразия, ориентируя учащихся на различия в подходах и методах картографического анализа и синтеза данных о разнообразии организмов, их сообществ и экосистем на глобальном, региональном и локальном уровнях. Материалы подаются как часть общего цикла дисциплин по биогеографическому картографированию, поэтому вполне логично, что здесь не выделяются оригинальные технологии, а рассматриваются достаточно традиционные подходы и методы. Так, выбор операционных (территориальных) единиц оценки биоразнообразия на каждом масштабном уровне проводится аналогично геоботаническому и зоогеографическому картографированию. Предложенный авторами критический анализ имеющихся в литературе и в Интернете образцов картографирования биоразнообразия будет полезен тем, кто изучает эту достаточно сложную дисциплину.

Учебное пособие Ю.Г. Пузаченко, К.Н. Дьяконова и Г.М. Алещенко «Разнообразие ландшафтов и методы его измерения» – принципиально новый тип обучающих материалов, призванный не только дать теоретические представления о феномене формирования разнообразия живой природы в целом, но и обучить студента азам практических действий – измерению и оценке ландшафтного разнообразия с использованием дистанционной информации, анализу и классификации многоканальных спектрально-изображений и т.д. Последовательно – от теории к методам работы с дистанционными и наземными полевыми материалами по ландшафтному разнообразию, а затем к прикладным задачам ландшафтного планирования. В целом логичная, дидактически

выдержанная схема обучающего модуля для относительно новой учебной дисциплины.

Некоторая сложность для восприятия и изучения материала пособия компенсируется, по сути дела, приглашением студентов к сотворчеству. Ведь изучение ландшафтного разнообразия с использованием космических изображений многоканальной съемки, информационных ресурсов Интернета и методов оперативного ландшафтного планирования подразумевает индивидуальный подход к работе со студентами. Поэтому у редактора не возникает опасений в отношении усложненной терминологии, недостаточности знаний у студентов по базовым дисциплинам (высшая математика, физика, информатика, ландшафтоведение и др.) и постановки «сверхзадач» для практических занятий. Чтобы студент «начал видеть» элементарные территориальные единицы на космических снимках, научился классифицировать типы изображений, проводить факторное разложение сканерной съемки и сопоставлять результаты «компьютерного дешифрирования» с результатами наземных полевых исследований рядом должен быть преподаватель. По-моему, именно так построено учебное пособие – часть подходов и методов дается подробно, на конкретных примерах и с отсылкой к другим источникам информации, а некоторые положения теории и практики оценки разнообразия ландшафтов отнесены к разряду «домашнего задания», работа над которым подразумевает привлечение дополнительных источников информации, в т.ч. зарубежных.

Пока рано говорить о том, как впишутся настоящие учебные пособия в современный образовательный процесс. Но ясно одно, что они займут достойное место в междисциплинарной подготовке специалистов по охране живой природы и включатся в распространение экологических знаний. Важно не только отреагировать на социальный заказ и расширить спектр учебных дисциплин в связи с появлением новых природоохранных проблем, но и видеть перспективу. В этом отношении рассматриваемые учебные пособия работают на реализацию Стратегии сохранения биоразнообразия в Российской Федерации и на подготовку кадров для выполнения обязательств нашей страны по Конвенции о биологическом разнообразии.

Профессор, д.г.н.  
А.А. Тишков

## СОДЕРЖАНИЕ.

### В учебные программы

ПРЕДИСЛОВИЕ	3	5.5. Сравнительный анализ индексов разнообразия	60
ВВЕДЕНИЕ	4	5.6. Рекомендации для анализа данных по разнообразию видов (по Мэгарран)	61
<u>РАЗДЕЛ I. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И МЕТОДЫ ЕГО ОЦЕНКИ</u>	8	5.7. Анализ бета-разнообразия: сравнение, сходство, соответствие сообществ	62
Введение	9	5.7.1. Показатели сходства, основанные на мерах разнообразия	62
Глава 1. Биологическое разнообразие	9	5.7.2. Показатели соответствия	63
1.1. Понятие биоразнообразия	9	5.7.3. Основные индексы общности для видовых списков	63
1.2. Международная программа «Биологическое разнообразие»	11	5.7.4. Индекс общности для количественных данных	65
1.3. Исследовательская программа «Диверситас»	12	5.8. Графический анализ бета-разнообразия	65
1.4. Реализация Конвенции о биоразнообразии России	14	5.8.1. Неориентированные и ориентированные графы	65
Глава 2. Уровни биоразнообразия	15	5.8.2. Плеяды Терентьева	66
2.1. Системная концепция биоразнообразия	15	5.8.3. Дендрограмма (кластерный анализ)	67
2.2. Генетическое разнообразие	18	5.9. Применение показателей разнообразия	68
2.3. Видовое разнообразие	24	5.10. Гамма-разнообразие наземных экосистем	69
2.3.1. Динамика видового разнообразия	25	5.10.1. Пространственные показатели гамма-разнообразия	71
2.3.2. Связь видового богатства с различными факторами	27	5.10.2. Разномасштабные уровни гамма-разнообразия	71
2.3.3. Динамика видового богатства по данным палеонтологической летописи	34	5.10.3. Информационные показатели гамма-разнообразия фитоценозов	72
2.4. Биоразнообразие, созданное человеком	35	Глава 6. Оценка биоразнообразия и охрана природы	72
2.5. Экосистемное разнообразие	36	Рекомендуемая литература	74
Глава 3. Классификации биоразнообразия	37	<u>РАЗДЕЛ II. РАЗНООБРАЗИЕ ЛАНДШАФТА И МЕТОДЫ ЕГО ИЗМЕРЕНИЯ</u>	76
3.1. Инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие	37	Введение	76
3.2. Таксономическое и типологическое разнообразие организмов	38	Глава 1. Общие представления о разнообразии	78
3.3. Биохронологическое разнообразие	38	1.1. Что такое разнообразие? (Прагматический аспект)	78
3.4. Структурное разнообразие	39	1.2. Что такое разнообразие? (Термостатистическая и информационная основа)	79
Глава 4. Таксономическое разнообразие	39	1.3. Иерархическая организация природы	85
4.1. Научная классификация организмов	39	1.4. Разнообразие и функционирование	88
4.2. Жизненные формы и биологическое разнообразие	42	Глава 2. Феноменологические иерархические уровни организации пространства	90
4.3. Инвентаризация видов	46	Глава 3. Измерение ландшафтного разнообразия	102
4.4. Видовое богатство России	47	3.1. Измерение ландшафтного разнообразия на основе дистанционной информации	102
Глава 5. Измерение и оценка биологического разнообразия	50	3.2. Измерение ландшафтного разнообразия на основе использования топографических карт совместно со сканерной съемкой	146
5.1. Параметры биологического разнообразия (альфа-разнообразие)	50	3.3. Организация полевых исследований для оценки ландшафтного разнообразия	161
5.2. Методы построения графиков видового обилия	51	Глава 4. Прикладные задачи ландшафтного планирования, решаемые на основе измерения ландшафтного разнообразия	163
5.3. Модели распределения видового обилия	54	Заключение	170
5.3.1. Геометрический ряд	54		
5.3.2. Логарифмическое распределение	55		
5.3.3. Логарифмически-нормальное распределение	55		
5.3.4. Распределение по модели «разломанного стержня» Мак-Артура	56		
5.3.5. Другие теоретические модели	56		
5.4. Индексы биоразнообразия	57		
5.4.1. Индексы видового богатства	57		
5.4.2. Индексы, основанные на относительном обилии видов	58		

Приложение 1	171
Приложение 2	173
Литература	177
<a href="#">РАЗДЕЛ III. МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ</a>	179
Введение	179
Глава 1. Научные основы мониторинга биологического разнообразия. Определения и терминология	180
Глава 2. Методы оценки состояния и динамики биоразнообразия на разных иерархических уровнях организации биосистем	183
2.1. Биофизические и биохимические методы	183
2.2. Генетические методы	185
2.3. Биоэнергетические методы	186
2.4. Иммунологические методы	186
2.5. Морфологические методы	187
2.6. Патологоанатомические и гистологические методы	188
2.7. Токсикологические методы	188
2.8. Эмбриологические методы	188
2.9. Паразитологические методы	189
2.10. Популяционные и экосистемные методы	189
Глава 3. Геоинформационные системы – интегрирующее ядро мониторинговой системы биоразнообразия	193
Глава 4. Средства обеспечения мониторинга биоразнообразия	199
4.1. Аппаратно-технические средства	199
4.2. Программное обеспечение	207
4.3. Организационное обеспечение	209
Литература	212
<a href="#">РАЗДЕЛ IV. КАРТОГРАФИРОВАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ</a>	216
Введение	216
Глава 1. Биогеографические основы картографирования биоразнообразия	218
Глава 2. Картографирование разнообразия организмов	220
Глава 3. Картографирование экологического разнообразия	226
Глава 4. Картографирование генетического разнообразия	234
Глава 5. Комплексное картографирование биоразнообразия	237
Глава 6. Новые технологии в картографировании биоразнообразия	243
Литература	244
<a href="#">ГЛОССАРИЙ</a>	246

## Раздел I. Биологическое разнообразие и методы его оценки

[обратно в содержание](#)

### Введение

Анализ биологического разнообразия – новый путь контроля за состоянием живого покрова Земли, который из области научного познания с 1992 года перешел в сферу международных обязательств стран по сохранению разнообразия жизни на своих территориях, а также в область международного правового сотрудничества. Изучение и применение в практике экологического мониторинга,



контроля качества окружающей среды, проводится через анализ биологического разнообразия наиболее достоверным способом. Специальные курсы по изучению биологического разнообразия в настоящее время читают во многих университетах России и за рубежом.

## **Глава 1. Биологическое разнообразие**

### **1.1. Понятие биоразнообразия**

Разнообразие жизни издавна было предметом изучения. Первые системы живой природы, известные, например, из трудов Аристотеля (384–322 гг. до н. э.), уже относятся к анализу этого явления. Научная и методическая база для описания биоразнообразия была создана К. Линнеем в его «Системе природы» [1735]. Замечательная работа Чарльза Дарвина «Происхождение видов...» в корне изменила наши представления о природе. Она завершила длительные поиски естествоиспытателей и систематиков, которые пытались найти причинное объяснение многих черт сходства и различий у наблюдаемых организмов, причины разнообразия жизни. Тщательно и объективно подобранные им доказательства того, что виды не «неизменны», что они изменялись и изменяются, иными словами, что эволюция действительно существует, были так многочисленны, что опровергнуть их было практически невозможно. Не менее важен тот факт, что Дарвин сумел дать логическое и убедительное объяснение возникновению этих изменений путем естественного отбора. Дарвин опять-таки не был первым, предложившим концепцию естественного отбора, однако именно он впервые по-настоящему оценил связь между естественным отбором и наследственными изменениями популяции, возникновением новых видов. В этом и заключался его успех; он не только сумел показать существование изменчивости, но и объяснил, каким образом она возникает.

Как следствие дарвиновской теории эволюции, М. Вагнером в 1868 году была предложена концепция географического видообразования. Но еще в 1844 году Ч. Дарвин в результате наблюдений за фауной Галапагосских островов пришел к заключению, что изоляция представляется здесь главным элементом. С тех пор ботаниками и зоологами собран огромный фактический материал, доказывающий реальность появления новых биологических форм путем пространственного разобщения.

Эволюционное учение нашего времени, которое называют

«неодарвинизмом», содержит ряд положений, которых не было в первоначальной дарвиновской теории. Главной формообразующей силой по-прежнему считается естественный отбор, хотя наши представления о корпускулярной природе генов дают нам возможность более полно представить себе возникновение изменчивости в результате мутаций, сохранение изменчивости в скрытом состоянии в диплоидных организмах, перетасовку генов в процессе генетической рекомбинации, обеспечивающую постоянный источник новых генных сочетаний, на которые мог бы действовать естественный отбор. Эволюция складывается из двух стадий: возникновения изменчивости и изменения направления этой изменчивости под действием естественного отбора.

Сейчас доказано, что изменения, возникающие под действием естественного отбора, могут иметь разные последствия в зависимости от условий существования. Один процесс наблюдается в том случае, когда условия среды, определяющие естественный отбор, весьма однородны на всем протяжении ареала вида или популяции. При этом приспособленность вида к своей среде неуклонно возрастает, а в случае изменения этой среды изменяется и вид в целом. За достаточно продолжительный период времени таким путем могут возникнуть весьма заметные изменения. Следовательно, генетическая структура отдельного ряда последовательных поколений постепенно и равномерно изменяется от поколения к поколению. Этот процесс называется филетической эволюцией. Другой путь эволюционной дифференцировки наблюдается в том случае, когда разные популяции одного вида тем или иным образом изолируются друг от друга и оказываются в разных условиях среды. Поскольку при этом естественный отбор действует на них по-разному, в разных популяциях возникают разные изменения. Таким образом, изолированные популяции будут все более дивергировать, пока, наконец, единый исходный вид не распадется на два или более новых вида. Описанный процесс известен под названием видообразования.

Видообразование имеет очень важное значение: оно ведет к дифференцировке, т.е. к дроблению одной генетической популяции на ряд подгрупп, каждая из которых представляет собой независимую эволюционную линию со своими возможностями для дальнейших филетических изменений.

В то же время, дивергенция непрерывна: она не прекращается

после того, как данная группа достигла ранга вида, а продолжается дальше, приводя к возникновению более высоких таксономических категорий.

Оценки степени биологического разнообразия Земли впервые были предприняты биогеографами, которые в XVIII–XIX веках разработали схемы ботанико-географического и зоогеографического разделения поверхности нашей планеты по степени своеобразия флоры и фауны. В XX веке такие же схемы были составлены не только для флор и фаун, но и для сообществ растений, животных, биогеоценозов.

Само словосочетание «биологическое разнообразие» впервые применил Г. Бэйтс [1892] в известной работе «Натуралист на Амазонке», когда описывал свои впечатления от встречи около 700 разных видов бабочек за время часовой экскурсии.

Современные представления о проблеме биологического разнообразия базируются на исследованиях популяционных генетиков 1908–1953 годов, показавших, как создается генетическое разнообразие организмов во внешне однородной популяции, и разработавших математический аппарат для его объективного описания.

Используя математический аппарат «статистики разнообразия», Г. Хатчинсон [1962] показал эффективность его применения в полевой экологии, а впоследствии вместе с Р. Макартуром [1959] и в биогеографии. Впоследствии Р. Макартуром это представление было развито в виде «Географической экологии» [1972], а также вместе с Е. Вильсоном в известной «Теории островной биогеографии» [1967].

*Биоразнообразие* в последнее десятилетие становится одним из самых распространенных понятий в научной литературе, природоохранном движении и международных связях. Научные исследования доказали, что необходимым условием нормального функционирования экосистем и биосферы в целом является достаточный уровень природного разнообразия на нашей планете. В настоящее время биологическое разнообразие рассматривается как основной параметр, характеризующий состояние надорганизменных систем. В ряде стран именно характеристика биологического разнообразия выступает в качестве основы экологической политики государства, стремящегося сохранить свои биологические ресурсы, чтобы обеспечить устойчивое экономическое развитие.

Термин «биоразнообразие» является сокращением сочетания слов «биологическое разнообразие». Разнообразие – это понятие, которое имеет отношение к размаху изменчивости или различий между некоторыми множествами или группами объектов. Биологическое разнообразие, следовательно, имеет отношение к разнообразию живого мира. Термин «биоразнообразие» обычно используется для описания числа, разновидностей и изменчивости живых организмов. В широком смысле этот термин охватывает множество различных параметров и является синонимом понятия «жизнь на Земле».

В научном мире понятие разнообразия может быть отнесено к таким фундаментальным понятиям, как гены, виды и экосистемы, которые соответствуют трем фундаментальным, иерархически зависимым уровням организации жизни на нашей планете.

Явление разнообразия живых организмов определяется фундаментальным свойством биологических макромолекул, особенно нуклеиновых кислот, их способностью к спонтанным изменениям структуры, что приводит к изменениям геномов, к наследственной изменчивости. На этой биохимической основе разнообразие создается в результате трех независимо действующих процессов: спонтанно возникающих генетических вариаций (мутаций), действия естественного отбора в смешанных популяциях, географической и репродуктивной изоляции. Данные процессы, в свою очередь, ведут к дальнейшей таксономической и экологической дифференциации на всех последующих уровнях биологических экосистем: видовом, ценотическом и экосистемном.

Термин «биологическое разнообразие» используется активно не менее полувека. За это время много сделано для понимания самого явления и разработки методов его измерения.

Одним из существенных достижений здесь является расширение наших представлений о видовом разнообразии жизни на Земле. Если сейчас описано 1,75 млн. видов растений, животных, микроорганизмов, то, по мнению ведущих специалистов-систематиков, их реальное число достигает не менее 10–35 млн., в том числе 1 млн. видов микроорганизмов, 1 млн. видов нематод, 10 млн. видов насекомых и около 10 млн. видов грибов. Особенно плохо изучены влажные тропики, где, как полагают, описан только 1 из 20 обитающих видов, особенно среди насекомых, грибов, а также почвенной фауны. При всей неполноте наших знаний нельзя не

отметить, что в XX столетии число таксонов животных и растений увеличено по меньшей мере в 500 раз по сравнению с концом XIX века.

## **1.2. Международная программа «Биологическое разнообразие»**

Понятие «биоразнообразие» вошло в широкий оборот только в 1972 году на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде, где экологи сумели убедить политических лидеров стран мирового сообщества в том, что охрана живой природы должна стать приоритетной при любой деятельности человека на Земле.

Научную разработку программы осуществлял Международный союз биологических наук, создавший для этого в 1982 году на Генеральной ассамблее в Канаде специальную рабочую группу. Активное участие в формировании программы исследований и первых организационных мероприятий принял академик М.С. Гиляров, ставший одним из «отцов-основателей» этого крупнейшего международного проекта. Работа по изучению биоразнообразия велась союзом с 1991 по 1997 год в два трехлетних этапа: с 1991 по 1994 год – первый, предварительные итоги которого проведены в Париже в 1994 году, и второй, заключительный, с 1995 по 1997 год. Итоги второго этапа, как и программы в целом, подведены в ноябре 1997 года на 26-й сессии Генеральной ассамблеи Международного союза биологических наук в Тайбее. Но исследования биоразнообразия в других организационных формах продолжают по более частным программам, таким как Биономенклатура, Виды-2000 – (индексация известных в мире видов), Биоэтика, Систематика-2000 и др. Биоразнообразие остается одним из трех главных приоритетов исследований как в биологии, наряду с биотехнологией и устойчивой агрикультурой, так и в биогеографии. С 1992 по 1997 год в мире велись региональные исследования, в России с 1994 по 2001 год – в рамках Государственной научно-технической программы России «Биологическое разнообразие».

Следует отметить большое значение принятия «Международной конвенции о биологическом разнообразии» на Конференции ООН по окружающей среде в Рио-де-Жанейро в 1992 году. Разработке и принятию Международной конвенции по биоразнообразию предшествовала активная деятельность многих организаций.

- В 1975 году вступила в силу Конвенция по международной торговле видами мировой флоры и фауны, находящимися под угрозой исчезновения. Конвенция запрещает или регулирует торговлю 20 000 видов, находящихся под угрозой исчезновения;
- В 1980 году UNEP, IUCN (Международный союз охраны природы и природных ресурсов) и WWF (Всемирный фонд дикой природы) опубликовали Всемирную стратегию охраны живой природы. Более 50 стран мира использовали ее для разработки национальных стратегий охраны живых организмов;
- В 1983 году вступила в действие Конвенция по сохранению мигрирующих видов диких животных;
- Создан Всемирный центр охраны и мониторинга (WCMC), целью которого является оценка распределения и обилия видов на планете, подготовка специалистов в области мониторинга биоразнообразия;
- UNEP и IUCN разработали и приступили к реализации совместных планов мероприятий по сохранению африканских и индийских слонов и носорогов, приматов, кошачьих и белых медведей.
- Международный Совет по генным ресурсам растений (IBPGR) в 30 странах мира организовал сеть банков генов, располагающих 40 основными мировыми коллекциями. Более 500 000 видов растений из 100 стран были собраны, оценены и размещены в хранилищах;
- Международный переговорный комитет, учрежденный руководящим советом UNEP, при участии многих международных организаций подготовил Конвенцию по биологическому разнообразию. В июне 1992 года во время Конференции ООН по окружающей среде и развитию в Рио-де-Жанейро она была подписана представителями большинства стран, включая Российскую Федерацию. Главная цель подписанного документа – сохранение биологического разнообразия и обеспечение тем самым нужд человечества;
- В 1992 году разработана Глобальная стратегия биоразнообразия, целью которой стала ликвидация условий исчезновения видов.

К настоящему времени «Международной конвенции о биологическом разнообразии» подписали представители 180 стран, в том числе и России [1995], взявшей на себя ответственность за

сохранение живой природы 1/7 части суши нашей планеты.

Международная программа исследования биоразнообразия включает три основных уровня: генетический, таксономический и экологический (сообщества и экосистемы).

### **1.3. Исследовательская программа «Диверситас»**

Международный союз биологических наук выступил инициатором разработки программы исследований биологического разнообразия по предложению Национального комитета биологов США с привлечением большого числа стран и научных коллективов, поскольку эта программа, как и одновременно разрабатываемая изучения геосферно-биосферных исследований, исходит из факта изменений, охватывающих всю планету и требующих широкого международного сотрудничества. Кризис биологического разнообразия кроется в потенциальной утрате возобновляемых природных ресурсов и в контроле за их использованием. По мере истощения природных ресурсов в Европе долгое время оставалась надежда и уверенность в том, что в странах Азии, Африки и Латинской Америки они практически бесконечны. Однако за последние десятилетия именно в этих регионах произошло наиболее резкое сокращение площади лесов и утрата других естественных экосистем. В резолюции, принятой на 23-й Генеральной ассамблее Международного союза биологических наук, указано на необходимость изучения роли биоты в регуляции жизненно важных процессов, многообразии жизненных форм, видов, сообществ и их роли в функционировании экосистем и в глобальных процессах. Тогда же Союз приступил к разработке программы исследований биоразнообразия. На 24-й Генеральной ассамблее Международного союза биологических наук (Амстердам, сентябрь 1991) при поддержке СКОПЕ и ЮНЕСКО было принято решение приступить к разработке международной программы для изучения биологического разнообразия «Диверситас». В первоначальном варианте эта программа включала четыре основных направления:

- 1) функционирование экосистем и поддержание биоразнообразия;
- 2) происхождение, сохранение и потери биоразнообразия;
- 3) инвентаризация и мониторинг биоразнообразия;
- 4) сохранение генетического разнообразия диких предков культурных растений и одомашненных животных.

Позже программа была дополнена еще тремя направлениями: морское биоразнообразие, разнообразие микроорганизмов и роль человека в изменениях биоразнообразия. К настоящему времени в рамках программы «Диверситас» сложилось несколько основных направлений, сфокусированных на ключевых областях изучения биоразнообразия, и пять целевых междисциплинарных направлений.

1. *Функционирование экосистем и поддержание биоразнообразия.* Исследования в рамках этого направления позволяют ответить на вопросы: как стабильность экосистем и их способность к восстановлению зависят от разнообразия видов? как глобальные изменения климата, землепользования, обилия чужеродных видов влияют на функционирование экосистем? какую роль играет биоразнообразие (от генетического и видового до ландшафтного уровня) в экосистемных процессах (изменения продуктивности, обеспечение преобразования и круговорота питательных веществ)? Будет получена количественная оценка роли экосистем в поддержании качества и количества водных ресурсов, плодородия почв и качества атмосферного воздуха на должном уровне, а также оценка воздействия глобальных изменений окружающей среды на их функционирование.

2. *Происхождение, сохранение и изменения биоразнообразия.* Особое внимание уделяется изучению реакции видов на изменения среды обитания с учетом различных факторов, включая генетические и физиологические свойства видов, межвидовые отношения и популяционные характеристики, свойственные различным историческим эпохам. Выяснение популяционных и генетических процессов, обеспечивающих процессы видообразования и видового угасания и ведущих к увеличению и утрате мирового биотического богатства, позволит выработать эффективную стратегию по поддержанию оптимального уровня биоразнообразия.

3. *Систематика: инвентаризация и классификация биоразнообразия.* Цель этого направления – оценка современного биоразнообразия. Необходимо установить четкие приоритеты для проведения систематической инвентаризации видов анализа и синтеза информации, отражающей различные аспекты истории развития жизни на Земле, и создать такую систему организации работ, которая будет гарантировать качественность собранных данных и их доступность. Полученная информация послужит базой

для построения прогнозов и создания программ по улучшению системы образования.

4. *Мониторинг биоразнообразия.* Для принятия обоснованных решений по управлению биоразнообразием, направленных на смягчение последствий его изменений, требуется обладать оперативными данными о том, где и с какой скоростью изменяется биоразнообразие. В рамках данного направления будут разработаны эффективные и стандартные методы мониторинга и определены приоритеты, которые будут обеспечивать накопление данных, необходимых для понимания современного и будущего статуса разнообразия, в нужном объеме. Будут созданы надежные системы мониторинга и прогнозирования изменений биоразнообразия в разных частях планеты.

5. *Охрана, восстановление и устойчивое использование биоразнообразия.* Сохранение биологического разнообразия и устойчивое использование его компонентов определяют поддержание глобальной стабильности. Исследования, проводимые в данном направлении, позволят лучше понять, как и под воздействием каких факторов изменяется биоразнообразие. Полученные результаты будут влиять на принятие соответствующих мер по охране биоразнообразия, в том числе и на глобальном уровне. Специальные усилия будут сосредоточены на сохранении генетического разнообразия растений, окультуренных человеком, и животных, предки которых одомашнены. Будут разработаны и претворены в жизнь стратегии по восстановлению нарушенных экосистем, собран материал по демографическим и генетическим изменениям в популяциях живых организмов, которые происходят в процессе их восстановления.

6. *Биоразнообразие почв и донных отложений.* Биота почв и донных отложений изучена недостаточно, хотя ее важная роль в основных экосистемных процессах, включая контроль круговорота веществ, поддержание плодородия почв и влияние на состав «парниковых» газов, не вызывает сомнения. В настоящее время необходимо систематизировать накопленную информацию по отдельным видам организмов, а также определить, какие сочетания видов и структура их сообществ влияют на функционирование экосистем. Исследования будут нацелены на понимание биологических основ поддержания продуктивности почв и донных отложений, будут составлены базы данных, разработаны

стандартные методы оценки и мониторинга разнообразия почв и донных отложений и проведены эксперименты для того, чтобы оценить роль различных видов, обитающих в почвах и донных отложениях, в функционировании экосистем.

7. *Морское биоразнообразие.* В задачи направления входит сбор информации о том, как деятельность человека влияет на биоразнообразие океанов и прибрежных зон. Для сохранения морских экосистем требуется расширить применение моделирования процессов, контролируемых биологическое разнообразие в морях и океанах. Огромные размеры морского царства, его относительная недоступность, активные процессы по смешиванию, рассеиванию и переносу водных масс и их обитателей обуславливают сложность исследования морских сообществ. Разнообразие живых организмов в морских экосистемах огромно, но мало изучено, и поэтому процессы утраты биоразнообразия не всегда понятны и не всегда правильно оцениваются. Необходимо понять, как морское биоразнообразие изменяется под воздействием рыбного промысла, эвтрофикации, физического изменения местообитаний, внедрения чужеродных видов и других форм воздействия человека. Будут созданы и развиты информационные сети для большого числа заинтересованных учреждений и организаций.

8. *Биоразнообразие микроорганизмов.* Микроорганизмы представляют огромное генетическое разнообразие и играют уникальную роль в экосистемах как основные компоненты пищевых цепей и биогеохимических циклов. Пока описано менее 5% существующих микроорганизмов. Будут развиваться новые методы и технологии исследования микроорганизмов, информационные базы данных по микробиологическому разнообразию.

9. *Пресноводное биоразнообразие.* Это направление включает исследования самых разных организмов от микроскопических бактерий до крупных птиц и млекопитающих, их структурно-функциональных связей, особенностей и процессов, определяющих потери биоразнообразия в пресноводных экосистемах. Будут проведены исследования влияния деятельности человека и глобальных изменений окружающей среды на биоразнообразие пресноводных экосистем, и на их основе будет уточнена роль этих экосистем для человечества.

10. *Роль человека в управлении биоразнообразием.* Многие



действия, направленные на качество жизни (производство пищи и волокон, строительство и производство различных потребительских товаров, организация мест отдыха), имели негативные последствия для глобального биоразнообразия. В настоящее время человечество играет ключевую роль в изменении экосистемных процессов, и разные формы его деятельности нередко являются решающими в функционировании экосистем, сохранении биоразнообразия и его устойчивом управлении. Проводимые исследования должны способствовать четкому определению возможностей человека в управлении биоразнообразием. Это направление исследований должно активизировать получение и обобщение научной информации, требуемой для понимания зависимостей между культурой различных групп населения и биоразнообразием; для оценки благосостояния людей во взаимосвязи с ростом населения и динамикой биоразнообразия; для анализа чрезвычайно сложных путей, которыми древнее и современное общества управляли и управляют биоразнообразием; для оценки возможностей привлечения различных слоев населения к сохранению и устойчивому управлению ресурсами биосферы.

Опираясь на рекомендации, резолюции и выводы конференций и исследовательских проектов по биоразнообразию (включая программу «Диверситас»), ведущие специалисты из ряда мировых таксономических центров, эксперты по планированию и управлению, представители различных фондов, экологи и специалисты по охране природы провели две встречи по подготовке Глобальной таксономической инициативы: в феврале 1998 года в г. Дарвин (Австралия) и сентябре 1998 года в Лондоне. Участники Дарвинской встречи обратились к мировой общественности с декларацией, в которой были определены четыре ключевые проблемы таксономии, от которых зависит выполнение Конвенции по биоразнообразию: установление приоритетов в таксономических проектах; развитие партнерства между таксономическими центрами для решения локальных, региональных и глобальных проблем; повышение роли таксономических центров в решении проблем биоразнообразия; обеспечение поддержки развития таксономии широким кругом организаций, озабоченных проблемой сохранения биоразнообразия. Важной инициативой в рамках программы «Диверситас» стала подготовка и проведение в 2001 году Международного года наблюдений за биоразнообразием.

#### **1.4. Реализация Конвенции о биоразнообразии в России**

Россия включилась в реализацию Конвенции о биоразнообразии после ее ратификации в 1995 году Государственной Думой. Сейчас весь портфель природоохранных законов Российской Федерации напрямую увязан с выполнением обязательств нашей страны по Конвенции. По реализации «Конвенции...» в России на федеральном уровне приняты законы «Об охраняемых природных территориях», «О животном мире», «Об экологической экспертизе», «О континентальном шельфе Российской Федерации» и др. 1 апреля 1996 года Президент Российской Федерации подписал Указ № 440, согласно которому была утверждена «Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию» [Концепция..., 1996]. В Концепции отмечена роль России в решении планетарных экологических проблем. Наша страна обладает большими по площади территориями, практически не затронутыми хозяйственной деятельностью, которые являются резервом устойчивости всей биосферы в целом. В качестве одного из важнейших направлений России в международном сотрудничестве по обеспечению устойчивого развития и охраны окружающей среды Концепция рассматривает сохранение биоразнообразия. Впервые в нашей стране начаты работы по формированию единой системы экологического мониторинга, в которой значительное место уделено оценке и контролю состояния биологического разнообразия. Россия активно подключилась к международной деятельности по сохранению биоразнообразия; при поддержке Глобального экологического фонда ведутся работы по сохранению биоразнообразия, по оказанию помощи российским заповедникам, по решению проблемы охраны природы на Байкале. Проект сохранения биоразнообразия России, финансируемый Международным Банком Реконструкции и Развития (26 млн. долл. США), стартовал в декабре 1996 года. Его цели – разработка национальной стратегии сохранения биоразнообразия России и ее региональных моделей, экономических механизмов сохранения и использования ресурсов биоразнообразия, методов мониторинга его состояния, поддержка национальных парков и заповедников, реализация мероприятий по сохранению биоразнообразия и улучшению экологической обстановки Байкальского региона, поддержка общественных и образовательных программ.

Сегодня мы наблюдаем, как результаты научных исследований в области изучения биоразнообразия определяют стратегию государственной политики, поэтому специалисты – географы, биологи и экологи, выходящие из стен университетов, должны быть всесторонне подготовлены к измерению и оценке биоразнообразия. Описание разнообразия жизни и ландшафтного разнообразия среды обитания были объектами изучения экологов и биогеографов, как и объектами преподавания задолго до 1991 года – начала реализации программы «Биоразнообразие» Международного союза биологических наук. Так, разделы по разнообразию экосистем и разнообразию организмов были в учебнике П. П. Второва и Н. Н. Дроздова «Биогеография материков» [1974], раздел «Биологическое разнообразие» в учебном пособии П. Аллена «Биология – наука о жизни» [1978], изданной на русском языке в 1984 году, и т.п.

В последнее десятилетие анализ биологического разнообразия стал предметом не только научных исследований, но и преподавания в университетах. Авторы ввели преподавание анализа биоразнообразия в курсы ряда биологических дисциплин (математические методы в биологии, экология, основы биологии, биоиндикация) в 1992 году, используя в качестве основного учебного материала программу «Биоразнообразие» Международного союза биологических наук. Как учебное пособие также использовался курс Оксфордского университета «Global Biodiversity» [1992]. Первая учебная программа для университетов в России была разработана и опубликована Н. В. Лебедевой и А. Д. Покаржевским в 1993 году, после чего с 1994 года отдельный курс биоразнообразия стали преподавать в Ростовском госуниверситете и на географическом факультете МГУ. В 1999 году геофаком МГУ опубликовано первое учебное пособие по предмету «Биоразнообразие и методы его оценки», составленное Н. В. Лебедевой, Н. Н. Дроздовым и Д. А. Криволицким, которое используется не только для преподавания предмета, но и для проведения учебных полевых практик. Это учебное пособие стало базовым при подготовке магистров межфакультетской специализации «Эксперт в области геоэкологической безопасности» по дисциплине «Биологическое разнообразие и его оценка», осуществляемой в рамках проекта CRDF в РГУ.

## Глава 2. Уровни биоразнообразия

Биологическое разнообразие может рассматриваться на нескольких уровнях организации жизни: молекулярном, генетическом, клеточном, таксономическом, экологическом и других.

### 2.1. Системная концепция биоразнообразия

В конечном счете каждая наука – систематизированное знание и создание рациональной системы исследуемых объектов – неперенная задача всех естественных дисциплин.

По современным представлениям, можно различать несколько уровней организации жизни (молекулярный, генетический, клеточный, организменный, популяционный, экосистемный, биосферный), каждый из которых обладает свойственным ему специфическим биоразнообразием. Этот подход был отражен в первой же учебной программе по биоразнообразию в России [Лебедева, Покаржевский, 1993] и получил развитие в научных разработках по проблеме биологического разнообразия.

При определении сущности живого с системных позиций, живое вместе с другими его качествами нужно рассматривать как дискретные материальные системы и комплексы систем.

Концепция о живом как о системах взаимодействующих частей развивалась тремя путями [Матейкин, 1982]:

Первый путь: формирование знаний о взаимодействии частей, составляющих организм, т. е. познания организма как целого.

Второй путь: развитие представлений о виде как взаимосвязанности индивидов.

Третий путь: развитие суждений о взаимоотношениях разных видов, обитающих совместно.

Несомненно, развитие трех этих направлений помогло становлению общей теории систем, положения которой приложимы не только к живой, но и к неживой материи. Основу же общей теории составляет ряд частных эвристических принципов видения мира, которые позволяют открыть внутренние связи, существующие в пределах каждой формы материи, и установить взаимоотношения между формами материи.

Проследим развитие понимания организма как целого. Жорж Кювье [1769–1832], формулируя в 1817 году принцип корреляции,

или принцип конечных причин, впервые указал на целостность живого организма. Он писал: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие».

Столь же весомый вклад в представление о системности живого внесен физиологией. Клод Бернар [1813 – 1878] наблюдал изменение кровотока в ухе кролика после перерезки и раздражения симпатических нервных волокон. Так была открыта вазомоторная, т. е. сосудодвигательная, функция нервной системы и установлено значение этой функции для регуляции теплоотдачи.

Открытие вазомоторной функции нервной системы раскрывало новую сторону жизнедеятельности организма – его целостность.

Для развития идей об организме как целом чрезвычайно велико значение эмбриологических исследований. В 1924 году Г. Мангольд, сотрудница лаборатории Г. Шпеманна, пересадила участок губы бластопора одного зародыша на спинную сторону другого зародыша. В результате у реципиента развилась вторая нервная губка и весь осевой комплекс органов.

Дальнейшее развитие взглядов о взаимодействии частей в развивающемся организме выразилось в установлении этапов морфогенеза: этапа зависимых дифференцировок, этапа самодифференцировок и этапа развития функциональных связей как заключительного периода в формировании окончательной структуры организма.

На всех этапах морфогенеза отчетливо проявляется взаимодействие возникающих структур, взаимодействие, меняющееся в своих масштабах, но, тем не менее, всегда являющееся внутренней причиной развития системы.

Существенная роль в становлении представлений о целостности организма принадлежит теории Н. И. Вавилова о гомологической наследственной изменчивости [1920]. С точки зрения Вавилова, мутационный процесс, лежащий в основе наследственной изменчивости, при всей его случайности подчинен все же внутренним законам. Это выражено им в следующих словах: «Мутации в близких видах и родах идут, как правило, в одном и том же направлении». Вавилов считал, что в этом явлении находит

отражение взаимодействие генов как исторически сложившихся комплексов. На основании теории Вавилова, генотип стали понимать как глубоко интегрированную систему генов, способную регулировать процессы наследственной изменчивости.

Второй путь к пониманию системности живого – анализ связи между индивидами в пределах вида.

Как известно, первое представление о виде сформулировал Джон Рей [1627–1705], который считал, что вид – это собрание особей, как дети похожих на родителей.

К. Линней, описав более 4 тыс. видов животных и растений, четко обосновал понятие о мономорфизме видов, т. е. представление о сходстве всех особей вида по всем признакам.

В 1910 году была опубликована статья известного русского энтомолога А. П. Семенова-Тян-Шанского «Таксономические границы вида и его подразделения». Эта статья – едва ли не первая фундаментальная работа, в которой путем обобщения накопившихся данных было показано разнообразие внутривидовых категорий.

Замене взглядов о структурированности вида на представления о его системности способствовало развитие генетики. В 1931 году Вавилов опубликовал статью «Линнеевский вид как система». В этой важнейшей для теории вида статье Вавилов рассмотрел целостность вида с позиций генетики. Он пришел к выводу, что разнообразие внутривидовых форм обусловлено неодинаковыми условиями среды с разным направлением естественного отбора. Но вместе с тем вид един, и это единство Вавилов объясняет тем, что все структурные компоненты вида, т. е. внутривидовые формы, обмениваются генами. Таким образом, взаимосвязанность индивидов и их групп путем обмена генами при скрещивании придает виду свойства системы. Но генотипические структуры аппарата наследственности ограничивают генетические связи индивидов, что и создает обособленность видовых систем.

Вавилов писал: «Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании – обособленная, сложная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом». Таким образом, вклад таксономии в развитие общих представлений о системности живого заключался в формировании взглядов о виде как ограниченной или замкнутой системе генов, стабильное существование которой возможно лишь благодаря взаимодействию частей этой обособленной системы.

Как уже было отмечено, третьим направлением, которое привело к понятию системности в биологии, было развитие представлений о взаимосвязанности и взаимодействии разных видов, обитающих совместно. Этому типу взаимодействий, описываемых как альфа-, бета-, гамма-, дельта-, эпсилон - и омега-разнообразия отведена основная часть настоящей книги.

Итак, фундаментальные разделы биологии: физиология, морфология, эмбриология, генетика, экология, а также биогеография показывают не только структурированность живого, но и неперенное взаимодействие между структурами. Понимание и непрерывное углубление представлений об обязательности связей между структурами живого привело к тому, что концепция системности живого, приложимая к клетке, организму, виду, биогеоценозу (экосистеме), биосфере прочно вошла в теорию биологии.

Однако одним словом «система» еще не определено все то значение взаимодействий, без которых живое лишилось бы своей интегрирующей сущности. И распространенность, и вездесущность взаимодействия частей, как в живом, так и за его пределами, стимулировали создание общей теории систем. Эта теория сложилась как интеграция данных о системности самых разных форм материи.

Философские предпосылки обоснования общей теории систем можно найти у великого английского материалиста Фрэнсиса Бэкона [1561–1626]. Бэкон писал, что никто не отыщет природу вещи в самой вещи, и изыскание должно быть расширено до более общего. Эта мысль может считаться едва ли не первым четким определением того, что всякое частное представляет собою элемент более общего.

В дальнейшем ученые разных стран неоднократно обращались к анализу связей между компонентами систем, причем и абиогенных, и биологической, и социальных. Существенное обобщение в 50-е годы XX века было сделано австрийским математиком Л. фон Берталанфи.

1. Система – это комплекс элементов, находящихся во взаимодействии, при этом степень их взаимодействия такова, что делает неправомерным аналитический подход как метод изучения системы. В то же время, целое не может быть описано теми же зависимостями, какими могут быть описаны процессы в элементах системы.

Следовательно, данный тезис общей теории систем предполагает необходимость особых методов для целостного изучения системы.

2. Наличие изоморфных, т. е. одинаковых, процессов в разных категориях природных явлений, требует общих законов.

3. Таким общим законом может быть известный принцип, сформулированный Ле-Шателье: всякая система подвижного равновесия под действием внешнего воздействия изменяется так, что эффект внешнего воздействия сводится к минимуму.

Этот последний, очень важный тезис помогает представить, по крайней мере, конечные задачи исследования с помощью методов, которыми только и можно изучать целое как систему. Эти конечные задачи – определение устойчивости системы по определенным параметрам. В биологии такими параметрами могут быть параметры гомеостазиса как организма, так и популяции, и параметры индикаторов продуктивности сообществ.

4. Свойство целого порождено свойствами элементов, в то же время свойства элементов несут свойства целого.

5. Не всегда и не только простые причинно-следственные отношения объясняют функционирование системы.

Справедливость этого тезиса подтверждается наличием и реальностью принципа обратной связи, на основании которого, как мы знаем, конечный эффект функционирования системы может изменить начальные процессы, так что новый конечный эффект будет иметь обратное значение.

6. Источник преобразования системы лежит в самой системе. В этом причина ее самоорганизованности.

7. Один и тот же материал или компонент системы может выступать в разных обличьях.

Берталанфи полагает, что развитие системного подхода заключается в переходе от вербальности (словесного описания) к ограниченному математизированию, а далее к математическому, а не физическому рассмотрению биологических систем. Следовательно, главное – математическое выражение соотношений между переменными, описывающими поведение системы. Общая теория систем позволила, таким образом, увидеть иерархию структур в живых системах и установить наличие парциальных систем, т. е. более частных систем, входящих в состав общих.

Представление об иерархии систем стало той основой, на

которой возникло и развилось понятие об уровнях организации живой материи. Теперь принято говорить о молекулярном, клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях организации живой материи.

Далее принципы общей теории систем, как и принципы кибернетики, позволили установить, что целое воздействует на части путем определенных каналов управления. Такими каналами могут быть, прежде всего, генетическая система и системы, подобные тем, которые описываются системой регулярных синтезов, т. е. системой регуляторных метаболитов.

Анализируя явление биологического разнообразия, необходимо постоянно учитывать системность, многоуровневый характер биологических явлений. Общая теория систем предполагает целостное понимание биологических явлений, где все биохимические процессы регулируются геномом; геном не существует вне организма, организм – вне вида, вид – вне экосистемы, а экосистема – вне географической среды.

## 2.2. Генетическое разнообразие

Естественное богатство нашей планеты связано с разнообразием генетических вариаций. *Генетическое разнообразие*, т. е. поддержание генотипической гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, которая вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях, представлено наследуемым разнообразием внутри и между популяциями организмов.

Как известно, генетическое разнообразие определяется варьированием последовательностей 4 комплементарных нуклеотидов в нуклеиновых кислотах, составляющих генетический код. Каждый вид несет в себе огромное количество генетической информации: ДНК бактерии содержит около 1 000 генов, грибы – до 10 000, высшие растения – до 400 000. Огромно количество генов у многих цветковых растений и высших таксонов животных. Например, ДНК человека содержит более 30 тыс. генов.

Новые генетические вариации возникают у особей через генные и хромосомные мутации, а также у организмов, которым свойственно половое размножение, через рекомбинацию генов. Генетические вариации могут быть оценены у любых организмов, от растений до человека, как число возможных комбинаций различных

форм от каждой генной последовательности. Другие разновидности генетического разнообразия, например количество ДНК на клетку, структура и число хромосом, могут быть определены на всех уровнях организации живого.

Огромное множество генетических вариаций представлено у скрещивающихся популяций и может быть осуществлено посредством селекции. Различная жизнеспособность отражается в изменениях частот генов в генофонде и является реальным отражением эволюции. Значение генетических вариаций очевидно: они дают возможность осуществления и эволюционных изменений и, если это необходимо, искусственного отбора.

Только небольшая часть (около 1%) генетического материала высших организмов изучена в достаточной мере, когда мы можем знать, какие гены отвечают за определенные проявления фенотипа организмов. Для большей части ДНК ее значение для вариации жизненных форм остается неизвестным.

Каждый из  $10^9$  различных генов, распределенных в мировой биоте, не дает идентичного вклада в формирование разнообразия. В частности, гены, контролирующие фундаментальные биохимические процессы, являются строго консервативными у различных таксонов и, в основном, демонстрируют слабую вариабельность, которая сильно связана с жизнеспособностью организмов.

Если судить об утере генофонда с точки зрения генной инженерии, принимая во внимание то, что каждая форма жизни уникальна, вымирание всего лишь одного дикого вида означает безвозвратную потерю от тысячи до сотен тысяч генов с неизвестными потенциальными свойствами. Генная инженерия могла бы использовать это разнообразие для развития медицины и создания новых пищевых ресурсов. Однако разрушение местообитаний и ограничение размножения многих видов приводит к опасному уменьшению генетической изменчивости, сокращая их способности адаптироваться к загрязнению, изменениям климата, болезням и другим неблагоприятным факторам. Основной резервуар генетических ресурсов – природные экосистемы – оказался значительно измененным или разрушенным. Уменьшение генотипического разнообразия, происходящее под воздействием человека, ставит на грань риска возможность будущих адаптаций в экосистемах.



Изучение закономерностей распределения генотипов в популяциях начато Пирсоном [1904]. Он показал, что при наличии разных аллелей одного гена и действия свободного скрещивания в популяциях возникает совершенно определенное распределение генотипов, которое можно представить в виде:

$$p^2 AA + 2pqAa + p^2 aa,$$

где  $p$  – концентрация гена  $A$ ;  $q$  – концентрация гена  $a$ .

Х. Харди (1908) и В. Вайнберг (1908), специально исследовав это распределение, высказали мнение, что оно является равновесным, так как при отсутствии факторов, нарушающих его, оно может сохраняться в популяциях неограниченное время. Так стала развиваться популяционная генетика. Главная заслуга в разработке популяционной генетики, а особенно ее теоретического и математического аспектов, в этот ранний период [1920–1940 гг.] принадлежит С. С. Четверикову, С. Райту, Р. Фишеру, Дж. Холдейну, А. С. Серебровскому и Н. П. Дубинину.

Биологическая эволюция – это процесс накопления изменений в организмах и увеличение их разнообразия во времени. Эволюционные изменения затрагивают все стороны существования живых организмов: их морфологию, физиологию, поведение и экологию. В основе всех этих изменений лежат генетические изменения, т.е. изменения наследственного вещества, которое, взаимодействуя со средой, определяет все признаки организмов. На генетическом уровне эволюция представляет собой накопление изменений в генетической структуре популяций.

Эволюцию на генетическом уровне можно рассматривать как двухступенчатый процесс. С одной стороны, возникают мутации и рекомбинации – процессы, обуславливающие генетическую изменчивость; с другой стороны, наблюдается дрейф генов и естественный отбор – процессы, посредством которых генетическая изменчивость передается из поколения в поколение.

Эволюция возможна только в том случае, если существует наследственная изменчивость. Единственным поставщиком новых генетических вариантов служит мутационный процесс, однако эти варианты могут по-новому рекомбинироваться в процессе полового размножения, т. е. при независимом расхождении хромосом и вследствие кроссинговера. Генетические варианты, возникшие в результате мутационного и рекомбинационного процессов, передаются из поколения в поколение отнюдь не с равным успехом:

частота некоторых из них может увеличиваться за счет других. Помимо мутаций к процессам, изменяющим частоты аллелей в популяции, относится естественный отбор, поток генов (т. е. миграции их) между популяциями и случайный дрейф генов.

На первый взгляд может показаться, что особи с доминантным фенотипом должны встречаться чаще, чем с рецессивным. Однако соотношение 3:1 соблюдается лишь в потомстве двух особей, гетерозиготных по одним и тем же двум аллелям. При других типах скрещивания в потомстве происходит иное расщепление признаков, и такие скрещивания также влияют на частоты генотипов в популяции. Законы Менделя ничего не говорят нам о частотах генотипов в популяциях. Именно об этих частотах идет речь в законе Харди – Вайнберга. Основное утверждение закона Харди – Вайнберга состоит в том, что в отсутствие элементарных эволюционных процессов, а именно мутаций, отбора, миграции и дрейфа генов, частоты генов остаются неизменными из поколения в поколение. Этот закон утверждает также: если скрещивание случайно, то частоты генотипов связаны с частотами генов простыми (квадратичными) соотношениями. Из закона Харди – Вайнберга вытекает следующий вывод: если частоты аллелей у самцов и самок исходно одинаковы, то при случайном скрещивании равновесные частоты генотипов в любом локусе достигаются за одно поколение. Если частоты аллелей у двух полов исходно различны, то для аутосомных локусов они становятся одинаковыми в следующем поколении, поскольку и самцы, и самки получают половину своих генов от отца и половину – от матери. Таким образом, равновесные частоты генотипов достигаются в этом случае за два поколения. Однако в случае сцепленных с полом локусов равновесные частоты достигаются лишь постепенно.

Закон Харди – Вайнберга сформулировали в 1908 году независимо друг от друга математик Г. Х. Харди в Англии и врач В. Вайнберг в Германии. Чтобы понять смысл этого закона, можно привести следующий простой пример. Предположим, что данный локус содержит один из двух аллелей,  $A$  и  $a$ , представленных с одинаковыми для самцов и самок частотами:  $p$  для  $A$  и  $q$  для  $a$ . Представим себе, что самцы и самки скрещиваются случайным образом, или, что то же самое, гаметы самцов и самок образуют зиготы, встречаясь случайно. Тогда частота любого генотипа будет равна произведению частот соответствующих аллелей. Вероятность

того, что некоторая определенная особь обладает генотипом  $AA$ , равна вероятности ( $p$ ) получить аллель  $A$  от матери, умноженной на вероятность ( $p$ ) получить аллель  $A$  от отца, т. е.  $p \times p = p^2$ .

Закон Харди – Вайнберга гласит, что процесс наследования преемственности сам по себе не ведет к изменению частот аллелей и (при случайном скрещивании) частот генотипов по определенному локусу. Более того, при случайном скрещивании равновесные частоты генотипов по данному локусу достигаются за одно поколение, если исходные частоты аллелей одинаковы у обоих полов.

Равновесные частоты генотипов задаются произведениями частот соответствующих аллелей. Если имеются только два аллеля,  $A$  и  $a$ , с частотами  $p$  и  $q$ , то частоты всех трех возможных генотипов выражаются уравнением:

$$\begin{array}{ccccccc} (p+q)^2 & = & p^2 & + & 2pq & + & q^2 \\ A & a & AA & Aa & aA & aa, \end{array}$$

где буквам во второй строке, обозначающим аллели и генотипы, соответствуют расположенные над ними частоты в первой строке.

Если имеется три аллеля, скажем,  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_3$ , с частотами  $p$ ,  $q$  и  $r$ , то частоты генотипов определяются следующим образом:

$$\begin{array}{ccccccccccc} (p+q+r)^2 & = & p^2 & + & q^2 & + & r^2 & + & 2pq & + & 2pr & + & 2qr \\ A_1 & A_2 & A_3 & A_1A_1 & A_2A_2 & A_3A_3 & A_1A_2 & A_1A_3 & A_2A_3 \end{array}$$

Аналогичный прием возведения в квадрат многочлена может быть использован для определения равновесных частот генотипов при любом числе аллелей. Заметим, что сумма всех частот аллелей так же как и сумма всех частот генотипов, должна быть равна единице. Если имеются только два аллеля с частотами  $p$  и  $q$ , то  $p+q=1$ , и, следовательно,  $p^2+2pq+q^2=(p+q)^2=1$ ; если же имеются три аллеля с частотами  $p$ ,  $q$  и  $r$ , то  $p+q+r=1$ , и, следовательно, также  $(p+q+r)^2=1$  и т. д.

Организмы, обладающие удачными вариантами признаков, имеют большую вероятность по сравнению с другими организмами выжить и оставить потомство. Вследствие этого полезные вариации в ряду поколений будут накапливаться, а вредные или менее полезные вытесняться, элиминироваться. Это и называется процессом естественного отбора, который играет ведущую роль в определении направления и скорости эволюции.

Прямая взаимосвязь между степенью генетической изменчивости в популяции и скоростью эволюции под действием естественного отбора была доказана математическим путем Р. Фишером [1930] в его фундаментальной теореме естественного отбора. Фишер ввел понятие приспособленности и доказал, что скорость возрастания приспособленности популяции в любой момент времени равна генетической дисперсии приспособленности в тот же момент времени. Однако прямые доказательства этого факта были получены лишь в конце 60-х годов XX столетия.

Мутационный процесс служит источником появления новых мутантных аллелей и перестроек генетического материала. Однако возрастание их частоты в популяции под действием мутационного давления происходит крайне медленно, даже в эволюционном масштабе. К тому же подавляющее большинство возникающих мутаций устраняются из популяции в течение немногих поколений уже в силу случайных причин. Неизбежность такого течения событий впервые обосновал Р. Фишер в 1930 году.

Для человека и других многоклеточных показано, что мутации обычно возникают с частотой от 1 на 100 000 ( $1 \cdot 10^{-5}$ ) до 1 на 1 000 000 ( $1 \cdot 10^{-6}$ ) гамет.

Новые мутанты, хотя и довольно редко, но постоянно появляются в природе, поскольку существует множество особей каждого вида и множество локусов в генотипе любого организма. Например, число особей того или иного вида насекомых обычно составляет около 100 млн. ( $10^8$ ). Если предположить, что средняя мутабельность по одному локусу равна 1 мутации на 100 000 ( $10^5$ ) гамет, то среднее число вновь возникающих в каждом поколении мутантов по этому локусу для данного вида насекомых составит  $2 \cdot 10^8 \cdot 10^{-5} = 2000$ . (Частота возникновения мутаций умножается на число особей и еще на два, так как любая особь представляет собой продукт слияния двух гамет.) В генотипе человека имеется около 100 000 ( $10^5$ ) локусов. Предположим, что у человека темп мутирования такой же, как у дрозофилы; в этом случае вероятность того, что генотип каждого человека содержит новый аллель, отсутствовавший в генотипе его родителей, равна  $2 \cdot 10^5 \cdot 10^{-5} = 2$ . Иными словами, каждый человек в среднем несет около двух новых мутаций.

Проделанные выше расчеты основаны на частотах

возникновения мутаций, обладающих внешним проявлением. В целом по геному темп мутирования составляет не менее  $7 \cdot 10^{-9}$  замен на одну нуклеотидную пару в год. У млекопитающих число нуклеотидных пар в диплоидном геноме составляет около  $4 \cdot 10^9$ . Следовательно, нуклеотидные замены у млекопитающих происходят с частотой не менее  $4 \cdot 10^9 \cdot 7 \cdot 10^{-9} = 28$  в год на диплоидный геном. Ясно, что мутационный процесс обладает колоссальными возможностями поставлять новый наследственный материал.

Важный шаг в генетике популяций был сделан в 1926 году С. С. Четвериковым. Исходя из закона Харди – Вайнберга, С. С. Четвериков доказал неизбежность генетической разнородности природных популяций при том, что новые мутации непрерывно появляются, но остаются обычно скрытыми (рецессивными), а в популяции идет свободное скрещивание.

Из расчетов Четверикова следовало, а впоследствии это было полностью подтверждено практикой, что даже редкие и вредные для особи мутантные гены будут надежно укрыты от очищающего действия естественного отбора в гетерозиготах (организмах со смешанной наследственностью) с доминирующими безвредными генами нормального дикого типа. Это значит, что даже вредная гетерозигота (организм с однородной наследственностью) мутация будет сохраняться в виде генетической «примеси» в течение ряда поколений. Мутация будет как бы поглощена популяцией, из-за чего за внешним однообразием особей одной популяции неизбежно скрывается их огромная генетическая разнородность. Четвериков это выразил так: «Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным». Для жизни популяций эта особенность может иметь два разных следствия. В огромном большинстве случаев при изменении условий среды вид может реализовать свой «мобилизационный резерв» генетической изменчивости не только за счет новых наследственных изменений у каждой особи, но и благодаря «генетическому капиталу», доставшемуся от предков. Благодаря такому механизму наследования популяция приобретает пластичность, без чего невозможно обеспечить устойчивость приспособлений в меняющихся условиях среды. Однако изредка возможен и другой исход: редкие скрытые вредные мутации иногда могут встретиться у

потомства совершенно здоровых родителей, приводя к появлению особей с наследственными заболеваниями. И это – тоже закономерное, неистребимое биологическое явление, своего рода жестокая плата популяции за поддержание своей наследственной неоднородности.

С. С. Четверикову популяционная генетика обязана еще одним открытием, которое было изложено в маленькой, всего на 4 страницы, заметке «Волны жизни», опубликованной в 1905 году на страницах «Дневника Зоологического отделения Императорского общества любителей естествознания и этнографии» в Петербурге. Он обратил внимание, что поскольку любая природная популяция имеет конечную, ограниченную численность особей, это неизбежно приведет к чисто случайным статистическим процессам в распространении мутаций. При этом популяции всех видов постоянно меняют численность (численность грызунов в лесу может от года к году изменяться в сотни, а многих видов насекомых – в десятки тысяч раз), из-за чего в разные годы распространение мутаций в популяциях может идти совершенно по-разному. От громадной популяции птиц, насекомых, зайцев и других животных в трудный для переживания год может остаться всего несколько особей, причем иногда совершенно нетипичных для бывшей популяции. Но именно они дадут потомство и передадут ему свой генофонд, так что новая популяция по составу генетического материала будет совершенно иной, чем прежняя. В этом проявляется генетический «эффект основателя» популяции. Постоянно изменяется и геном в популяциях человека. К. Альстрем на материале в южной Швеции показал, что в популяции человека передается следующему поколению далеко не весь имеющийся генофонд, а лишь избранная, а то и случайно «выхваченная» часть. Так, 20% поколения здесь вовсе не оставили потомков, зато 25% родителей, которые имели трех и более детей, дали 55% численности следующего поколения.

Постоянное давление мутаций и миграции генов, а также выщепление биологически менее приспособленных генотипов по сбалансированным полиморфным локусам создает проблему так называемого генетического груза.

Понятие генетического груза ввел Г. Меллер в 1950 году в работе «Наш груз мутаций». По его расчетам, от 10 до 50% гамет у человека содержат хотя бы одну вновь возникшую мутацию. Слабо

вредящие мутации, если только они проявляются в гетерозиготе, способны нанести популяции больший урон, чем полностью рецессивные летальные мутации. Каждый из нас является носителем по крайней мере восьми вредных мутаций, скрытых в гетерозиготном состоянии. Г. Мёллер в соавторстве с Н. Мортон и Дж. Кроу [1956] произвели оценку генетического груза мутаций путем сравнения детской смертности в случайных выборках из популяций и в семьях, где имели место браки между родственниками. Они выделили собственно мутационный груз, возникающий в результате мутационного давления, и сегрегационный груз как следствие расщепления. Ими предложены расчеты летального эквивалента, соответствующего числу мутаций, дающих вместе летальный исход. Так, один летальный эквивалент может соответствовать одной летальной мутации, двум полуметальным и т. д. Было показано, что средняя величина генетического груза у человека равна 3–5 летальным эквивалентам.

Ю. П. Алтухов с коллективом сотрудников [1989] в результате длительного изучения локальных стад рыб – больших изолированных друг от друга популяций с исторически сложившейся субпопуляционной структурой – пришел к выводу о высокой их устойчивости во времени и пространстве. Изменчивость на уровне отдельных субпопуляций не играет самостоятельной роли и отражает локальные различия действия отбора в силу гетерогенности условий обитания, а также влияние случайных факторов. К аналогичному заключению еще раньше пришел Ю. Г. Рычков при исследовании с сотрудниками изолированных групп популяций человека – коренного населения циркумполярной зоны Евразии. Американский генетик и селекционер И. М. Лернер еще в 1954 году выдвинул представление о генетическом гомеостазе, определив его как способность популяции приводить в равновесие свою генетическую структуру и противостоять внезапным изменениям. Один из важных механизмов генетического гомеостаза – отбор в пользу гетерозигот, ведущий к сбалансированному равновесию. Вместе с тем этот же механизм служит причиной образования генетического груза – выщепляющихся гомозиготных классов особей. Такой груз был назван сбалансированным и рассматривается как плата за поддержание гетерозигот, причисленных к генетической элите популяции.

*Частоты генов в популяциях.* Для описания ситуаций в популяционной генетике создано несколько математических моделей. Важнейшая заслуга в разработке этой области принадлежит Сьюэллу Райту. Еще в 1928 году Валунд [Wahlund, 1928] установил, что если большая популяция подразделена на  $K$  панмиктических групп, то в такой совокупности наблюдается эффект, подобный последствиям инбридинга в неподделенной популяции: доля гомозигот возрастает на величину межпопуляционной вариации частот генов за счет уменьшения доли гетерозигот.

Принципиальный вклад в описание локальной дифференциации частот генов в подразделенной популяции в терминах  $F$ -статистики был внесен С. Райтом [1943, 1951], который обосновал несколько  $F$ -коэффициентов как показателей меры генетической дифференциации:

1)  $F_{IT}$  – коэффициент инбридинга особи относительно целой (Т) популяции;

2)  $F_{IS}$  – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции (S);

3)  $F_{ST}$  – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно всей подразделенной популяции.

Соотношение между этими величинами задается равенством:

$$F_{IT} = F_{ST} + (1 - F_{ST})F_{IS}.$$

Коэффициент  $F_{ST}$  был предложен С. Райтом еще в 1943 году и с тех пор неоднократно использовался при анализе распределений частот генов в природных подразделенных популяциях. Коэффициент Райта представляет большой интерес, так как позволяет вычленить некоторые важные влияния популяционной подразделенности на генетическую структуру. Для этой цели С. Райт предложил две оригинальные модели популяций: «островная модель» и «изоляция расстоянием».

*Островная модель.* Известны для варианта островной модели популяции: 1) подразделенность вида на множество свободно скрещивающихся внутри себя субпопуляций генетически эффективного объема  $N$ , каждая из которых с равной вероятностью и с одинаковой интенсивностью  $m$  обменивается генами с любой другой; 2) большая панмиктическая популяция («материку»), окруженная множеством изолированных, генетически дифференцированных малых колоний («острова»), каждая из

которых получает гены с «материка» с интенсивностью  $m$  на поколение. Эффектами обратной миграции можно пренебречь.

Мерой случайной дифференциации субпопуляций в такой системе служит межгрупповая дисперсия частот:

$$V_q = \frac{\bar{q}(1-\bar{q})}{4N_e m + 1},$$

и, следовательно, условие равновесия между дрейфом и миграцией генов в терминах  $F_{ST}$  – статистики может быть записано как:

$$F = \frac{1}{4N_e m + 1}.$$

Более строгое решение относительно  $V_q$  задается формулой (Wright, 1943):

$$V_q = \frac{\bar{q}(1-\bar{q})}{4N_e - (2N_e - 1)(1-m)^2}.$$

Как следствие взаимодействия дрейфа и миграции мы имеем вероятностное распределение частот генов. В любой момент времени  $T$  оно представляет функцию от  $\Delta q = -m(q - q_T)$  как меры систематического давления миграции и  $V_{\delta_q} = \frac{q(1-q)}{2N_e}$  –

выборочной дисперсии частоты гена в одном поколении за счет изоляции, т. е. случайного дрейфа (Wright, 1938):

$$\Phi(q) = (C / V_{\delta_q}) \exp \left[ 2 \int (\Delta q / V_{\delta_q}) dq \right].$$

Если мы обозначим через  $q_i$  частоту гена в  $i$ -й группе ( $p_i = q_i = 1$ ), а через  $q$  – частоту этого же гена в подразделенной популяции как в целом, то характерные для нее средняя частота гена и ее дисперсия будут:

$$\bar{q} = \sum \frac{q_i}{K}, \quad V_q = \sum \frac{(q_i - \bar{q})^2}{K} = \left( \sum \frac{q_i^2}{K} \right) - \bar{q}^2.$$

Соответственно частоты зигот (генотипов) равны

$$AA: \sum p_i^2 / K = \bar{p}^2 = V_q$$

$$Aa: \sum p_i q_i / K = 2\bar{p}\bar{q} - 2V_q$$

$$aa: \sum q_i^2 / K = \bar{q}^2 + V_q$$

Сопоставляя частоты генотипов с их частотами в популяции, характеризующейся коэффициентом инбридинга  $F$ , получим соотношение

$$V_q = F\bar{q}(1-\bar{q}) \text{ или } F = V_q / \bar{q}(1-\bar{q}).$$

Поскольку величина  $F$  характеризует подразделенную популяцию в целом, то соответствующие частоты генотипов в ней равны частотам, которые были бы свойственны отдельной инбредной популяции. Иными словами, «подразделенность популяции на отдельные скрещивающиеся группы формально эквивалентна наличию инбридинга во всей популяции» [Ли, 1978].

Общая формула стационарного распределения частот генов в островной модели представляет  $\beta$ -функцию плотности вероятности следующего вида:

$$\Phi(q) = \frac{C}{q(1-q)} e^{4N \int \frac{\Delta q}{q(1-q)} dq},$$

где  $C$  – нормирующий множитель, подбираемый так, чтобы

$$\int_0^1 \Phi(q) dq = 1, \quad C = \frac{\Gamma(4Nm)}{\Gamma(4Nm) \Gamma[4Nm(1-q)]}.$$

В зависимости от того, каким сочетанием случайных и систематических факторов задается распределение, оно принимает вид:

а) при уравнивании случайного дрейфа генов их миграцией

$$\Phi(q) = C q^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nm(1-\bar{q})-1},$$

где  $p$  и  $q$  – частоты аллелей в субпопуляциях;  $\bar{p}$  и  $\bar{q}$  – средние частоты аллелей для подразделенной популяции как целого;  $N$  – эффективный размер популяции;  $m$  – коэффициент миграции;

б) при объединенном эффекте воздействия изоляции, миграции и отбора:

$$\Phi(q) = C \bar{W}^{2N} q^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nm(1-\bar{q})-1},$$

где все обозначения те же, что и в предыдущем выражении, а  $\bar{W}$  – средняя внутрилокусная приспособленность популяции, определяемая через суммирование приспособленностей генотипов с учетом их частот.

Стационарные распределения могут описывать: 1) распределения частот аллелей многих локусов в одной и той же популяции в случае нейтральности или при примерно одинаковом давлении отбора на каждый локус; 2) распределение генных частот какого-либо локуса в последовательных поколениях одной и той же стационарной популяции; 3) распределение частот аллелей одного или нескольких локусов в совокупности полностью или частично изолированных популяций. Все три типа распределений математически эквиваленты.

В островной модели величина коэффициента миграции генов не зависит от степени удаленности популяций. Райт [Wright, 1943] и Малеко [1955, 1957] математически исследовали ту же популяцию, в которой интенсивность обмена между субпопуляциями зависит от расстояния. Эта модель носит название «*изоляция расстоянием*» и предполагает популяцию, непрерывно распределенную на большой территории, существенно превышающей радиус индивидуальной активности особи в репродуктивный период. Особенности локальной дифференциации в такой системе зависят от репродуктивной величины, или «соседства», откуда случайно происходят родители, а также от размерности ареала.

Согласно С. Райту [1951], размер соседства приблизительно соответствует числу генетически эффективных особей внутри круга, радиус которого равен удвоенному стандартному отклонению  $\sigma$  протяженности миграции в одном направлении в данном поколении (или – что то же – дистанции между местами рождения родителей и потомков).

Дифференциация очень велика, когда  $N_N \approx 20$ , намного меньше, но все же достаточно выражена при  $N_N \approx 200$  и почти соответствует панмиксии, когда  $N_N \approx 2000$ .

М. Кимура [1953] предложил другую популяционную модель популяционной структуры. Она носит название «*лестничная модель*» и представляет ситуацию, промежуточную между райтовской островной моделью и моделями непрерывно распределенных популяций Райта и Малеко.

*Лестничная структура миграции генов.* В этой модели, как и в островной, рассматривается совокупность колоний, однако обмен особями происходит только между соседними колониями, и, таким образом, непосредственно зависит от удаленности колоний друг от

друга.

При равновесии межпопуляционная дисперсия генных частот

$$V_q = \frac{\bar{p}(1 - \bar{p})}{2N_e(2N_e - 1)\{1 - 2R_1R_2/(R_1 + R_2)\}},$$

где  $R_1 = [(1 + \alpha)^2 - (2\beta)^2]^{1/2}$ ;  $R_2 = [(1 - \alpha)^2 - (2\beta)^2]^{1/2}$ , в которых  $\alpha = (1 - m_1)(1 - m_\infty)$  и  $\beta = m_1(1 - m_\infty)/2$ ; в этих уравнениях  $m_1$  – интенсивность миграций между смежными колониями, а  $m_\infty$  – давление миграции генов извне на всю совокупность колоний (соответствует коэффициенту  $m$  в островной модели С. Райта). Когда  $m_1 = 0$ , то  $\alpha = 1 - m_\infty$ ,  $\beta = 0$ , и выражение сводится к формуле С. Райта. Островная модель С. Райта, таким образом, представляет собой частный случай лестничной модели в отсутствие обмена генами между соседними колониями.

Важнейшая особенность подразделенности, также исследованная теоретически, – способность подразделенных популяций поддерживать значительно большее генетическое разнообразие в сравнении с панмиктическими популяциями сопоставимого размера. Считается, что именно такое разнообразие и позволяет подразделенной популяции более эффективно реагировать на изменения среды и вслед за ними изменять свою генотипическую структуру – тезис, играющий решающую роль в эволюционной концепции С. Райта, известной под названием «теория смещающегося равновесия», в которой «поверхность»  $\bar{W}$  изображается топографической картой с вершинами и долинами на едином ландшафте генных комбинаций. В этой модели важнейшее заключение состоит в том, что «эволюционный процесс зависит от постоянно смещающегося баланса между факторами стабильности и изменений и что наиболее благоприятное условие для этого – наличие тонко подразделенной структуры, в которой изоляция и перекрестная коммуникация поддерживаются в соответствующем равновесии» [Wright, 1951].

### 2.3. Видовое разнообразие

Под понятием «мир живых организмов» обычно рассматриваются виды. Термин «биоразнообразие» часто рассматривают как синоним «видового разнообразия», в частности

«богатства видов», которое есть число видов в определенном месте или биотопе. Общее биоразнообразие обычно оценивают как общее число видов в различных таксономических группах. На сегодняшний день описано около 1,5 млн. видов, тогда как, по оценкам специалистов, на планете сегодня обитает от 5 до 100 млн. видов. Более консервативные исследователи считают, что их 12,5 млн.

Видовой уровень разнообразия обычно рассматривается как базовый, центральный, а вид является опорной единицей учета биоразнообразия.

Рассмотрим единицы биоразнообразия по Б. А. Юрцеву [1994], на которые можно опираться, разрабатывая и реализуя систему мер по его сохранению. Единицы учета биоразнообразия должны обладать автономным жизнеобеспечением, способностью к неограниченно длительному самоподдержанию на фоне стабильной или умеренно флуктуирующей среды, восстановлению при нарушениях и адаптивной эволюции. Особи не отвечают такой совокупности характеристик, хотя в отдельных случаях возможны исключения, когда «священные» или иные «исторические» деревья берутся под охрану как памятники природы. Перечисленным требованиям в качестве важных единиц учета и сохранения биоразнообразия удовлетворяют виды, а применительно к ограниченным территориям – представляющие вид местные популяции.

Базы разнообразной информации об организмах должны быть привязаны к конкретным видам, а виды должны иметь четкий адрес в той или иной таксономической системе. Так, охраняя вид *A*, в его лице мы охраняем одного из последних представителей рода или семейства, или редкую жизненную форму. Сведения по биологии и экологии вида необходимы для выработки необходимых мер его охраны в природе и сохранении в культуре (*in situ* и *ex situ*).

Виды зачастую являются основными объектами охраны, однако природоохранная деятельность не должна строиться по таксономическому принципу. В природе виды распределены вне зависимости от их предполагаемого родства. Представители из разных таксонов растений, животных и микроорганизмов, взаимно дополняя друг друга, образуют биоценозы и биоты – биотические ядра экосистем; поэтому таксономические списки животного и растительного мира и специальные перечни тех их представителей,

которые нуждаются в глобальной, национальной или локальной охране («Красные книги»), имеют контролирующее значение. Таксономическое разнообразие любой региональной биоты слишком велико для того, чтобы могло быть охвачено «Красной книгой». Чем богаче биота, тем меньшая часть составляющих ее видов имеет шанс попасть в «Красную книгу». Большая же часть флоры и фауны остается без правовой защиты.

### **2.3.1. Динамика видового разнообразия**

*География биоразнообразия.* Темпы, формы и направленность дифференциации биот определяются важнейшими факторами, среди которых выделяются географические, действующие прямо или опосредованно через экологические процессы. Их прямое действие проявляется через изменение физических и химических параметров биосферы, на которые биота вынуждена реагировать. Таковы изменения концентрации солей в Мировом океане, региональные и локальные явления опреснения морских вод, динамика CO<sub>2</sub> и озона в атмосфере, потепления и похолодания ландшафтной сферы, оледенения, дрейф континентов и т. д. Именно эти явления определяют «мегауровень» дифференциации биот во времени и пространстве, включая действие факторов мегаэволюции живых организмов и их катастрофическое вымирание на рубежах геологических эпох и периодов.

Географические процессы определяют динамику биоразнообразия и опосредованно, через экологию не только сообществ, но также видов и популяций. Особенно это касается регуляции структуры сообществ климатическими и почвенными факторами. Анализ картографических данных по распространению сообществ и экосистем неоспоримо свидетельствует, что их структура и пространственное размещение находятся в теснейшей зависимости от действующих параметров абиотической среды. Но именно структура сообществ обычно сама выступает фактором, направляющим процесс эволюционной дифференциации видов через механизм конкурентного исключения и возможности натурализации мигрантов. Классические примеры здесь представляет островная география, например Мадагаскара, Новой Зеландии, Австралии, где все направления эволюции животного населения, структура сообществ определялись отсутствием в составе сообществ хищных плацентарных млекопитающих.

Столь же эффективно, хотя и опосредованно, действуют

географические факторы на эволюцию видов и популяций, определяя пространства возможностей и темпы дрейфа генов, регулируя возникновение географических популяций и пути их дальнейшей эволюции. Многие антропогенные факторы изменения биот, за исключением экотоксикологического и прямого воздействия на виды, можно рассматривать как опосредованно-географические, поскольку механизм их действия или в устранении географических преград для расселения, или в обеднении ландшафтного разнообразия среды, что лишает многие виды их местообитаний.

Географические закономерности изменения биоразнообразия наиболее полно реализуются картографическими методами. Традиционно картографический метод используется при флористических и фаунистических работах по оценке биоразнообразия. Оценка альфа-разнообразия ведется по разным показателям и индексам видового богатства. Одной из первых в этом плане следует отметить карту Е. В. Вульфа [1954] по оценке богатств флоры различных территорий земного шара. Генерализация данных о числе видов в пересчете на стандартные площади (100, 1000, 10 000 и 100 000 км<sup>2</sup>) позволила составить серию картосхем, отражающих закономерности изменения уровней флористического богатства по широтному градиенту Северной Евразии.

Информацию о бета-разнообразии традиционно содержат карты растительности разного масштаба, дающие представление о типологическом разнообразии как коренных, так и производных сообществ различных в природном отношении регионов.

Географические механизмы динамики мирового разнообразия были выявлены на примере фауны шельфовых морей Мирового океана. Установленная связь размеров ареала таксона с его возрастом послужила основой для количественных сопоставлений разнообразия во времени на базе теории островной биогеографии. Авторы исследования [Шопф, 1982; Valentine, 1973] установили зависимость разнообразия от размеров ареала: большая площадь ареала способствует длительности жизни популяций, сокращая риск их исчезновения в критические периоды, увеличивает способы адаптации в дифференцированной среде, в разнообразных сообществах. Ключевым моментом признана динамика площадей и числа биогеографических провинций, обладающих эндемизмом

видов порядка 50%. На протяжении десятков миллионов лет происходило изменение числа провинций – главного показателя уровня глобального разнообразия. Дж. Валентин попытался объяснить явления массового вымирания видов. По его мнению, массовое вымирание обитателей моря в Пермском периоде может быть объяснено не только изменениями солености Мирового океана, но и уменьшением с 14 до 8 числа провинций с их эндемичными фаунами на протяжении этого периода. На этом фоне отмечались «скачки» биоразнообразия, обусловленные присоединением новых адаптивных зон, увеличением разнообразия до локального насыщения, а также дифференциацией фауны на больших пространствах, где каждая устойчивая водная масса образует свою отдельную провинцию. Данный пример свидетельствует о том, что при рассмотрении географических аспектов биоразнообразия, наряду с современным его состоянием, важно учитывать изменение биоразнообразия во времени.

Географические аспекты глобальной исследовательской программы «Биологическое разнообразие» составляют ее существенную часть, поскольку именно географический смысл имеют исследования альфа-, бета-, и гамма-разнообразия. Завершение стандартизованных исследований по биоразнообразию 1991–1997 гг. под эгидой Международного союза биологических наук открывает этап новых проектов. Среди них могут найти место и дальнейшие исследования географических закономерностей формирования структуры биоразнообразия в различных регионах мира. Анализ биологического разнообразия может быть достаточно эффективным средством мониторинга оценки качества окружающей среды, как это сделано в зоне радиоактивного загрязнения Чернобыльской АЭС, слежения за состоянием биологических ресурсов. Но для эффективного применения на практике такого подхода нужны уже не только научные разработки, но и государственная служба экологического мониторинга на федеральном и региональном уровнях.

Рассматривая эту тему, мы попытаемся ответить на некоторые вопросы: почему одни сообщества богаче видами, чем другие? существуют ли закономерности или градиенты видового разнообразия? если да, то на чем они основаны? На эти вопросы есть вполне правдоподобные и обоснованные варианты ответов, но все они имеют свои слабые стороны. Такая ситуация должна не столько



обескураживать, сколько мобилизовать силы будущих исследователей. Основная прелесть экологии как раз в том, что существует много важных, очевидных для каждого проблем, а их решение по-прежнему от нас ускользает.

*Видовое богатство сообщества* мы могли бы *связать с целым рядом факторов*, относящихся к нескольким категориям. Во-первых, это так называемые, «*географические*» факторы в широком смысле слова, а именно *широта, высота над уровнем моря и (в водной среде) глубина*. Их часто связывали с видовым богатством, как это будет рассмотрено ниже, однако сами по себе они, вероятно, не могут его определять. Если видовое богатство меняется с широтой, значит, должен быть еще какой-то фактор, зависящий от нее и непосредственно влияющий на сообщество.

*Следующая группа факторов* как раз имеет тенденцию коррелировать с широтой и т. п., однако корреляция эта не абсолютна. В той мере, в какой она прослеживается, ими можно часто объяснить широтный и другие градиенты. Однако из-за неполноты корреляции они же затрудняют толкование зависимости от других градиентов. К таким факторам относятся: *продуктивность среды, климатическая изменчивость, возможно также «возраст» местообитания и «суровость» среды* (хотя последнее понятие, как будет показано далее, едва ли поддается определению).

*Третья группа факторов* характеризуется географической изменчивостью, не связанной с широтой, и т. п. По этой причине они, как правило, маскируют или извращают зависимость между видовым разнообразием и средовыми параметрами. Это относится к масштабам физических нарушений, испытываемых местообитанием, изоляции, или островному характеру, и степени его физической и химической неоднородности.

Наконец, *ряд факторов* представляет собой биологические свойства сообщества, но при этом оказывает существенное влияние на его структуру. Среди них особенно важны *интенсивность хищничества и конкуренции, пространственная, или «архитектоническая», неоднородность*, обусловленная самими организмами, а также *положение сообщества в сукцессионном ряду*. Эти факторы можно было бы назвать «вторичными», поскольку сами они определяются внешними для сообщества влияниями. Тем не менее, все они способны мощно воздействовать на формирование

его окончательного облика.

### **2.3.2. Связь видового богатства с различными факторами**

*Продуктивность*. Для растений продуктивность среды может зависеть от любого наиболее сильно лимитирующего рост ресурса или условия. В общем, наблюдается повышение первичной продукции от полюсов к тропикам по мере увеличения освещенности, средних температур и продолжительности вегетационного периода. В наземных сообществах снижение температуры и сокращение продолжительности вегетационного периода с высотой приводят в целом к уменьшению продукции. В водоемах продукция, как правило, падает с глубиной параллельно с температурой и освещенностью.

Часто отмечается резкое сокращение продукции в аридных условиях, где рост может лимитироваться недостатком влаги, и возрастание ее происходит почти всегда, когда усиливается приток основных биогенных элементов, таких как азот, фосфор и калий. Если говорить в самом широком смысле, то продуктивность среды для животных следует тем же самым закономерностям, поскольку зависит от количества ресурсов в основании пищевой цепи, температуры и других условий.

Если рост продукции ведет к расширению диапазона доступных ресурсов, он, вероятно, способствует и повышению видового богатства. Однако среды с разной продуктивностью могут различаться лишь количеством (интенсивностью поступления) одних и тех же ресурсов при одинаковом их ассортименте. Значит, разница между ними будет не в числе видов, а лишь в размерах популяций каждого из них. С другой стороны, возможно, что даже при одном и том же общем ассортименте ресурсов некоторые редко встречавшиеся их категории (или малопродуктивные участки их спектра), недостаточные для обеспечения видов в непродуктивной среде, станут настолько обильными в продуктивной, что в сообществе смогут включиться дополнительные виды. Рассуждая аналогичным образом, можно прийти к выводу, что если в сообществе преобладает конкуренция, то повышение количества ресурсов будет способствовать сужению специализации; при этом плотность популяций отдельных специализированных видов не обязательно сильно понизится.

Таким образом, в целом можно ожидать повышения видового богатства по мере роста продуктивности. Это и было четко показано

Брауном и Дейвидсоном [Brown, Davidson, 1977], обнаружившими очень хорошие корреляции между числом видов и уровнем атмосферных осадков и у семеноядных муравьев, и у семеноядных грызунов в пустынях юго-запада США. В этих аридных областях среднегодовое количество осадков тесно связано с первичной продукцией и, следовательно, с количеством имеющихся запасов семян. Особенно примечательно [Davidson, 1977], что в богатых видами местностях среди муравьев больше очень крупных (потребляющих крупные семена) и очень мелких (питающихся мелкими семенами) видов. Тут же встречается больше видов очень мелких грызунов. Видимо, в более продуктивных сообществах либо шире размерный диапазон семян, либо их так много, что могут прокормиться дополнительные виды консументов.

Еще какие-нибудь однозначные зависимости между видовым богатством и продуктивностью указать нелегко, потому что, хотя оба этих параметра часто изменяются параллельно (например, с широтой или высотой над уровнем моря), обычно вместе с ними меняются и другие факторы, т.е. обнаруживаемая корреляция может быть обусловлена именно ими.

Тем не менее, описана прямая зависимость между числом видов ящериц в пустынях юго-запада США и продолжительностью вегетационного периода – важного фактора продуктивности аридных сред [Pianka, 1967].

Браун и Гибсон [Brown, Gibson, 1983], используя данные из работы Уайтсайда и Хармсуорта [Whiteside, Harmsworth, 1967], показали, что разнообразие планктонных ветвистоусых рачков-хидорид в 14 незагрязненных озерах штата. Индиана положительно коррелирует с общей продукцией этих водоемов, выраженной в граммах углерода за год.

С другой стороны, рост разнообразия с увеличением продуктивности никак нельзя считать всеобщей закономерностью. Это демонстрирует, например, уникальный «газонный» эксперимент, проводимый с 1856 года до наших дней на Ротамстедской опытной станции (Англия). Пастбище площадью около 2 га поделили на 20 делянок; две из них служили контролем, остальные раз в год удобрялись. С 1856 по 1949 годы менялось видовое разнообразие сообщества травянистых растений на контрольных и получавших полный набор удобрений делянках. В то время как первые оставались практически неизменными, на вторых

наблюдалось постепенное сокращение видового разнообразия. Такой спад разнообразия (названный «парадоксом обогащения» среды [Rosenzweig, 1971]) был выявлен и в некоторых других геоботанических исследованиях.

Аналогичным образом антропогенное эвтрофирование озер, рек, эстуариев и районов морских побережий приводит к снижению разнообразия фитопланктона (параллельно росту первичной продукции). Следует упомянуть и то, что два типа сообществ, относящихся в мире к наиболее богатым видами, развиваются на крайне бедных питательными веществами почвах (речь идет о южноафриканском и австралийском сообществах зарослей жестколистных кустарников в условиях климата, близкого к средиземноморскому), тогда как по соседству с ними, на более плодородных почвах, разнообразие растительности куда меньше [Tilman, 1982].

Логично допустить, что когда повышение продуктивности означает расширение диапазона ресурсов, следует ожидать увеличения видового богатства (по меньшей мере, некоторые наблюдения это подтверждают). В частности, в более продуктивном и разнообразном по составу растительном сообществе скорее всего будет богаче фауна фитофагов и т. д. до конца пищевой цепи. Зато, когда повышенная продуктивность обусловлена усиленным поступлением ресурсов, а не расширением их ассортимента, теория допускает возможность как повышения, так и сокращения видового богатства. Факты, особенно из области геоботаники, свидетельствуют, что чаще всего увеличение доступности ресурсов ведет к сокращению числа видов.

В связи со всем этим нелишне остановиться на *свойствах света как ресурса* для растений. В высокопродуктивных системах (типа тропических лесов), куда он поступает очень интенсивно, происходит его отражение и рассеяние на протяжении мощной толщи растительного покрова. Поэтому здесь существует не только высокая исходная освещенность, но и длинный плавный градиент ее снижения, а также, возможно, широкий набор частотных спектров света. Таким образом, повышение интенсивности солнечной радиации, по-видимому, непременно связано с большим разнообразием световых режимов, за счет чего увеличивается возможность специализации и, следовательно, роста видового богатства. Еще один вывод из этого состоит в том, что наиболее

высокие формы должны быть способны функционировать во всем диапазоне освещенности, поскольку они растут от уровня почвы до вершины полога.

*Пространственная неоднородность.* Пятнистый характер среды при агрегированном распределении организмов может обеспечить сосуществование конкурирующих видов [Atkinson, Shorrocks, 1981]. Вдобавок к этому в средах с большей пространственной неоднородностью можно ожидать более высокого видового богатства из-за того, что в них разнообразнее микроместообитания, шире диапазон микроклиматических условий, больше типов укрытий от хищников и т. д. Словом, расширяется спектр ресурсов.

В некоторых случаях удалось показать связь между видовым богатством и пространственной неоднородностью абиотической среды. Так, растительное сообщество, занимающее целый ряд почв и форм рельефа, почти наверняка (при прочих равных условиях) будет богаче флористически, чем фитоценоз на ровном участке с однородной почвой.

*Климатические колебания.* Влияние климатических колебаний на видовое разнообразие зависит от того, являются они предсказуемыми или непредсказуемыми (во временных масштабах, существенных для конкретных организмов). В предсказуемой среде с регулярной сменой сезонов разные виды могут быть приспособлены к жизни в разное время года. Поэтому следует ожидать, что в сезонном климате может сосуществовать больше видов, чем в неизменных условиях среды. К примеру, разные однолетники в умеренных областях всходят, растут, цветут и дают семена в различные моменты сезонного цикла; здесь же в крупных озерах происходит сезонная сукцессия фито- и зоопланктона с поочередным доминированием то одних, то других видов – по мере того как меняющиеся условия и ресурсы становятся для них наиболее подходящими.

С другой стороны, в несезонных местообитаниях существуют возможности специализации, отсутствующие в среде с выраженной сезонностью. Например, долгоживущему облигатно плодоядному организму было бы трудно выжить в климате, где плоды доступны лишь в определенное, весьма непродолжительное время года. А вот в несезонной тропической среде, где постоянно присутствуют плоды то одного, то другого растения, подобная специализация весьма обычна.

Непредсказуемые климатические колебания могут оказать на видовое богатство различное влияние. С одной стороны, в стабильных условиях возможно существование специализированных видов, которые скорее всего не выживут там, где условия или ресурсы подвержены внезапным колебаниям; в устойчивой среде более вероятно насыщение видами, и из теоретических соображений вытекает, что в более постоянных средах перекрывание ниш будет сильнее. Все это может увеличить видовое богатство.

С другой стороны, именно в стабильной среде выше вероятность того, что популяции достигнут своих предельных плотностей, в сообществах обострится конкуренция и, следовательно, произойдет конкурентное исключение. Поэтому логично будет считать непредсказуемые климатические колебания одной из форм нарушения, а видовое богатство, по-видимому, будет максимально при ее «промежуточных» уровнях, т.е. оно может как возрастать, так и сокращаться при увеличении нестабильности климата.

Отдельные исследования, кажется, подтверждают мнение о росте числа видов при ослаблении климатических колебаний. Например, Макартур [McArthur, 1975], изучая птиц, млекопитающих и брюхоногих моллюсков западного побережья Северной Америки (от Панамы до Аляски), обнаружил достоверную отрицательную корреляцию между видовым богатством и диапазоном среднемесячных температур. Однако на этом расстоянии меняется и множество других параметров, так что такая зависимость может быть лишь косвенной. Другие исследования климатических колебаний также не привели к однозначным выводам.

*Суровость среды.* Среда, в которой господствует какой-то экстремальный абиотический фактор (часто ее называют суровой), распознать не так просто, как кажется на первый взгляд. С чисто человеческой точки зрения «экстремальными» окажутся и очень холодные, и очень жаркие местообитания, и необычно соленые озера, и сильно загрязненные реки. Тем не менее, возникли виды, обитающие в таких местообитаниях, и то, что нам представляется очень холодным и экстремальным, пингвину должно казаться подходящим и вполне обычным.

Более объективное определение можно дать, выделив для каждого фактора на непрерывной шкале его значений крайние – максимальное и минимальное. Однако будет ли относительная

влажность, близкая к 100% (насыщенный водяным паром воздух), столь же «экстремальной», как нулевая? Можно ли назвать экстремальной минимальную концентрацию загрязнителя? Конечно же, нет.

Можно вовсе обойти проблему, предоставив организму «решать ее самому». Ту или иную среду мы назовем в этом случае «экстремальной», если организмы окажутся не способными обитать в ней. Но коль скоро требуется доказать, что видовое богатство в экстремальных условиях низкое, такое определение приводит к тавтологии.

Может быть, наиболее разумное определение экстремальных условий подразумевает наличие у всякого организма, способного их переносить, специальных морфологических структур или биохимических механизмов, отсутствующих у ближайших видов и требующих определенных затрат – либо энергетических, либо в виде компенсаторных изменений биологии организма, потребовавшихся для приспособления к такой среде. Например, растения, живущие на очень кислых почвах, могут страдать либо непосредственно от воздействия ионов водорода, либо от обусловленного низким рН дефицита доступных биогенов, например фосфора, магния и кальция. Кроме того, растворимость алюминия, марганца и тяжелых металлов может возрасти до токсичного уровня, нарушая активность микоризы и азотфиксацию. Растения способны переносить низкие значения рН, лишь располагая специальными структурами или механизмами, позволяющими им избежать указанных эффектов или противостоять им.

На необрабатываемых лугах северной Англии среднее число видов растений на площадке в 1 м<sup>2</sup>, наименьшее, при низком рН почвы. Аналогичным образом разнообразие бентосных беспозвоночных в ручьях леса Ашдаун (южная Англия) в более кислых водах заметно снижалось.

К экстремальным местообитаниям с низким видовым разнообразием относятся горячие источники, пещеры и очень соленые водоемы (например, Мертвое море). Однако трудность состоит в том, что они имеют и другие особенности, сопутствующие низкому богатству видов. Многие такие системы малопродуктивны и (вероятно, как следствие) пространственно относительно однородны. Часто они малопротяженны (пещеры, горячие источники) или, по крайней мере, редки в сравнении с другими типами сред

(лишь малая доля проточных водоемов в южной Англии – кислые). Таким образом, часто «экстремальные» местообитания можно рассматривать как мелкие и изолированные островки. Хотя логично предполагать, что в среде с экстремальными свойствами выдержат лишь немногие виды, подтвердить это в высшей степени трудно.

*Возраст сообщества: эволюционное время.* Известно, что относительно небольшое видовое богатство сообщества может быть обусловлено недостатком времени для заселения территории или эволюции на ней. Кроме того, несбалансированная структура многих сообществ в нарушенных местообитаниях представляет собой результат их незавершенной реколонизации. Однако часто высказывалось предположение, что отдельные виды могут отсутствовать и в занимающих обширные территории и «нарушаемых» достаточно редко сообществах именно вследствие того, что они еще не достигли экологического или эволюционного равновесия [например, Stanley, 1979]. Отсюда вытекает, что сообщества могут различаться по видовому богатству из-за того, что одни ближе к состоянию равновесия, чем другие, и, следовательно, полнее насыщены видами.

Идея эта чаще всего выдвигалась в связи с восстановлением экосистем после плейстоценовых оледенений. Например, низкое разнообразие лесных пород в Европе по сравнению с Северной Америкой объясняли тем обстоятельством, что важнейшие горные хребты в первом случае простираются в широтном направлении (Альпы и Пиренеи), а во втором – в долготном (Аппалачи, Скалистые горы, Сьерра-Невада). Поэтому в Европе деревья оказались зажаты между ледниками и горами и, попав в своего рода западню, вымерли, а в Америке попросту отступили к югу. Прошедшего с тех пор времени в эволюционном отношении недостаточно для достижения европейскими деревьями равновесного разнообразия. По-видимому, даже в Северной Америке в межледниковые эпохи равновесие не успевало восстанавливаться; послеледниковое расселение вытесненных ледником пород идет слишком медленно.

В более широком смысле часто предполагалось, что тропики богаче, чем умеренные области, по крайней мере отчасти из-за того, что долго непрерывно эволюционируют, тогда как области ближе к полюсам до сих пор не восстановились после плейстоценовых (или даже более древних) оледенений. Однако не исключено, что экологи

в прошлом сильно преувеличивали долгосрочную стабильность тропиков.

Когда климатические и природные зоны умеренных областей сдвигались во время оледенения к экватору, тропический лес, по всей видимости, сокращался до нескольких небольших рефугий, окруженных травяными формациями. Поэтому упрощенно противопоставлять неизменные тропики нарушаемым и восстанавливающимся умеренным поясам нельзя. Если мы хотим хотя бы частично приписать бедность приполярной биоты состоянию, далекому от эволюционного равновесия, придется прибегнуть к сложной и недоказанной аргументации. Возможно, смещение умеренных зон на совершенно иные широты приводило к вымиранию гораздо большего числа форм, нежели сокращение площади тропических систем без изменения их широтного распространения. Проблему помогла бы решить подробная геологическая летопись, показывающая, что тропики всегда характеризовались примерно таким же видовым богатством, а в умеренных областях либо было гораздо больше видов в прошлом, либо сейчас их число здесь заметно растёт. К несчастью, таких доказательств у нас нет. Итак, по всей вероятности, одни сообщества действительно дальше от равновесия, чем другие, но точно или хотя бы с уверенностью говорить об относительной близости к нему при современных знаниях не представляется возможным.

*Градиенты видового богатства. Широта.* Пожалуй, самая известная закономерность видового разнообразия – его увеличение от полюсов к тропикам. Это можно видеть на самых разных группах организмов – деревьях, морских двустворчатых моллюсках, муравьях, ящерицах и птицах. Кроме того, такая закономерность наблюдается и в наземных, и в морских, и пресноводных местообитаниях. Обнаружено, например [Stout, Vandemeer, 1975], что в небольших реках тропической Америки обитает обычно 30–60 видов насекомых, а в умеренной зоне США в аналогичных водоемах – 10–30 видов. Подобный рост разнообразия замечен при сравнении не только обширных географических регионов, но и небольших территорий. Так, на одном гектаре дождевого тропического леса может произрастать 40–100 различных древесных пород, в листопадных лесах востока Северной Америки – обычно 10–30, а в тайге на севере Канады всего 1–5 [Brown, Gibson, 1983]. Конечно, есть и исключения. Отдельные группы, например пингвины или

тюлени, наиболее разнообразны как раз в приполярных областях, а хвойные деревья – в умеренных широтах. Однако на каждую такую группу приходится множество других, обитающих только в тропиках, например плодоядные рукокрылые Нового Света и гигантские двустворчатые моллюски Индийского и Тихого океанов.

Предлагался целый ряд объяснений этой общей закономерности, но ни одно из них нельзя принять без оговорок. Прежде всего, богатство тропических сообществ приписывали интенсивному выеданию. Высказывалось предположение [Zanzen, 1970; Connell, 1971], что естественные враги могут быть основным фактором поддержания высокого разнообразия древесных пород в тропических лесах: вблизи взрослых деревьев должна наблюдаться непропорционально высокая гибель подростов того же вида, поскольку родительское дерево – богатый источник видоспецифичных фитофагов. Если рядом со взрослым деревом вероятность возобновления этой же породы низка, возрастают шансы поселения здесь других видов, а следовательно, и повышения разнообразия сообщества. Отметим, однако, что если специализированное на определенном типе пищи выедание и благоприятствует разнообразию тропических экосистем, оно все же не будет основной его причиной, ибо само является их свойством.

Кроме того, разнообразие связывали с возрастом продуктивности от полюсов к тропикам. В случае гетеротрофных компонентов сообщества это, по-видимому, верно: понижение широты означает более широкий ассортимент ресурсов, т.е. больший выбор их типов, представленных в достаточном для эксплуатации количестве. Но справедливо ли такое объяснение для растений?

Если повышенная продуктивность тропических областей означает «то же самое в большем количестве» (например, свет), то здесь следовало бы ожидать сокращения, а не повышения видового богатства. В то же время большее количество света может означать и расширение диапазона световых режимов, а за счет этого возрастание разнообразия, но это всего лишь предположение. С другой стороны, продукция растений определяется не только одним светом. В тропиках почвы, как правило, беднее биогенными элементами, чем в умеренном поясе, поэтому можно было бы считать тропическое богатство видов результатом *низкой* продуктивности среды. Тропическая почва обеднена питательными веществами, так

как основная их часть заключена в огромной биомассе, а разложение и высвобождение биогенных элементов протекает здесь относительно быстро. Так что довод, связанный с «продуктивностью», следовало бы формулировать следующим образом. Освещенность, температура и водный режим тропиков обуславливают наличие большой (но не обязательно разнообразной) биомассы растений. Это приводит к формированию бедных почв и, возможно, к широкому ассортименту световых режимов, что в свою очередь приводит к большому разнообразию флоры. Разумеется, это уже не просто объяснение широтных тенденций разнообразия «продуктивностью».

Некоторые экологи причиной высокого видового разнообразия в тропиках считали климат. Конечно, в экваториальных областях нет столь выраженной сезонности, как в умеренном поясе (хотя в тропиках, вообще говоря, выпадение дождей может подчиняться строгому сезонному циклу), и для многих организмов здешние условия, вероятно, более предсказуемы (хотя это допущение чрезвычайно трудно проверить, поскольку от размеров тела и времени генерации каждого вида в значительной степени зависит «предсказуемость» для него среды). Утверждение, что климат с меньшими сезонными колебаниями способствует более узкой специализации организмов, за последнее время неоднократно проверялось.

Карр [Karr, 1971], к примеру, сравнил сообщества птиц штата Иллинойс (умеренный климат) и тропической Панамы. Как в кустарниковых формациях, так и в лесах тропиков обитает намного больше размножающихся видов, чем в сравнимых экосистемах умеренного пояса, причем от 25 до 50% прироста видового богатства приходится на долю специализированных плодоядных форм, а другая его часть – на птиц, питающихся крупными насекомыми, которые только в тропиках доступны в течение всего года. Таким образом, наличие некоторых источников пищи создает дополнительные возможности для специализации тропической орнитофауны. В противоположность птицам две группы жуков, а именно короеды и древесинники (семейства *Scolytidae* и *Platypodidae*) в тропиках не столь узко специализированы по кормовым растениям, как в умеренных областях, несмотря на то, что число их видов в тропиках гораздо больше.

Наконец, резко различные закономерности наблюдаются среди

паразитов морских рыб. У дигенетических сосальщиков специализация, если судить по проценту видов, развивающихся только на одном виде хозяина, вблизи от экватора. Зато уровень специализации моногенетических сосальщиков одинаков на всех широтах, несмотря на большее видовое разнообразие в экваториальном поясе. Итак, при любом объяснении широтного распределения разнообразия климатические различия следует анализировать, но истинная их роль остается при этом неясной.

Наконец, в качестве причины высокого видового богатства тропических сообществ выдвигали их больший эволюционный возраст. Как уже говорилось выше, эта теория достаточно правдоподобна, но ее справедливость еще требует доказательств.

В общем и целом четко и однозначно объяснить наличие широтного градиента видового богатства пока не удастся. Вряд ли стоит этому удивляться. Элементы возможного объяснения – тенденции, связанные с продуктивностью, стабильностью климата и т.п., – сами по себе до сих пор далеко не полностью понятны нам, а ведь на разных широтах они различным образом взаимодействуют друг с другом и с другими, подчас противоположно направленными силами. Тем не менее, объяснение может оказаться очень простым – и вот почему. Представим, что существует некий внешний фактор, способствующий установлению широтного градиента видового богатства, например среди растений. Тогда увеличение объема, разнообразия и неоднородности распределения ресурсов будет стимулировать рост видового богатства фитофагов. Следовательно, усилится их влияние на растения (вызывающее дальнейшее повышение разнообразия последних) и увеличится разнообразие ресурсов для плотоядных форм, что, в свою очередь, усилит давление хищничества на фитофагов и т.д. Короче, небольшая внешняя сила может породить каскадный эффект, приводящий в конечном итоге к хорошо выраженному градиенту разнообразия. Однако пока у нас нет убедительных данных о том, что бы могло запустить подобную реакцию.

Часть проблемы заключается в многочисленных исключениях из общей закономерности. Понятно, что объяснить их наличие так же важно, как и общую тенденцию. Одна из крупных категорий таких уклоняющихся сообществ – острова. Кроме того, пустыни очень бедны видами даже вблизи тропиков, возможно из-за их крайне низкой продуктивности (связанной с недостатком влаги) и

экстремальных климатических условий. Относительно бедны видами соленые марши и горячие источники, хотя продукция этих сообществ высока; судя по всему, дело здесь в суровости абиотической среды (а в случае источников также в «островном» характере этих мелких местообитаний). Как было показано, видовое богатство соседних сообществ может различаться просто потому, что они с разной интенсивностью подвергаются физическим нарушениям.

*Высота.* В наземных местообитаниях сокращение видового богатства с высотой представляет собой столь же распространенный феномен, как и снижение его по мере удаления от экватора. Человек, поднимающийся в гору вблизи экватора, сначала минует тропические местообитания у подножия, затем поочередно пройдет через климатические и биотические пояса, сильно напоминающие природу Средиземноморья, умеренных и арктических областей. Если альпинист окажется к тому же экологом, он скорее всего заметит, как по мере подъема сокращается количество видов. Это описано на примере птиц Новой Гвинеи и высших сосудистых растений непальских Гималаев.

Следовательно, по крайней мере, часть факторов, обуславливающих широтный градиент разнообразия, должна играть определенную роль и в формировании зависимости разнообразия от высоты (это, видимо, не относится к эволюционному возрасту и менее вероятно для стабильности климата). Разумеется, проблемы, возникающие при объяснении широтной тенденции, остаются и здесь, причем к ним прибавляется еще одно обстоятельство. Дело в том, что высокогорные сообщества практически всегда занимают меньшую площадь, чем соответствующие равнинные биомы, и, как правило, сильнее изолированы от сходных экосистем, не образуя протяженных непрерывных зон. Естественно, ограниченная поверхность и изоляция не могут не способствовать сокращению видового богатства с высотой.

На примере ландшафтов с незначительным перепадом высот установлено, что достаточно резко может различаться число видов в понижениях и на буграх сильно пересеченной местности (луг). Стоит обратить внимание на то, какие серьезные колебания в составе и разнообразии биоты могут отмечаться на очень небольшом участке, т. е., по-видимому, внутри одного сообщества.

*Глубина.* В водной среде изменения в разнообразии видов с

глубиной происходят практически так же, как на суше с высотой. Естественно, в холодных, темных и бедных кислородом глубинах крупных озер меньше видов, чем в тонком поверхностном слое воды. Точно так же в морях растения встречаются только в эвфотической зоне (где возможен фотосинтез), редко заходящей глубже 30 м. Поэтому в открытом океане происходит быстрый спад разнообразия с глубиной, нарушаемый только некоторыми, часто причудливой формы животными, обитающими на дне. Интересно, однако, что изменение с глубиной видового богатства бентосных беспозвоночных не следует гладкому градиенту: на глубине около 2000 м наблюдается пик разнообразия, примерно соответствующий границе континентального склона. Считается, что он отражает рост предсказуемости среды от 0 до 2000 м глубины [Sanders, 1968]. Глубже, за пределами континентального склона, видовое богатство вновь снижается, вероятно из-за крайне скудных кормовых ресурсов абиссальной зоны.

*Сукцессия. Каскадный эффект.* В некоторых геоботанических работах указывается на постепенное возрастание видового богатства в ходе сукцессии, вплоть до климакса или до определенной стадии, после которой следует обеднение флоры по мере исчезновения некоторых позднесукцессионных видов.

Сукцессионный градиент видового богатства до определенной степени представляет собой закономерное следствие постепенного заселения участка видами из окружающих сообществ, находящихся на более поздних стадиях сукцессии, т. е. увеличение насыщенности видами. Однако это далеко не полное объяснение, поскольку суть сукцессии не в простом добавлении видов, а в их смене.

Как и в случае других градиентов, при сукцессии неизбежен каскадный эффект. Фактически можно представить, что она и есть этот каскадный эффект в действии. Первыми видами будут те, которые лучше других способны заселять свободные пространства и конкурировать за них. Они сразу являют собой ранее отсутствовавшие ресурсы и обеспечивают неоднородность среды. Так, пионерные растения создают обедненные биогенными элементами участки почвы, повышая пространственную неоднородность концентрации питательных для растений веществ. Сами растения расширяют набор микроместообитаний и кормовой спектр для животных-фитофагов. Усиление выедания, а затем и хищничества путем обратной связи может способствовать

дальнейшему росту видового богатства, обеспечивающего все больший выбор пищевых ресурсов, усиление неоднородности среды и т. д. Вдобавок температура, влажность и скорость ветра в лесу значительно менее изменчивы, чем в раннесукцессионных сообществах, а увеличение постоянства среды может обеспечивать стабильность условий и ресурсов, что позволяет поселяться и закрепляться специализированным видам. Действительно, ряд данных подтверждает эту концепцию, например [Parrish, Bazzaz, 1979, 1982; Brown, Southwood, 1983].

Как и в случае других градиентов, трудно отделить причину от следствия. И все же при формировании сукцессионного градиента разнообразия тесное переплетение причин и следствий, по всей видимости, составляет самое существо проблемы.

### **2.3.3. Динамика видового богатства по данным палеонтологической летописи**

Неполнота палеонтологической летописи всегда была основным препятствием для изучения эволюции по ископаемым остаткам. Плохая сохранность, непропорциональное распределение находок по разным группам организмов, таксономические трудности – все это превращает раскрытие эволюционных закономерностей изменения видового разнообразия в сложнейшую задачу. И все-таки некоторые общие тенденции уже проступают.

Примерно 600 млн. лет назад, всего за несколько миллионов лет, в палеонтологическую летопись попали почти все типы морских беспозвоночных. В течение предшествующих 2500 млн. лет мир был, судя по всему, заселен только бактериями и водорослями. Конечно, мы никогда не сможем точно сказать, отчего произошел этот кембрийский «взрыв» разнообразия. Стэнли [Stanley, 1976], полагавший, что появление более высокого трофического уровня способно повысить разнообразие на предыдущем уровне, видит причину этого события в первых растительноядных простейших. Появление свободного пищевого пространства за счет выедания «монокультур» водорослей в сочетании с доступностью только что возникших эукариотических клеток, должно быть, вызвало мощнейшую за всю историю Земли вспышку эволюционной активности [Gould, 1981]. Размышляя о причинах столь же резкого сокращения числа семейств мелководных беспозвоночных в пермское время, Шюпф [Schopf, 1974] отмечал, что в конце этого

периода произошло слияние материков с образованием единственного суперконтинента – Пангеи. Это заметно сократило площадь мелководных морей по окраинам материков и тем самым пространство, пригодное для беспозвоночных мелководья. Таким образом, объяснить снижение разнообразия этой фауны можно с помощью хорошо знакомого соотношения между числом видов и площадью. Аналогичным образом возрастание фаунистического богатства в послепермское время может отражать увеличение площади мелководных морей по мере нового расхождения материков.

Анализ ископаемых остатков наземных сосудистых растений показывает четыре обособленные фазы эволюции: (1) рост разнообразия древнейших сосудистых растений в силуре – среднем девоне; (2) последующее расхождение в позднем девоне и карбоне нескольких ветвей папоротниковидных; (3) появление семенных растений в позднем девоне и адаптивная радиация с формированием флоры голосеменных; (4) возникновение цветковых и завоевание ими господства в мелу и третичном периоде. По-видимому, после выхода на сушу рост разнообразия каждой группы совпадал с его сокращением у группы, доминировавшей перед этим.

Никлас и его соавторы [Niklas et al., 1983] полагают, что два подобных перехода (от древнейших форм к голосеменным и от голосеменных к цветковым) отражают конкурентное вытеснение более древних, менее специализированных таксонов более новыми и предположительно более специализированными. С другой стороны, переход от папоротниковидных к голосеменным совпадал по времени с крупными изменениями среды обитания и мог оказаться следствием частичного вымирания первых и адаптивной радиации вторых в освободившееся экологическое пространство.

Первые насекомые, несомненно растительноядные, известны из каменноугольного периода. После этого постепенно возникали современные отряды, из которых последними появились чешуекрылые, что совпало с расцветом покрытосеменных. По мнению Стронга с соавторами [Strong et al., 1984], это непрерывное возрастание количества отрядов при параллельном росте числа видов заставляет сомневаться в том, что разнообразие насекомых в настоящее время достигло плато, или равновесного состояния. Козволюция растений и растительноядных насекомых почти наверняка была и продолжает оставаться важнейшим механизмом,



обеспечивающим рост видового богатства обеих этих групп на протяжении всей их эволюции.

Что говорят нам ископаемые находки о степени насыщения видами современных сообществ? Наблюдаемую в настоящее время картину можно сопоставить с двумя крайними возможностями. Во-первых, существует ли в эволюции тенденция постепенно обогащать сообщества все новыми и новыми видами (это отрицало бы какие-либо пределы видового разнообразия и важность межвидовых взаимодействий)? Или, напротив, число ниш остается все время приблизительно одним и тем же, а разные виды по очереди их занимают (это согласуется с гипотезой об экологических взаимодействиях, ограничивающих видовое богатство)? Вообще говоря, ответ отражает, по-видимому, компромисс между этими альтернативами. Эволюционные «прорывы» были скорее всего связаны с открытием новых важных измерений ниш, создававших условия для резких скачков видового разнообразия, за которыми следовали удивительно долгие периоды примерно постоянного видового разнообразия.

*Размеры.* Структура сообщества имеет еще один аспект, на который обычно не обращалось особого внимания: среди животных отмечена тенденция существования гораздо большего числа мелких видов, чем крупных [Stearns, 1977; May, 1978; Huston, 1979]. Проводилась, например, приблизительная оценка общего числа видов наземной фауны по классам физических размеров, в частности – длины [May, 1978]. Если учесть, что огромное число мелких членистоногих и других беспозвоночных до сих пор не открыто, складывается общее впечатление об удивительной редкости крупных видов животных.

В каком-то смысле это парадоксально. Согласно теории, касающейся эволюции особенностей жизненных циклов, на уровне особи естественный отбор должен способствовать возникновению крупных долгоживущих форм, и в рамках некоторых эволюционных ветвей действительно просматривается общая тенденция к увеличению размеров тела («правило Копэ»). Однако этому, вероятно, противодействует обычно повышенная скорость вымирания более крупных видов с большим временем генерации. Фаулер и Макмаон [Fowler, McMahon, 1982] считают, что эта скорость выше у видов с низкой эволюционной пластичностью, а она обратно пропорциональна времени генерации. Поскольку

размеры тела положительно коррелируют с последним параметром, скорость вымирания крупных видов будет, как правило, более высокой, чем у мелких форм. Из этого вытекает следующее важное следствие: большая эволюционная пластичность присуща мелким видам с малым временем генерации. Можно ожидать, что у них не только ниже скорость вымирания, но и выше скорость видообразования. Фаулер и Макмаон приходят к заключению, что наблюдаемое распределение видового богатства животных по размерным классам может объясняться динамическим равновесием между процессами *эволюции* и *селективного вымирания*.

#### **2.4. Биоразнообразие, созданное человеком**

Человек на протяжении сотен тысяч лет своего существования активно воздействовал на окружающую его живую природу. Уже древний человек, освоив огонь, вышел победителем в соревновании с другими видами, которые заселяли природные для обитания пещеры, уничтожил многих крупных плейстоценовых млекопитающих. Но было, начиная со времени «неолитической революции» – создания производительного хозяйства, земледелия, растениеводства и животноводства – и другое глобальное воздействие: сведение естественных экосистем и замена их сельскохозяйственными угодьями, а затем и городами с их пригородными зонами. Такие экосистемы, нередко более продуктивные, чем естественные, а их биоразнообразие может быть довольно велико. Однако, говоря о созданном человеком биоразнообразии, мы имеем в виду те биологические формы, которые целенаправленно были созданы человеком путем селекции, отбора, а теперь и генной инженерии.

В нашей стране выдающиеся исследования по теории и практике создания новых сельскохозяйственных растений принадлежат целой плеяде замечательных генетиков и селекционеров во главе с академиком Н. И. Вавиловым. Десятки тысяч сортов культурных растений были собраны в основанном им Всесоюзном институте растениеводства (ВИР) в Ленинграде, им было создано учение о центрах происхождения культурных растений.

Замечательный пример дает культура риса, которым питается около трети человечества: только в Китае известно 40 000 сортов риса, а на Филиппинах создан банк «Гермапласт», в котором хранится 70 тыс. культурных сортов риса и 2 тыс. его диких

вариантов.

Не менее замечательно разнообразие культивируемых животных, среди которых используются сотни пород рогатого скота, пушных зверей, лошадей, рыб, птиц и не менее 2 тыс. пород собак. Инициатором изучения генетической изменчивости домашних животных был российский генетик А. С. Серебровский, создавший в 1928 году особое научное направление – геногеографию, которая занимается картированием генетической изменчивости видов. Сам он занимался генетикой кур, среди которых в начале XX века в России были известны десятки пород. Его продолжателем стал академик Д. К. Беляев, изучавший генетическую изменчивость домашних животных, особенно в азиатской части России, и организовавший на Алтае первый в мире заповедник для домашних животных.

Генетики создали немало сельскохозяйственных культур путем отдаленного скрещивания растений, не встречающихся в дикой природе: тритикале, рапс, нектарину, грейпфруты и многие другие, культивируемые в огромных масштабах.

Генетика и селекция стали основным методом отбора культивируемых видов микроорганизмов, где генная инженерия – повседневный метод создания микробов с заданными человеком свойствами, и где природный генетический потенциал диких видов для селекции практически исчерпан.

Таким образом, человек не только повинен в исчезновении множества видов на нашей планете, но и создал десятки тысяч форм растений, животных, микроорганизмов, которые без его участия никогда бы не появились.

В разнообразии геномов домашних животных А. С. Серебровский еще в 20-е годы прошлого века призывал видеть такое же естественное богатство страны, как в запасах нефти, золота, угля и других природных ресурсов. Современное высокопроизводительное хозяйство без использования культурных растений и животных, без эффективных технологий их разведения уже невозможно.

## 2.5. Экосистемное разнообразие

На планете мы можем наблюдать огромный размах разнообразия наземных и водных экосистем: от ледяных полярных пустынь до лесов и от коралловых рифов до открытого океана. Все разнообразие экосистем можно классифицировать либо по функциональным,

либо по структурным признакам [Одум, 1986]. *Экосистемное разнообразие* часто оценивается через разнообразие видового компонента. Это может быть оценка относительных обилий разных видов, общее разнообразие территории или биотопа, биомасса видов разных размерных классов на разных трофических уровнях или различных таксономических групп. Гипотетическая экосистема, состоящая только из сходных растений, будет менее разнообразна, чем экосистема, включающая такое же число особей, но включающая также виды травоядных и хищных животных.

Миллионы видов современных организмов, насчитывающих буквально астрономическое число особей, в принципе могут группироваться в еще большее количество сочетаний. Ясно, что перечислить все существующие на Земле сообщества просто невозможно. Для того чтобы разобраться во множестве биоценозов, создано несколько классификаций, группирующих их по степени сходства и различия. Наиболее разработаны классификации для растительного мира, поскольку растительность выступает индикатором биоценоза.

Обычно наименьшей типологической единицей фитоценологии считают ассоциацию. Она характеризуется тем, что объединяемые ею отдельные сообщества имеют одинаковый видовой состав организмов, причем в первую очередь отмечается сходство доминирующих видов. Кроме того, у биоценозов одной ассоциации сходное строение и по другим признакам (ярусность, синузильность, гидротермический режим и т. п.). В качестве примеров ассоциаций можно привести ельник-зеленомошник-черничник или ельник-зеленомошник-брусничник. Сходные ассоциации образуют группы ассоциаций (например, ельники-зеленомошники), которые далее объединяются в формации. Для формации характерен общий доминирующий вид или комплекс видов, в наибольшей степени влияющий на среду обитания (вид-эдификатор). В лесных биоценозах эдификаторами являются представители древесного яруса. Обычно формации называют по наименованию видов-эдификаторов. Можно, например, говорить о формации ельников (из того или иного вида ели). Далее следуют группы формаций (например, темно-хвойные леса из формаций разных видов елей и пихт), классы формаций (например, хвойные леса; эдификаторы представлены близкими жизненными формами), типы формаций (леса).

Для каждого такого биоценоза мы рассмотрим виды (или

группы видов, или даже биологические группы), эдификаторы, доминирующие (фоновые) виды и биологические группы автотрофных и гетеротрофных организмов. Функционально-биоценотические группы последних – разрушители отмирающей первичной продукции (сапрофаги), потребители растительных кормов (фитофаги) и хищники (как типичные плотоядные, так и вообще гетеротрофы второго и других порядков).

В настоящее время большие изменения в живой природе обязаны деятельности человека. На больших площадях первоначальные естественные биоценозы изменены, возникли города и села, пахотные земли и выпасы. Культурные ландшафты характеризуются своеобразными антропогенными биоценозами.

Кроме этого чисто утилитарного значения, проблема изучения структуры и функционирования антропогенных биоценозов представляет большой интерес и в научном отношении. Дело в том, что антропогенные биоценозы, формирующиеся и развивающиеся под комплексным воздействием природных и социально-экономических факторов, имеют свои характерные особенности; специфические законы их развития еще весьма слабо изучены. Можно здесь упомянуть такие свойственные антропогенным биоценозам черты, как олигодоминантность (резкое преобладание одного или нескольких видов в растительном и животном населении), неустойчивость системы, выражающаяся в резких изменениях численности биомассы и продукции не только по сезонам, но и по годам, повышенная уязвимость структуры ввиду относительной простоты и однозначности связей между компонентами биоценоза. Последнее объясняется исторически малым возрастом антропогенных биоценозов, строение которых обычно не достигает такой степени сложности и сбалансированности, какую мы видим в естественных, природных биоценозах. Поэтому резкие изменения условий и воздействий на антропогенный биоценоз подчас ведут к радикальным нарушениям его структуры или к полному его разрушению. Знание закономерностей строения и жизни антропогенных биоценозов позволит регулировать и направлять развитие географической среды, все более вовлекаемой в сферу деятельности человека.

## Глава 3. Классификации биоразнообразия

### 3.1. Инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие

В 1960 году Р. Уиттекер предложил понятия  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -разнообразия для того, чтобы не путать разнообразие внутри одного местообитания или региона с разнообразием ландшафта или региона, который содержит несколько местообитаний.

$\alpha$ -разнообразие – разнообразие внутри местообитания или одного сообщества.

$\beta$ -разнообразие – разнообразие между местообитаниями.

$\gamma$ -разнообразие – разнообразие в обширных регионах биомы, континента, острова и т. д.

В 1979 году. Крюгер и Тейлор добавили к этой классификации еще  $\Delta$ -разнообразие.

$\Delta$ -разнообразие – разнообразие, определяемое изменениями климатических факторов, что выражается в смене растительных зон, провинций и т. д.

Р. Уиттекер [1977], кроме того, различал две формы разнообразия: *инвентаризационное* (оценка разнообразия экосистем разного масштаба как единого целого) и *дифференцирующее* (оценка разнообразия между экосистемами) (табл. 3.1.1).

Таблица 3.1.1

Формы и типы разнообразия по Р. Уиттекеру [1960, 1977] и др.

Инвентаризационное разнообразие	Дифференцирующее разнообразие
<i>Точечное альфа-разнообразие</i> – разнообразие в пределах пробной площади или местообитания в пределах сообщества	<i>Внутреннее бета-разнообразие</i> (мозаичное разнообразие, изменение между частями мозаичного сообщества)
<i>Альфа-разнообразие</i> (внутреннее разнообразие местообитания для описания, представляющего гомогенное сообщество)	<i>Бета-разнообразие</i> (разнообразие между различными сообществами вдоль градиента среды)
<i>Гамма-разнообразие</i> (для ландшафта или серии проб, включающей более чем один тип сообщества, конкретную флору или фауну)	<i>Дельта-разнообразие</i> (географическая дифференциация, изменение сообществ вдоль климатических градиентов или между географическими регионами)

<i>Эпсилон-разнообразие</i> (для биома, географического региона, включающего различные ландшафты)	<i>Омега-разнообразие</i> (разнообразие биомов в рамках эпсилон разнообразия)
---	---

Дифференцирующее разнообразие характеризует степень различий или сходства местообитаний, или выборки с точки зрения их видового состава и обилия видов вдоль градиента среды. Четыре уровня инвентаризационного разнообразия (альфа, бета, гамма, эпсилон) соответствуют трем уровням дифференцирующего (внутреннее бета-разнообразие или мозаичное разнообразие – изменение между частями мозаичного сообщества; бета-разнообразие местообитаний вдоль градиента среды; дельта-разнообразие – географическая дифференциация вдоль климатических градиентов).

*Дельта-разнообразие* определяется как изменение видового состава и обилия между территориями гамма-разнообразия; оно представляет собой дифференцирующее разнообразие крупных биогеографических регионов в пределах области эпсилон-разнообразия. Мозаичное разнообразие определяется как дифференцирующее различие между выборками в пределах однородного местообитания.

*Омега-разнообразие* – это разнообразие биомов на территории эпсилон-пространства. Для его анализа используются географические карты разного масштаба и методология их изучения с помощью геоинформационных систем [Дроздов и др., 2002].

### 3.2. Таксономическое и типологическое разнообразие организмов

Б. А. Юрцев [1994] определяет биоразнообразие как разнообразие организмов и их природных сочетаний, хотя оно прослеживается также на более низких уровнях организации живого (молекулярном, субклеточном, клеточном и тканевом уровнях, уровне органов и т. д.). При этом он рассматривает организмы в качестве наименьших единиц биоразнообразия, обладающих автономностью, способностью к жизнеобеспечению и адаптации и являющихся носителями других форм биоразнообразия.

Разнообразие организмов можно разделить на *таксономическое*, или филетическое (группировка по родству), и *типологическое*, или

не филетическое (группировки по тем или иным категориям признаков, не сводимых к родству, например структурным, функциональным, структурно-функциональным, географическим, экологическим, синэкологическим и т. д.) Круг признаков, учитываемых в анализе типологического разнообразия, может быть неограниченно широк и зависит от задач исследования. Примером могут служить жизненные формы, стратегии жизни, ценотипы, типы метаболизма, сукцессионный статус видов (т. е. место в сукцессионных рядах или системах).

Таксономическое разнообразие далее подразделяется на иерархические уровни с серией подуровней: видовой, популяционно-генетический (подуровни – популяции разного ранга, подвиды), генотипов (фенотипы), генов и их аллелей. Можно выделять уровни надвидовых таксонов (род, семейства и т. д., вплоть до царства).

Оценки таксономического и типологического разнообразий дополняют друг друга. Описание таксономического разнообразия (филума или биоты некоторой территории), обычно представляемое длинными систематическими списками, как правило, дополняется характеристикой каждого таксона по комплексу типологических признаков. Сопреженность таксономического и типологического разнообразия ложится в основу организации баз и банков типологической информации об организмах. Однако информация о любом типе разнообразия поступает через виды как фундаментальные единицы биоразнообразия.

### 3.3. Биохорологическое разнообразие

*Биохорологическое разнообразие* подразумевает разнообразие сочетаний организмов тех или иных территориальных выделов, частей биосферы [Юрцев, 1994]. Разнообразие природных территориальных сочетаний организмов, в свою очередь, подразделяется по территориальным уровням.

Опыт геоботаники и флористики говорит о том, что с расширением площади, на которой учитывается видовое разнообразие, наступают фазы относительной стабилизации состава видов растений, когда прирост числа видов резко замедляется и даже временно прекращается. Это происходит, когда исчерпывается видовое разнообразие сообщества в рамках однородного протяженного экотопа и далее, когда состав всех экотопов на протяжении данного ландшафта выявлен достаточно полно.

Очевидно, что разнообразие сообществ отражает не только разнообразие местоположений (т.е. элементов рельефа с определенным составом почвообразующей породы), но и разнообразие сукцессионных стадий на каждом местоположении. В рамках протяженного ландшафта при едином макроклимате исчерпывается разнообразие местоположений и поддерживается постоянство сукцессионных процессов, что приводит к постоянству набора и состава сообществ, а следовательно, и к постоянству состава данной элементарной, или конкретной флоры.

В качестве двух нижних опорных уровней оценки биохорологического разнообразия Б. Н. Юрцев выделяет уровень сообщества (приблизительные эквиваленты в терминах близких научных дисциплин: экотоп, фация в ландшафтоведении, биогеоценоз) и затем уровень элементарной региональной биоты. Между опорными уровнями есть ряд промежуточных ступеней. Выше – иерархия выделов биогеографического районирования (округ, провинция, область), контуры которых в разных системах биогеографического деления Земли могут существенно не совпадать, в зависимости от критериев районирования.

В зависимости от уровня биохорологических единиц может существенно меняться и таксономический уровень единиц, по которым оценивается биоразнообразие. В качестве наиболее универсальной, обязательной единицы (для всех уровней) выступает вид. Однако Одум [1986] считает, что виды не всегда служат лучшей единицей для оценки разнообразия, так как разные стадии жизненного цикла или различные жизненные формы одного и того же вида часто занимают разные местообитания и экологические ниши и вносят свой вклад в разнообразие (личинка и имаго чешуекрылых, стадии амфибий). При оценке биоразнообразия крупных выделов районирования, как и при оценке изменений в геологическом времени, все большее значение приобретают роды, семейства, порядки, отряды и т. д. и только на уровне сообщества, наряду с ассоциациями видов, рассматриваются более эфемерные группировки особей (синузии, парцеллы, ценочейки и т. д.).

### 3.4. Структурное разнообразие

Структурное разнообразие является следствием зональности, стратифицированности, периодичности, пятнистости, наличия пищевых сетей и других способов ранжирования компонентов микроместообитаний [Одум, 1986]. Различные способы

распределения одновременно представленных в сообществе организмов характеризуют его структурное разнообразие:

- стратификационные принципы (вертикальная слоистость, ярусность растительного покрова, структура почвенных профилей);
- зональность (горизонтальная разобшенность, вертикальная поясность в горах или литоральной зоне);
- характер активности (периодичность);
- структура пищевой сети;
- репродуктивные системы (ассоциации родителей и потомства, клоны растений и т. д.);
- социальные структуры (стада и табуны);
- системы взаимодействия (возникают в результате конкуренции, антибиоза, мутуализма и т. д.);
- стохастические структуры (возникают в результате действия случайных сил).

## Глава 4. Таксономическое разнообразие

### 4.1. Научная классификация организмов

На планете Земля жизнь появилась более трех миллиардов лет назад; за это время, непрерывно эволюционируя, органические формы достигли поразительного разнообразия. Трудными натуралистов и систематиков XIX и XX веков нам уже известно более миллиона форм животных и более четверти миллиона растений. К этому следует добавить множество вымерших форм, обнаруженных палеонтологами. По приблизительной оценке, общее число видов организмов за все время существования жизни превышает миллиард. По-видимому, не менее 40 миллионов из них населяют Землю в настоящее время. Хотя по некоторым группам, таким как птицы или млекопитающие, уже имеются достаточно полные перечни видов, несомненно, остается еще много форм, которые предстоит обнаружить и формально признать; особенно это касается насекомых – группы, занимающей первое место по числу описанных форм.

Существование сходства между особями и различий между группами особей дало возможность привести все многообразие форм органического мира в определенную систему. Были созданы и получили общеупотребительные названия категории живых

организмов. Кроме того, каждая группа, формально признанная в системе классификации, получила научное название.

*Систематика*, или *таксономия*, занимается изучением множества организмов, их отличительных признаков, их классификацией, основанной на изучении всех и каждой связей между разными организмами.

На заре систематики ее задачи ограничивались обнаружением группы, определением ее диагностических признаков и выбором названия.

Считалось, что каждый вид создан независимо от других, имеет вполне определенные морфологические признаки, неизменные во времени и пространстве, и легко отличим от других форм. Классификация заключалась в раскладывании морфологически различающихся между собой «подлинных» сущностей, позже названных *видами*, в некую «естественную» систему. Считалось, что особи, составляющие вид, так же сходны между собой, как отливки, полученные из одной формы, а поэтому классификация форм считалась делом несложным. Индивидуумы, отклоняющиеся от основного типа, рассматривались как исключения, и их появление объясняли ошибками развития. Черты сходства между разными видами, или родство, пытались относить за счет капризов природы или действия сверхъестественных сил в процессе независимого сотворения каждого типа.

Ранние систематики стремились не только дать названия группам организмов, но и выяснить естественную систему, или «план творения». Наиболее удовлетворительного решения этой проблемы достиг Ч. Дарвин. Благодаря Дарвину, эволюционная история популяций в конечном счете стала рациональной основой классификации, а филогенетическая интерпретация родства между различными организмами дала возможность объяснить естественную систему органического мира. Он обратил внимание на то, что принятая в таксономии иерархическая система классификации, т.е. объединение родственных популяций в один вид, родственных видов в один род, родственных родов в одно семейство, семейств в отряд, отрядов в класс и т. д., отражает существование в природе групп, подчиненных другим группам. Иерархическая классификация отражает реальную ситуацию, естественную систему, в основе которой лежат различия в уровнях филогенетической дивергенции, достигнутых в процессе эволюции.

Согласно этой гипотезе, ныне существующие виды возникли от общих предковых форм в различные периоды эволюционной истории, причем признаки отдельных форм склонны дивергировать путем постепенного изменения, и степень дивергенции (степень различия между группами) отражает давность их отхождения от общей предковой формы. Однако использование филогенетической концепции в классификации организмов встречает ряд серьезных трудностей. Трудности построения естественной системы связаны с необходимостью такого толкования имеющихся данных, которое подкрепляло бы филогенетическую классификацию групп. Основным критерием служит родственное происхождение. О степени родства обычно судят по сходству морфологических и анатомических признаков изучаемых групп. Прямые доказательства, т.е. данные о наличии репродуктивной связи в родословных, имеются лишь в очень редких случаях. В сущности, очень многие виды организмов описываются и получают названия на основании изучения всего лишь нескольких экземпляров, хранящихся в музейных коллекциях. Лишь в относительно немногих случаях имеются подробные сведения о популяционной структуре, биологии размножения, экологических потребностях, цитологических и физиологических признаках и распространении группы, и совсем уже редки формы, по которым собраны адекватные выборки из популяции, в полной мере отражающие изменчивость. Однако сколько бы взаимосвязей ни удалось обнаружить, филогению можно лишь постулировать. Даже построение филогенетических рядов ископаемых форм основывается на допущении существовавших между ними репродуктивных связей, которые, конечно, никто не мог наблюдать непосредственно.

Естественная система классификации в современной таксономии базируется на филогении, которая в свою очередь основывается на эволюционном принципе дивергенции форм, имеющих общее происхождение. Поэтому в любой такой классификации категории, хотя они определяются в эволюционных терминах, устанавливаются почти исключительно на основании сходства между формами, т.е. выводы о происхождении носят чисто умозрительный характер.

Утверждение о том, что биологическая классификация самая «естественная», поскольку она базируется на эволюционных принципах, не означает, однако, что не может быть другой системы

или что хоть какая-то категория объективно отражает некую реально существующую в природе единицу. Один систематик может назвать данную группу родом, тогда как другой считает ее семейством или видит в ней два рода. Но ведущие современные систематики утверждают, что основная категория классификации – вид – действительно соответствует обособленным единицам, так же, как, например, особи, клетки или хромосомы представляют собой обособленные структурные единицы.

*Категория вида.* Перед систематиком стоит обширный ряд биологических форм, которые можно рассортировать в соответствии с разного рода системами классификации. Однако хотя бы для одного того, чтобы стандартизировать номенклатуру, необходимо привести все это многообразие к какой-то одной официальной системе. В течение двух последних столетий иерархическая система Линнея (изложенная в его книге «Systema naturae», вышедшей в 1735 году) принята в зоологии, а принципы этой системы – и в ботанике. Основная единица линнеевской системы – *вид*. По традиции каждый организм относится к определенному виду и к надвидовым категориям более высокого ранга (роду, семейству, классу и т. д.). Каждый индивидуум имеет двойное название, состоящее из названия рода и названия вида, к которому он принадлежит, – так называемая *биномиальная система номенклатуры*. У систематиков вошло в традицию давать видам названия и определять их в соответствии с какой-либо концепцией категории вида. А это приводит к так называемой «проблеме» вида. Как объективно определить категорию «вид»? Иными словами, какие признаки следует считать диагностическими и как велико должно быть различие между популяциями, чтобы отнести их к разным видам? Эта проблема постепенно проясняется [Майр, 1963; Симпсон, 1961], однако объективного определения вида, которое бы содержало критерии для универсального его применения, все еще не существует. Стало понятно, что критерии *распознавания* (практический уровень) не могут быть установлены до тех пор, пока определение вида базируется на эволюционных концепциях и включает в себя динамические системы.

Термин *вид* используется двояко: 1) в *общем смысле* – как таксономическое обозначение различных организмов, которые экологически объединены, а морфологически различаются (в том числе и бесполом) и 2) в *специфическом смысле* – для обозначения

репродуктивных изолятов, каждый из которых состоит из популяций фактически или потенциально скрещивающихся организмов. Использование термина в его первом значении просто облегчает процедуру классификации форм жизни. При этом во многих случаях происходит объединение или дробление эволюционных родословных, но, тем не менее, этот термин повсеместно применяется для описания (в первом приближении) наблюдаемой в природе упорядоченности. Второе значение термина с концептуальной точки зрения вполне приемлемо. В этом смысле он служит некой рабочей абстракцией, с помощью которой можно обобщать популяционные явления, однако в большинстве случаев применение термина затрудняется отсутствием фактических данных, необходимых для принятия однозначного решения.

*Внутривидовые категории (расы и подвиды).* Согласно многомерной и эволюционной концепциям, виды состоят из популяций, распределенных в пространстве и во времени. Каждая локальная популяция какого-либо вида может рассматриваться как колония скрещивающихся между собой особей, приспособляющихся к специфическому комплексу условий в их местообитании. Родственные колонии, обитающие в различных частях одной общей области обитания, по-видимому, будут занимать сравнительно сходные экологические ниши. Члены данной локальной популяции спариваются преимущественно между собой просто в силу своей территориальной близости, но в пограничных районах происходит некоторое взаимопроникновение особей и половых клеток. Поэтому для смежных популяций характерно большое число общих генов и признаков. Для более удаленных друг от друга и разобщенных популяций одного вида степень обмена генами ниже. Следует также ожидать, что популяции, обитающие в удаленных частях ареала, будут более своеобразны в результате приспособленности к несходным условиям среды: они обычно обладают различными генными комплексами и разными признаками. Хотя каждая популяция вида представляет собой продукт единственной в своем роде генетико-физиологической реакции на условия некой локальной среды, группа родственных популяций, обитающих в одном районе, будет иметь много общих признаков, но может по некоторым признакам или частотам генетических вариантов отличаться от других групп, обитающих в других районах. Вследствие сходства и различия между популяциями

иногда удобно делить их на внутривидовые группы, называемые *расами*, или *подвидами*. Человек, несомненно, принадлежит к числу политипических видов. Чаще всего политипия встречается у форм, представленных широко расселенными и разобщенными популяциями, которые приспособлены к различным условиям. Когда разные расы встречаются друг с другом в природе, то наблюдается слияние их отличительных признаков в результате гибридизации. Степень интерградации зависит прежде всего от степени пограничных контактов между расами.

Деление на расы – сугубо субъективная процедура, основанная на существовании двух или большего числа групп популяций, различия между которыми достигли такой величины, которая оправдывает формальное признание этого факта.

Популяции являются теми реально существующими группировками особей, на которые распадаются любые виды живых организмов. Это позволяет считать популяцию элементарной единицей эволюционного процесса. Открытие популяционных явлений генетиками радикально отразилось на представлениях общей экологии. Эволюционные процессы, протекающие на разных уровнях – популяционном и видовом, принято различать.

*Микроэволюция* – эволюция в популяциях под влиянием ненаправленной мутационной изменчивости на подвидовом уровне, когда особи способны скрещиваться и давать плодовитое потомство. Термин «микроэволюция» ввел в науку генетик Ю. А. Филипченко в 1927 году, чтобы разграничить два принципиально важных эволюционных явления: микро- и макроэволюцию.

*Макроэволюция* – эволюция на уровнях выше видового, когда нет скрещивания особей и обмена генетическим материалом между особями, но четко проявляются тенденции адаптации животных и растений к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды. Генетики выделили удобный объект для сравнения организмов, каковым является *геном* – совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом любого организма. Этот термин впервые был предложен Г. Винклером в 1920 году. *Геном* – функциональная единица, своего рода программа, необходимая для нормального развития и воспроизводства организмов в ряду поколений. Современная генетика располагает многочисленными средствами исследования геномов – геномным анализом.

Специальная наука – *геносистематика* – отрасль систематики, предметом анализа которой являются геномы организмов. Два основных ее раздела используют для изучения геномов разные методы: цитологические (кариосистематика) и молекулярно-биологические, биохимические и разнообразные физико-химические методы (генохемосистематика).

*Генотаксономия*, будучи составной частью геносистематики, есть теория и практика классификации организмов, основанной на результатах изучения их генного материала.

Использование новых подходов позволяет подойти к решению проблем систематики, не решаемых при помощи классических методов. Так, например, становится возможной объективная оценка ранга таксона. Весьма перспективно применение методов геносистематики в разработке ряда проблем морфологии например оценка возможности конвергентного возникновения морфологических структур разной сложности.

Методы геносистематики могут быть использованы для оценки расстояния между таксонами разного ранга. Выяснено, например, что хрящевых ганоидов, по-видимому, следует выделять в отдельный класс, связанный с костистыми рыбами весьма отдаленным родством.

Данные по молекулярной гибридизации ДНК указывают на то, что существуют дискретные степени подобия генного материала, соответствующие в классической систематике родам, семействам, отрядам и классам. Подчиненные таксоны (подкласс, надотряд и т. п.) следует, видимо, считать искусственными.

#### **4.2. Жизненные формы и биологическое разнообразие**

*Жизненная форма* – это морфологически сходные группы разного систематического положения, приспособленные к одинаковым условиям среды. В экологии жизненная форма – биологический индикатор определенных природных условий. По набору жизненных форм, представленных на некоторой территории, можно довольно верно судить о степени разнообразия среды обитания и ее «узких местах», вероятности успеха интродукции новых видов и т. п. Важным шагом вперед в разработке проблемы жизненных форм в традициях А. Н. Формозова может служить переход к характеристике их определенными количественными показателями – морфологическими, физиологическими и др.



Эффективность подобного подхода показана в последнее время при анализе адаптации животных в радиоактивно загрязненной среде [Криволицкий, 1996].

В своих представлениях А. Н. Формозов исходил из того, что вид в огромной мере несет на себе отпечаток среды, в которой он жил и живет и к которой, как правило, хорошо адаптирован. Отсюда возникновение в определенных ландшафтах специфических для них жизненных или биологических форм, причем в сходных ландшафтах разных материков могут существовать свои наборы форм, к тому же внешне и в своих повадках весьма сходных с первыми, хотя и очень далеких в систематическом отношении. В становлении биологических форм большую роль играет конвергентная эволюция – процесс сближения морфологических, физиологических и других признаков. Этот процесс может касаться не только отдельных видов, но и в известной мере целых фаун или даже биот. В пределах одной ландшафтной зоны, например пустынь, встречается ряд специфических жизненных форм животных, по-своему решающих задачу адаптации к пустынным ландшафтам, как это было показано А. Н. Формозовым [1929], А. К. Рустамовым [1955] и Н. Н. Дроздовым [1994, 1995]. Впервые же формообразующее воздействие ландшафта на животных было показано Л. С. Бергом в 1922 году.

Как известно, Осборн в 1896 году назвал *конвергенцией* появление сходных признаков у неродственных животных и *параллелизмом* – появление сходных признаков у родственных групп животных.

Термин «жизненная форма» был введен в науку А. Гумбольдтом в 1806 году. В течение XIX века он прочно завоевал права гражданства в ботанике, а затем получил и более широкое распространение. Значительной известностью пользуются работы Раункиера по жизненным формам растений, а из советских исследователей – В. В. Алехина, Б. А. Келлера, А. П. Шенникова, И. Г. Серебрякова и многих других. Ботаники Варминг и Гаме высказали предположение, что подобные растительным жизненным формам экологические группировки можно выделить и у животных.

В зоологии пропагандистами рассматриваемого понятия выступили К. Фридерикс [1930] и Д. Н. Кашкаров [1933, 1945]; одна из первых работ, где термин «жизненная форма» (биологическая группа) был применен в современном значении, опубликована А. Н. Формозовым [1929]. На первых порах изучение жизненных

форм животных продвигалось медленно, показателем состояния проблемы в конце 30-х годов XX в. может служить высказывание Д. Н. Кашкарова [1945]: «У зоологов учение о «жизненной форме» совершенно не разрабатывалось. Нам не известно ни одной работы, специально этому вопросу посвященной». Надо отметить, что успехи в изучении жизненных форм были достигнуты благодаря разработанности в зоологии за много десятилетий до рассматриваемого периода прочных основ в деле изучения процесса адаптации к конкретной среде обитания; достаточно напомнить, в частности, о ставших классическими работах К. Бэра, К. Ф. Рулье, Н. А. Северцова, М. А. Мензбира и их последователей. Адаптации животных к среде, пути и закономерности приспособительной эволюции вызывали всеобщий интерес; не случайно в определенный период сложилось мнение, что «экология есть наука о приспособлениях (адаптациях) животных и растений к условиям среды» [Парамонов, 1933].

Натуралисты различали экологические группы животных, не называя их жизненными формами, очень давно. Это даже нашло отражение в существовании укоренившихся в обиходе названий, таких, как «нырцы», «норники», «землерои» и т. п., которые соответствуют «жизненным формам» некоторых классификационных схем. Важные выводы о формообразующем влиянии среды на животных были сделаны еще в XVIII века. в отношении таких явлений, как белая окраска арктических птиц и зверей, отсутствие пигмента и глаз у пещерных и глубокопочвенных обитателей и т. п. В середине прошлого века установлены экологические правила Бергмана, Аллена, Глогера, четко сформулированные в виде общих положений Реншем в 30-е годы. Богатейший фактический материал накоплен в деле изучения конкретных адаптаций у разных животных, образования и закономерностей изменения аналогичных и гомологичных признаков.

Обратим внимание на то, что все удачные попытки выделения жизненных форм были сделаны или для ограниченных групп (классов, отрядов, подсемейств), где сходные приспособления развивались на основе одинаковой схемы организации, или же в них учтены конституциональные, филогенетические признаки. Сходные формы у представителей систематически далеких групп наблюдаются исключительно редко и касаются ничтожного числа видов. Конвергентное и параллельное развитие обычно наблюдается

у родственных форм. Объяснение этому дал, в частности, И. И. Шмальгаузен [1946], писавший, что «для несходных организмов среда никогда не может быть одинаковой, так как разные организмы занимают в ней разное положение, т. е. сами относятся к ней по-иному», следовательно, нельзя ожидать и глубокого сходства в приспособительных реакциях у таких организмов. Подавляющее большинство жизненных форм сходны в том, что они возникают на таком этапе адаптационной эволюции группы, когда организмы, выработав важные приспособления общего порядка, переходят к более полному использованию частных особенностей среды (*идиоадаптации* А. Н. Северцова, *алломорфозы* и *теломорфозы* И. И. Шмальгаузена, *адаптивная радиация* Осборна).

У животных жизненные формы – группы таксонов, обычно в пределах одного отряда или близких отрядов, которые обладают сходными морфоэкологическими приспособлениями для обитания в одной и той же среде. Типичным примером жизненных форм могут служить адаптивные экологические группы млекопитающих: плавающие, роющие, бегающие, прыгающие, летающие и т. п. [Osborn et al., 1903]. Подобные же группы неоднократно описывали у птиц, насекомых, рыб, рептилий, клещей и других животных, так что можно говорить об универсальности явления адаптивного параллелизма животных, о своеобразном «четвертом правиле» адаптивной эволюции в экологии животных наряду с известными правилами Бергмана, Аллена и Гюгера.

Н. П. Дубинин [1966] предлагал различать мутационные и эволюционные параллелизмы. Параллелизмы в наследственной изменчивости, выраженные законом гомологичных рядов изменчивости Н. И. Вавилова, в основном описывают явления мутационного параллелизма. Что касается эволюционных параллелизмов, то здесь справедлива формулировка И. И. Шмальгаузена [1940] о том, что параллелизмы вызваны общей наследственной основой. Здесь мы встречаемся с проявлением ограниченности путей адаптивной эволюции в условиях данного типа функциональных структур. Наиболее выразительные результаты достигаются лишь при определенной перестройке системы, свойственной целой группе форм, дивергировавших по другим признакам, причем процесс этой перестройки может базироваться на разных генетических основах. По-видимому, основным механизмом, обеспечивающим образование жизненных

форм и адаптивную радиацию, является генетический полиморфизм, который создает предпосылки для эволюции стратегий адаптации организмов на всех стадиях жизненного цикла [Dobzhansky, 1937; Айала, 1984; Симкин, 1988]. В современных программах изучения биологического разнообразия рассмотрению жизненных форм уделяется немало внимания как среди основных особенностей иерархии форм жизни [Global biodiversity, 1992], так и среди механизмов, которые обеспечивают географическое разнообразие биот [Криволицкий и др., 1998].

Для многих организмов, хотя далеко не для всех, фактором, направляющим отбор в генетически полиморфных популяциях, выступает географический ландшафт. Первым, кто впервые четко и определенно писал о формообразующем влиянии ландшафта и приводил множество примеров групп с аналогичными признаками, которые теперь были бы названы жизненными формами, был Л. С. Берг [1922]. Затем эти представления отстаивали многие зоологи, в том числе М. А. Мензбир, Г. П. Дементьев, А. К. Рустамов. Так появились представления о ландшафтных или ландшафтно-зональных, зональных жизненных формах. Подобное явление хорошо прослежено у многих наземных позвоночных, но для большинства беспозвоночных его обнаружить крайне трудно: одни из них не контактируют с ландшафтными факторами среды (многие простейшие, паразиты, обитатели толщи почвы), а другие изменяются слишком медленно, чтобы в их морфологии можно было обнаружить отклик на эфемерные в масштабах геологического времени изменения ландшафтной сферы. Например, некоторые виды панцирных клещей неизменны с миоцена, роды – с юры [Криволицкий и др., 1990], а за время их жизни ландшафты, где они обитают, радикально изменялись десятки раз.

Дифференциация географических популяций в процессе адаптации к конкретной среде обитания вида нередко приводит к образованию четко различающихся по набору морфологических приспособлений *экоформ* у животных и растений. Тем самым выявляется связь образования жизненных форм с процессами микроэволюции. В недавнее время, по крайней мере дважды, на примере дождевых червей [Викторов, 1989] и рыб [Дгебуадзе, 1982] была убедительно продемонстрирована возможность образования резко различных типичных жизненных форм в пределах одного и того же биологического вида. Полагаем, что и среди ранее опубли-

ликованных данных можно найти подобные факты, о чем свидетельствует, например, известная работа Л. С. Берга о яровых и озимых расах рыб, а также работа А. Н. Формозова [1927], касающаяся цветковых форм песка.

Какие же факторы приводят к формированию различных генных форм в пределах крупного таксона? Какие же механизмы здесь известны? Это в первую очередь те преобразования, экологические «маневры», которые возможны для организма в пределах жизненного цикла. Они позволяют выйти за пределы сложившихся трофических связей для имагинальной фазы в экосистеме и занять новую экологическую нишу, зачастую свободную от враг конкурентов. Особенно большие возможности здесь, как говорил А. А. Любищев, дает педоморфоз, позволяющий занять новую экологическую нишу несколькими способами. Один из них – укорочение жизненного цикла и переход к размножению все более ранних стадиях развития, к неотении. Такие изменения в далеко зашедших случаях сопровождаются изменениями тагмозиса, направления осей дробления в эмбриогенезе, общей архитектоники, строения нервной системы, перестройкам и топологии при морфогенезе, т. е. приводят именно к таким различиям, которые учитываются при делении таксонов высшего ранга.

Возможны и другие стратегии преобразования, например отношения животных с «микробным звеном» трофической цепи, развитие «внутренних трофических цепей» у жвачных, моллюсков, коралловых полипов и многих других животных [Криволуцкий, Покаржевский, 1988], что на начальном этапе трофической дивергенции связано с образованием жизненных форм. Еще один из хорошо изученных путей – изменение размеров тела, которое сразу же переводит организм в другую размерную категорию, новую систему экологических отношений, на что впервые обратил внимание М. С. Гиляров [1944]. При этом измельчание, переход в категорию микрофауны, что является весьма обычным путем образования жизненных форм почвенных обитателей, может обеспечить животным преимущества общего характера, исходя из терм динамических представлений [Зотин, Зотина, 1969; Зотин, Криволуцкий, 1982 и др.].

Эти и другие изменения, наблюдаемые при выделении жизненных форм, не только позволяют организмам освоить новые пищевые ресурсы, избежать неблагоприятных абиотических

воздействий, занять свободное от врагов и конкурентов экологическое пространство, но и приводят к усложнению структурированности биогеоценозов и биосферы в целом, что подчеркнул Г. Н. Симкин [1969]. Именно наличие подобных морфологических преобразований при дифференциации жизненных форм в самых разных группах животных позволяют говорить о них, как о «пусковом механизме» макроэволюции. Примеры подобного рода можно обнаружить при рассмотрении зоологической макросистемы.

Адаптивные изменения организмов, которые находят отражение в их морфологии, так или иначе всегда учитываются при построении системы. Многие биологи в течение более чем столетия обращали внимание на то, что таксономические группы организмов ранга отряда (порядка), семейства, а нередко и рода являются самостоятельными жизненными формами. Это стало очевидным еще при анализе «основных форм» растений А. Гумбольдта, описанных им в 1806 году, а в наше время при рассмотрении макросистем микроорганизмов [Заварзин, 1974, 1990], растений [Красилов, 1973] и животных [Орлов, 1965; Криволуцкий, 1969; Северцов, 1984].

В. Н. Беклемишев, обсуждая в 1928 году методологию систематики [Беклемишев, 1994], приводит относящееся к началу XX века высказывание Г. Дриша о том, что методы построения системы относятся к области фундаментальной методологии науки.

Процессы образования жизненных форм очень ярко проявляются при радиации таксонов внутри классов и других высших категорий. И. И. Шмальгаузен указывает, например, что класс млекопитающих дивергентно распался на отряды вследствие того, что разные группы этого класса попали в разные условия обитания, приобрели различную трофическую специализацию (хищные, насекомоядные, копытные, китообразные, грызуны и т. д.). Отряды распались на семейства и подсемейства, которые характеризуются как морфологическими, так и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т. д.). Наконец, роды и виды также биологически различаются в первую очередь по образу жизни, объектам питания и т. д.

По всей очевидности установленных филогенетических связей между разными группами животных, по морфологическим, палеонтологическим, генетически биохимическим данным

построение их макросистемы, определение ранга таксонов возможно на базе разной методологии, включая не только морфологические, генетические, фонетические системы, но системы фенотипические [Заварзин, 1974], экологические (по адаптивным морфопроцессам), что может открыть новый путь познания разнообразия жизни.

Таблица 4.3.1

#### 4.3. Инвентаризация видов

В системе низших таксономических единиц, реально существующих в природе, центральное место занимает вид. Появление нового вида представляет собой тот узловый момент в эволюции формы, когда она приобретает характер самостоятельной единицы и, вычленившись из группы связанных рас, становится на путь самостоятельного, генетически независимого процесса эволюции.

Сколько же видов в истории Земли несли эстафету эволюции? Симпсон [1952] попытался дать на этот трудный вопрос хотя бы приблизительный ответ. Для анализа, по его мнению, надо знать: 1) среднее число видов, одновременно существовавших на Земле; 2) среднюю продолжительность жизни видов; 3) время, прошедшее от начала появления видов.

Чтобы ответить на первый вопрос, надо знать число ныне существующих видов животных и растений. Описано около 1 млн. видов растений и животных. Однако если учесть спорность многих сложных видов, то при более осторожной оценке, количество составит от 250 тыс. до 1 млн. Средняя продолжительность жизни видов, по данным палеозоологии и палеоботаники, примерно 500 тыс. – 5 млн. лет. Возраст Земли равен около 3 млрд. лет: она стала пригодной для жизни около 2 млрд. лет назад (во всяком случае, возраст некоторых ископаемых водорослей исчисляется 1 млрд. лет). Таким образом, продолжительность жизни на Земле может быть оценена в 1–2 млн. лет.

Исходя из этих примерных данных, можно дать максимальную, среднюю и минимальную оценку числу видов, прошедших свою историю в эволюции (табл. 4.3.1). Для этого надо произведение среднего числа видов  $a$  на время от начала жизни  $b$  разделить на среднюю продолжительность жизни вида  $c$ , т.е.  $ab/c$ .

Число видов в истории жизни на Земле

Оценка числа видов	Число одновременно существующих видов	Продолжительность исторической жизни вида, годы	Время от начала жизни на Земле, годы	Число видов в истории жизни на Земле
Макс.	1 млн.	5 млн.	2 млрд.	4 млрд.
Средн.	265 тыс.	2750 тыс.	1,5 млрд.	341 млн.
Мин.	250 тыс.	500 тыс.	1 млрд.	50 млн.

Таким образом, порядок величин, оценивающих число видов в истории жизни на Земле, равен 50 млн. – 4 млрд., а в среднем 400–500 млн. При этом эволюционисты и систематики всегда должны учитывать одну особенность видов, состоящую в том, что эволюция во всем объеме совершается внутри вида. Любая крупная ветвь жизни (типы, классы, семейства, отряды и роды) зарождалась в свое время в системе видов. И ныне отдельные виды таят в себе возможность эволюции, которая в будущих условиях среды приведет к грядущим преобразованиям жизни.

Поэтому к генетической системе любого вида эволюция предъявляет огромные требования. Главное из них – необходимость в носителе безграничной пластичности. Это явилось основной причиной создания корпускулярной, дискретной наследственности для всех форм жизни. Возможность осуществления изменчивости на основе мутаций и рекомбинаций колоссальна. Количество генов у видов растений и животных исчисляется тысячами, каждый из которых через мутации может дать десятки аллелей. Рассмотрим упрощенную ситуацию кода в гаплоидном наборе, где имеется только 1000 генов, каждый из которых в состоянии путем мутаций дать только 10 аллелей. В этом случае число генных комбинаций достигает порядка  $10^{1000}$ , т.е. огромнейшей величины, которая больше числа электронов и протонов во Вселенной.

В реально существующих видах эта величина еще больше. Отсюда становится ясной вся та гигантская, необозримая работа естественного отбора. Последний, опираясь на эту фантастическую изменчивость, в определенных условиях среды в процессе последовательной интеграции и революционных преобразований

создает те сравнительно немногие генотипы, которые отвечают необходимости развития приспособленных видовых форм.

То, что именно видовые системы несут итоги эволюции и являются источником будущего в истории жизни, ярко подчеркивается фактом замкнутости генетической системы вида. Конечно, хорошо известны факты скрещивания видов, роль гибридизации в происхождении видов, особенно растений, однако в эволюционных процессах довлеет принцип генетической замкнутости видовой системы.

Главным достижением эволюционной генетики было обнаружение тех глубоких истоков эволюции, которые в пределах популяции внутри вида зарождают процессы эволюции форм, ведут к созданию приспособительной эволюционной несовместимости генетических систем разных видов. Эволюционная генетика призвана решить еще более трудную задачу. Она должна вскрыть единство внутри вида на основе факторов эволюции и понять те силы, которые движут весь этот безграничный поток форм по путям прогресса. Она должна вскрыть причины задержек в эволюции и нередкое появление регресса форм. Поэтому, пытаясь определить сущность вида и его положение в системе организмов, эволюционная генетика стремится охватить его как с точки зрения ныне существующей морфолого-физиологической системы, так и с точки зрения процессов эволюции, которые собственно и выражены в его существующей системе.

Это показывает, насколько существен синтез всех основных биологических наук при изучении проблемы вида. В первую очередь это касается объединения систематики, генетики, цитологии, географии растений, зоогеографии и экологии.

Линней в 1758 году знал всего лишь 4 236 видов животных и около 10 тыс. видов растений. В настоящее время описано около 270 тыс. видов растений и около 850 тыс. видов животных. Открытие новых видов продолжается. Если мы обратимся даже к такой хорошо изученной группе, как птицы, то увидим, что в районах Северной Америки и Европы каждые 40 лет описывается один новый вид и три вида – в других районах мира [Майр, 1940].

Известно 8 500 видов птиц. Учитывая частоту нахождения новых видов, осталось описать не более 100 видов птиц. Если же мы обратимся к насекомым, то при наличии 750 тыс. известных видов ежегодно описывается 10 тыс. новых [Смарт, 1940].

По современным представлениям, доля основных групп организмов в общем разнообразии видов на планете существенно отличается. Однако реальное соотношение видов растений и животных, прогнозируемое учеными, в том числе еще не известных мировой науке в мировом видовом богатстве, видимо, иное, так как многие группы организмов остаются мало изученными.

Ближайшее время может стать временем нового развития классификационных и систематических исследований. Негативным тенденциям поспешных ревизий следует противопоставить детальный анализ опыта предшественников. Предохранить от ошибок может активизация международного сотрудничества, создание информационных баз данных. При этом особо возрастает значение коллекционных фондов, а в них – типовых экземпляров. Музейные фонды нашей страны предстают в этом смысле достойной частью мировой науки и культуры и должны пользоваться особой поддержкой государства.

#### **4.4. Видовое богатство России**

В настоящее время на территории России зарегистрировано около 11 400 видов аборигенных и заносных сосудистых растений, принадлежащих к 1 488 родам и 197 семействам. В совокупности они представляют примерно 50% состава флоры бывшего СССР. Процесс выявления состава флоры не закончен. Ежегодно на территории страны описываются десятки новых для науки видов. Обнаруживаются растения, распространенные на сопредельных территориях, и многочисленные адвентивные виды, особенно североамериканского происхождения. В Красную книгу РСФСР [1983 г.] было включено 440 видов покрытосеменных, 11 голосеменных, 10 папоротникообразных растений. Реально той или иной степени опасности подвергаются не менее 2–3 тыс. их видов. На охраняемых природных территориях (государственные заповедники, национальные парки) представлено не менее 75% видов сосудистых растений флоры России. Специальных сведений о числе видов, охраняемых в заказниках, нет. Работа по инвентаризации флоры заповедников еще далека от завершения.

На территории и в акваториях России зафиксировано более 9000 видов морских, пресноводных и почвенных водорослей, что составляет примерно 1/4 мировой альгофлоры. Благодаря обширным ареалам число эндемичных видов невелико и колеблется от 2–3% во

внутренних до 6–10% в морских водоемах. Наибольшей степенью эндемизма водорослей обладает озеро Байкал. Выявлено не более 1% редких, реликтовых и исчезающих видов, что связано в первую очередь с недостаточной изученностью этой группы растений.

В России насчитывается около 3 000 видов лишайников и несколько тысяч видов грибов.

Фауна позвоночных животных России относительно хорошо исследована и насчитывает более 1 300 видов, что составляет около 2,7% мирового разнообразия (табл. 4.4.1).

Представительна фауна птиц, млекопитающих, круглоротых (7,6; 7,0 и 40% мирового разнообразия соответственно). На территории России выделяется несколько регионов с высоким уровнем видового богатства: Северный Кавказ, юг Сибири и Дальнего Востока. В этих регионах велик уровень эндемизма фауны, что обусловлено их исторической ролью.

Число редких и находящихся под угрозой исчезновения видов позвоночных России, согласно данным Красной книги РСФСР (1983 г.) равно 197 (около 15%), что свидетельствует в целом о неблагоприятном состоянии фауны.

В настоящее время в условиях переходной экономики структурного кризиса повышается риск потери разнообразия наиболее ценной части этой группы животных.

Таблица 4.4.1

**Разнообразие, эндемизм и состояние видов позвоночных животных России**

Группа	Известное число видов	Число редких видов – на национальном уровне	Число редких видов – на региональном уровне	Общее число эндемичных видов	В% от общего числа
Млекопитающие	320	64	90	22	7
Птицы	732	109	62	1	0,1
Рептилии	75	11	7	0	0
Амфибии	27	4	3	0	С
Рыбы*	269	9	27	57	28
Круглоротые	8	0	3	0	С

\* Только пресных водоемов.

*Млекопитающие* – наиболее изученная группа позвоночных животных России. Число их видов составляет около 7% мирового разнообразия этого класса. Значительное видовое богатство характерно для регионов Северного Кавказа, юга Сибири и юга Дальнего Востока. Около 23% видов млекопитающих занесено в Красную книгу России, из них 11 видов представлены только одним или несколькими своими подвидами или отдельными популяциями. Во второе издание Красной книги России планируется включить 65 видов и подвидов млекопитающих. Около 90 видов млекопитающих России (33%) находится под угрозой исчезновения на региональном (в основном в странах Центральной и Западной Европы) и мировом уровне (39 видов, или 14%). К последним прежде всего относится ряд видов китов и подвиды крупных кошек.

Около 61% видового разнообразия млекопитающих России (без китообразных) и около 60% видов, занесенных в Красную книгу России, встречается на охраняемых природных территориях. В наиболее тяжелом положении находятся виды и подвиды ластиногих и копытных, для которых доля редких, охраняемых в заповедниках животных не превышает 40%. В морях и внутренних водоемах России постоянно обитает или встречается во время миграций 56 видов морских млекопитающих, в том числе 40 видов китообразных, 15 – ластиногих. Около 50% видов морских млекопитающих и некоторые их локальные популяции внесены в Красную книгу России и список угрожаемых видов Международного союза охраны природы (МСОП). Под угрозой полного исчезновения оказалась охотско-корейская популяция серого кита, общая численность которой не превышает 100 особей.

Фауна *птиц* России хорошо изучена (732 вида) и составляет 7,6% мирового разнообразия этого класса при практически полном отсутствии эндемичных видов. Подавляющее число видов (515) – гнездящиеся, а 27 видов гнездятся только в пределах России. Около 9% видов птиц занесено в Красную книгу России. Примерно 9% видов орнитофауны являются регионально редкими (в основном представители отряда соколообразных, а 30 видов занесены в Международную Красную книгу: кудрявый пеликан, дальневосточный аист, стерх и др.). Среди гнездящихся птиц 83% видов встречается на территориях заповедников (аналогичный показатель для редких видов составляет около 60%).

Фауна *рептилий* России немногочисленна (75 видов), что определяется достаточно суровыми климатическими условиями на большей части территории, и составляет приблизительно 1,2% мирового разнообразия этого класса позвоночных животных. Эндемичных видов нет. Наибольшее видовое богатство наблюдается на юге Дальнего Востока, на Северном и Западном Кавказе. Около 15% видов относится к редким и находящимся под угрозой исчезновения на национальном уровне, 4% видов занесено в Международную Красную книгу. Во второе издание Красной книги России планируется включить 2 вида рептилий.

Фауна *амфибий* России составляет всего 0,6% мирового разнообразия этого класса позвоночных (27 видов). Эндемичных видов нет. Около 15% видов занесено в Красную книгу России. Три вида находятся в опасности в регион Европы – малоазиатский тритон, камышовая жаба, кавказская крестовка. Практически все виды амфибий (96%), и в том числе занесенные в Красную книгу России, встречаются на охраняемых территориях. Экономическое значение земноводных невелико. Во второе издание Красной книги России планируется включить 8 видов амфибий.

Фауна *рыб* России разнообразна и хорошо изучена. Многие их виды, например лососевые, карпообразные и другие, в границах обширного ареала формируют многочисленные экологически и морфологически различающиеся разновидности, расы и подвиды, в том числе и эндемичные. Фауна рыб насчитывает 269 пресноводных, полупроходных и проходных видов. Не менее 400 видов встречается в прибрежных морских водах. В целом это составляет около 2% их мирового разнообразия. Среди пресноводной фауны велик процент эндемиков. По их числу лидирует бассейн озера Байкал. Наибольшее видовое разнообразие характерно для указанного региона и бассейна Амура.

В Красную книгу России внесено 9 таксонов (около 4,5% фауны внутренних водоемов), среди которых один вид (атлантический осетр) внесен в Международную Красную книгу. В Международную Красную книгу внесены также сахалинский осетр и белорыбца. В целом почти 8,5% пресноводных, полупроходных и проходных видов находятся под угрозой исчезновения на региональном уровне. Во второе издание Красной книги России включено 44 таксона рыб. Современное состояние целого ряда видов и подвидов вызывает серьезное опасение на национальном уровне, как в связи с на-

рушением качества водной среды, так и в связи с высоким уровнем промысла, включая браконьерство. Это в полной мере относится и ко всем видам осетровых (в России сосредоточены основные мировые запасы рыб этого семейства и значительная часть ресурсов лососевых и карповых рыб).

Официальной и достоверной информации о фауне *беспозвочных* животных России пока не существует. В настоящее время можно говорить только о приблизительном их количестве и оценить его в 130–150 тыс. (около 10% их мирового разнообразия) (табл. 4.4.2). Основу фауны составляют насекомые (97% всех видов). Редкие и исчезающие беспозвоочные Российской Федерации, включенные в прежнее издание Красной книги РСФСР [1983 г.], были представлены в ней 49 видами (0,033% их общего количества). Это свидетельствует о благополучном состоянии отечественной фауны в целом. Однако если в данный ряд показателей включить сведения из списка животных, рекомендованных в готовящееся 2-е издание Красной книги России, то можно обнаружить четкую тенденцию роста числа таких видов (до 155).

Неменьший интерес представляет собой разнообразие пород, сортов домашних животных и культурных растений, в том числе древних форм, которые являются объектами селекции. Так, в России имеется 30 119 сортов культурных растений (в том числе 11 117 отечественных), из которых 375 сортов сохраняется, в том числе 242 российских).

**Таблица 4.4.2**

**Разнообразие, эндемизм и состояние видов беспозвоночных**

**животных в Российской Федерации**

Группы животных	Оценочное количество видов	Количество видов, находящихся в опасности	
		на национальном	на региональном
Простейшие	6500		
Метозои	19		
Губки	350		
Кишечнополостные	450		

Плоские черви	1 900		
Круглые черви	2 100		
Немертины	100		
Кольчатые черви	1 000	(13)* 5**	1
Форониды	5		
Мшанки	500	(1)*	
Плеченогие	23	(1)*	
Моллюски	2 000	15 (42)* 15**	4
Членистоногие,	12 000	34 (98)*	
в том числе:			
Ракообразные	2 000	(3)*	1
Паукообразные	10 000		1
Насекомые,	100 000	34 (95)* 128**	31
в том числе:			
Стрекозы	150	(1)*	3
Богомолы	20	1**	1
Прямкрылые	500	2 (2)* 7**1	2
Сетчатокрылые	400	1**	
Тли	800		
Полужесткокрылы	2000		
Жесткокрылые	22 000	13 (36)*	6
		25**	
Чешуекрылые	12 000	12 (33)*	15
		60**	
Двукрылые	9 000		
Перепончатокрыл	13 000	7 (23)* 23**	3
Иглокожие	280		
Щетинкочелюстные	10		
Погонофоры	19		
Полухордовые	3		

\* Количество видов, рекомендованных Комиссией по редким и исчезающим животным, растениям и грибам при Госкомэкологии России во 2-е издание Красной книги Российской Федерации.

\*\* Количество видов по Красной книге Российской Федерации (2000).

Общее количество известных в России пород домашних животных – 454, а сохраняемых – 124.

## Глава 5. Измерение и оценка биологического разнообразия

Контроль над биологическим разнообразием требует его измерения, а измерение только тогда становится возможным, когда

качественные признаки могут быть описаны количественно, в величинах, которые можно сравнивать.

На уровне интуиции кажется, что разнообразие сообщества тропического леса больше разнообразия сообщества тайги. Видимая простота оценки разнообразия, однако, не позволяет удовлетвориться качественными сравнениями: более разнообразное и менее разнообразное сообщество. В экологии и математике разработано множество моделей и индексов для измерения разнообразия, которые требуют различной интерпретации.

Оценивание биологического разнообразия имеет важное прикладное значение, так как:

1) позволяет контролировать сохранение генетического потенциала;

2) дает представление о состоянии экосистем на определенной территории;

3) служит основой для разработки системы менеджмента отдельных видов.

### 5.1. Параметры биологического разнообразия (альфа-разнообразие)

Одна из важных задач экологии – оценка разнокачественности, разнообразия сообществ [Терещенко и др. 1994]. Любое сообщество – не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Одним из важных свойств сообщества, которое отражает его сложность и структурированность, принято считать его разнообразие. Видовое разнообразие отражает сложность строения и структуру сообщества. Понятие «биоразнообразия», хотя и является сложным, многогранным и достаточно неопределенным, описывается двумя компонентами.

*Компоненты биоразнообразия: число видов и относительное обилие видов.*

Разнообразие принято оценивать либо путем подсчета видов, измерения их относительного обилия, либо мерой, объединяющей эти два компонента. Однако оценка разнообразия только простым подсчетом видов малоинформативна, так как ни одно сообщество не состоит из видов равной численности. Из общего числа видов какого-либо трофического уровня или сообщества в целом обычно лишь немногие бывают *доминирующими*, т. е. имеют значительную численность (большую биомассу, продуктивность или другие показатели), подавляющая же часть относится к редким видам (т. е. имеет низкие показатели «значимости»). Таким образом, большинство видов в сообществе малочисленны, численности



других умеренны и лишь немногие обильны.

При оценке альфа-разнообразия принимаются во внимание два фактора: *видовое богатство* и *выравненность обилий видов*.

*Видовое богатство* – число видов, для сравнения отнесенное к определенной площади.

*Выравненность* – равномерность распределения видов по их обилию в сообществе.

Видовое разнообразие в разных местах часто зависит от шкалы измерения разнообразия [Мэгарран, 1992]. Например, в 1 м<sup>2</sup> полустественных европейских пастбищ может быть больше видов, чем в нижнем ярусе дождевого тропического леса в бассейне Амазонки. Разнообразие видов на 1 км<sup>2</sup> и более будет выше в тропическом лесу. Видовое разнообразие увеличивается при увеличении размеров изучаемой площади. Маргалеф на примере изучения планктонных сообществ показал, что при увеличении объема выборки разнообразие также увеличивается.

Распределение видового богатства на Земле меняется по долготе, высоте над уровнем моря, в градиенте увлажнения, солености, содержания калия в почве и др. Уиттекер [Whittaker, 1972] пришел к выводу, что разнообразие увеличивается от холодного к теплому климату и от морского к континентальному. Видовое разнообразие увеличивается при продвижении от высоких широт к экватору. Максимум видового разнообразия наблюдается в большинстве случаев в мезофитных сообществах. В сообществах, подвергающихся стрессовым воздействиям, видовое разнообразие уменьшается; но, кроме того, оно может снижаться в результате обострения видовой конкуренции в климаксовых сообществах, существующих в стабильной физической среде.

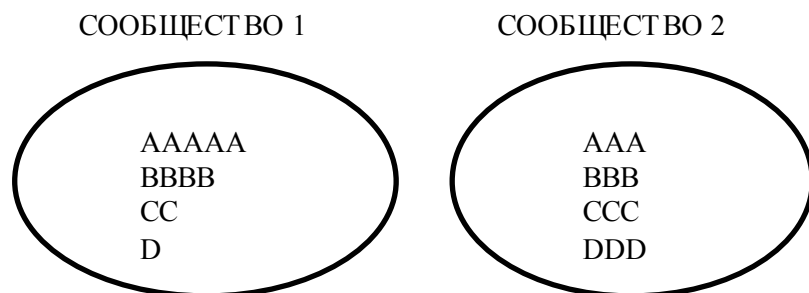


Рис. 5.1.1. Гипотетические сообщества, характеризующиеся разной выравниваемостью

Высокую выравниваемость принято считать эквивалентной высокому разнообразию. Например, в двух выборках может быть равное число видов и особей, большая выравниваемость одной из выборок делает ее разнообразие более высоким. Рассмотрим теоретический пример.

На рис. 5.1.1 показаны два гипотетических сообщества, у которых равное число видов и особей (4 вида: A, B, C, D – и по 12 особей в каждом). Выравниваемость *Сообщества 2* выше, чем *Сообщества 1*. *Сообщество 2*, характеризующееся максимальной выравниваемостью и отсутствием доминирования, принято считать более разнообразным, так как все виды имеют равную численность.

Выравниваемость максимальна, если все виды в сообществе имеют равное обилие, и минимальна, когда один вид имеет обилие, превышающее обилия всех остальных видов, которые имеют только по единице обилия.

Выравниваемость – это единственный серьезный показатель структуры сообщества. Выравниваемость, как правило, высока и постоянна среди популяций птиц (это может быть объяснено их территориальным поведением), а различия этого показателя в разных сообществах и географических зонах определяются, главным образом, видовым богатством. Напротив, у растений и фитопланктона выравниваемость в среднем низка, и оба компонента подвержены значительным вариациям.

## 5.2. Методы построения графиков видового обилия

Наилучший способ представить оба компонента разнообразия – построить график.

Перед тем как строить любой график, полезно вспомнить одно неоспоримое положение, как писал Дж. Тьюки [1981]: «Цели могут быть разными, но вид графика должен соответствовать цели». Можно попытаться выявить на графике либо общие тенденции, либо подробности исследуемого явления. Графический анализ биоразнообразия преследует цель выявить закономерности распределения видов в сообществе через обилие и выравниваемость.

Рассмотрим типы графиков, применяемых в анализе биоразнообразия.

1. *График ранг/обилие* – один из способов представления данных по обилию видов. Ось абсцисс – ранг вида (порядковый номер ранжированного по обилию вида). Виды располагаются в

упорядоченном ряду данных в порядке возрастания обилий. Ось ординат – обилие вида (число особей). Этот график используют при анализе *геометрических рядов*.

Линия, соединяющая точки или проходящая близко от них, названа Уиттекером *кривой доминирования-разнообразия*. Пиянка предложено другое название – *кривая значимости видов*. Пример такого графика представлен на рис. 2.

На рис. 5.2.1 показано разнообразие сообщества птиц зимой в рекреационных зонах г. Ростова-на-Дону. Зимнее сообщество птиц наименее разнообразно.

2. *Частотное распределение* устанавливает зависимость между числом особей каждого вида и числом видов. Ось абсцисс – число особей. Ось ординат – число видов. Пример такого распределения представлен на рис. 5.2.2.

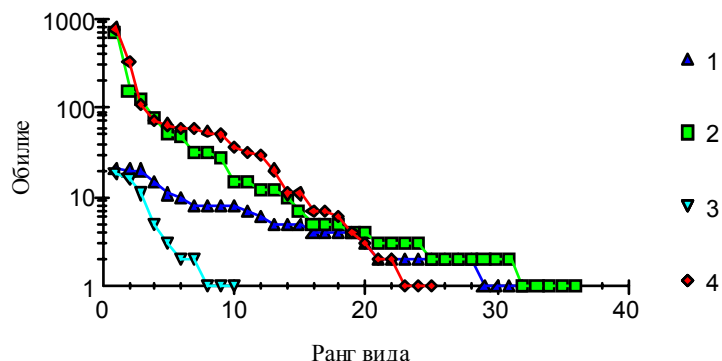


Рис. 5.2.1. Динамика разнообразия сообществ птиц в рекреационных зонах г. Ростова-на-Дону: на левом берегу Дона зимой (1) и весной (2), зимой в парках (3) и в Ботаническом саду (4)

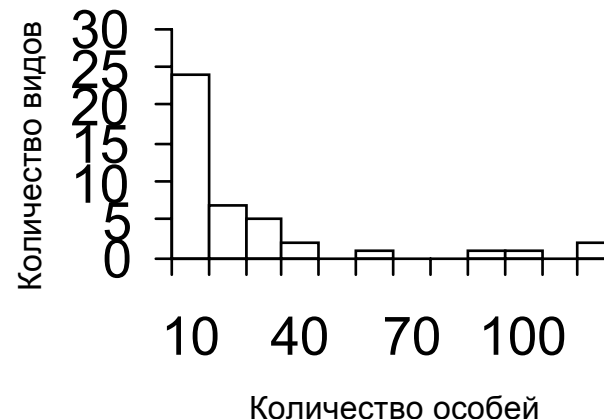


Рис. 5.2.2. Зависимость между количеством особей каждого вида и количеством видов

Не у всех видов в сообществе имеется равное число особей. Обычно большинство видов представлено единичными экземплярами, в то время как всего лишь несколько видов – очень обильны. Частотные распределения по сравнению с ранговыми в более интегральной форме отражают видовую структуру. Их форма определяется соотношением частот редких видов и видов со средним обилием, тогда как массовые виды уходят в «хвосты» распределений. Поэтому эти распределения чаще применяются при анализе экологических выборок и представляют большой интерес при описании видовых структур фаунистических коллекций [Песенко, 1982].

3. Этот же график используется при *логарифмически нормальном распределении*, но ось абсцисс представлена в логарифмическом масштабе.

4. Типичный график, применяемый в случае модели «разломанного стержня», когда по оси ординат откладывается относительное обилие в линейном масштабе, а по оси абсцисс – порядок видов (ранг) в логарифмическом масштабе от наиболее к наименее обильным (обратное ранговое распределение).

5. Можно использовать по оси ординат накопленное обилие, выраженное в %, в зависимости от логарифма порядкового номера вида (ранга вида).

На рис. 5.2.3 показано видовое распределение в зимних сообществах птиц в рекреационных зонах г. Ростова-на-Дону. Сообщество птиц в Ботаническом саду менее разнообразно, чем на левом берегу Дона. Графики не пересекаются. График, отражающий менее разнообразное сообщество, располагается сверху, над графиком более разнообразного.

В табл. 5.2.1 показаны типы графического представления данных по разнообразию для различных моделей распределения видовых обилий в сообществах (см. следующий раздел).

Таблица 5.2.1

Типы графиков в анализе видового разнообразия

Тип графика	Ось абсцисс	Ось ординат	Модель распределения
Ранг/обилие	Ранг вида	Обилие вида	Геометрический ряд
Ранг/обилие	Логарифм ранга вида	Относительное обилие, %	Модель «разломанного стержня»
Ранг/обилие	Логарифм ранга вида	Накопленное обилие, %	Логарифмическое распределение
Частотное распределение	Число особей	Количество видов	Модель «разломанного стержня»
Частотное распределение	Логарифм числа особей	Количество видов	Логарифмически нормальное распределение

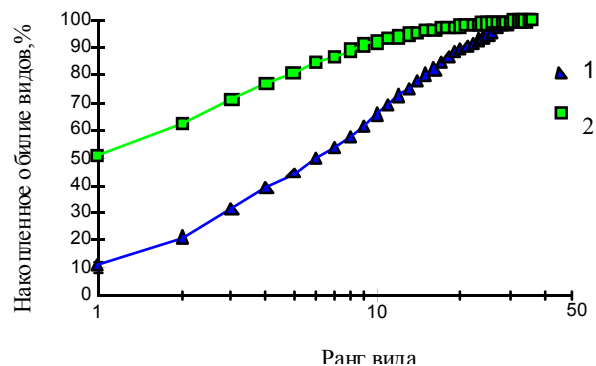


Рис. 5.2.3. Распределения накопленных обилий в зимних сообществах птиц в рекреационной зоне на левом берегу Дона (1) и в Ботаническом саду (2) г. Ростова-на-Дону [Савицкий и др., 1998]

Различные типы графических построений подчеркивают те стороны объектов, которые стремятся выделить экологи. График,

наилучшим образом соответствующий модели «разломанного стержня», показывает равномерное распределение обилий; в случае геометрического ряда график должен демонстрировать присутствие немногих доминантов и многих редких видов; Гауссова кривая при логарифмически нормальном распределении привлекает внимание к видам со средним обилием.

Ранговые распределения более непосредственно отражают видовую структуру и поэтому лучше интерпретируются в терминах обилий видов. Однако при общем подходе они менее удобны, так как их формы (и параметры) сильно зависят от соотношения немногих обильных видов, на которое оказывают влияние различные случайные факторы [Песенко, 1982].

Кривую доминирования – разнообразия можно использовать для оценки влияния нарушений на видовую структуру. Чем круче падает кривая, тем меньше общее разнообразие и сильнее доминирование одного или нескольких видов. В стрессовых ситуациях независимо от того, вызваны ли они естественными причинами (погодными условиями), как это видно на предыдущих рисунках, где представлена динамика сообществ птиц в разных зонах Ростова-на-Дону, или антропогенным воздействием (загрязнения), кривая становится более крутой.

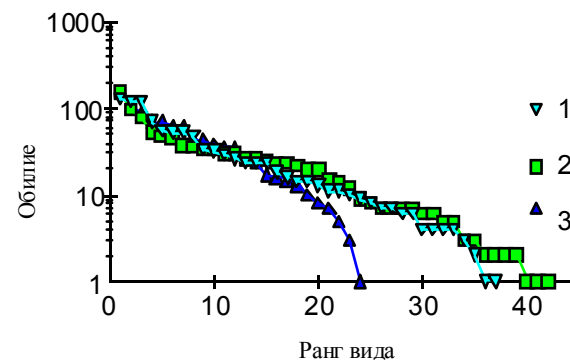


Рис. 5.2.4. Кривые доминирования - разнообразия сообществ птиц из окрестностей Среднеуральского медеплавильного завода в трех зонах: 1 – контрольной (20 км от завода); 2 – буферной (4 км); 3 – импактной (1,5 км) [по Воробейчику и др., 1994]

На рис. 5.2.4 показано разнообразие сообществ птиц из окрестностей Среднеуральского медеплавильного завода в трех

зонах: контрольной (20 км от завода), буферной (4 км) и импактной (1,5 км). Графики построены по данным Е. Г. Воробейчика и соавторов [1994]. Загрязнение среды отражается на структуре сообщества птиц. Сообщества птиц в контрольной и буферной зонах сходны по разнообразию. Импактная зона характеризуется менее разнообразным сообществом за счет «выпадения» из сообщества редких видов, тогда как доминирующие виды сохраняют свое обилие.

### 5.3. Модели распределения видового обилия

Разнообразие обычно анализируется с учетом четырех основных теоретических моделей:

1. геометрическое;
2. логарифмическое;
3. логарифмически-нормальное (лог-нормальное);
4. распределение, описываемое моделью «разломанного стержня» Макаурта.

Если изобразить каждую из моделей в виде графиков с осями ранг/обилие, можно увидеть переход от геометрического ряда к модели «разломанного стержня». При геометрическом распределении доминируют немногие виды при очень низкой численности большинства, при логарифмическом и лог-нормальном распределении виды со средним обилием становятся все более и более обычными; в распределении, описываемом моделью «разломанного стержня», обилия видов распределены с максимально возможной в природе равномерностью. Каждой из моделей соответствует характерная форма кривой на графике с осями ранг/обилие (рис. 5.3.1).

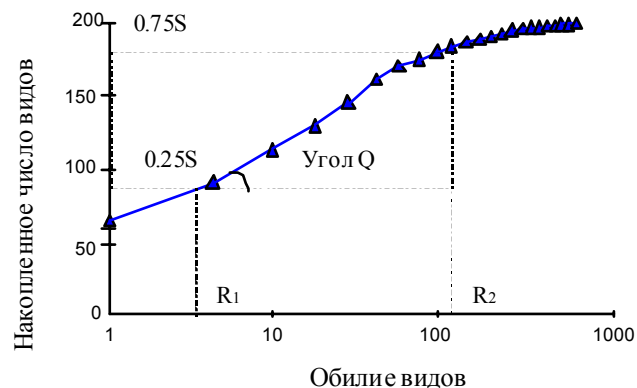


Рис. 5.3.1. Кривые доминирования — разнообразия разных моделей

видового обилия по Мэгарран (1992): 1 — геометрическое распределение; 2 — логарифмическое; 3 — лог-нормальное распределение; 4 — модель «разломанного стержня»

Геометрическое распределение выражается прямой линией с крутым наклоном. Логарифмическое распределение также имеет крутой наклон, но это не прямая линия, а кривая. Модель «разломанного стержня» имеет более пологий график. Лог-нормальное распределение описывается S-образной кривой, которая располагается на графике между логарифмическим распределением и моделью «разломанного стержня».

#### 5.3.1. Геометрический ряд

Рассмотрим ситуацию, когда вид-доминант захватывает часть  $k$  некоего ограниченного ресурса, второй по обилию вид захватывает такую же долю  $k$  остатка этого ресурса, третий по обилию —  $k$  от остатка и т. д., пока ресурс не будет разделен между всеми  $S$  видами. Если это условие выполнено, и если обилия видов (выраженные, например, их биомассой или числом особей) пропорциональны используемой доле ресурса, распределение этих обилий будет описываться геометрическим рядом (или гипотезой преимущественного захвата ниши).

Пример такого ряда: наиболее обильный вид в два раза многочисленнее следующего за ним по обилию, а этот последний в свою очередь вдвое многочисленнее третьего и т. д. На графике ранг/обилие такое сообщество будет представлено прямой линией. Можно предположить, что в этом случае доминирующий вид занимает половину доступного пространства ниш, второй — половину оставшегося пространства (1/4 исходного) и т. д. Таким образом, каждый вид занимает прежде всего свободную нишу, не перекрывающуюся с другими.

Модель геометрического распределения была предложена Мотомурой. Модель имеет два параметра:  $n_i$  — численность самого обильного вида и  $k$  — константу геометрической прогрессии. В геометрическом ряду обилия видов от наибольшего к наименьшему выражаются формулой, разработанной Мэйем и Мотомурой:

$$n_i = NC_k k(1-k)^{i-1},$$

где  $n_i$  — число особей  $i$ -го вида,  $N$  — общее число особей,  $C_k = [1 - (1-k)^S]^{-1}$  — константа, при которой  $\sum n_i = N$ .

Распределение обилий видов по типу геометрического обнаруживается преимущественно в бедных видами местообитаниях или в сообществах на очень ранних стадиях

сукцессии. Такое распределение характерно для некоторых растительных сообществ в суровых условиях окружающей среды (например, сообщество растений субальпийского пояса).

### 5.3.2. Логарифмическое распределение

Модель логарифмического распределения известного английского математика Фишера была первой попыткой описать отношение между числом видов и числом особей этих видов. Особенным успехом эта модель пользовалась в энтомологических исследованиях и была впервые применена Фишером как теоретическая модель для описания распределения видов в коллекциях. Этой модели и статистике разнообразия было посвящено подробное исследование Л. Р. Тейлора с соавторами [Taylor et al., 1976].

Распределение частот видов для логарифмического распределения описывается следующей последовательностью:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3} \dots \frac{\alpha x^n}{n},$$

где  $\alpha x$  – число видов, представленных одной особью,  $\alpha x^2/2$  – число видов, представленных двумя особями и т. д.

Логарифмическая модель имеет два параметра  $\alpha$  и  $x$ . Это означает, что для выборки объемом  $N$  и числом видов  $S$  существует только одно возможное распределение частот видов по их относительному обилию, так как и  $\alpha$ , и  $x$  являются функциями  $N$  и  $S$ . Чем больше выборка, извлеченная из данного сообщества, тем больше значение  $x$  и тем меньше доля особей, относящихся к видам, представленных одной особью в выборке. Два параметра  $S$  и  $N$  (общее число особей) связаны между собой зависимостью  $S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$ , где  $\alpha$  – индекс разнообразия, который можно получить из уравнения:

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x},$$

где сумма всех особей  $N$ , принадлежащих  $S$  видам:

$$S = S_1 + S_2 + \dots = -\alpha \ln(1-x).$$

Моделью логарифмического распределения, характеризующейся малым числом обильных видов и большой долей «редких», с наибольшей вероятностью можно описать такие сообщества, структура которых определяется одним или немногими

экологическими факторами.

Как показали исследования, проведенные Мэггаран в Ирландии [1992], такому ряду соответствует распределение обилий видов растений наземного яруса в хвойных культурах в условиях низкой освещенности.

### 5.3.3. Логарифмически нормальное распределение

Для большинства сообществ характерно лог-нормальное распределение обилий видов, но обычно эта модель указывает на большое, зрелое и разнообразное сообщество. Такое распределение характерно для систем, когда величина некоей переменной определяется большим числом факторов.

Эта модель впервые была применена к распределению обилий видов Престоном. На разнообразном эмпирическом материале он показал, что частоты видов в больших выборках распределены в соответствии с логарифмически нормальным законом. По разработанной им методике в частотные классы группируются виды с числом особей, заключенным в промежутках, которые ограничены числами геометрической прогрессии. Престон нанес на ось обилия видов в масштабе логарифма по основанию 2 ( $\log_2$ ) и назвал получившиеся классы октавами. Но для описания модели можно использовать любое основание логарифма. На графике распределения частот видов по полученным таким способом классам численности соответствуют известной кривой нормального распределения, усеченной слева, в области частот редких видов.

Распределение обычно записывается в форме:

$$S_R = S_{mo} e^{-R^{2/2} \sigma^2}, \text{ где}$$

$S_R$  – теоретическое число видов в октаве, расположенной в  $R$  октавах от модальной октавы;  $S_{mo}$  – число видов в модальной октаве;  $\sigma$  – стандартное отклонение теоретической лог-нормальной кривой, выраженное в числе октав.

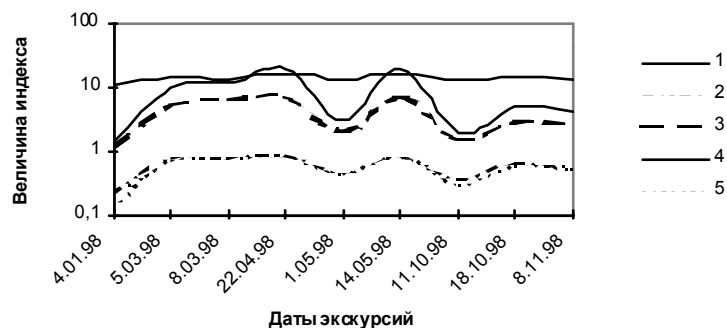


Рис. 5.3.2. Лог-нормальное распределение

Лог-нормальное распределение описывается симметричной «нормальной», т. е. колоколообразной кривой (рис. 5.3.2.). Однако если данные, которым она соответствует, получены из ограниченной выборки, то левая часть кривой (т. е. редкие, неучтенные виды) будет выражена нечетко. Престон назвал такую точку усечения кривой слева «линией занавеса». «Линия занавеса» может сдвигаться влево при увеличении объема выборки. На рисунке она указана стрелкой. Для большинства выборок выражена только часть кривой справа от моды. Только при огромном количестве данных, собранных на обширных биогеографических территориях, прослеживается полная кривая. S-образная кривая указывает на сложный характер дифференциации и перекрывания ниш. Большинство видов в природных открытых экосистемах существует в условиях соревнования за ресурсы, а не на условиях прямой конкуренции; множество адаптаций дает возможность делить ниши без конкурентного исключения из местообитания. Эта модель наиболее вероятна для ненарушенных сообществ.

### 5.3.4. Распределение по модели «разломанного стержня» Макарута

Эту модель иногда называют гипотезой случайной границы ниши. В 1975 году Макарута предложил три гипотетических распределения особей по видам в сообществе, основанных на различных типах взаимоотношений ниш разных видов:

- 1) ниши видов в сообществе не перекрываются, но тесно прилегают друг к другу;
- 2) ниши видов частично перекрываются;

3) ниши видов не перекрываются и разделены промежутками.

Наиболее подробно Макарута исследовал свойства первого гипотетического сообщества. Он сравнил разделение пространства ниши в пределах сообщества со случайным и одновременным разламыванием стержня на  $S$  кусков.  $S$  видов разделяют среду случайно между собой так, что они занимают неперекрывающиеся ниши. При этом число особей каждого вида пропорционально размеру (ширине) ниши. Эта модель рассматривает только один ресурс. Она отражает более равномерное его разделение, чем лог-нормальная модель, логарифмическая и геометрическая модели. Модель «разломанного стержня» характеризуется только одним параметром  $S$  (числом видов) и сильно зависит от объема выборки.

Число особей в  $i$ -ом по порядку обилия среди  $S$  видов ( $N_i$ ) получают по формуле:

$$N_i = N / S \sum_{n=i}^S 1/n$$

где  $N$  – общее число особей, а  $S$  – общее число видов.

Эту модель можно выразить также в величинах стандартного распределения обилий видов согласно выражению, описанному Мэем:

$$S_n = \frac{S(S-1)}{N} \cdot \left( \frac{1-n}{N} \right)^{S-2}$$

Модель Макарута предполагает, что пространство ниш поделено на случайные, соприкасающиеся, но неперекрывающиеся участки. Такое распределение характерно для сообществ с интенсивной межвидовой конкуренцией, территориальным поведением, например, для лесных птиц, характер распределения которых соответствует представлению о неперекрывающихся случайных нишах. Лучше всего использовать модель «разломанного стержня» для доказательства большей выравненности обилий видов в определенном сообществе.

### 5.3.5. Другие теоретические модели

Описанные выше модели распределения видового обилия не могут охватить всего разнообразия реальных распределений, поэтому многими исследователями предпринимались попытки подобрать к эмпирическим сообществам другие теоретические

модели.

А. П. Левич, В. Д. Федоров [1980] и др. *гиперболической моделью* аппроксимировали ранговые распределения видов в планктонных пробах. А. П. Левич предложил также смешанную *дзета-модель*, представляющую собой обобщение геометрического распределения и гиперболической модели. Для описания ранговых распределений видов в геоботанических выборках Ламонтом была применена *экспоненциальная модель*. В. Д. Федоров [1978] предложил *модель «экспоненциально разломанного стержня»*, которая основана на введении в модель Макаурта нового параметра – плотности вероятности обилий видов, которая в исходной модели предполагается равномерной. Согласно новой модели, на степень перекрытия ниш видов, а соответственно и на соотношение их обилий, влияет плотность организмов.

#### 5.4. Индексы биоразнообразия

В настоящее время предложено более 40 индексов, которые предназначены для оценки биоразнообразия. Индексы, применяемые в анализе разнообразия сообществ, должны удовлетворять следующим требованиям [Песенко, 1982]:

- 1) разнообразие сообщества тем выше, чем больше в нем количество видов;
- 2) разнообразие сообщества тем выше, чем выше его выравненность.

Большинство различий между индексами, измеряющими биоразнообразие, заключается в том, какое значение они придают выравненности и видовому богатству.

##### 5.4.1. Индексы видового богатства

Важной мерой оценки разнообразия для ограниченного в пространстве и во времени сообщества, для которого точно известно число составляющих его видов и особей, является видовое богатство. Однако в большинстве случаев исследователь имеет дело с выборкой, не располагая полным списком видов сообщества. В этом случае необходимо использовать «*нумерическое видовое богатство*», т. е. число видов на строго оговоренное число особей или на определенную биомассу, и *видовую плотность*.

*Видовая плотность* (например, на 1 м<sup>2</sup>) – наиболее распространенный показатель видового богатства, особенно среди

ботаников и почвенных зоологов. Показатель «*нумерическое видовое богатство*» используется реже, хотя более популярно его применение при исследовании водных объектов. Например, при исследовании экологических воздействий на сообщества рыб можно использовать показатель *число видов на 1000 рыб*.

Не всегда можно добиться равного размера всех выборок. Но следует всегда помнить, что при увеличении объема выборки число видов всегда растет.

Различные сочетания  $S$  (число выявленных видов) и  $N$  (общее число особей всех  $S$  видов) лежат в основе простых показателей видового разнообразия:

*индекса видового богатства Маргалефа:*

$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N};$$

*индекса видового богатства Менхеника:*

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}.$$

Например, 5 октября 1997 года в Театральном парке г. Ростова-на-Дону в результате экскурсии была получена выборка, которая насчитывала 17 видов птиц, представленных 149 особями. Разнообразие будет составлять: по индексу Маргалефа –  $D_{Mg} = 3,2$ , по индексу Менхеника –  $D_{Mn} = 1,4$ .

Достоинство этих индексов – легкость расчетов. Большая величина индекса соответствует большему разнообразию.

Для оценки видового богатства Кемптоном и Тейлором в 1976 году был предложен индекс  $Q$ , учитывающий распределение видовых обилий, но не требующий соответствия какой-либо модели.

Этот индекс представляет собой меру межквартильного наклона кривой накопленного видового обилия и обеспечивает измерение разнообразия сообщества, не отдавая предпочтения ни очень обильным, ни очень редким видам. Несколько ранее индекс, основанный на сходной идее, был предложен Уиттекером, однако он учитывал всю кривую видовых обилий и давал ошибки на обоих концах распределения.

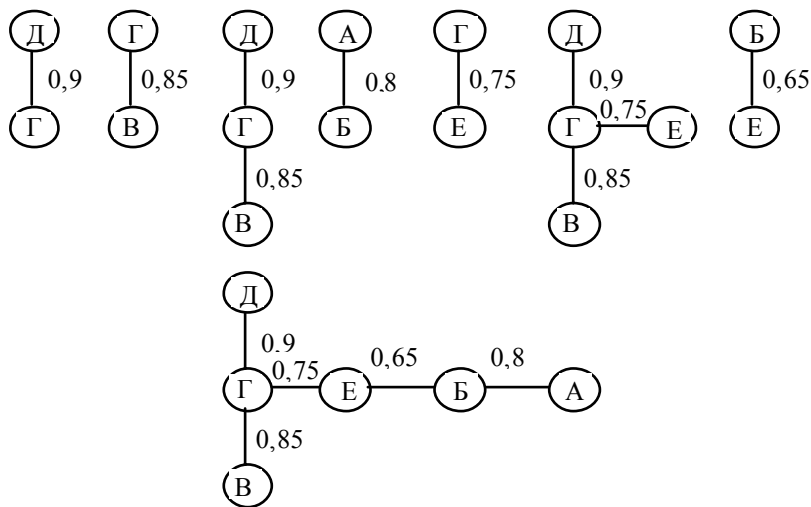


Рис. 5.4.1. Графическая интерпретация индекса  $Q$

Индекс  $Q$  рассчитывается по эмпирическим данным.

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum_{R1+1}^{R2-1} n_r + \frac{1}{2}n_{R2}}{\log(R2 / R1)}$$

где  $n_r$  — общее число видов с обилием  $R$ ;  $\sum$  — общее число видов в выборке;  $R1, R2$  — нижний и верхний квартили;  $n_{R1}$  — число особей в классе, соответствующем  $R1$ ;  $n_{R2}$  — число особей в классе, соответствующем  $R2$  (рис. 5.4.1).

По оси абсцисс откладывается обилие видов в логарифмическом масштабе ( $\log_{10}$ ), а по оси ординат — накопленное число видов. Индекс  $Q$  — наклон  $Q$  между двумя квартилями. Если выборки малы, индекс  $Q$  может смещаться. Однако эта ошибка невелика, если в выборку попадает более 50% всех видов. Некоторые ученые находят, что  $Q = \alpha$  логарифмического распределения. Для лог-нормальной модели  $Q = 0,371 S/\sigma$ .

#### 5.4.2. Индексы, основанные на относительном обилии видов

Эту группу индексов называют *индексами неоднородности*, так как они учитывают одновременно и выравненность, и видовое богатство. Индексы, основанные на относительном обилии видов, относятся к непараметрическим, поскольку они не требуют никаких предположений о распределениях. Их применение углубляет оценки биоразнообразия по сравнению с индексами видового богатства, которые опираются лишь на один параметр.

Выделяются две категории непараметрических индексов:

- 1) индексы, полученные на основе теории информации (информационно-статистические);
- 2) индексы доминирования.

*Индекс Шеннона* — Уивера. Макартур [1955] и Маргалеф [1957] впервые применили для оценки к исследованию видовой устойчивости и разнообразия сообщества теорию информации. Теория информации основывается на изучении вероятности наступления цепи событий. Результат выражается в единицах неопределенности, или информации. Шеннон в 1949 году вывел функцию, которая стала называться *индексом разнообразия Шеннона*. Расчеты индекса разнообразия Шеннона предполагают, что особи попадают в выборку случайно из «неопределенно большой» (т. е. практически бесконечной совокупности) генеральной совокупности, причем в выборке представлены все виды генеральной совокупности. Неопределенность будет максимальной, когда все события ( $N$ ) будут иметь одинаковую вероятность наступления ( $p_i = n_i/N$ ). Она уменьшается по мере того, как частота некоторых событий возрастает по сравнению с другими, вплоть до достижения минимального значения (нуля), когда остается одно событие и есть уверенность в его наступлении.

Индекс Шеннона рассчитывается по формуле:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

где величина  $p_i$  — доля особей  $i$ -го вида.

В выборке истинное значение  $p_i$  неизвестно, но оценивается как  $n_i/N$ .

Причины ошибок в оценке разнообразия с использованием этого индекса заключаются в том, что невозможно включить в выборку все виды реального сообщества.

При расчете индекса Шеннона часто используется двоичный логарифм, но приемлемо также использовать и другие основания



логарифма (десятичный, натуральный)

Индекс Шеннона обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, очень редко превышая 4,5.

Дисперсию индекса Шеннона ( $VarH'$ ) рассчитывают по формуле:

$$VarH' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - \left( \sum p_i \ln p_i \right)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}.$$

Если значения индекса Шеннона рассчитать для нескольких выборок, то полученное распределение величин подчиняется нормальному закону. Это свойство дает возможность применять мощную параметрическую статистику, включая дисперсионный анализ. Применение сравнительных параметрического и дисперсионного анализа полезно при оценке разнообразия различных местообитаний, когда есть повторности.

Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона Хатчесон предложил использовать параметрический критерий Стьюдента:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\left( VarH'_1 + VarH'_2 \right)^{1/2}}.$$

Число степеней свободы определяется по уравнению:

$$df = \frac{\left( VarH'_1 + VarH'_2 \right)^2}{\left( VarH'_1 \right)^2 / N_1 + \left( VarH'_2 \right)^2 / N_2},$$

где  $N_1$  и  $N_2$  – общее число видов в двух выборках.

На основе индекса Шеннона можно вычислить показатель выравнимости  $E$  (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному):

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

$E \in [0, 1]$ , причем  $E = 1$  при равном обилии всех видов.

Индекс Шеннона оказался самым популярным в оценке данных по разнообразию и применяется чаще других.

*Индекс Бриллуэна.* Не всегда исследователи способны гарантировать случайный отбор объектов в выборочную совокупность или учесть все виды сообщества. Это происходит

обычно из-за несовершенных методов отлова животных. Нельзя обеспечить случайность попадания объектов в выборку при отлове насекомых на свет (привлекаются виды, активные только ночью, и выпадают из списка видов формы с дневной активностью). Очень разнятся списки видов паукообразных, приносимых в гнезда большой синицей и собранных в биотопе традиционными методами, рекомендуемыми при сборе беспозвоночных. Подходящей формой информационно-статистического индекса в таких случаях может быть индекс Бриллуэна, определяемый по формуле:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}.$$

Индекс Бриллуэна дает сходную с индексом Шеннона величину разнообразия, редко превышая 4,5. Однако при оценке одного и того же массива данных его величина ниже индекса Шеннона. Это объясняется тем, что в нем нет неопределенности, свойственной индексу Шеннона.

Выравнимость определяется по формуле:

$$E = \frac{HB}{HB_{\max}},$$

$$HB_{\max} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{\{[N/S]\}^{S-r} \cdot \{([N/S] + 1)\}^r},$$

где  $[N/S]$  – целая часть отношения  $N/S$ , а  $r = N - S[N/S]$ .

Этим индексом мало пользуются, так как он трудно вычисляется, и, если выборка мала, – приводит к неверным выводам. Однако этот индекс рекомендуется использовать, если оценивается коллекция, а не случайная выборка, и если известен полный состав сообщества.

*Меры доминирования* уделяют основное внимание обилию самых обычных видов, а не видовому богатству. Лучшим среди индексов доминирования считается *индекс Симпсона*. Его иногда называют «индекс Юла», поскольку он напоминает меру, разработанную Юлом для оценки словарного запаса.

*Индекс Симпсона* описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к разным видам формулой:

$D = \sum p_i^2$ , где  $p_i$  – доля особей  $i$ -го вида.

Для расчета индекса используется формула, соответствующая конечному сообществу:

$$D = \sum \left( \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right),$$

где  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида, а  $N$  – общее число особей.

По мере увеличения  $D$  разнообразие уменьшается. Поэтому индекс Симпсона часто используют в форме  $(1 - D)$ . Эта величина носит название «вероятность межвидовых встреч» и варьирует от 0 до 1. Он очень чувствителен к присутствию в выборке наиболее обильных видов, но слабо зависит от видового богатства. Высокая или низкая величина индекса определяется типом распределения видовых обилий для случаев, когда число видов превышает 10. Многие авторы считают, что наилучшая мера – это «индекс полидоминантности»:

$$S_{\lambda} = 1/D,$$

$$S_{\lambda} = \frac{N(N - 1)}{\sum n_i(n_i - 1)},$$

где  $i = 1, 2, 3, \dots, S$ ;  $S_{\lambda} \in [1; \infty]$ .

**Мера разнообразия Макинтоша.** В 1967 году. Макинтош предложил рассматривать сообщество как точку в  $S$ -мерном гиперпространстве с координатами  $(n_1, n_2, \dots, n_S)$ . Тогда евклидово расстояние такого сообщества от начала координат можно использовать как меру его разнообразия:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}.$$

Индекс Макинтоша  $U$  сам по себе не является индексом доминирования, однако, используя его, можно рассчитать меру разнообразия  $D$ , или доминирования, которая независима от объема выборки:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}},$$

в дальнейшем можно рассчитать выравненность

$$E = \frac{N - U}{N - N / \sqrt{S}}.$$

**Индекс Бергера – Паркера** – одна из мер доминирования. Его достоинство – простота вычисления. Индекс Бергера-Паркера выражает относительную значимость наиболее обильного вида:

$$d = \frac{N_{\max}}{N},$$

где  $N_{\max}$  – число особей самого обильного вида.

Увеличение величины индекса Бергера – Паркера, как и индекса Симпсона, означает уменьшение разнообразия и увеличение степени доминирования одного вида. Поэтому обычно используется величина обратная индексу Бергера – Паркера  $1/d$ .

Этот индекс независим от количества видов, но на него влияет объем выборки. Некоторые ученые считают этот индекс лучшей мерой разнообразия.

### 5.5. Сравнительный анализ индексов разнообразия

Во многих работах для одних и тех же данных исследователи вычисляли разные индексы разнообразия. Было показано, что значения многих индексов сильно коррелируют друг с другом.

В качестве примера можно рассмотреть сезонную динамику показателей разнообразия сообщества птиц на прудах в окрестностях Ростова-на-Дону (рис. 5.5.1).

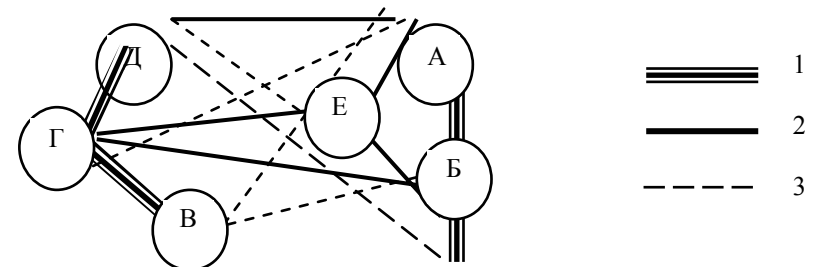


Рис. 5.5.1. Сезонная динамика индексов разнообразия сообщества птиц на прудах в окрестностях Ростова-на-Дону. Индексы разнообразия в логарифмическом масштабе: 1 – Маргалефа; 2 – Шеннона; 3 – Бергера-Паркера; 4 – Симпсона; 5 – мера Макинтоша

Это объясняется тем, что все известные индексы разнообразия, используемые для оценки структуры сообществ и с целью получения численных значений основных свойств экосистемы, извлекают из биологических коллекций и выборок сходную информацию. Но

скоррелированность индексов разнообразия не исключает того, что одни и те же сравниваемые выборки могут находиться в разной последовательности на шкалах соответствующих индексов. Эти оценки находятся в разных количественных соотношениях, что влияет на интерпретацию результатов исследования.

Слабая разработанность общей теории мер разнообразия и методологии их практического применения затрудняет обоснованный выбор показателя для измерения разнообразия исследуемых систем, в том числе экологических сообществ и локальных фаун. Поэтому исследователи исследуют любой из них, следуя личной симпатии или традиции, установившейся в работе коллег.

В идеале выбор мер разнообразия должен быть основан на продуктивности заключений, к которым приводит их применение для решения исследовательских задач.

Трудности в применении показателей разнообразия и оценке их качества возникают благодаря сложному, комплексному характеру самой измеряемой величины разнообразия, отсутствию какой-либо объективной шкалы отсчета, независимой от принятой концепции, а следовательно, и от меры разнообразия. Иными словами, системы не ранжируются в какую-либо единую последовательность в соответствии с присущим им разнообразием. Например, если бы мы хотели расположить какие-либо объекты в порядке возрастания веса, мы сделали бы это независимо от того, каким методом определяли вес или какие единицы измерения использовали.

Разнообразие системы – это ее свойство и вместе с тем то, что исследователь понимает под разнообразием.

Ю. А. Песенко [1982] провел анализ функций разнообразия, не связанных с определенными моделями распределения видов по обилию, используя критерии, которые могут быть сформулированы в основе концепции разнообразия. По Ю. А. Песенко, функция разнообразия должна быть:

1) не определена при  $S = 0$  и определена для всех  $S > 0$ , где  $S$  – число видов в коллекции; разнообразие не может быть определено ни для одной выборки, не содержащей ни одной особи, но выборка, содержащая хотя бы одну особь  $N > 1$ ,  $S \geq 1$ , имеет измерение разнообразия.

2) непрерывна при  $S > 0$ ; это подразумевает отсутствие накопленных эффектов на оценку разнообразия при измерении

обилий видов, изменения долей которых в коллекции могут быть сколь угодно малы;

3) неотрицательна в области своего определения при  $S > 0$ ;

4) функционально не связана с объемом выборки (не имеется в виду независимость от объема выборки);

5) возрастающей при фиксированном значении  $S$  и убывании невыравненности обилий;

6) возрастающей при фиксированной невыравненности и увеличении  $S$ .

Трудности в применении показателей разнообразия и оценке их качества:

1) сложный, комплексный характер самой измеряемой величины разнообразия;

2) отсутствие какой-либо объективной шкалы отсчета, независимой от принятой концепции, а следовательно, и от меры разнообразия.

Ю. А. Песенко проверил 6 различных показателей и пришел к выводу, что среди них только индекс полидоминантности удовлетворяет всем шести критериям. Мера Макинтоша и индекс Шеннона при добавлении новых видов в выборку слабо изменяются. У вероятности межвидовых встреч и индекса Шеннона число видов является более важным фактором при небольшом числе видов, а при увеличении числа видов возрастает роль выравнивания.

Ратледж на полгода позже Ю. А. Песенко также доказал предпочтительность меры Макинтоша, но его требования к показателю разнообразия менее строги. По мнению Ратледжа, индекс должен:

1) равняться числу видов при их полной выравниваемости по обилию;

2) быть меньше  $S$ , если обилия видов не выравнены;

3) быть непрерывным при любых значениях  $p_i$  ( $0 \leq p_i \leq 1$ );

4) позволять разделить разнообразие сообщества на компоненты: разнообразие внутри местообитаний и разнообразие между местообитаниями.

## 5.6. Рекомендации для анализа данных по разнообразию видов

*Формирование выборок.* По Э. Мэггаран [1992] анализируемые выборки должны быть репрезентативны, достаточно велики и одинаковы по объему, сформированы с соблюдением правил

случайного отбора.

*Графический анализ данных.* Необходимо построение графиков рангового распределения обилий, которые позволят получить первое представление о модели распределения.

Проверка соответствия эмпирических данных теоретической модели.

В тех исследованиях, где оценка разнообразия является основной задачей, часто бывает полезно формально оценить соответствие эмпирических распределений основным моделям видового обилия, а результаты подтвердить с помощью критериев согласия, используя графики рангового распределения обилий и сравнивая их с ожидаемым распределением. Этот прием представляет наибольший интерес, когда исследуемые сообщества подвергаются действию среднего стресса.

*Расчет индексов разнообразия.* Видовое богатство и доминирование рассчитываются по индексам Маргалефа и Бергера-Паркера. Легкость вычисления и интерпретации – их большое преимущество. Затем определяется параметр  $\alpha$  логарифмического распределения. Это стандартная статистическая мера разнообразия. Вместо него можно использовать индекс  $Q$ . Для сравнения с результатами исследований других авторов бывает полезным определение индекса Шеннона.

*Проверка статистических гипотез.* Когда выборки представлены несколькими повторностями, для проверки значимости различий между сообществами необходимо использовать дисперсионный анализ. Если непосредственно сравниваются результаты двух исследований, важно использовать один и тот же индекс разнообразия. По этой причине более информативным может оказаться использование индекса Шеннона, а не поиск новых показателей, более приемлемых с теоретической и прикладной точек зрения.

### 5.7. Анализ бета-разнообразия: сравнение, сходство, соответствие сообществ

Бета-разнообразие характеризует степень различий или сходства ряда местообитаний или выборок с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов. Этот термин был введен Уиттекером в 1960 году. Один из общих подходов к установлению бета-разнообразия – оценка изменений видового разнообразия вдоль среднего градиента. Другой путь его определения – сравнение

видового состава различных сообществ. Чем меньше общих видов в сообществах или в разных точках градиента, тем выше бета-разнообразие. Этот путь используется в любых исследованиях, рассматривающих степень различий видового состава выборок, местообитаний или сообществ. Вместе с мерами оценки внутреннего разнообразия местообитаний бета-разнообразие можно использовать, чтобы получить представление об общем разнообразии условий данной территории.

#### 5.7.1. Показатели сходства, основанные на мерах разнообразия

Выделено 6 мер измерения бета-разнообразия на основе данных по присутствию или отсутствию видов.

*Мера Уиттекера* описывается формулой:

$$\beta_W = \frac{S}{\alpha} - 1,$$

где  $S$  – общее число видов, зарегистрированных в системе;  $\alpha$  – среднее разнообразие выборок стандартного размера, измеряемое как видовое богатство.

**Мера Коуди разработана для исследования изменений в сообществе птиц вдоль среднего градиента:**

$$\beta_C = \frac{g(H) = l(H)}{2},$$

где  $g(H)$  – число видов, прибавившихся вдоль градиента местообитаний, а  $l(H)$  – число видов, утраченное на том же трансекте.

*Меры Ратледжа.* Мера  $\beta_R$  учитывает общее видовое богатство и степень совпадения видов:

$$\beta_R = \frac{S^2}{2r + S} - 1,$$

где  $S$  – общее число видов во всех выборках, а  $r$  – число пар видов с перекрывающимся распределением.

Мера  $\beta_I$  основана на теории информации и была упрощена для качественных данных и равного размера выборок:

$$\beta_I = \log(T) - (1/T) \sum e_i \log(e_i) - (1/T) \sum \alpha_j \log(\alpha_j),$$

где  $e_i$  – число выборок вдоль трансекта, в котором представлен  $i$ -

й вид,  $\alpha_j$  – видовое богатство  $j$ -й выборки, а  $T = \sum e_i = \sum \alpha_j$ .

Мера  $\beta_E$  – экспоненциальная форма  $\beta_i$ :

$$\beta_E = \exp(\beta_i) - 1.$$

Мера Уилсона и Шмиды  $\beta_T$  включает те же элементы утраты ( $l$ ) и добавления ( $g$ ) видов, что и мера Коуди, но стандартизована на среднее видовое богатство выборок  $\alpha$ , входящее в меру Уиттекера:

$$\beta_T = [g(H) + l(H)]/2\alpha.$$

Все 6 критериев были оценены Мэгарран [1992] по 4-м критериям с целью определить лучший показатель:

1) число смен сообществ (выбраны 2 гипотетических градиента, один из которых однороден, т. е. вдоль всей его длины присутствуют одни и те же виды, а другой состоит из неперекрывающихся сообществ);

2) аддитивность (способность индекса давать ту же самую величину бета-разнообразия, независимо от того, высчитывается ли она по данным для двух концов градиента или по сумме значений бета-разнообразия, полученных внутри градиента. Например, при трех точках сбора ( $a, b, c$ ):

$$\beta(a, c) = \beta(a, b) + \beta(b, c);$$

3) независимость от степени разнообразия сообществ (бедное и богатое видами сообщество);

4) независимость от чрезмерного размера выборки.

Большинству критериев удовлетворяет мера Уиттекера  $\beta_W$ .

### 5.7.2. Показатели соответствия

В числовой таксономии, классификации сообществ, при сравнении фаун и флор используется большое число показателей соответствия, имеющих разнообразную математическую природу. Часть индексов основана на определенных моделях распределения видового обилия.

Для того чтобы выбрать адекватную меру сходства, нужно опираться на следующие положения:

1) теоретические представления о характере устанавливаемых связей между объектами (общность по числу совпадающих признаков, положение в многомерном пространстве признаков, корреляция, степень перекрывания, вероятность принадлежности к одной генеральной совокупности и т. д.);

2) особенности целей сравнения (выяснение отношений близости, производности или своеобразия);

3) кластерный анализ (свертывание информации о взаимоотношениях объектов);

4) особенности сравниваемых объектов, в том числе тип используемых признаков (для качественных – ранги, для количественных – численность, доля видов, балл обилия, частота встречаемости и ее трансформации).

Гудаллом в 1973 году рассмотрены две концепции сходства. Сходство может устанавливаться по *абсолютной мере* с фиксированной оценкой и фиксированным выражением. Степень сходства между объектами в таких случаях определяется без ссылок на какие-либо другие. Большинство показателей измеряет абсолютное сходство. *Относительное сходство*, степень которого устанавливается в связи с частным диапазоном варьирования, или с конкретным размещением объектов, или с концептуальными представлениями об их расположении.

*Пример.* Так, черная морфа сизого голубя может быть очень несходной с популяцией сизых голубей дикой окраски и сходной в смешанной популяции городских птиц.

### 5.7.3. Основные индексы общности для видовых списков

Самый простой способ измерения бета-разнообразия двух участков – расчет коэффициентов сходства или индексов общности. Списки видов могут быть представлены как конечные множества (или поля), элементами которых будут составляющие их виды.

Основным приемом упорядочивания данных для определения индексов общности по качественным признакам служит таблица, включающая четыре поля (табл. 5.7.1).

Таблица 5.7.1

Определение индексов общности

$a$ (число общих видов для двух списков)	$b$ (число видов, имеющих только во втором списке)	$a + b$ (общее число видов во втором списке)
$c$ (число видов, имеющих только в первом списке)	$d$ (число видов, отсутствующих в обоих списках, но имеющих в других, в которые входит всего $S$ видов)	$c + d$ (число отсутствующих видов во втором списке)

$a + c$ (общее число видов в первом списке)	$b + d$ (число отсутствующих видов в первом списке)	$a + b + c + d = S$ (всего видов)
--	---	--------------------------------------

Сумма  $(a + d)$  называется числом совпадений качественных признаков; сумму  $(b + c)$  называют числом несовпадений;  $a$  – числом положительных и  $d$  – числом отрицательных совпадений.

Все известные индексы общности распадаются на две группы в зависимости от того, учитывают они или игнорируют число отрицательных совпадений ( $d$ ). Наибольшее значение в экологических работах имеют индексы, в формулы которых входит только число положительных совпадений. В табл. 5.7.2 приведены основные индексы общности.

Предложено огромное число индексов общности, но чаще в биоценологических, фаунистических и биогеографических работах используются индексы Жаккара и Серенсена – Чекановского. Эти коэффициенты равны 1 в случае полного совпадения видов сообществ и равны 0, если выборки совершенно различны и не включают общих видов.

Индексы общности, учитывающие негативные совпадения, используются обычно при сравнении коллекций, когда известны полные видовые списки. Применение этой группы индексов в экологических и биогеографических исследованиях подвергалось серьезной критике. Ограниченное использование индексов, учитывающих отрицательные совпадения, связано с их большой зависимостью от редких видов, которые могут не попадать в выборки.

Таблица 5.7.2

**Основные индексы общности, учитывающие положительные совпадения [Песенко, 1982]**

Формула	Автор	Отношение
$I_B = \frac{a}{a+b}, b \geq c$	Браун –Бланке, 1932	$a$ к числу видов в большем списке
$I_{S+S} = \frac{a}{a+c}, b \geq c$	Шимкевич, 1926; Симпсон, 1943	$a$ к числу видов в меньшем списке

$I_{Cs} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$	Чекановский, 1900; Серенсен, 1948	$a$ к среднему арифметическому числу видов в двух списках
$I_{K1} = \frac{a}{2} \left( \frac{1}{a+b} + \frac{1}{a+c} \right)$	Кульчинский, 1927	$a$ к среднему гармоническому числу видов в двух списках
$I_{OB} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$	Охайя, 1957; Баркман, 1958	$O$ к среднему геометрическому числу видов в двух списках
$I_J = \frac{a}{a+b+c}$	Жаккар, 1901	$a$ к. числу видов в объединенном списке
$I_{SS} = \frac{a}{2(a+b+c)-a}$	Сокал, Снит, 1963	$a$ к сумме числа видов в объединенном списке и числу необщих видов
$I_{K2} = \frac{a}{b+c}$	Кульчинский, 1927	$a$ к числу необщих видов

Объективные причины отсутствия были проанализированы Ю. А. Песенко [1982]. Отсутствие вида в сборах может быть результатом неподходящих условий для его существования в местах сборов, т.е. вид не может здесь жить, его ниши нет в данной местности. Вследствие некоторых исторических (географических) причин эволюция вида проходила в отдаленных от этих мест регионах, т.е. он не мог сюда попасть, хотя в данной местности и имелись подходящие для него условия. Вид может существовать в данной местности, но не попал в выборку из-за неадекватности методов сбора, или из-за редкости вида. Отсутствие вида как результат первых двух причин несет ценную информацию о фауне и местообитании, но только при исключении третьей причины, что сделать, как правило, невозможно.

Наиболее распространенными из индексов, учитывающих отрицательные совпадения, являются коэффициент простого совпадения или индекс Сокала – Майченера.

$$I_{SM} = \frac{a + d}{a + b + c + d}$$

и индекс общности Барони – Урбани и Бюссера:

$$I_{BB1} = \frac{\sqrt{ad} + a}{\sqrt{ad} + a + b + c}, \quad 0 \leq I_{BB1} \leq 1$$

Проблема оценки достоверности этих индексов не решена. Простота вычисления, являющаяся достоинством многих индексов, оборачивается недостатком – они не включают обилие видов. Это обстоятельство привело к тому, что чаще используются модифицированные индексы, включающие оценку обилий.

#### 5.7.4. Индекс общности для количественных данных

По мнению многих авторов [Песенко, 1982; Мэггаран, 1992], наиболее приемлемо использование в экологических исследованиях коэффициента Серенсена:

$$C_N = \frac{2jN}{aN + bN},$$

где  $aN$  – общее число особей на участке А;  $bN$  – общее число особей на участке В;  $jN$  – сумма наименьших из двух обилий видов, встреченных на обоих участках. Так, если 12 особей вида были найдены на участке А и 29 особей того же вида на участке В, подчитывая  $jN$ , следует взять величину 12.

### 5.8. Графический анализ бета-разнообразия

Группирование и классификация выборок является следующим этапом в анализе бета-разнообразия. Эти процедуры выполняются на основе преобразования матриц, каждый элемент которой – это показатель сходства между двумя выборками.

#### 5.8.1. Неориентированные и ориентированные графы

Для эффективного выделения скоплений объектов существуют методы сетевого анализа. Сетевой анализ матрицы оценок сходства между объектами заключается в построении некоторых типов графов, т.е. диаграмм, где объекты изображены в виде точек (кружков) – вершин графа, которые соединяются или не соединяются линиями, называемыми ребрами графа. Степень соответствия между объектами отражается в графах или характером взаимного расположения точек, или длиной и другими особенностями линии, соединяющих точки.

При анализе матриц сходства обычно используются «неориентированные графы», в которых линии, соединяющие вершины графа, не имеют направления. Реже применяются «ориентированные графы», в которых вершины соединены стрелками.

*Дендрит* – один из типов неориентированного графа. Он может быть двух типов: минимальное дерево (матрица включает оценки различий между объектами) или максимальное дерево (используются меры сходства).

Дендрит – это ломаная линия, которая может ветвиться, но не содержит циклов. Построение дендрита заключается в нахождении для каждого объекта наиболее сходного с ним объекта и соединении их линией. В результате получается ряд отрезков, в том числе и разветвленных.

Построить дендрит (рис. 5.8.1) можно с помощью матрицы сходства выборочных совокупностей, например (А–Е), вычисленной на основе индекса сходства Жаккара (табл. 5.8.1). Для этого последовательно соединяем две наиболее сходные выборки Г и Д (0,90) отрезком. Следующая по силе величина сходства 0,85 обнаружена между выборками Г и В. Поэтому выборку В можно присоединить отрезком к уже построенной ветке Д – Г и т. д.

Таблица 5.8.1

Матрица сходства выборочных совокупностей

	А	Б	В	Г	Д	Е
А	–	0,80	0,20	0,40	0,50	0,60
Б	0,80	–	0,30	0,55	0,45	0,65
В	0,20	0,30	–	0,85	0,15	0,10
Г	0,40	0,55	0,85	–	0,90	0,75
Д	0,50	0,45	0,15	0,90	–	0,25
Е	0,60	0,65	0,10	0,75	0,25	–

Основной недостаток этого графика – потеря информации, заключенной в матрице оценок сходства, в результате использования только немногих (максимальных для каждого объекта) значений показателя соответствия.

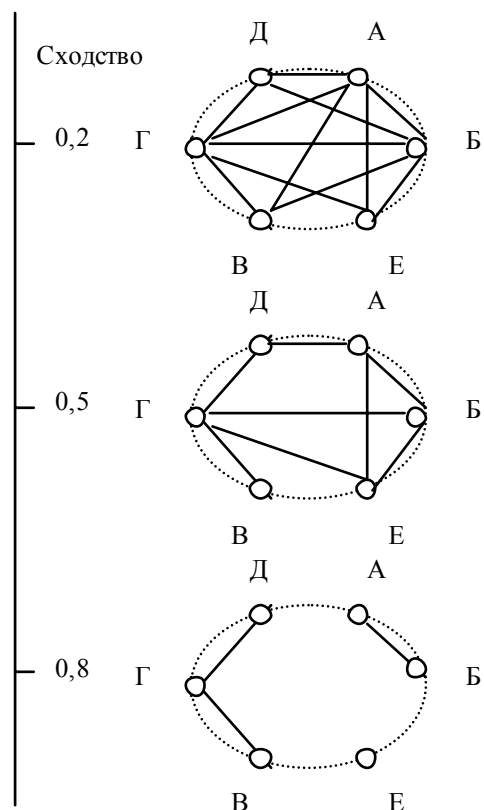


Рис. 5.8.1. Последовательные этапы построения дендрита на основе матрицы сходства выборок

### 5.8.2. Плеяды Терентьева

Одним из видов графического анализа сходства выборок может быть построение плеяд Терентьева. Этот тип графика, в отличие от дендрита, учитывает *всю* матрицу сходства.

Плеяды Терентьева (рис. 5.8.2) также можно построить с помощью матрицы фаунистического сходства, вычисленной на основе индекса сходства Жаккара (табл. 5.8.1).

Этот тип графика является неориентированным графом. На нем все объекты могут быть соединены линиями, отражающими связи и меру сходства объектов. Толщина или характер линий соответ-

ствуют определенному интервалу значений индекса сходства.

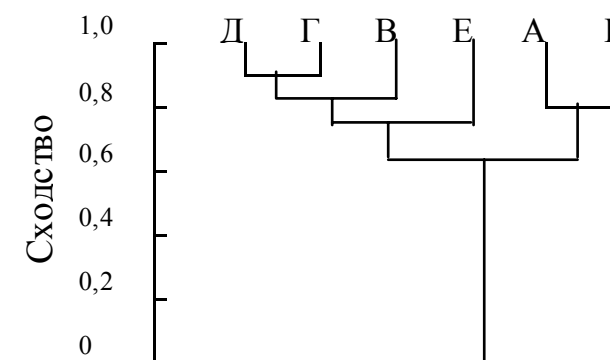


Рис. 5.8.2. Один из типов неориентированного графа – плеяд Терентьева, построенный на основе матрицы сходства выборок, где величины индекса сходства: 1 –  $[0,7; 0,9]$ ; 2 –  $[0,4; 0,7]$ ; 3 –  $[0,2; 0,4]$

Другой графический вариант плеяд Терентьева показывает взаимосвязи между выборками на разных уровнях сходства: 0,8, 0,5 и 0,2 (рис. 5.8.3).

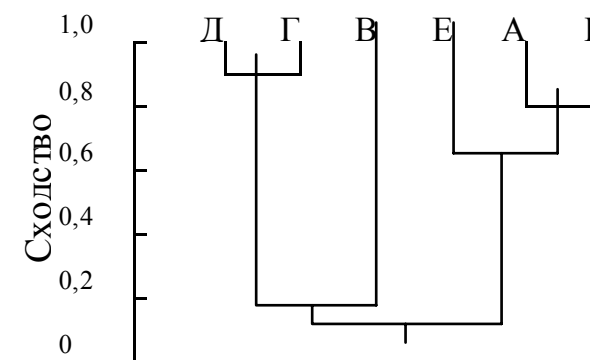


Рис. 5.8.3. Один из типов плеяд Терентьева. Взаимосвязи между объектами показаны на уровнях сходства 0,8, 0,5 и 0,2

На уровне сходства 0,8 есть взаимосвязь между объектами Г и В,



Г и Д, а также А и Б. На уровне сходства 0,5 прибавляются взаимосвязи между объектами Д и А, Г и Е, Г и Б, А и Е, Б и Е и т. д.

### 5.8.3. Дендрограмма (кластерный анализ)

Если сравнивать несколько участков, хорошее представление о бета-разнообразии может дать кластерный анализ.

Кластерный анализ – один из методов многомерного анализа, сущность которого состоит в иерархической классификации объектов в разделении множества объектов на однородные группы. Графически иерархическая классификация отображается в виде дендрограммы (дерева).

Внутри каждой группы, получаемой в результате разбиения объектов на кластеры (группы), объекты более сходны, чем с объектами из других групп. Кластерный анализ начинается с составления матрицы сходства для каждой пары сравниваемых объектов. Затем проводится последовательное объединение объектов в группы по степени их сходства, пока все они не будут включены в одну группу. Поскольку интерпретация результатов кластерного анализа зависит от визуальной оценки дендрограммы, лучше всего использовать этот прием для малых массивов данных.

В качестве примера рассмотрим кластеризацию выборок на основе матрицы индексов сходства (табл. 5.8.1). Простейшие методы кластерного анализа, применяемого в биоценологии, биогеографии и числовой таксономии разными авторами, описаны Ю. А. Песенко [1982]. Эти методы могут быть с успехом использованы и в экологических исследованиях при анализе бета-разнообразия.

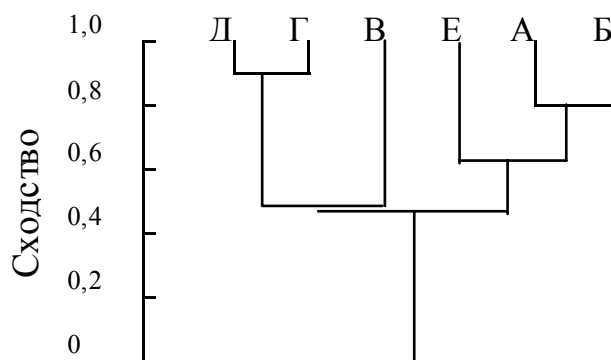


Рис. 5.8.4. Дендрограмма кластерного анализа шести объектов, построенная методом одиночного присоединения (ближайшего соседа)

В наиболее простых случаях процесс группировки начинается с нахождения в матрице индексов сходства пары наиболее сходных объектов. Самыми близкими объектами в примере, рассмотренном в табл. 5.8.1, являются Г и Д (0,90). Эти объекты отображаются на графике двумя соседними точками (рис. 5.8.4).

Отходящие от точек параллельные линии соединяются отрезком на уровне величины сходства и объединяются в один кластер. Затем в матрице индексов сходства находится второй по величине индекс сходства. Если он связывает два других, еще не объединенных в группу объекта, то их соединяют так же, как и первые два, но отдельно от них на соответствующем уровне сходства. В нашем примере вторая по силе связь имеется между объектами Г и В (0,85), при этом один из этих объектов уже объединен в кластер. В этом случае присоединение связанного с ним нового объекта может быть произведено тремя разными способами: одиночным, полным и средним присоединением.

*Одиночное присоединение* называют также «методом ближнего соседа». Метод впервые использован Серенсеном в 1948 году. Соединение групп производится по максимальному значению сходства между объектами из каждой группы. Следуя этому методу, объект В присоединяется к объектам ДГ, уже объединенным в кластер. Следующее по величине сходство – между объектами А и Б (0,80). Они объединяются в отдельный кластер на уровне сходства. Следующий шаг – присоединение объекта Е к группе из объединенных ранее объектов ДГВ, так как между объектами Е и Г сходство равно 0,75. На последнем этапе объединяются два сформированных ранее кластера ДГВЕ и АБ в один на уровне 0,60. Результаты объединения показаны на рис. 5.8.4.

*Полное присоединение* называется также «методом дальнего соседа». Метод был впервые предложен Снитом в 1957 году. Согласно этому правилу, после формирования кластеров ДГ и АБ к группе АБ присоединяется объект Е, так как минимальное сходство этого объекта с объектами этого кластера равно 0,60. Объект В присоединяется к группе ДГ только на уровне 0,15 (минимальное сходство с каждым из объектов группы). Этот объект нельзя присоединить к кластеру ЕАБ, так как минимальное сходство объекта Е с объектами этой группы всего 0,1. Результаты объединения показаны на рис. 5.8.5.

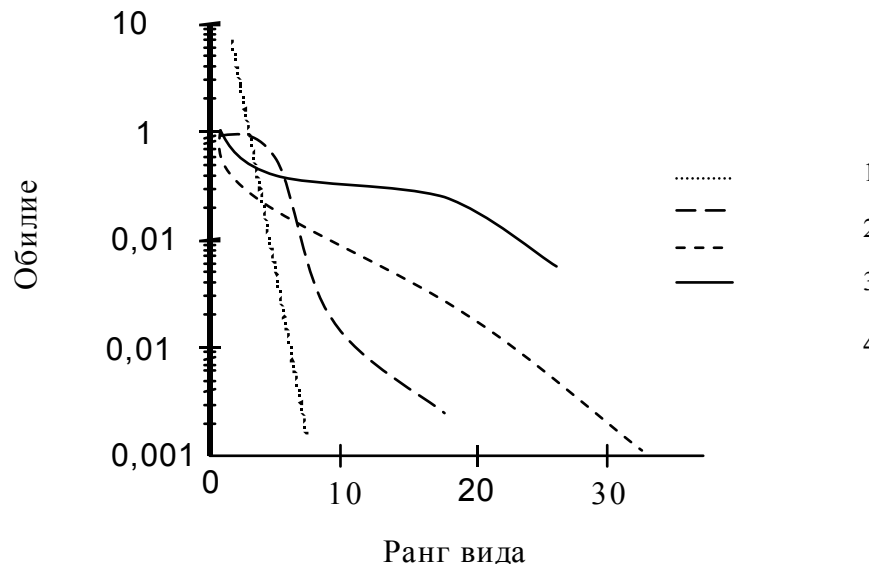


Рис. 5.8.5. Дендрограмма кластерного анализа шести объектов, построенная методом полного присоединения (дальнего соседа)

**Среднее присоединение.** Этот метод включает несколько вариантов. Он был предложен в 1958 году Сокалом, Майченером и Олсоном, Миллером одновременно. Один из самых простых вариантов этого вида кластерного анализа заключается в использовании средних арифметических невзвешенных значений сходства присоединенного объекта со всеми объектами группы. Соединяются кластеры, среднее сходство между объектами которых выше. Согласно этому методу, после формирования кластеров ДГ и АБ к группе АБ присоединяется объект Е, так как среднее сходство этого объекта с объектами этого кластера  $(0,6 + 0,65)/2 = 0,625$ . Этот объект нельзя присоединить к кластеру В (сходство всего 0,10) или кластеру ДГ (среднее сходство равно 0,50). На следующем шаге к группе ДГ присоединяется объект В, так как среднее сходство его с объектами данного кластера равно 0,5, а с группой ЕАБ – лишь 0,20. Последний шаг – объединение двух групп ДГВ и ЕАБ в один кластер на уровне 0,49, так как эта величина показывает среднюю связь между объектами в двух группах. Результаты объединения

показаны на рис. 5.8.6.

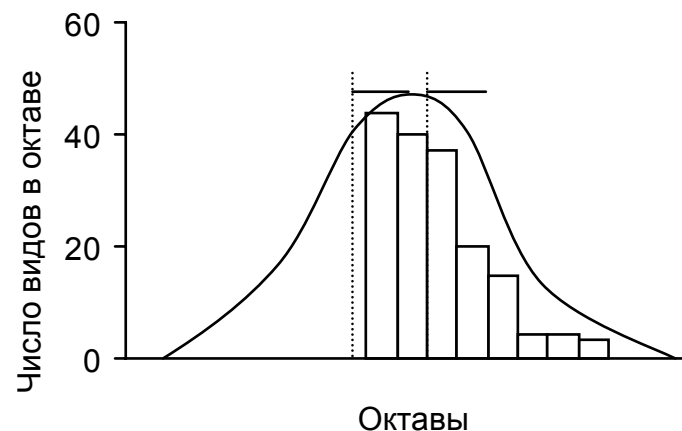


Рис. 5.8.6. Дендрограмма кластерного анализа шести объектов, построенная методом среднего присоединения

Более сложные и разнообразные методы кластерного анализа реализуются с помощью вычислительной техники. Разработано множество статистических пакетов программ, таких как Statgraphics, Statistica, ST ADIA и другие, которые выполняют кластерный анализ.

## 5.9. Применение показателей разнообразия

Главные потенциальные области применения индексов разнообразия – охрана природы и мониторинг. В основе использования оценок разнообразия в этих областях лежат два положения:

- 1) богатые видами сообщества устойчивее бедных видами;
- 2) уровень загрязнения связан со снижением разнообразия и изменением характера видовых обилий.

При этом в охране природы обычно используются показатели видового богатства, а в экологическом мониторинге – индексы и модели видовых обилий.

В экологических исследованиях показатели разнообразия применяются в самых различных целях. Они с успехом были использованы в работах Макарура и его последователей при изучении конкуренции у птиц, насыщенности и степени перекрытия их

экологических ниш. Была выяснена зависимость разнообразия птиц от разнообразия некоторых элементов местообитания и других экологических факторов.

Джейкобс в 1975 году обобщил результаты многих исследований влияния экологических факторов на разнообразие сообществ и установил следующее.

1. Пространственная гетерогенность увеличивает разнообразие.
2. Температурная гетерогенность может уменьшать и увеличивать разнообразие в зависимости от суровости климата и других факторов.
3. Стрессовые условия среды обычно отрицательно связаны с разнообразием.
4. При повышении конкуренции в относительно небольшой период времени разнообразие может уменьшаться, но при ее наличии в течение периода, достаточного для протекания эволюционных преобразований (видообразование), разнообразие может увеличиваться.
5. Враги действуют как конкуренция, их эффект на разнообразие зависит от интенсивности и длительности их воздействия и от влияния врагов на конкуренцию среди жертв.

6. Влияние интенсивности потока энергии через сообщество и объем ресурсов питания могут быть очень важными, но степень и направление их влияния на разнообразие зависят от многих других факторов.

В период сукцессии могут протекать процессы разной направленности при изменении разнообразия.

Показатели разнообразия применяются в сравнении населения разных стадий, сезонной динамики сообществ, для экологической оценки различных видов, характера их распределения по разным местообитаниям, измерения степени пищевой специализации видов, для измерения разнокачественности пищевого рациона вида. Показатели разнообразия также успешно применяются при оценке загрязнения водоемов и территорий, в частности при сравнении участков в градиенте загрязнения наземных экосистем.

### **5.10. Гамма-разнообразие наземных экосистем**

Уровень – гамма-разнообразие – относится к более крупным пространственным единицам типа острова или ландшафта по сравнению с бета-разнообразием. Затем, если гамма-разнообразие

определяется как общее разнообразие группы участков, то эпсилон-разнообразие, или региональное разнообразие, – общее разнообразие группы территорий гамма-разнообразия, которое относится к крупным биогеографическим областям. Наибольший интерес для изучения фитоценозов представляет именно гамма-разнообразие, относящееся к микро-, мезо- и макрокомбинациям растительного покрова, соответствующим урочищам, местностям и ландшафтам в масштабах конкретных геоботанических карт [Виноградов, 2000; Goetze, 2000].

Существующие в литературе характеристики гамма-разнообразия мало способствуют его пониманию. В основополагающем документе [Global Biodiversity Strategy, 1992] отмечено только, что «экосистемное разнообразие (т. е. гамма-разнообразие) труднее измерить, чем видовое или генетическое, поскольку границы сообществ и экосистем менее дискретны». Тем не менее, как только постоянный набор критериев используется, чтобы отличить сообщества и экосистемы, их число и распространение могут быть измерены. Б. А. Юрцев [1992] более определенно различает биохорологическое разнообразие как разнообразие сочетаний организмов тех или иных территориальных выделов, частей биосферы и выделяет биохорологические уровни в пределах экотопа, что соответствует бета-разнообразию ландшафта – гамма-разнообразию биогеографического района – эпсилон-разнообразию. В. С. Безель и др. [1993] определяют, что «исторически сложившееся экосистемное разнообразие какого-либо региона, безусловно, способствует стабилизации круговорота веществ и энергии; появление новых ландшафтов резко разрушает их. В результате такие «новые» экосистемы сами выступают в качестве потребителя ресурсов, резко обедняя их. В итоге биоразнообразие сокращается на всех уровнях организации, включая экосистемный».

По определению Б. В. Виноградова, гамма-разнообразие характеризует информационную диверсификацию фитоценозов на надбиоценотических ландшафтных уровнях. Ввиду пространственной неоднородности и многокомпонентности сложных экосистем, наиболее показательной их характеристикой является пространственно-временное распределение биологических, геофизических, структурных и функциональных свойств, привязанных к содержательным определителям экосистем.

Согласно Шультру и Риклефсу [1993], гамма-разнообразие может быть рассчитано следующим образом:

$$\gamma = \alpha \times \beta \times n,$$

где  $n$  – общее число местообитаний или ключевых участков, где  $\alpha$  и  $\beta$  – среднее значение на ландшафтную единицу. Очевидно, в этом уравнении  $\gamma$ -разнообразие может увеличиваться, когда  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразия могут остаться постоянными [Halffler, 1998].

Таким образом, Б. Н. Виноградов рассматривает объектом гамма-разнообразия фитоценохоры, которые, по определению академика В. Б. Сочавы [1972] являются сложными надбиоценогическими пространственными единицами растительного покрова от простых комбинаций растительности урочищ в масштабах 1:30 000 – 1:100 000 до комбинаций растительности ландшафтов в масштабах 1:1 000 000 – 1:3 000 000.

Основным способом исследования гамма-разнообразия фитоценохор является сочетание стационарных и полустационарных описаний пространственных единиц растительного покрова и дешифрирование их пространственно-временных характеристик по аэрокосмическим снимкам. Имеются небольшие опыты такого подхода, немного проясняющие содержание исследования гамма-разнообразия. F. Burel [1993] связывает гамма-разнообразие с фрагментацией экосистем на ландшафтном уровне из-за урбанизации, сельскохозяйственного освоения, вырубки лесов, распознаваемых на космических снимках с SPOT. D. M. Stoms и J. E. Etes [1993] пытаются связать гамма-разнообразие при дистанционных исследованиях с видовым богатством. Причем первый подход основан на последовательной генерализации объекта расчета разнообразия, а второй – на последовательном изменении уровня обработки данных.

Применяются различные показатели для расчета биоразнообразия растительности в пределах ландшафта [Василевич, 1992]. Используются различные уравнения для оценки разнообразия, но наиболее адекватными являются нелинейные (логарифмические) функции, повышающие значение мало распространенных компонент и, наоборот, снижающие подавляющее значение широко распространенных (фоновых) и позволяющие вводить условные определители [Виноградов, 2000].

Привычным для расчета разнообразия является индекс Шеннона, основанный на вычислении простой энтропии.

Для изучения разнообразия фитоценохор считается эффективным использование для исследования гамма-разнообразия вычисления сложной энтропии:

$$H'' = - \sum_{j=1}^N P_j \sum_{i=1}^N P_{ij} \log P_{ij},$$

где  $P_j$  – априорная вероятность появления  $j$ -го класса;  $P_{ij}$  – вероятность отнесения образца  $i$ -го класса к  $j$ -му классу.

При многостороннем изучении сложных единиц рекомендуется вычисление условной энтропии  $H_n$  [Яглом, 1972] вида:

$$H_n = - \sum_{i=1}^N P(A_i) H(A_i),$$

где  $P(A_i)$  условные вероятности появления  $i$ -го класса по  $j$ -й пространственной (или другой условной) характеристике:

$$P(A_i) = - \sum_{j=1}^N P_j p_{ij},$$

а  $H(A_i)$  – частные условные энтропии для каждого класса:

$$H(A_i) = - \sum_{j=1}^N P_{A_i(j)} \log P_{A_i(j)}.$$

Применение указанного аппарата в разных направлениях может описать разные свойства гамма-разнообразия. При этом нужно помнить, что все эти показатели не имеют абсолютного значения и используется лишь их сравнение, которое дает прирост информации ( $\Delta I_i$ ), в зависимости от изменения условий опыта, и определяется по разности промежуточных энтропий:

$$(H_i): \Delta I_i = H_i - H_{i-1}.$$

Во многих работах на ландшафтном уровне биоразнообразие рассматривается как разнообразие сообществ и экосистем в терминах пространственных показателей, включая такие, как степень фрагментации, форма пятен, сложность границ, совмещенность пятен и другие показатели, связанные с измерением ландшафтной структуры [O'Neil et al., 1988, Turner 1990, LaGro, 1991]. Однако такие показатели пространственной неоднородности строго не описаны в информационных терминах.

### 5.10.1. Пространственные показатели гамма-разнообразия

Наиболее корректно пространственные характеристики гамма-разнообразия выявляются по аэрокосмическим снимкам на основе измерений, произведенным по ним. Размерности частотно-пространственных характеристик, а также некоторые информационные и морфометрические характеристики (энтропийная мера ландшафтного разнообразия, коэффициент ландшафтной неоднородности и др.) дают количественное выражение сложности пространственной структуры экосистем. Здесь также гамма-разнообразие уменьшается с уменьшением пространственной неоднородности, укрупнением элементов пространственной структуры, выравниванием экологических условий.

Наибольший интерес представляет антропогенная дифференциация экосистем. Пространственно-распределенное гамма-разнообразие антропогенных производных экосистем изменяется нелинейно: сначала ускоренно возрастает, а затем падает. На линейно возрастающем участке этой нелинейной функции рост гамма-разнообразия описывается числом возможных комбинаций  $n$  коренных составляющих и  $m$  производных:

$$C_m^n = \frac{m!}{n!(m-n)!}.$$

Матрица частотно-пространственных характеристик отражает этот процесс антропоизации, хотя не дает ему временной размерности. Так, например, в районе Каррыкольского стационара (Низменные Каракумы) в исходном состоянии 4 классов образуется 13 возможных комбинаций [Виноградов, 1981]. При деградации на 4 стадиях дигрессии с 10 наблюдаемыми частотными разрядами возможны 1821 производная комбинация. Наконец, при полной деградации разнообразие снова падает низко, вплоть до 4 классов. По-видимому, максимум энтропии соответствует максимуму дестабилизации фитоценоз при деградации в зоне экологического риска. Для оценки такого разнообразия М. Godron [1986] предложил близкую формулу исходя из состава сегментов ( $S$ ) и их частотности ( $F$ ):

$$H = -\log \frac{S!}{F!(S-F)}.$$

### 5.10.2. Разномасштабные уровни гамма-разнообразия

В ряде картографических работ исследуются количественные

критерии масштабной генерализации фитоценозов [Carry, Leslie, 1972]. При многоуровневом анализе гамма-разнообразия мерой разнообразия фитоценозов какого-либо одномерного показателя  $A_i$  ( $i = 1, 2, \dots, l$ ) на уровне  $\theta_n$  может служить размер энтропии [Карпухин, Лебедев, 1972]:

$$H(A_i | \theta_n) = - \sum_{i=1}^N P(A_i | \theta_n) \log P(A_i | \theta_n),$$

где  $P(A_i)$  – вероятности пространственного распределения фитоценозов  $A_i$ ;  $\theta_n$  – исследуемый иерархический уровень генерализации фитоценозов. В многомерном случае, когда анализируется пространственное распределение совокупности  $Z$  значений показателей  $A_j, B_j, C_j, \dots$ , энтропийная мера разнообразия определяется выражением:

$$H(\theta_i) = - \sum P(Z) \log P(Z).$$

В ходе генерализации пространственной структуры фитоценозов происходит свертывание информации и преобразование исходной матрицы значений в матрицу меньшего размера. Отдельные группы ячеек стягиваются к сигнальным ячейкам, т. е. ядрам генерализации. Энтропия генерализованной пространственной структуры фитоценозов записывается как:

$$H(Z | \theta_{i+1}) = - \sum P(\overline{Z_i}) \log P(\overline{Z_i}).$$

Разность  $\Delta I = H(Z | \theta_{i+S}) - (Z | \theta_i)$  показывает, на какую величину снижается неопределенность на уровне генерализации  $i+S$  по сравнению с уровнем  $I$ . Для анализа двух (и более) - мерного показателя также используется аппарат вычисления условной энтропии:

$$H(A_i | \theta_n)(j) = - \sum_{j=1}^N P_{A_i} | \theta_n(j) \log P_{A_i} | \theta_n(j)$$

$$\text{при } P_{A_i} | \theta_n(j) = \frac{P_j p_{ij}}{\sum_{j=1}^N P_j p_{ji}},$$

где используется условная вероятность  $j$ - и  $i$ -го определителей (по экологической ординации, по вероятности распознавания, относительному участию в обмене веществ и энергии, значимости информации). С повышением уровня генерализации условная энтропия экосистемы, как правило, повышается. По-видимому это происходит с переходом от конкретных карт к обобщенным, что приводит к снижению информативности хорологических единиц с уменьшением масштаба. Правда, разумная тематическая генерализация препятствует здесь безграничному росту энтропии.

### 5.10.3. Информационные показатели гамма-разнообразия фитоценохор

В зависимости от различных форм обработки и анализа данных о составе и распределении фитоценохор происходит различный прирост информации при вычислении гамма-разнообразия. При этом, начиная информационный анализ, следует определить, что следует понимать под начальной энтропией системы.

Здесь под начальной энтропией понимается сумма предварительных достоверных литературно-картографических данных о составе и структуре фитоценохор, с которыми сравнивается уменьшение неопределенности в результате проведения новых исследований. При этом нужно исходить из того, что неопределенность знаний о фитоценохорах исследованной территории стремится к нулю ( $H \rightarrow 0$ ) по мере получения достаточно полной и достоверной информации.

Прирост информации ( $\Delta I_j$ ), получаемой при использовании различных форм анализа данных, определяется по разности промежуточных энтропий. Так, например, при изучении кустарниковых формаций Низменных Каракумов Б. В. Виноградовым [2000] начальная энтропия ( $H_0$ ) определена числом пяти формаций: *Haloxylonetum persici*, *Calligonetum dif. sp.*, *Salsolietum richteri*, *Ephedretum strobilacei*, *Ammodendretum persici* и равна 0,69. После проведения районирования территории первая промежуточная энтропия ( $H_1$ ) уменьшается до 0,61. Измерение площади, занятой формациями, показывает, что вторая промежуточная энтропия ( $H_2$ ) уменьшается до 0,59. Наибольшее снижение энтропии до 0,41 дает ландшафтное дешифрирование аэрофотоснимков ( $H_3$ ), которое при вычислении условной энтропии, учитывающей разную вероятность правильного распознавания

растительных формаций. Это конечная энтропия нашего опыта.

По снимкам одного срока съемки для оценки гамма-разнообразия могут быть использованы частотно-амплитудные характеристики (ЧАХ) аэрокосмического изображения. Так, например, ввиду хорошо выраженной зависимости между оптическими свойствами изображения, с одной стороны, и запасом надземной растительной массы и структурой растительного покрова, с другой, гамма-разнообразие уменьшается с падением ЧАХ, т. е. с абсолютным уменьшением и относительным выравниванием запаса надземной растительной массы, упрощением состава биоморф эдификаторов, уменьшением разнообразия типов растительности и классов ассоциаций, понижением сложности пространственной структуры экосистемы и контрастности биотопов. Аналогичным образом для описания гамма-разнообразия используются автокорреляционные функции (АКФ) дистанционного изображения.

В заключение, проблемы возникают при синтезе разнообразных характеристик. Для пространственных структур открытого типа в общем случае используется информационная емкость ( $I_s$ ) [Гохман, Меклер, 1972] выражение:

$$I_s = 3 \log N + \sum_{j=1}^m \log D_j + \log E + \log F + \log R,$$

где  $N$  – число синтетических единиц в пространственной структуре;  $D_i$  – число градаций каждого пространственного класса ( $i = 1, 2, \dots, m$ );  $E$  – количество точек, к которым относятся дискретные характеристики  $F$  показателей, взятые на  $R$  периодов или моментов времени.

## Глава 6. Оценка биоразнообразия и охрана природы

Воздействие человека на биосферу приобрело глобальный характер, а его масштабы и темп продолжают возрастать. В результате как прямого, так и косвенного антропогенного воздействия многие биологические виды исчезают или их популяции находятся на критическом пределе численности, ставящем под угрозу возможность воспроизводства вида. Воздействие человека на сообщества живых организмов стало настолько мощным, что они уже не в состоянии противостоять

процессам антропогенной трансформации и утрачивают важнейшее свойство природных сообществ – способность к самовосстановлению. В связи с этим сокращается площадь тропических лесов, идет расширение пустынных формаций за счет сокращения площади сообществ саванн, лесов, степей, происходит так называемое антропогенное опустынивание.

Проблемы охраны природы, охраны животного и растительного мира не могут быть ограничены какими-либо региональными рамками, даже границами целого материка. Для решения наиболее сложных и широких, глобальных, проблем охраны природы необходимы кардинальные усилия ученых, деятелей охраны природы, администраторов и государственных руководителей как отдельных стран, так и международного сообщества в целом.

Одна из стратегических задач, осознанных мировым сообществом в связи с проблемой экологического кризиса биосферы, – сохранение биологического разнообразия на разных уровнях дифференциации биосферы. В настоящее время признано, что проблема охраны биологического разнообразия не сводится только к охране редких таксонов. Генеральная стратегия сохранения биоразнообразия должна быть ориентирована на сохранение систем (совокупностей) видов в их пространственном распределении – от типов экосистем глобального уровня (типов и биомов) вплоть до конкретных биогеоценозов и их сопряженных территориальных сочетаний на локальном уровне.

Стратегия сохранения биоразнообразия требует прежде всего количественной и сравнительной оценки его в природных экосистемах различного уровня. Для этого разработана целая система оценок и введены понятия альфа-, бета- и гамма-разнообразия [Уиттекер, 1972]. Комплексная оценка всех критериев биоразнообразия позволяет понять степень устойчивости изучаемой экосистемы, уровень антропогенного воздействия на ее структуру, роль и место редких видов растений и животных в данной экосистеме. Для осуществления обоснованной и взвешенной стратегии охраны природы необходимо применять методы оценки биоразнообразия по описанным критериям. Такая оценка дает возможность на количественной основе планировать перспективную сеть охраняемых территорий, намечать необходимые меры по охране и восстановлению редких видов растений и животных.

На XIV Генеральной Ассамблее МСОП был утвержден проект

«Всемирной стратегии охраны природы», подготовленный МСОП совместно с ЮНЕП (Программа ООН по окружающей среде) и ВВФ (Всемирный фонд дикой природы). С учетом последующих замечаний и рекомендаций «Всемирная стратегия охраны природы» была опубликована в 1980 году. Целью «Всемирной стратегии охраны природы» провозглашено стремление наиболее быстро и эффективно добиваться сохранения и рационального использования природных ресурсов, от которых зависит существование и благосостояние человечества.

В задачи «Всемирной стратегии охраны природы» входит выделение ведущих, главных, направлений в охране природы, определение мер по их осуществлению, выделение экосистем и видов организмов, которым наиболее грозит уничтожение и разработка мер по их спасению. Одна из рекомендаций «Всемирной стратегии охраны природы» состоит в том, чтобы обязательства по охране природы были включены в национальные конституции всех стран.

Среди задач, выделенных во «Всемирной стратегии охраны природы», в качестве неотложных следует назвать следующие:

1. Поддержание главных экономических процессов и экосистем, от которых зависит само существование человечества.
2. Сохранение генетического разнообразия организмов.
3. Долгосрочное рациональное использование видов и экосистем при их сохранении и воспроизводстве.

Трансформация экологической обстановки в результате различных антропогенных воздействий (а также их совместного влияния), невозможность полного восстановления структуры и состава сообществ приводят к изменению в них ценотических отношений и внедрению видов с широкой экологической амплитудой, вытесняющих виды узкой специализации. Зачастую это сопровождается вымиранием специализированных видов, особенно имеющих небольшие ареалы.

Более 35 государств, в том числе и Россия, подписали «Конвенцию о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения», в Приложение к которой включено более 200 видов растений.

В фауне и животном населении различных типов биомов нарушения достигли такого уровня, что можно говорить о полной смене и видового состава, и структуры. Многие аборигенные виды

исчезли, либо стали редкими, виды-интродуценты – обычными и даже массовыми. Все это привело к образованию производных сообществ животных.

Оценка природы, таким образом, включает обширный комплекс мер, предотвращающий нарушение экологического равновесия как в природных, так и в антропогенных экосистемах. Осуществление таких мер требует точной научной базы, и в этом природоохранная практика опирается на разнообразные отрасли естественных и гуманитарных наук, среди которых важное место занимает современная биогеография.

### Рекомендуемая литература

1. Аллен Р. Как спасти Землю (Всемирная стратегия охраны природы). М.: Мысль, 1983. 172 с.
2. Алтухов Ю.П. Природоохранная генетика // Экология в России на рубеже XX века (наземные экосистемы). М.: Научный мир, 1999. С. 9–26.
3. Амирханов А.М., Тишков А.А. Национальная стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия в России // Сохранение биоразнообразия. Материалы конференции. М., 1999. С. 28–27.
4. Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. М.: МСОП, 1996. 144 с.
5. Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. 143 с.
6. Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы его, определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 162–170.
7. Виноградов Б.В. Гамма-разнообразие наземных экосистем // Биогеография. Вып. 8. География биоразнообразия. М., 2000. С. 11–20.
8. Воронов Г.А., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии // М.: МГУ, 1999. 392 с.
9. Воронов Г.А., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биогеография мира. М., 1985. 270 с.
10. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография. М.: ВЛАДОС, 2001. 270 с.
11. Глобальная экологическая перспектива 2000. ЮНЕП. М.: ИнтерДиалект, 2000. 398 с.
12. Горбунов Ю.Н., Дежкин В.В., Козлов В.И. и др. Сохранение биологического разнообразия: позитивный опыт. М.: ГЭФ, 1999. 115 с.
13. Динамика биоразнообразия животного мира М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 173 с.
14. Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Огуреева Г.Н. Биомное разнообразие // Биогеография, 2002. № 10. С. 9–16.
15. Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Экосистемы мира // М.: АБФ, 1997. 238 с.
16. Закон Российской Федерации № 2254 «Конвенция о биологическом разнообразии» // Собр. Законов РФ. 1996. № 19. С. 4742–4764.
17. Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию. М.: Экос-информ, 1996. 12 с.
18. Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию. М.: Экос-информ, 1996. 12 с.
19. Криволицкий Д.А. Динамика биоразнообразия экосистем в условиях радиоактивного загрязнения // ДАН СССР. 1996. Т. 347. № 4. С. 1–4.
20. Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. География биологического разнообразия // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 5. География. 1998. № 4. С. 81–86.
21. Криволицкий Д.А. Жизненные формы и биоразнообразие животных // Бюлл. МОИП, 1999. Т. 347. № 5. С.
22. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 94 с.
23. Лебедева Н.В. Измерение и оценка биологического разнообразия. Ч. 1. Ростов-на-Дону: УПЛ РГУ, 1997. 39 с. Ч. 2. Ростов-на-Дону: УПЛ РГУ, 1999. 41 с.
24. Лебедева Н.В. Экоотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука, 1999. 199 с.
25. Лебедева Н.В., Покаржевский А.Д. Биологическое разнообразие: Программа курса. Ростов-на-Дону, 1993. 9 с.
26. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: МГУ, 1980.



- 181 с.
27. Левонтин Р. Человеческая индивидуальность, наследственность и среда. М.: Прогресс, 1993.
  28. Любищев А.А. Дисперсионный анализ в биологии. М.: МГУ, 1986. 200 с.
  29. Матекин П.В. История и методология биологии. М.: МГУ, 1982. 162 с.
  30. Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 367 с.
  31. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
  32. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
  33. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
  34. Савицкий Р.М., Лебедева Н.В., Савицкая Н.А. Видовой состав и динамика разнообразия птиц в городе Ростове-на-Дону // Кавказский орнитологический вестник. Ставрополь, 1998. № 10. С. 114–123.
  35. Соколов Б.С. Динамика разнообразия органического мира: палеонтологическая перспектива // Вестн. РАН. 1995. Т. 65. № 4. С. 324–329.
  36. Соколов В.Е., Шишкин В.С. Динамика первоописаний видов млекопитающих на территории Российского государства за 250 лет // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Тр. Межд. совещ. М., 1996. С. 309–314.
  37. Состояние биологических ресурсов и биоразнообразия России и ближнего зарубежья (1988–1993 гг.). Приложение к Государственному докладу о состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1993 году. Экспериментальный выпуск. М.: Минприрода РФ – Внииприрода РФ, 1994. 71 с.
  38. Сохранение биологического разнообразия России. Первый национальный доклад Российской Федерации. Выполнение Россией обязательств по Конвенции о биологическом разнообразии / Под ред. А.М. Амирханова. М.: ГК РФ по охране окружающей среды – Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия», 1997. 202 с.
  39. Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86–98.
  40. Тьюки Дж. Анализ результатов наблюдений. М.: Мир, 1981. 693 с.
  41. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Мир, 1981. 328 с.
  42. Федоров В.Д., Левич А.П. Откуда берутся индексы разнообразия? // Человек и биосфера. М.: НМГУ 1980. С. 164–184.
  43. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 7–21.
  44. Biodiversity in Managed Landscapes / Azaro R.C., Jonston D.W (Eds). N-Y: Oxford Univ. Press, 1996.
  45. Cody M.L. Competition and the Structure of Bird Communities // Princeton – New York: Princeton Univ. Press, 1974.
  46. Diamond J.M. Assembly of Species Communities // Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. P. 342–444.
  47. Gaston K.J. Biodiversity: a Biology of Numbers and Difference. Oxford: Blackwell Science, 1998.
  48. Goetze D. Zur Biodiversität von Landschaftsausschnitten: Erfassung und Analyse der  $\gamma$ -Diversität mit Hilfe von Vegetationskomplexen // Phytocoenologia. 2000. B. 30 (1). S. 1–129.
  49. Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources. World Conservation Monitoring Centre. London: Chapman & Hall, 1992. 594 pp.
  50. Biodiversity: Measurement and Estimation / Hawksworth D. (Ed.). London: Chapman & Hall, 1995.
  51. Huston M.A. Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 681 pp.
  52. Hutchinson G.E., MacArthur R.H. A Theoretical Ecological Model of Size Distribution among Species of Animal // American Nature. 1959. V. 93. P. 117–125.
  53. Kempton R.A., Wedderburn R.W.M. The Measurement of Species Diversity // Nature. London, 1978. V. 262. P. 818–820.
  54. MacArthur R.H. Pattern of Terrestrial Bird Communities // Avian Biology. 1971. V. 1. P. 189–221.
  55. Evolution of Biological Diversity / Magurran A.E., May R.M. (Eds). N-

- Y: Oxford Univ. Press, 1999. 329 pp.
56. May R.M. Pattern in Multi-Species Communities // Theoretical Ecology: Principles and Applications. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1976.
  57. Mayr E. Evolution and the Diversity of Life // Cambridge: Harvard Univ. Press, 1976.
  58. Advances in Mapping the Diversity of Nature / Miller R. (Ed.). London: Chapman & Hall, 1994.
  59. Perlman D.L., Adelson G. Biodiversity: Exploring Values and Priorities in Conservation. Oxford: Blackwell Science, 1997.
  60. Pielou E.C. Ecological Diversity. New York: John Wiley, 1975.
  61. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives / Ricklefs R.E., Schluter D. (Eds). Chicago: Chicago Univ. Press, 1993.
  62. Rosenzweig M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995.
  - 63. Simpson G. G. Principles of Animal Taxonomy. N-Y: Columbia Univ. Press, 1961.**
  64. Southwood T.R.E. The Components of Diversity // Diversity of Insect Faunas. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1978. P. 19–40.
  65. Taylor L.R., Kempton R.A., Woiwod I.P. Diversity Statistics and Log-Series Model // J. Anim. Ecol. 1976. V. 45. P. 255–271.
  66. Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function / Vitousek P.M., Loope L.L., Anersen H. (Eds). N-Y: Springer, 1995. 228 pp.
  67. Whittaker R.H. Evolution and Measurement of Species Diversity // Taxon, 1972. V. 21. P. 213–251.
  68. Williams P., Humphrics C., Araujo M. Mapping Europe Biodiversity. London: Nat. Hist. Museum, 1999.
  69. Biodiversity. National Forum on Biodiversity (1986: Washington, D.C.) / Wilson E.O. (Ed.) Washington: National Academy Press, 1988. 520 pp.

## Раздел II. Разнообразие ландшафта и методы его измерения

[Обратно в содержание](#)

### Введение

Биологическое разнообразие определено в Конвенции, принятой в Рио-де-Жанейро как «вариабельность живущих организмов любого происхождения, включая наземные, морские и другие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются. Оно включает разнообразие внутри вида, между видами и экосистемами. Другими словами биологическое разнообразие – вариабельность всего живого на Земле. Оно обеспечивает человечество всем продовольствием, многими лекарствами и промышленными продуктами и обеспечивает человеческое благосостояние через экологические услуги. Биологическое разнообразие также обеспечивает региональные возможности развития и действует как источник вдохновения и культурной идентификации» [Гайд по Конвенции 1997].

Наиболее общепринятое понимание экологического разнообразия (ecological diversity) понятие более общее, несколько шире, а иногда трактуется как синоним биологического разнообразия, и связывается с двумя компонентами: видовое богатство, или разнообразие (variety), как число объектов разного сорта на единицу пространства или к общему объему выборки и как относительное обилие индивидуумов каждого сорта [Pielou, 1975; Magurran, 1988; Odum, 1989 и др.].

С наиболее общей точки зрения биологическое разнообразие может рассматриваться как «терминологический зонтик, для обозначения разнообразия природы, включающего в себя все виды животных, растений и микроорганизмов, экосистем и протекающих в них экологических процессов. При этом можно выделить три различных уровня: генетическое разнообразие, видовое разнообразие и разнообразие экосистем. Генетическое разнообразие есть сумма генетической информации, содержащейся в генах всех особей растений, животных и микроорганизмов, обитающих на Земле. Видовое разнообразие обозначает количество видов. К разнообразию экосистем относится количество разных местообитаний, биотических сообществ и экологических процессов...» [McNeely et al., 1990. С. 17].

Эти представления [ Уиттекер, 1980; Бигон и др.; Peet, 1974; Patil et al., 1979; Solomon, 1979; и др.] полностью соответствуют общей трактовке разнообразия У. Р. Эшби [1959], который вводит его через множество возможностей или различных классов объектов и вероятности принадлежности элемента соответствующему классу. У. Р. Эшби [1959] прямо связывает представление о разнообразии с теорией информации, а Р. Маргалеф [1992] определяет разнообразие как меру информации. С наиболее общих позиций понятие «разнообразие» вводится У. Р. Эшби в его известной книге «Введение в кибернетику». Им, в частности, сформулировано представление о «законе необходимого разнообразия» для замкнутых систем, определяющем функциональную роль разнообразия в системе регулирования и управления.

Если в биологии представление о разнообразии изначально связывалось с некоторыми фундаментальными особенностями жизни и ее организации, то в распространение его в науках о Земле первоначально носит чисто прагматический аспект охраны ценностей природы.

Представление о георазнообразии (geodiversity) и ландшафтном разнообразии (landscape diversity) формируются лишь последние 10 лет в связи с проблемами сохранения и использования среды. Можно утверждать, что понятие георазнообразия, особенно активно разрабатываемое географами Тасмании и Швеции, только входит в науку и лишь в самое последнее время на уровне программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» обсуждается включение его в критериальную систему выбора объектов территориальной формы охраны природы. Коротко георазнообразие (geodiversity) определяется как: диапазон (или разнообразие) геологического строения (bedrock), строения суши (geomorphology) и особенностей почвы, всего комплекса (assemblages), системы и процессов. Это краткое определение неявно включает гидрологические и климатические (атмосферные) процессы, постольку, поскольку они вовлечены в геологические процессы, рельеф суши и почвенные процессы [The Australian Natural Heritage Charter, 2002]. Более длинное и более явное определение дает Eberhard [2002]. Геологическое разнообразие включает свидетельства об истории Земли, прошлой жизни, экосистемах, среде и диапазоне современных процессов (биологических, гидрологических и

атмосферных), проявляющихся в породах, рельефе суши и почве.

Авторы обращают внимание на то, что единственная аналогия между георазнообразием и биоразнообразием в том, что оба отражают разнообразие явлений; вне этого самоочевидного подобия «никакие дальнейшие аналогии между детальным характером (природой) или работой биологических и геологических процессов не выражены или не подразумеваются». Впрочем другие разработчики концепции обращают внимание на то, что георазнообразие является основой биоразнообразия и ландшафтного разнообразия.

Другой уровень разнообразия, который обычно, в отличие от георазнообразия, включается в определение биоразнообразия – разнообразие ландшафта. Ландшафт, по авторам Белой книги [Research Priorities Revised White Papers, 1998, Разработка университетского консорциума географической информации (UCGIS) по проблемам пространственного анализа], – это собрание элементов, которое состоит из определенной совокупности видов растений, животных, абиотической страты типа горных пород, типов использования земли также, как культурных или сценических особенностей и социально-экономической и политической динамики. Граница ландшафта изменяется согласно используемому масштабу и цели исследования. Разнообразие ландшафтов есть их число в изучаемой географической области.

Часто ландшафтное разнообразие связывается с представлением о мозаике различных по свойствам пятен неправильной формы (patch), развиваемое в рамках ландшафтной экологии [Brussard, 2000]. (см. Приложение № 2).

Таким образом, в общем случае разнообразие можно трактовать как одну из форм отображения реального мира, при которой подразумеваются следующая схема: 1) окружающий мир воспринимается человеком как явления природы; 2) явления воспринимаются человеком через измеримые им переменные; 3) явления по тем или иным критериям сортируются в сознании человека в определенные более или менее однозначно соотносимые с ними образы или классы (кластеры), состояния явлений или диапазон их варьирования; 4) вводятся некоторые способы измерения или оценки, опирающиеся на подсчет числа классов, частоты их встречаемости или масштаба диапазона и распределения

переменных.

С другой стороны, всеобщность понятия разнообразия, безусловно, определяет какую-то его прагматическую значимость, интуитивно воспринимаемую большинством как важное свойство объектов, их активности и, в частности, используемых ими ресурсов и среды, создаваемой ими продукции.

## **Глава 1. Общие представления о разнообразии**

### **1.1. Что такое разнообразие? (Прагматический аспект)**

Чтобы содержательно использовать это понятие, необходимо в явном виде интерпретировать его фундаментальный и прагматический смысл.

Прагматический аспект разнообразия можно в наиболее полной форме воспроизвести на примере мозаики (как формы изобразительного искусства) и детского конструктора, (как модели любого инженерного сооружения). Мозаика и конструкторы состоят из деталей (patches), то есть множества дискретных, вполне различных элементов. Каждый элемент описывается некоторыми свойствами. В мозаике это три независимые переменные: цвет, размер, форма. В конструкторах число переменных, характеризующих детали, существенно больше, что, однако, не меняет сути дела.

Целевой функцией как мозаики, так и конструктора является создание некоторых осмысленных картин или конструкций, которые, так или иначе, несут некоторое прагматическое содержание. В известной игрушке – калейдоскопе эстетически осмысленные фигуры возникают случайным образом в результате симметричного отображения случайных пространственных сочетаний элементов мозаики в трех зеркалах. Художник, использующий изобразительные средства мозаики, создает полотна, воспроизводящие некоторые сложные образы и через эстетические эффекты, действующие на психическое состояние людей.

Очевидно, что сложность мозаичной картины, полнота отображения воспроизводимого объекта, ее эстетический эффект при всех прочих условиях зависит от разнообразия исходных деталей. Чем больше градаций цвета, чем больше градаций размеров и форм, тем с большей точностью можно из дискретных элементов

создать полотно с малоразличимыми границами, с полной цветовой гаммой переходов, с отсутствием незаполненных щелей или лакун. Из этого мысленно воспроизводимого эксперимента с полной очевидностью ясно, что чем больше исходное разнообразие мозаики или деталей в конструкторе, тем больше можно создать различных по сложности полотен и конструкций с различным функциональным назначением.

Итак, первый смысл разнообразия сводится к созданию возможностей для производства нового разнообразия конструкций (систем) разного целевого назначения. Отсюда вытекает высокий интерес к сохранению разнообразия любых свойств природы, как к сохранению возможностей человека создавать на их основе интересующие его конструкции. При этом само по себе разнообразие не гарантирует качество и функциональное назначение будущих продуктов, а лишь определяет возможность их синтеза.

Из этого примера вытекает еще одно важное отношение: разнообразие деталей порождает разнообразие конструкций, которые сами по себе могут рассматриваться как детали конструкций более сложного следующего уровня. (Например, слог – слово – фраза – абзац и т. д.) Из этих простых моделей с полной очевидностью вытекает иерархичность организации мета системы, конструируемой на основе исходного разнообразия атомарных элементов. При этом важно отметить, что разнообразие картин будет заведомо больше разнообразия свойств исходной мозаики. Таким образом, возможное разнообразие при переходе от одного уровня к другому при неограниченном числе деталей не уменьшается, а, напротив, увеличивается.

Если представить в качестве модели создание некоторой мозаичной картины, то становится очевидным, что востребованность элементов с различными свойствами будет не равновероятной. Так, например, деталей черного цвета, скорее всего, потребуется меньше, чем деталей с красными или голубыми оттенками (любой пользователь цветного принтера знает, что в картридже обычно первым исчезает зеленый цвет). Деталей очень больших размеров потребуется меньше, чем деталей средних или особенно мелких размеров. Деталей с относительно простой формой (треугольник, квадрат) – меньше, чем со сложной, полигональной. То же относится и к конструкторам. В них существуют типы

деталей, представленные в очень большом количестве, и некоторые детали, представленные всего двумя, четырьмя, восьмью штуками. Без этих редких деталей можно создать относительно простые конструкции, но нельзя создать сложные. Если бы все детали встречались равно вероятно, то возникали бы огромные неиспользованные остатки, создающие проблемы выбора деталей из очень большой их «кучи». В конечном итоге, какой бы набор деталей и по каким бы их свойствам ни рассматривался, всегда существует доминирующий и содоминирующий класс деталей, достаточно обычные, редкие, очень редкие и уникальные детали. Иначе говоря, детали по каждому свойству образуют ранговые распределения. Не равновероятность представительности, или нужды, в деталях разного типа можно считать, по крайней мере, эмпирическим фактом.

Но в данном случае может быть более интересно значение «редкостей». Без редкостей оказывается невозможным создать наиболее сложные конструкции. Если из конструктора утратить наиболее обычную деталь, то возможности конструирования изменятся очень слабо, но если утратить редкую деталь (например, одно колесо из 2, 4, 8), то создать целый тип конструкции будет невозможно.

Этот простой пример показывают глубокую прагматичность всех действий человека и человечества, направленных на сохранение редкостей. С примитивной, утилитарной точки зрения вызывает удивление и легко доказуема бессмысленность сохранения какого-то редкого вида, например тигра, какой-то пещеры, архитектурного памятника, полностью утратившего свой функциональный смысл и т. п. Все доводы о возможной собственной полезности этих объектов легко устраняются величиной затрат на их сохранение. Однако адаптивное поведение, исторический опыт человека заставляет его прилагать все усилия для сохранения редкостей, как для сохранения возможной сложности будущих конструкций.

Существует, по-видимому, еще один аспект важности сохранения редкости. При использовании любого конструктора его детали, так или иначе, теряются. У одного пользователя они теряются быстро, и конструктор теряет свою функциональную ценность. У другого, более аккуратного субъекта, с большей

полнотой контролирующего состояние объекта управления, редкости сохраняются долго. При этом, собирая рассыпанные детали, этот субъект в первую очередь обращает внимание на полноту сбора именно редкостей. Если рассматривать окружающий мир как конструктор, то редкости становятся важными индикаторами наших способностей сколь угодно длительного использования его разнообразия и, соответственно, собственного выживания. Отсюда следует, что способность сохранять редкости есть индикатор собственной жизнеспособности или, иначе говоря, устойчивости. Если эти простые демонстрации убедили читателя в функциональном смысле представления о разнообразии и, более того, в неизбежном существовании некоторых правил его организации (иерархичность, ранговость распределений разнотипных элементов), то его последующие действия с разнообразием станут более осмысленными и, самое главное, ответственными.

При всем этом возникает естественный вопрос: коль скоро разнообразие является столь общим понятием, то какие фундаментальные свойства мира оно отражает и как оно связано с другими фундаментальными представлениями об его организации, такими как энергия, действие, температура, давление и т. п.? Ответ на этот вопрос позволит рассматривать разнообразие вообще и в том числе ландшафтное и биологическое не как некоторый эмпирически воспринятый феномен, а как одну из физических переменных мировой системы, находящуюся в определенном отношении с другими фундаментальными переменными. Если такое рассмотрение возможно, то многие пространственно-временные изменения разнообразия и возможности использования его для обеспечения собственной устойчивости человеком могут быть описаны и представлены на основе общесистемных, фундаментальных, а не чисто эмпирических представлений.

## **1.2. Что такое разнообразие? (Термостатистическая и информационная основа)**

Прежде всего, даже из приведенных выше определений следует, что понятие разнообразия соотносимо с системами, рассматриваемыми как статистические ансамбли, состоящие из множества элементов (общее число элементов, количество их видов

(типов), число элементов каждого вида). Очевидно, что это есть термостатистический подход в восприятии мировой системы, при котором система рассматривается как ансамбль бесконечно большого или очень большого числа частиц (элементов) с разными свойствами.

В рассмотренном выше примере синтез каких-либо семантических конструкций, имеющих какой-то прагматический смысл, из исходной мозаики или конструктора осуществлял человек. Однако такие же и более сложные конструкции, например, кристаллы, минералы, горные породы, виды организмов и т. п., создает природа.

Соответственно, не важно, кем и какого класса элемент может быть случайным образом выбран из некоторого множества, важно то, что всегда существует неопределенность выбора, которая легко измерима. Неважно, кто осуществляет этот выбор, человек, животное, растение или вообще природа. Важно, что его результат уменьшает неопределенность и, соответственно, создает информацию. Под словом «выбор» в данном случае понимается не обязательно какой – либо активный целенаправленный процесс. Любое движение в пространстве-времени по некоторой, в том числе и случайной, траектории любой частицы подпадает под понятие выбора, и с этих позиций частица уменьшает априорно существующую неопределенность и получает информацию. Неопределенность движения в ансамбле частиц есть энтропия, и мера количества информации есть величина энтропии  $S$  [Хазен, 1998].

Энтропия и/или информация есть физическая, материальная переменная, в полной мере сопоставимая с физическими переменными, введенными Гиббсом (температура, фазовое состояние, химическое состояние, давление и объем).

На интуитивном уровне «понятию информация» можно поставить в соответствие понятие «условия среды». Хотя сами эти условия не участвуют в процессах вещественно-энергетических обменов, но они существенно влияют на их ход и величину диссипации вещества и энергии. В материальности «условий среды» трудно усомниться, а то что условия среды предоставляют возможность выбора конкретного ее состояния из множества существующих, позволяет ставить знак равенства между понятием

«условия среды» и информацией-энтропией. Таким образом, понятие «разнообразие» естественно и традиционно связывается с энтропией и информацией.

Энтропия (информация) как функции состояния системы определена отношением:

$$S = K \ln(\Omega),$$

где  $K$  – адиабатическая инварианта системы:

$\Omega$  – функция, описывающая число состояний (классов состояний), которые может принимать система, образованная многими элементами. Применительно к языку,  $K$  – есть средняя длина слова,  $\Omega$  – длина алфавита.

Число возможных состояний функционально связано с вероятностью  $p_i = n_i/N$ , где  $n_i$  – число элементов класса  $i$ ;  $i = 1, 2, 3, \dots, m$  [Хазен, 1998].

Поэтому определение энтропии через вероятность состояний есть:

$$S = -K \sum \ln p_i$$

Используя содержательные комбинаторные представления, можно ввести энтропию, нормированную относительно объема системы  $N$  [Трайбус, 1970; Левич, 1978, 1980, 1982; Хазен, 1998].

Разнообразие всех комбинаций есть:

$$\Omega = n_1! n_2! n_3! \dots n_m!$$

Используя формулу приближения Стирлинга, получаем:

$$\ln(\Omega) = S/K = N \ln(N) - \sum n_i \ln(n_i).$$

Инвариантной мерой энтропии, или информации, не зависящей от числа элементов  $N$  в системе, будет

$$H = -K \sum p_i \ln p_i.$$

Если система находится в области равновесия и вектора, скорости, описывающие ее динамику, сколь угодно близки нулю, что соответствует условию минимума производства энтропии, то можно определить соотношение между важнейшими параметрами термостатики.

Поиск экстремума функции энтропии, отвечающей состоянию равновесия, осуществляется методом варьирования Эйлера – Лагранжа при условиях

$dH=0$ ,  $\sum p_i = 1$  и  $\sum l_k(i) p_i = L_k$ ,  $l_k(i)$ ,  $k = 1, 2, 3, \dots, n$  – функция, отображающая отношение  $i$ -класса объекта к свойству. В примере с мозаикой  $k$  свойство – это цвет и форма мозаики, в классической

термостатике – это энергетические уровни, в экологической интерпретации – это отношение  $i$ -вида к  $k$  ресурсу, в ландшафтоведении  $k$  – это термодинамические переменные, гравитационное поле, живое вещество, или компоненты ландшафта.

Сумма  $\Sigma$  берется по классам  $i=1,2,3,\dots,m$ .

Тогда  $L_k$  в примере с мозаикой – это объем, создаваемый  $k$  – свойствами из  $m$  – переменных, описывающих мозаику, энергию системы в термостатике, общий объем  $k$ -ресурса, доступного одной особи в экологии, объем пространства  $k$  – переменной, отображаемый в точке на поверхности Земли.

При этих условиях

$$p_i = \mu \exp(-\Sigma \lambda_k L_k(i))$$

вероятность принадлежности элементов системы классу  $i$  есть ранговое распределение элементов по  $i$ -классам  $p_1 > p_2 > p_3 > \dots > p_m$ , и  $p_1 = \mu$

Инвариант разнообразия и информации:

$$H = -\ln \mu + \Sigma \lambda_k L_k$$

Таким образом, инвариант разнообразия в общем случае есть функция общей энергии системы ( $\Sigma \lambda_k L_k$ ), объема доступных ресурсов, совокупного действия (энергией) всех глобальных переменных.

Следовательно, в любом случае разнообразие как энтропия связано с энергией, и чем больше энергия, тем больше энтропия. Параметр  $\lambda_k$  можно трактовать как меру эволюционного совершенства системы [Левич, 1978], и он вполне естественно связан со временем А. М. Хазен [1998]. Чем более эволюционно совершенна система, тем более полно используется «ресурс – энергия» и тем больше разнообразие. Отсюда же следует рост равновесного разнообразия в процессе эволюции системы.

Очевидно также, что разнообразие есть функция числа видов ресурсов  $k$ , то есть размерности пространства. Размерность пространства может изменяться в процессе эволюции. В эволюционных масштабах времени размерность пространства может расти.

Параметр  $\mu$  и сумма ( $\Sigma \lambda_k L_k$ ), описывающая среду системы и ее эволюционное совершенство, может изменяться не только во времени, но и в пространстве. Их изменение в пространстве определяет географические закономерности изменения

разнообразия.

При условии равновесия и примерной равномогности всех типов  $k$ -ресурсов, ранговое распределение преобразуется в классическое уравнение термостатики

$p_i = \mu \exp(-\lambda i)$  – ранговое распределение Гиббса в термостатике или Мотуморы в экологии, при условии линейной зависимости состояния системы от ресурса;

$p_i = \mu \exp(\lambda \log(i)) = \mu i^{-\lambda}$  – ранговое распределение Ципфа, при нелинейной зависимости от ресурса;

$p_i = \mu \exp(\lambda \log(a+i)) = \mu (a+i)^{-\lambda}$  – распределение Ципфа – Мандерблота где  $a$  – число «пустых» состояний с неиспользуемым ресурсом;

$p_i = \mu \exp(\lambda \log \log(i)) = \mu \log i^{-\lambda}$  – распределение Макаурта «разломанной палки» в при дважды логарифмической зависимости от ресурса.

Таким образом, в зависимости от типа отношения к ресурсу, реализуемы различные модели распределений. Огромный опыт построения ранговых распределений по реальным данным показывает, что чаще всего ранговые распределения видов в сообществе описываются распределением Ципфа.

Используя некоторые простые преобразования, для условия равновесия можно определить зависимость числа классов от общего числа элементов  $N$ . Построим эту зависимость для распределения Ципфа. Для этого напомним, что

$$p_i = n_i / N,$$

где  $n_i$  – число элементов в классе (ранга)  $i$ ;

$N$  – число элементов, включенных в выборку.

Естественно допустить, что самый маленький последний класс  $i = m$  состоит из ограниченного числа элементов, а в пределе – из одного элемента. Если, например, рассматриваются ранговые распределения видов, то по общепринятым представлениям популяция теряет устойчивость при  $n_m = 200$ , реально же существуют популяции, состоящие из 20 – 30 особей. Очевидно, что шансов выжить у таких популяций мало, но все-таки они могут быть приняты как минимальное значение  $n_m$ .

С учетом вышесказанного можно записать:

$$n_i = N \mu i^{-\lambda}.$$

Обозначим  $i = m$  как  $Sp$ . Тогда  $Sp$  – самый редкий вид, или в

общем случае класс, а  $n_m$  — const — константа.

Простые преобразования сводятся к следующему:

- 1)  $\ln(\text{const}) = \ln(\mu N) - \lambda \ln(Sp)$
- 2)  $\ln(Sp) = (1/\lambda)(\ln(\mu N) - \ln(\text{const}))$
- 3)  $Sp = ((\mu/\text{const})N)^{1/\lambda}$ ,  $1/\lambda = z$ .

Число особей  $N$  в некоторой выборке может быть представлено через плотность особей на единицу площади. Тогда  $E_n$  — математическое ожидание численности на единицу площади. Если обозначить площадь как  $A$ , то  $N = E_n A$ . Таким образом получаем известную зависимость «число видов — площадь»:

$$Sp = ((\mu/\text{const})E_n A)^z,$$

заменив  $((\mu/\text{const})E_n)^z$  на  $b$ , получаем традиционную запись:

$$Sp = bA^z.$$

Зависимость числа вида от площади может рассматриваться как эмпирический закон. Его теоретическое обоснование пытался дать Ф. Престон [1962]. Однако его логическая конструкция весьма сложна, а вывод зависимости, вытекающей из термостатики, впервые показанный А. П. Левичем [1978] абсолютно прозрачен и нагляден.

Однако он имеет более общее значение, чем описание зависимости числа видов от площади. Численность особей на единицу площади  $E_n$  всегда есть функция ресурсов и условий среды, что позволяет в общей форме представить фундаментальную зависимость числа видов от ресурсов. На основе очень многих измерений установлено, что чаще всего  $z \sim 0.26$  и изменяется от 0,11 до 0,73. Чем выше значение  $z$ , тем полнее ранговое распределение и при тех же условиях среды больше число видов ( $Sp$ ). В термостатике параметр  $z$  называется темперой и определяет температуру и эволюционный уровень системы. Таким образом, в ходе эволюции при росте эволюционного совершенства системы ее температура выше. Обычно в горных условиях значение  $z$  выше, чем на равнинах. Чаще всего этот факт трактуется как эффект влияния разнообразия горных местообитаний. Однако эта трактовка не может рассматриваться в качестве единственной. Столь же естественно полагать, что в горных условиях время течет быстрее и эволюционное совершенство за счет ограничения пространственных обменов и, соответственно, диссипации информации в ньютоновской шкале времени течет быстрее.

Однако значение зависимости «число видов — площадь» шире. Оно описывает связь между числом классов любой системы и объемом выборки и, соответственно, площади. Оно справедливо и при подсчете классов сообществ на заданном уровне классификации, классов экосистем и классов ландшафтов.

В любом случае число классов при корректном их определении есть функция не только площади, но и мощности среды, или эволюционного времени развития системы.

Прямой вывод из отношений, вытекающих из термостатики, фундаментальной эмпирической зависимости «число видов — площадь», позволяет утверждать, что разнообразие любых свойств биogeосферы есть ее физическая энтропия — информация.

Как и для классических моделей термостатики, для этой системы может быть введено понятие температуры, свободной энергии, объема, давления, работы.

Сходные отношения можно получить из закона пропускной способности канала связи в теории информации К. Шенона [1959] или из закона необходимого разнообразия У. Р. Эшби.

В этом случае подразумевается, что система, состоящая из множества элементов, получает информацию из среды, или из среды на нее действует сигнал мощностью  $P$ .

Мощность есть нечто иное, как дисперсия или, приближенно, амплитуда сигнала. Предполагается, что в последовательности каких-либо символов в сигнале имеется некоторый порядок, и система, воспринимая сигнал, должна его воспроизвести с минимумами ошибок. Ошибки возникают в силу того, что в канале связи между средой и системой неизбежен шум. Можно полагать, что система любой природы должна адекватно декодировать сигнал, чтобы сохранить себя (быть устойчивой, находиться в равновесии) в заданных условиях среды. Если ей это не удастся, то ее поведение становится неупорядоченным, и она разрушается.

Скорость передачи информации, или разнообразия,

$$C = w \ln(1 + P/N),$$

где  $w$  — полоса частот.

Очевидно, что это выражение мало отличается от  $S = K \ln(\Omega)$ , и это сходство не является случайным. Закон пропускной способности канала связи выводится также для статистического ансамбля с нормальным распределением и конечной дисперсией  $P$ .



Полоса частот выводится из теоремы отсчета Вудворда – Кательникова, доказывающей, любая непрерывная функция воспроизводима, если на каждое ее колебание, или гармонику, приходится не менее двух измерений-отсчетов.

Соответственно, частота  $w_i = 1/T_i$ , где  $T_i - i$  = период колебаний,  $T$  – время и/или пространство. Очевидно, что чем больше длина периода колебания некоторой функции на входе, тем меньше частота. Вообще же сигнал существует в том, и только в том, случае, если происходят колебания с некоторой амплитудой, отличающие нечто от неизменного фона. В общем случае, когда на всех гармониках амплитуда колебаний одинакова, то говорят о хаосе, или белом шуме. Соответственно, полоса частот  $w$  в общем случае включает в себя все частоты от нуля до  $w$ . Таким образом, если  $P$  – длина алфавита для дискретного случая передачи информации, то  $w$  – длина слова, принимаемого системой за единицу времени.

Если рассматривать любые системы воспринимающими среду вне зависимости от их физической природы, то их разнообразие «С» есть прямая функция ее разнообразия.

Естественно утверждать, что наблюдаемо, и в конечном итоге существует только то, что динамически устойчиво, хотя бы на очень небольшом интервале пространства – времени.

Если полагать, что система, воспринимающая сигнал, есть некоторый статистический ансамбль, состоящий из множества элементов, то ее устойчивость есть функция выживания этих элементов и того, насколько адекватно реагирует система как целое на ансамбль сигналов, поступающих из среды. Ошибки в декодировании сигнала могут приводить к гибели отдельных элементов, к разрушению взаимодействий между ними и к неадекватному поведению всей системы. Ошибки могут накапливаться. Ошибка одного элемента может влечь за собой ошибки других, что в конечном итоге будет приводить к разрушению всей системы.

Ошибка есть функция полосы частот  $N = N_0 w$ , где  $N_0$  – шум на единицу полосы частот. Попросту говоря, чем больше полоса частот, тем больше шум.

Соответственно,  $C = w \log(1 + P/wN_0)$ .

Таким образом, одним из способов повышения устойчивости есть уменьшение полосы частот, то есть снижение шума. Однако это

автоматически приводит к уменьшению скорости передачи информации, что уменьшает разнообразие системы и также может приводить к потере устойчивости. Следовательно, можно полагать, что при заданной мощности среды существует некоторая оптимальная полоса частот, при которой разнообразие, генерируемое системой, достаточно для обеспечения ее устойчивости.

Если устойчивость – выживание есть единственное условие наблюдаемости и существования любого материального объекта, то он должен варьировать полосой частот своего «приемника» так, чтобы воспринимать необходимое и достаточное разнообразие для обеспечения своей устойчивости.

В этом допустимом диапазоне могут устойчиво существовать  $m$  систем со скоростью воспроизводства информации  $C_i$  при полосах частот  $w_i$ . При этом полоса частот всей большой системы есть

$W = U w_i$  – объединение частот всех подсистем.

Если эти подсистемы имеют сходную физическую природу, то можно полагать, что чем уже полоса частот, тем меньше размеры систем, то есть они содержат меньше элементов, чем те которые имеют широкую полосу частот.

Тогда получаем, что размер системы есть функция частоты  $n_i = f(w_i)$ . Вид этой функции можно определить исходя из того же требования динамической устойчивости. В соответствии с теорией линейных колебаний между взаимодействующими системами не возникает резонанса, если их частоты не совпадают и соотносятся как:

$$\rho = w_i/w_{i+1}.$$

Обычно  $\rho$  лежит в диапазоне 1,5–2.

Тогда, если  $w_{\max}$  максимально допустимая полоса частот, которую обозначим как  $w_1$ , то

$$w_2 = w_1/\rho, w_3 = w_1/\rho^2, \dots, w_i = w_1/\rho^{(i-1)}.$$

Таким образом, получаем ранговое распределение полос частот и размеров систем, тождественное распределению Гиббса:

$$n_i = n_1 a^{(i-1)}, \ln(n_i) = \ln(n_1) + (i-1) \ln(a), a = 1/\rho, a < 1.$$

Записав  $\ln(b) = \ln(n_i) - \ln(a)$ , получаем

$$n_i = b \exp(i \ln(a)) \text{ или } n_i = b \exp(-\lambda i).$$

Так как общее число элементов в большой системе равно  $N$ , то

$$p_i = n_i/N,$$

$$\mu = b/N \text{ и} \\ p_i = \mu \exp(-\lambda i).$$

Возможная пропускная способность системы, состоящей из  $m$  подсистем с общей полосой частот  $W$ , больше той, которую могла бы иметь одна система с максимально возможной в заданных условиях полосой частот  $w$ . Увеличение пропускной способности происходит в результате снижения уровня ошибок:

$$N = N_0 \sum \ln w_i.$$

Если допустить, что  $w_i = W/k$ , где  $k$  – число подсистем, то при достаточной мощности сигнала существует такое число систем  $k$ , при котором

$$\ln(W) > k \ln(W) - k \ln(k).$$

Неравенство выполняется при условии  $k > W$ . Так как максимальная частота равна 0.5 (частота Найквиста), то это условие выполняется при любом числе подсистем. Более того,

$$\sum \ln w_i < k \ln W - k \ln k.$$

и при ранговом распределении частот шум существенно меньше, чем при их равенстве.

Используя модель линейных колебаний в рассмотренных преобразованиях, получаем аналог распределения Гиббса. Если использовать модель нелинейных колебаний, то получим распределение Ципфа и бо́льшую общую пропускную способность системы.

Информационный подход к проблеме синтеза разнообразия полезен тем, что из него прямо вытекает относительная дискретность линейных размеров подсистем, средние размеры которых описываются непрерывной функцией. Таким образом, непосредственно из простых отношений выводится представление о непрерывно-разрывных множествах, иначе о фракталах.

Важно, что, опираясь на необходимость максимизации устойчивости, получаем множество различных систем, или элементов, принадлежащих к одному классу.

Приращение пропускной способности системы, состоящей из многих подсистем, определяется соотношением  $\sum w_i - U w_i$  (разностью между прямой суммой полос частот и их объединением). Разность равна нулю, когда полосы частот подсистем не пересекаются. С ростом пересечения увеличивается, с одной стороны, общая полоса, но, с другой увеличиваются взаимно помехи,

что приводит к снижению общей пропускной способности.

Это противоречивое соотношение приводит к зависимости пропускной способности системы от ее энтропии, так что

$$C/\ln(P) = aH(1-bH) -$$

нормированная к мощности пропускная способность есть параболическая функция разнообразия. Так как энтропия есть сама по себе функция от мощности сигнала  $P$ , то инвариантом связи пропускной способности с разнообразием системы является выравненность  $E = H/\ln(m)$ , и в более общей форме можно записать:

$$C/\ln(P) = aE(1-bE),$$

и производная  $d(C/\ln(P))/dE = a - 2bE$ .

Максимум пропускной способности достигается при  $E = a/2b$ . Обычно  $E = 0.31$ .

Устойчивость каждой из подсистем тем больше, чем больше их независимость друг от друга и меньше риск резонанса. Бо́льшая независимость обеспечивается, в частности, нелинейностью систем, когда амплитуда их колебаний есть функция частоты.

Вторым механизмом повышения общей пропускной способности является использование нескольких независимых ресурсов [Абросов, 1988] или воздействий, что с формальных позиций то же, что и разделения пространства ресурсов по спектру независимых колебаний. В целом же, чем совершенней система, тем больше ее общая пропускная способность.

Из закона о пропускной способности канала связи следует, что эволюция систем во времени должна идти в направлении роста специализации подсистем как средства повышения их устойчивости. Однако в пределе узкоспециализированные системы при флуктуации мощности сигнала могут терять устойчивость и элиминироваться. Применительно к биологическим системам, узкоспециализированные объекты в результате малых возмущений, возникающих при их взаимодействии, могут терять устойчивость.

Итак, используя две модели синтеза разнообразия, получаем как необходимость:

- 1) зависимость разнообразия от мощности среды;
- 2) неизбежное направление эволюции подсистем в сторону увеличения их специализации;
- 3) направление эволюции систем в область более полного использования мощности сигнала из среды (ресурсов среды) и

синтеза большего разнообразия;

4) неизбежную фрактальность систем любой природы.

При обоих подходах эти следствия вытекают из единственного условия: «наблюдаемо и существует то, что устойчиво, хотя бы на ничтожно малом интервале пространства–времени», и любая система в результате случайных преобразований, получившая большую устойчивость, более наблюдаема и в эволюционном смысле более прогрессивна. Повышение устойчивости есть увеличение памяти и неизбежно собственной информационной сложности. Неизбежность закрепления во времени и пространстве «более устойчивого» создает при относительной дискретности систем направленность эволюции и видимость существования цели.

### 1.3. Иерархическая организация природы

Факт иерархической организации любой наблюдаемой системы очевиден и не требует комментариев. Более важно рассмотреть механизмы возникновения иерархии и ее связи с разнообразием.

Общей основой всех построений является все тот же критерий динамической устойчивости элементов и формирования на этой основе памяти, определяющей возможности дальнейших преобразований.

В основе синтеза иерархии на любом ее уровне лежит случайное движение во времени и пространстве, то есть хаос. Из хаоса возникает порядок на основе очень простого соотношения, вытекающего из теории информации [Оливер, 1958].

Вероятность того, что чисто случайный источник создает сообщение (т. е. последовательность с надлежащей статистикой), составляет для большой длины сообщений  $n$

$$p = 2^{-n(\log m - H)},$$

где  $m$  – длина алфавита;  $H$  – энтропия.

Если имеем дело с хаосом, то можно полагать распределение нормальным, и разность в скобках заметно больше нуля. При очень большой длине сообщений вероятность появления осмысленных последовательностей чрезвычайно мала, но при ограниченном интервале пространства – времени, в котором происходят реальные взаимодействия, вероятность существенно больше 0.

В результате на заметном интервале пространства – времени возникают относительно локально стационарные структуры, или

информация, и между элементами возникают сильные взаимодействия. Каждый элемент имеет собственные колебания, пропорциональные в простейшем случае его массе. Два элемента с близкими частотами колебаний вступают в резонанс и начинают обмениваться энергией. Если их собственные колебания попадают в противофазу, то элемент А притягивает В, когда тот удаляется от него, а В отталкивает А, когда приближается к нему. Между элементами возникает отрицательная обратная связь, и такая новая система на некотором интервале времени оказывается устойчивой.

Если колебания синхронны, то между элементами устанавливается положительная обратная связь. Они взаимно усиливают амплитуду собственных колебаний и с высокой вероятностью разбегаются в пространстве. Такая структура в среде, не накладывающей никаких ограничений на взаимодействия, оказывается неустойчивой.

Но, так или иначе, на первом этапе взаимодействия существует вероятность возникновения относительно устойчивых пар. Если полагать, что массы элементов имеют нормальное или ранговое распределение, то могут возникать на той же основе новые комбинации устойчивых троек элементов (один элемент больше двух взаимосвязанных), четверок элементов (две взаимодействующие пары) и т. п.

Итак, возникает иерархическая система в первом приближении, напоминающая синтез элементарных химических соединений.

Области локальной устойчивости возникают как результат взаимодействия элементов, но в конечном итоге некоторые из них, достигшие определенной сложности, становятся «средой» для других, через свои относительно медленные собственные колебания в равновесном режиме определяя траектории их движения.

Так как в системах, состоящих из нескольких обменивающихся действием (энергией) элементов, всегда существует некоторое запаздывание, то их совместные колебания оказываются нелинейными, и они порождают воздействия в широком, но дискретном диапазоне частот. Этот эффект в еще большей степени увеличивает разнообразие возможных взаимодействий и объединений. В результате из начального хаоса возникает порядок, и соответственно из хаоса возникает информация как мера порядка. При этом устойчивость различных комбинаций может быть весьма

различна, и те из них, которые более устойчивы, содержат в себе всю память о прошлом. Эта память может определять их будущие взаимодействия. «Комки», образованные многими частицами, имеют некоторую внутреннюю иерархию, определяющую силу внутренних связей. Однако вследствие взаимодействия с окружающей их средой может существовать некоторый предельный размер, при котором сигналы, проходящие через «комки»-систему, постепенно в результате чисто случайного шума гасятся, и удаленные элементы системы не испытывают действия друг на друга. Комок теряет устойчивость и распадается на части. Его распад подобен распаду снежного кома. Обычно ком разваливается на две неравные большие части и несколько мелких. Но при этом каждая из этих частей содержит информацию о структуре породившего ее большого кома. В результате получаем прямой аналог простейшего размножения путем деления.

Возникшие в результате распада системы могут стать новыми ядрами роста, определяя свою траекторию движения и траектории движения своих соседей. Во всех случаях сохраняются фундаментальные свойства термостатистического ансамбля, и больших «систем» (будем с этого момента говорить о системах) будет существенно меньше, чем средних и мелких. Системы могут образовываться по иерархической схеме (взаимодействующие пары), и каждой паре ставится в соответствие больший по размерам третий элемент. Две такие тройки взаимодействуют как самостоятельные частицы, так что в конечном итоге система становится иерархически организованной по основанию три. При этом верхний уровень синхронизирует колебания нижних, а нижние поддерживают колебания верхнего. В результате возникает нечто, напоминающее систему управления. Такие структуры обладают еще большей устойчивостью и памятью. Если говорить о терминах ошибок, то вероятность ошибки во взаимодействиях (случайные потери в ходе необходимой синхронизации) минимальна при парном взаимодействии, она заметно растет при взаимодействиях в тройках и становится уже очень большой, хотя и отличной от единицы при взаимодействии 7 частиц. Точно так же и число иерархических уровней в рамках одной системы управления обычно не может быть больше 7. Это соотношение, в частности, отражается в следующем факте иерархии: сельский округ (муниципалитет),

район (город), область, страна, мир. Это всего пять иерархических уровней. Могут быть и промежуточные уровни типа региональных союзов государств, или регионов, но число иерархических уровней в системе управления обычно не превышает 7. Соответственно иерархическая управленческая система ведет себя как целое и как целое может включаться в новую систему иерархии или более примитивную систему конгломерации.

Если на первом этапе эволюции положительная обратная связь приводила к отталкиванию элементов или взаиморазрушению систем, то в некоторой достаточно сложной среде возникают условия, при которых синхронные колебания и положительный контур обратной связи становятся основой их устойчивости. Это происходит, когда системы находятся в очень широком спектре колебаний, способных разрушить каждую из них. Тогда две частицы или подсистемы, связанные друг с другом положительным контуром связи, поддерживают траектории движения друг друга, и такие частицы противостоят резонансам, порождаемым средой. Фактически же они становятся способными накапливать действие и, соответственно, энергию. Накопление энергии или действия наиболее эффективно при определенном наборе комбинаций внутренних взаимодействий. Такая система должна иметь более строгий порядок и, обладая широким спектром колебаний, становится способной к более разнообразным формам взаимодействий с окружением. В частности, имея энергию для автономного движения, они более устойчивы в слабых полях взаимодействий на условной «периферии» статистического ансамбля. Так как исходное пространство трехмерно, а в месте со временем четырехмерно, то может возникать, по крайней мере, четыре формы независимых движений, каждая из которых может рассматриваться как «ресурс». Каждая система, по условию максимизации устойчивости, должна осуществлять движение, в основном, по одной из координат, испытывая дополнительные флуктуации по другим. Это создает дополнительные возможности для синтеза систем на основе положительного контура связи. Каждая из систем в паре ориентирована на действия по собственной координате, а их соединение и положительный контур связи позволяет им поддерживать друг друга за счет обмена энергией от разных ресурсов. Устойчивость таких пар естественно повышается.

На их основе вновь генерируются «конгломераты» и системы управления.

Однако потенциально различных источников разнообразия больше чем четыре. Системы, частоты колебаний которых различаются более чем в два раза, заведомо порождают независимые переменные для других систем и могут становиться основой для возникновения их коалиций, способных поддерживать свою структуру даже в агрессивной, разрушающей их среде. Как только системы становятся способны накапливать энергию (в общем случае информацию), они становятся способными к самовоспроизводству. Попадая в благоприятные локальные условия многомерной среды, то есть в область равновесия, когда на них не действуют или слабо действуют разрушительные внешние колебания, они через вовлечение в себя комплементарные им действия (ресурсы среды) накапливают энергию и информацию. Так как емкость их структуры ограничена, то при определенных условиях они делятся на части и активно размножаются. Порождая себе подобных, они разрушают собственную область равновесия и переходят в активный (неравновесный) режим с неизбежным поиском новых ресурсов и устойчивых конфигураций. Находя новые устойчивые комбинации с сохранением памяти о прошлом, они извлекают порядок из хаоса на новом энергетическом уровне и становятся устойчивыми в более широком диапазоне среды. Поддержка этой устойчивости требует большего внешнего действия (энергии и ресурсов), и это неизбежная плата за повышение устойчивости. Второй вариант развития в области равновесия – повышение устойчивости за счет специализации (уменьшение полосы частот). Он возможен при избытке энергии и стимулируется функцией максимизации устойчивости каждого элемента системы не в пространстве, как в первом случае, а во времени. Такая специализация в какой то степени связывается с упрощением структуры, потерей некоторых элементов памяти системы, что в пределе ведет к автоматической потере их устойчивости.

Системы, организованные на основе, в первую очередь, положительных обратных связей, способны активно извлекать информацию из среды и расширять свою память и устойчивость. Более того, они способны, становясь на значительном интервале пространства времени существенно независимыми от внешних по

отношению к ним систем, сами по себе увеличивать размерность пространства, расширяя возможности поиска новых устойчивых структур.

Эта несколько упрощенная схема эволюции сама по себе иерархична, но каждый уровень ее иерархии содержит свою внутреннюю иерархическую структуру.

Переход от простой системы множества конгломератов к системам, организованным на основе положительных контуров связи, приводит к образованию взаимодополняющих пар, на основе которых возникают аналогичные пары, но более высокого уровня. Системы конгломератов, образованные как агломерация на основе систем-частиц, конкурирующих друг с другом и стремящихся в пространстве и времени найти свою локальную область равновесия, способны преобразоваться на основе положительной связи в содружества, коалиции, симбиотические образования с иерархической организацией. Такие образования становятся тем, что принято называть «целым». На всех этапах их саморазвития из хаоса извлекается информация, то есть структура и порядок.

В принципе модель пропускной способности канала связи в теории информации в равной мере приемлема для описания как разнообразия внутреннего строения, так и разнообразия иерархической организации.

Точно так же можно утверждать, что разнообразие иерархической организации ограничивается мощностью среды и является функцией времени. При этом понятие среды выступает как локальное для конкретного пространственно-временного интервала, так и как бесконечное. В последнем случае оно не теряет смысла, а постулирует лишь саморазвитие через движение.

А. М. Хазан[2000] предлагает рассматривать для каждого уровня иерархии, сочетающего в себе целостные частицы и их термостатистические отношения, свой адиабатический инвариант  $K$  (например, постоянная Планка). С точки зрения теории информации, это есть средняя длина «слова». Переход на новый иерархический уровень ведет к увеличению средней длины слова (например, слог – слово – фраза – абзац). Если в рамках своего иерархического уровня система стремится к равновесию, минимизируя производство энтропии (принцип И. Пригожина), переход на другой иерархический уровень с синтезом новых частиц

связан с выходом в неравновесную область с минимумом энтропии, но максимум ее производства и соответственно с приобретением новой информации. Новая информация приводит к возникновению на новом иерархическом уровне нового адиабатического инварианта (K).

Энтропия иерархической организации есть

$$S(K) = \chi \ln(K),$$

где с информационной точки зрения K становится аналогом мощности сигнала P для локального иерархического уровня.

Если общая функция скорости синтеза разнообразия в терминах канала связи

$$C_w = w \ln(1 + P/N) \text{ и}$$

$$S(K) = \chi \ln(1 + TK),$$

где K может рассматриваться как иерархическая мощность среды, а T – время эволюции, то

$$w = \chi \ln(1 + T_\chi K),$$

и общий синтез информации описывается как

$$C_w = \chi \ln(1 + T_\chi K) \ln(1 + P/N).$$

То есть на более высоких эволюционных уровнях скорость синтеза разнообразия неизбежно выше, чем на более низких, и структуры имеют более высокую сложность.

С другой стороны, приращение разнообразия, выраженное в логарифмической форме при переходе на более высокие иерархические уровни, уменьшается.

Принципиальным эволюционным скачком является переход к системам, способным активно аккумулировать энергию и воспроизводить себе подобных. При этом в таких системах сохраняется память об устойчивых прошлых состояниях. Эта память ограничивает набор устойчивых сочетаний и, соответственно, возможные траектории преобразований. Подобие преобразований систем в конгломерате во многом может определяться известным эффектом «синхронизации мод» их собственных колебаний.

Увеличение разнообразия в процессе эволюции справедливо как для биологических, так и абиотических систем. Это увеличение происходит в результате сохранения разнообразия, созданного прошлыми процессами, наложением на него разнообразия более поздних и современных процессов. Геологические тела, созданные на разных этапах эволюции, так и или иначе проявляют свои

свойства в строении современной поверхности и в существующем разнообразии условий среды. Более высокие пространственно-временные уровни организации поверхности Земли имеют большее разнообразие, чем нижние. Само же возникновение этих уровней, как и в общем случае, может быть объяснено неизбежностью одновременных независимых движений в широком спектре частот.

#### 1.4. Разнообразие и функционирование

Функционирование обычно соотносится со способностью системы осуществлять полезную работу, то есть оказывать некоторое действие на свое окружение. Для биологических систем функционирование связывается с чистой биологической продукцией. Общая продукция составляет сумму чистой продукции и затрат на основной обмен или на поддержание собственной структуры за единицу времени.

Для термодинамических систем тем больше действие, чем далее удалены они от области равновесия. Система в области равновесия обладает максимумом энтропии и минимумом действия.

Мерой способности к действию, или мерой преобразования, является H – энтропия Кульбака [Стратанович, 1985], величина которой может быть получена через сравнение равновесного рангового распределения системы с реальными. В частном случае могут быть введены локальные меры оценки отклонения реального состояния от области равновесия.

Так как в любом случае переход в ходе эволюции от нижнего иерархического уровня к верхнему приводит к росту устойчивости, определяемому более сложной структурой, то удельные затраты энергии (действий) на поддержку структуры с каждым иерархическим уровнем увеличиваются. При этом затраты на поддержку всей системы увеличиваются непропорционально увеличению ее размеров. Во всех случаях действует аллометрическая зависимость диссипации энергии

$$E_d = aM^b,$$

где M – масса;

a – диссипация энергии на единицу веса в единицу времени,

b < 1 – параметр, часто трактуемый как отношение поверхности к объему и обычно приравнивается к 0,75.

Очевидно, что это эмпирическое соотношение есть нечто иное,

как другая форма записи информационного соотношения, в котором мощность сигнала определяется массой:

$$C_d = \ln(E) = \ln(a) + b \ln(M) = b(\ln(a)/b + \ln(M)) = b \ln(a^{\frac{1}{b}} M).$$

Если положить, что шум  $N = a^{\frac{1}{b}}$ , что точно соответствует смыслу диссипации, то получаем:

$$C_d = b \ln(M/N).$$

В последнем выражении не хватает в скобках только единицы, определяющей минимальный допустимый уровень мощности сигнала. Таким образом, удельная диссипация энергии есть не более как шум в степени  $-b$ , то есть в полосе частот  $b$ .

Можно полагать, что шум тем больше, чем больше информации приходится преобразовать системе для поддержки своей устойчивости. Рост структурной сложности есть логарифмическая функция от времени ( $t$ ), затраченного от начала эволюции ( $T$ ) до времени формирования иерархического уровня – возраста ( $A$ ):

$$t = T - A \text{ и } \ln(N) = w \ln(T - A).$$

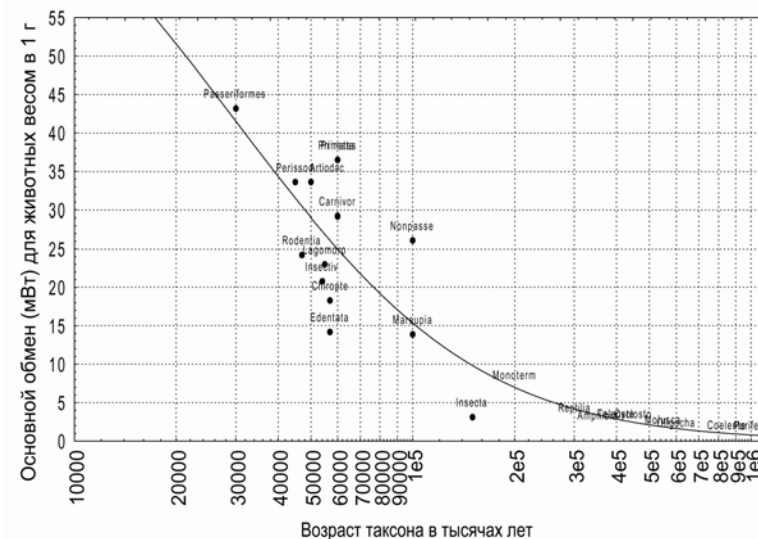
Полоса частот  $w$  в случае инвариантности отношений очевидно должна быть равна  $1/b$ , то есть  $3/2$  ( $b = 0.75$ ). На рис. 1 показана эмпирическая зависимость удельного основного обмена ( $a$ ) как функции возраста таксона животных. Константа в показательном уравнении без учета знака равна 1,488, что неотличимо от ожидаемого значения 1,5.

Таким образом, эмпирический коэффициент точно отвечает предположениям, вытекающим из теории иерархических преобразований. Платой за повышение устойчивости является степенной рост удельной диссипации. Но при этом структурные преобразования при переходе от нижнего уровня к верхнему уменьшают затраты энергии на каждую единицу создаваемой информации. Общий обмен с переходом от уровня к уровню растет точно по той же зависимости, что и с увеличением веса в каждой конкретной группе животных.

Внешний парадокс в соотношении: «кпд падает – устойчивость растет» разрешается тем, что создание некоторой продукции при самовоспроизводстве есть только одна и при этом не самая эффективная, а, может быть, даже наиболее примитивная, первичная форма повышения устойчивости. По мере эволюции и перехода на более высокие уровни на основе извлечения информации из взаимодействий возникают и закрепляются в памяти механизмы,

обеспечивающие большую устойчивость при меньших затратах энергии.

Рис.1 Изменение константы основного обмена в процессе эволюции у групп животных (Зотин, Кривоуцкий, 1982)  
Основной обмен =  $728000000(\text{Возраст} + 43594)^{-1.488}$



Можно полагать, что этот общий закон эволюции разнообразия есть необходимость постоянного расширения области взаимодействий. То, что обычно определяется как «энергия», – солнечная энергия, энергия, накопленная в форме полезных ископаемых, энергия связей атома, – есть одна из форм действий, обеспечивающая через неравновесные переходы, скачки по ступеням, усложнения организации и повышения устойчивости. По-видимому, обойти это соотношение невозможно, и потребность в энергии в ходе эволюции вместе с ростом разнообразия прогрессивно растет. В общем рост энергетических затрат определяется неизбежным увеличением в сложных структурах термодинамического первичного шума (хаоса), не меняющего своей природы и остающимся источником новой информации.

Фактически тот же эффект проявляется и в определении связи некоторой полезной продукции (или работы) с разнообразием системы на любом уровне ее организации. Чем сложнее система и

выше иерархический уровень ее организации, тем больше затраты энергии на поддержание ее структуры и при прочих равных условиях ниже коэффициент ее полезного действия, или способность к производству действия (работы), но выше ее устойчивость или надежность.

Таким образом, во всех случаях, чем больше разнообразие системы или, в общем случае, ее сложность, тем больше затраты на получение от нее полезной продукции, хотя качество этой продукции может быть более высоким. Одним из важных показателей качества является устойчивость этой продукции к широкому диапазону внешних воздействий и незаменимость ее (информации) в конструкциях более высокого иерархического уровня организации.

## Глава 2. Феноменологические иерархические уровни организации пространства

Весь последующий анализ знаний о фактических пространственно-временных закономерностях изменения разнообразия осуществляется на основе термостатистическо-информационных представлений. При этом георазнообразие, биологическое разнообразие, разнообразие ландшафтов рассматриваются лишь как частные случаи проявления фундаментальных свойств мира и движения.

Рис. 2 Феноменологические уровни иерархической организации биологического разнообразия.



В соответствии с V. H. Heywood, I. Baste [1995] рассмотрим одну из возможных схем иерархической организации биологического разнообразия (рис. 2).

Предлагаемая схема рассматривает три формы разнообразия, что в рамках термостатики можно рассматривать как три независимые размерности преобразования. Из разнообразия множества генов (конгломеративная система) строятся хромосомы как новый уровень организации, определяющие программу развития каждого индивидуума.

Между хромосомами и индивидуумом конечно существует много уровней организации: по крайней мере, такие как клетки (целое), ткани (конгломерат), органы (целое), организм (управляющая система). При этом каждая клетка содержит в себе свертку всего организма и фактически исчерпывающий код его строения. В условиях далеких от равновесия координация ослабляется и возникает возможность появления новых структур и новой информации, которая есть новая комбинация из генетической памяти.

Вполне понятно, что в самой популяции существуют, по крайней мере, три существенно независимых пути развития иерархических систем.

В рамках рассматриваемой схемы становление биологического



разнообразия разделяется на две существенно независимые ветви его формирования, хотя и между ними возникают некоторые эффекты их пространственно-временной синхронизации.

В данном случае представляет интерес «ветвь», определяемая как экологическое разнообразие.

Экологическое разнообразие в рассматриваемой схеме представлено уровнями экологической ниши, местообитания (сообщества), экосистемы, ландшафта, биогеографического региона и биома.

Для этих понятий существуют различные определения, и чаще всего здесь речь идет о конгломеративных структурах. Повидимому, основные управленческие структуры заканчиваются на уровне популяций и лишь иногда, как частный случай, возникают на уровне межвидовых отношений, образуя здесь ряд от временных коалиций до симбиоза.

Уровень экологической ниши весьма абстрактен и в общем случае отражает положение вида в многомерном пространстве. Соответственно, он синхронен таксономическому разнообразию видового уровня. Измерение разнообразия экологических ниш весьма сложно, так как сопряжено с операциями в многомерном пространстве экологических факторов, выделение которых само по себе достаточно сложная и неоднозначная процедура. С термодинамической точки зрения, экологическая ниша есть многомерная область локальной устойчивости популяций конкретного вида.

Представления об иерархических уровнях организации экологического разнообразия в своей основе весьма неопределенны. Это отражается, в частности, в существующем разнообразии определений самих понятий. Ниже приводятся определения основных уровней организации, выбранные из глоссариев различных проектов международного, регионального и местного статуса, представленных в Интернете. В данном случае авторство этих определений не представляет особого интереса. Более важно представление о размытости трактовки самих понятий. Определения упорядочены от наиболее простых к наиболее сложным.

#### **Определение сообщества**

1. Все организмы, живущие вместе в специфическом местоположении.

2. Группа взаимодействующих растений и животных.

3. Растения и животные, вместе с физическими характеристиками среды, составляют в итоге местообитание.

4. Все популяции взаимодействующих видов, находящиеся на специфической площади или регионе в определенное время.

5. В экологии: группа взаимодействующих популяций в пространстве и во времени. Иногда специфическая подгруппировка может быть определена как тип сообщества рыб в озере или артропод в почве, сообщество в лесу.

6. Группа популяций различных видов, занимающих данное место в данное время, которые рассматриваются как взаимозависимые. Скопление взаимодействующих видов. Иногда используется, относительно популяций специфического класса организмов: сообщество птицы, сообщества травы, и т. д.

7. (1) Естественно проявление, отличительная группа различных организмов, которые населяют общую территорию, взаимодействуют друг с другом, и относительно независимы от других групп. (2) группа людей, участвующих в социальной и экономической сети отношений со статистически существенной частотой и в пределах культурных и географических границ этой сети.

В большинстве определений отражается одно общее представление: сообщество – это совокупность связанных, взаимодействующих видов. Лишь в первом определении речь идет о «совместно живущих», и в последнем вводится относительная независимость одного сообщества от другого. В большинстве определений виды в сообществе не различаются по жизненной форме или трофическим отношениям, и лишь в одном указывается на то, что понятие «сообщество» может связываться с отдельными группами видов. Лишь в нескольких определениях сообщество как-то ставится в соответствие местоположению и среде.

Однако в этих определениях не содержится никаких представлений о том, как могут совместно сосуществовать несколько различных видов растений, птиц или артропод, если в конечном итоге их трофические требования могут быть весьма подобными, а сожительство их в одном месте автоматически подразумевает сходство их требований к среде. Было доказано и показано [Абросов 1988; Пузаченко, 1981, 1996], что множество

видов с примерно одинаковыми требованиями к среде сосуществуют устойчиво совместно в пространстве – времени, если каждый из них имеет свой предпочтительный ресурс (предпочтительные условия среды) или предпочтительные видоспецифичные их соотношения. В результате совместно обитающие популяции практически независимы друг от друга или находятся в равновесных отношениях. Сильные взаимодействия типа резонанса возникают лишь на отдельных стадиях их саморазвития и быстро разрешаются в пользу одного из возможных устойчивых сочетаний слабовзаимодействующих видовых популяций. Сообщества в целом образуют в пространстве – времени фрактальное множество и могут более или менее надежно выделяться из континуума на основе формальных классификаций. Если рассматривать сообщества как совокупность видов, находящихся в трофических отношениях, то это не меняет сути дела. В подавляющем большинстве случаев хищник использует несколько видов жертв, имеет существенно отличное от них время собственных колебаний, что, в конечном счете, приводит их к существенной независимости друг от друга. Более того, наличие хищника в сообществе может приводить к увеличению разнообразия жертв, так как хищник становится по отношению к последним еще одним независимым фактором. Таким образом, сообщество есть термостатическая форма организации живого вещества, организованная по принципу конгломерации и максимизации независимости внутри целого, обеспечивающей максимальную устойчивость каждого из его элементов.

Из общей теории следует, что сообщества как определенный тип сочетаний видов более надежно, визуально выделяются на ранних стадиях эволюции при господстве слабо специализированных видов и при малой мощности среды (Р), определяющей большую устойчивость слабо специализированных форм. В ходе эволюции и увеличения мощности среды растет континуальность пространственной структуры. Однако во всех случаях измерение разнообразия сообществ наиболее оправдано при использовании формальных процедур классификации с соответствующими метриками. Традиционные логические классификации будут неизбежно давать результаты, мало сравнимые для различных территорий.

Следует отметить, что термин «сообщество» в мировой науке поглотил термин «биоценоз». Этому термина практически нет в глоссариях. В одном из найденных определений утверждается: «Общий термин, используемый главным образом центрально- и восточноевропейскими экологами, для любого сообщества растений (фитоценоз) и животных. ОБРАТИТЕ ВНИМАНИЕ: биогеоценоз Сукачева подразумевает, что факторы местоположения должны быть включены как неотделимая часть концепции сообщества в целом, как формирующее экосистему».

#### **Определение местообитания**

1. Проявление всех форм жизни или аспект растительности.
2. Место, где есть условия для жизни организма.
3. Место или тип участка, где существуют биологические сообщества.
4. Место или тип участка, где естественно обитают организмы или сообщества популяций. (Конвенция по биологическому разнообразию. Артикул 2).
5. Физическая структура, состав растительности и физиономические условия среды территории, характеристики которой определяют ее пригодность для специфического набора видов животных или растений.
6. Место, где живут популяции (например, человека, животных, растений, микроорганизмов), и его окрестности как пригодные, так и не пригодные для их жизни.
7. Местная локальная среда, в которой организм нормально живет и развивается.

Разнообразие местообитаний – число различных типов местообитаний в пределах конкретной площади. Фрагментированность местообитаний – разрыв среды обитания на отдельные острова в результате преобразования местообитаний и хозяйственной активности.

8. Естественная среда или специфическая среда, где естественно живут и развиваются растения и животные. Среда включает физические факторы, такие как температура, влажность и свет вместе с биологическими факторами, типа присутствия организмов хищников или пищи. Термин может использоваться для того, чтобы определить среду почти в любом масштабе от морской среды обитания, которая охватывает океаны, до микросреды обитания в

ЛУКОВИЦ КОЖНЫХ ВОЛОС.

9. Место или тип экосистемы, в которых обычно могут быть найдены растения или животные. Специфическая среда обитания, характеризующаяся определенным набором условий (состояний), в которых может жить данный вид.

[illegible]

11. Место, которое обеспечивает сезонное или круглогодичное питание, воду, защиту или другие необходимые условия для организма, популяции, сообщества растений или животных. Место, где организм живет, и/или условия среды, включая почву, растительность, воду и пищу.

12. Место, которое обеспечивает сезонное или круглогодичное питание, воду, защиту и другие потребности растений и животных. Типы среды обитания включают пойменные и долинны леса, саванны из дуба и лесистые местности, естественные прерии, заболоченные земли.

13. Сообщества растений и животных как биотическая часть среды вместе с абиотическими факторами (почва, климат, увлажнение и другие), взаимодействующие в специфическом масштабе.

Из определений следует, что во всех случаях речь идет о некотором месте с совокупностью условий, обеспечивающих устойчивое существование на некотором интервале времени. Но в разных определениях это место может быть соотнесено или с организмом, или с популяцией, или с сообществом популяций. При этом линейные размеры этого «места» или «типов мест» не оговариваются, а, напротив, часто подчеркивается их разномасштабность. Очевидно, что соотнесение одного понятия с уровнем и организма, и популяции, и сообщества определяет скорее не уровень организации экологического разнообразия, а некоторое

обобщенное представление о среде со своей собственной семантической и пространственной иерархией. При всей этой неопределенности понятие «местообитание» является ключевым в системе принятия решений при управлении отношениями человека с окружающей средой, и местообитание рассматривается как объект охраны или восстановления. В соответствии с этим его соотносят и с особью (редкий вид), и с популяцией, и с сообществом.

С термостатических позиций местообитание можно трактовать как область локального равновесия для любых иерархических уровней организации жизни, в любых пространственно-временных масштабах. Эти области формируются в результате взаимоотношений и взаимодействий всех относительно независимых переменных, описывающих биологическое разнообразие, и в зависимости от масштаба содержит в себе память о прошлом, в том числе о больших временных интервалах их взаимодействий. Вполне понятно, что местообитание – это конгломеративная система без каких – либо элементов целостности.

## Определение экосистемы

1. Полная система взаимодействия организмов и их абиотических условий среды на данной площади.
2. Сообщество растений и животных, которое взаимодействует со своей физической и химической средой.
3. Система взаимодействия биологического сообщества и его абиотической среды.
4. Сообщество видов вместе со средой, которые функционируют вместе как единство, чтобы поддерживать поток энергии и потреблять, хранить и перерабатывать элементы минерального питания.
5. Группа естественных сообществ и их среда, образующие специфические части ландшафта.
6. Динамический комплекс растений, животных, грибов и сообществ микроорганизмов и их абиотическая среда, взаимодействующие как функциональная единица (Соглашение по биологическому разнообразию (CBD)).
7. Биологическое сообщество (в масштабах от отдельной пещеры до миллионов гектаров) и его физическая среда и процессы, которые обеспечивают передачу вещества и энергии между ее компонентами.

8. Система живых и неживых объектов и сил, которые объединяют их. Живые объекты включают растения и животных. Неживые части экосистем – порода и минералы. Погода и естественные пожары – две из важных сил, действующих в пределах экосистем.

9. Объединенная система, которая включает динамические взаимодействия речных бассейнов, форм земли и форм жизни в конкретном месте; экосистемы изменяются по концептуальному размеру от ограниченного биома (зона жизни, связанная с определенным типом формы земли) до глобального масштаба биосферы.

10. Полноценная система взаимодействующих организмов и их неживой среды; домашние места всех живых существ, включая людей. Экосистемы могут быть определены в различных масштабах, которые часто имеют произвольные границы. Термин может использоваться для соотнесения сообщества видов и физической среды, как вокруг упавшего бревна, так и до полного водосбора.

11. Функциональная единица, состоящая из всех живущих организмов (растения, животные и микробы) в данной области и всех физических и химических факторов их среды, связанных вместе через пищевой цикл и поток энергии. Экосистема может иметь любой размер – бревно, водоем, область(поле), лес или биосфера, но она всегда функционирует как целая единица. Экосистемы обычно описываются согласно главному типу растительности, например экосистемы леса, старые экосистемы или ранговые экосистемы.

12. Синергизм всех взаимодействующих живущих организмов в специфической среде; каждое растение, насекомое, водное животное, птица или тип земли, которые формируют сложную сеть из взаимозависимости. Действие, принятое на любом уровне в цепи питания, например использование пестицида, имеет потенциальный эффект воздействия по типу домино на каждого другого жителя этой системы.

13. Сообщество животных, растений и бактерий, находящихся во взаимосвязи с физической и химической средой. Экосистемой может быть всего лишь гниющее бревно или лужа, но также и усилия управления, сосредоточенные в больших единицах ландшафта, типа горной цепи, речного бассейна или водосбора.

Экосистемные функции: процессы, которые являются необходимыми для самоподдержания. Экосистемы типа первичного продуцирования, круговорота питательных веществ, разложения, и т. д. Термин используется, прежде всего, для определения различий в значениях.

Общим во всех определениях является взаимосвязь сообщества организмов и среды. Дополняющими понятиями являются потоки вещества и энергии и, в пределе, вводится синергизм и целостность. Практически во всех случаях экосистема мыслится как разномасштабное, но вместе с тем индивидуальное явление. Соответственно, подразумевается, что ее можно выделить как индивидуум в разных масштабах. С термостатистических позиций речь, по-видимому, идет о локальных областях равновесия, в которых живое вещество через конкретные организмы реализует свою устойчивость на основе трансформации вещества и энергии в определенных условиях среды. Так как эта система отношений по условию нелинейна, то в ней существуют эффекты синергизма, и она неизбежно фрактальна в пространстве – времени. Однако такая система организована по схеме конгломерата, а не как система управления. Соответственно, такая система как бы мы ее ни называли, иерархически организована по схеме самоподобия, при этом самоподобие возникает как на основе функционирования самого живого вещества, так и на основе механизмов, порождающих самоподобие и иерархию среды. Области локального равновесия множества отношений живого и неживого фактически формируют то, что обычно называют экосистемой.

### **Определения ландшафта**

#### **А. Визуальный подход**

1. Деревья, кусты, наземный покров и цветы, растущие вокруг места жительства или работы в организованном дизайне.

2. Это любой естественный пейзаж; в артистическом смысле термин «ландшафт» относится к репродукции натурального ландшафта и к изображению с шириной большей, чем высота.

3. Вид пейзажа земли, часто используемый в искусстве как материальный субъект.

4. Совокупность связанных форм земли (рельефа), обычно земной поверхности, которую можно охватить одним взглядом.

5. То, как это воспринимается людьми, и означает территорию,

характер которой является результатом действия и взаимодействия природных и человеческих факторов.

6. Все природные элементы, такие как поля, холмы, леса и воды, которые отличают одну часть земли от другой; обычно относят к той части земли или территории, которую глаз может охватить одним взглядом, включая все ее природные характеристики; эти характеристики есть результат не только природных сил, но и человеческих действий и землепользования.

#### Б. Экологический подход

1. Это территория, содержащая мозаику из пятен, выделов (patches) покрова земли.

2. Это мозаика различных пятен (patches) естественных и используемых земель в пределах географического региона.

3. Гетерогенный участок земли, состоящий из групп взаимодействующих экосистем, которые подобно повторяются в пределах этого участка.

4. Мозаика, повторяющихся экосистем на данном географическом участке; будучи гетерогенна, территория имеет структуру и функциональные взаимоотношения между матрицей и различными пятнами (patches) и коридорами.

5. Мозаика, в которой группы локальных экосистем повторяются в подобной форме на территориях размером в несколько километров. (Специфический объект с выраженными границами.)

6. Это гетерогенные участки земли взаимодействующих экосистем; ландшафт – основной подход к управлению ресурсами, принимающий во внимание разнообразие и изменчивость в ландшафте, включая его земли и воды, так же как и размеры, структуру и связанность его экосистем.

7. Территория, состоящая из взаимодействующих и взаимосвязанных экосистем, которые разнообразно чередуются в результате влияния геологии, рельефа, почв, биоты и человека по всей территории.

8. Большая территория земли, состоящая из взаимодействующих экосистем, которые повторяются в зависимости от факторов, таких как геология, почвы, климат и человеческое воздействие; ландшафты часто используют для крупного (грубого) структурного анализа (крупнозернистого анализа).

9. Особенности, образы и структура специфической географической территории, включающая биологический состав, физическую окружающую среду и антропогенные, или социальные, системы; территория, в которой взаимодействующие экосистемы сгруппированы и повторены в подобных формах.

#### **Связанные понятия**

##### *Матрица*

1. Фоновое землепользование или растительность в ландшафте: это тип экосистем, являющихся наиболее обширными, так что другие проявляются как пятна, или коридоры, внутри нее.

2. Фоновая экосистема, или землепользование в мозаике, характеризуется широким распространением, высокой связанностью и/или главным контролем всей динамики.

*Коридор* – полоса определенного типа, которая отличается от примыкающих с обеих сторон земель.

##### *Пятно, выдел (patch)*

1. Нелинейный тип местообитаний (полигон), который отличается от своего окружения.

2. Относительно гомогенная нелинейная территория, которая отличается от своего окружения.

*Мозаика* – система пятен, коридоров и матриц, каждый из которых составлен из маленьких, подобных объединенных объектов.

*Ландшафтное разнообразие* – размеры, форма и связанность различных экосистем на протяжении большой территории.

*Ландшафтная метрика* – группа индексов, характеризующая состав и пространственную конфигурацию ландшафта, такие как разнообразие, гомогенность, фрагментация и т. д.

#### В. Географический подход

1. Бассейн или серии подобных и взаимодействующих бассейнов, обычно размерами между 10000 и 100000 га.

2. Фундаментальные черты определенной географической области, включая ее биологический состав, физическую окружающую среду и антропогенные или социальные структуры.

3. Формальное выражение многочисленных взаимоотношений, существующих в данный период между индивидуумами или социумом и топографически обозначенной территорией, появление (состояние) которой через какое-то время есть результат действия природных и человеческих факторов и их комбинаций (Совет

Европейских рекомендаций по интеграции охраняемых культурных ландшафтных площадей как части ландшафтной политики).

4. Ландшафтная единица – участок планирования, обычно до 100 000 га, ограниченный, согласно топографическим или географическим характеристикам, такими как бассейн или серия бассейнов; определяется районным менеджером.

5. Ландшафтная единица, предназначенная для идентификации повторяющихся систем (структур), связанных с доминирующим землепользованием в районе, и определяемая соотношениями лесных, сельскохозяйственных и развитых (урбанизированных) территорий, содержащихся в ней.

6. Ландшафтные единицы в целом относятся к когерентным областям пространства, которые характеризуются определенной степенью однородности относительно некоторых свойств природных условий (геологии, морфологии, почв и климата) или землепользования.

7. Ландшафтный элемент – каждая относительно однородная единица, или пространственный элемент, выраженный в масштабе ландшафтной мозаики.

8. Ландшафтный уровень – бассейн или серия связанных бассейнов или других природных биофизических (экологических) единиц, в пределах больших районов земельного и ресурсного планирования; этот термин используется для планирования охраны и он не связан с визуальным ландшафтным управлением и обзорным управлением.

#### **Связанные понятия**

*Характер ландшафта* – выражение структуры внутри ландшафта как результата отдельных комбинаций природных и исторических факторов, которые делают одно место отличным от другого.

*Характерные ландшафтные территории* – территории, которые имеют единство свойств и отличительное восприятие места, когда рассматриваются с региональной позиции (перспективы).

#### *Масштаб:*

1. Пространственное или временное измерение, выше которого может существовать соответствующий тип объекта или процесса, например «масштаб лесных местообитаний».

2. Пространственные, атрибутивные и временные параметры,

связанные с проведением наблюдения или измерения, обычно включают разрешение, протяженность, размеры окна, классификационную систему (номенклатуру) и шаг. Учет масштаба важен, потому что измеряемые величины часто меняются с «масштабом измерения».

3. Способ, которым объекты, части объектов или процессы связаны как масштабом изменения измерений. Например, фрактальные модели используют для описания некоторых типов «масштабов поведения».

4. Количество информации или подробностей о регионе. Например, карты с «грубым масштабом» меньше детализируют информацию, чем карты с «тонким масштабом». Близкий термин к «грубому масштабу» – «широкий масштаб» (покрывающий большую площадь). Картографические термины «крупномасштабный» и «мелкомасштабный» эквивалентны «тонкому масштабу» и «грубому масштабу», соответственно.

Таким образом, при всем разнообразии определений очевидно, что под «ландшафтом» понимается территориальный комплекс с определенными правилами сочетания образующих его разнотипных территориальных образований различного масштаба.

Далее, в зависимости от подхода и прагматических целей, представления о ландшафте несколько модифицируются. В том числе появляются формулировки, в той или иной степени определяющие генезис пространственной структуры через взаимодействие компонентов. В зависимости от прагматических целей, человек со своей деятельностью может рассматриваться и не рассматриваться как компонент ландшафта.

Рассмотренные выше определения ландшафта, за исключением визуального по содержанию, очень близки к определению, предложенному Л.С. Бергом в 1911 году: «Природный ландшафт есть область, в которой характер рельефа, климата, растительности и почвенного покрова сливается в единое гармоничное целое, типически повторяющееся на протяжении известной зоны Земли» [Берг, 1958].

Российское ландшафтоведение, в определенной степени развивая идеи Л. С. Берга, сформулировало фактически генетическую концепцию ландшафта, в которой ландшафт трактуется как территория с общей историей развития, а его

гетерогенность определяется иерархической организацией его морфологических частей, каждый тип которых имеет свою природу.

Уточнение понятия ландшафта было дано в частности Н. А. Солнцевым [1948]:

«Географическим ландшафтом следует назвать такую генетически однородную территорию, на которой наблюдается закономерное и типическое повторение одних и тех же взаимосвязанных сочетаний: геологического строения, форм рельефа, поверхностных и подземных вод, микроклиматов, почвенных разностей, фито- и зооценозов».

Разработка концепции ландшафтоведения в России активно проходила в 50–60 годы XX столетия. В дискуссиях того времени были представлены фактически все вытекающие из приведенных выше определений точки зрения на ландшафт. Однако наиболее полная феноменологическая схема представлений, безусловно, значительно опережающая по вложенным в нее идеям, в свое время была разработана под руководством Н. А. Солнцева [2001].

Г. Н. Анненская и др. [1963] приводят следующие признаки и свойства ландшафта:

1. Ландшафт занимает довольно значительную территорию, обычно измеряемую сотнями квадратных километров;

2. Ландшафт обособляется на участке земной коры, имеющим в общем одинаковое геологическое строение;

3. Ландшафт обязательно представляет генетически однородную территорию;

4. В результате единства геологического фундамента и последовательно сменявшихся однотипных палеогеографических событий каждому ландшафту свойствен вполне определенный набор форм рельефа;

5. Ландшафт обладает одинаковым климатом, который дифференцируется на целый ряд местных климатов и микроклиматов, закономерно повторяющихся на его пространстве;

6. Тепло и влага, поступающие на поверхность ландшафта, перераспределяются по элементам его рельефа, благодаря чему в нем формируется система закономерно повторяющихся местообитаний для его биогенных компонентов (растительных и животных сообществ);

7. Формы и элементы форм рельефа, а также литологический

состав поверхностных пород служат той основой, на которой происходит обособление более мелких природных территориальных единиц – морфологических частей ландшафта; они закономерно повторяются, образуя в совокупности единую генетически связанную систему, которую мы называем морфологической структурой ландшафта;

8. Каждый ландшафт отличается от других ландшафтов своим внешним видом; при этом физиономические различия соседних ландшафтов выражены тем сильнее, чем больше между ними различий в способе происхождения и в последующей истории развития; ландшафты, сходные по истории развития, внешне мало различимы.

Важнейшим теоретическим положением, развитым в рамках Российской ландшафтной концепции, было представление об иерархии соподчиненных морфологических единиц организации ландшафта.

1. Фация – природно-территориальный комплекс, на всем протяжении которого сохраняется одинаковая литология поверхностных пород, одинаковый характер рельефа и увлажнения, один микроклимат, одна почвенная разность и один биогеоценоз. Обычно фация занимает часть микроформы рельефа. Фации отображаются на картах масштаба 1:10 000 и более.

2. Подурочища – природный территориальный комплекс, состоящий из группы фаций, тесно связанных генетически и динамически вследствие их общего положения на одном из элементов формы мезорельефа одной экспозиции.

3. Урочище – природно-территориальный комплекс, представляющий закономерно построенную генетически, динамически и территориально связанных фаций, или их групп (подурочищ); обычно урочище формируется на основе какой-либо одной мезоформы рельефа. Урочища отображаемы в масштабе 1:10 000 – 1:100 000, вплоть до масштаба 1:1 000 000.

Разработки концепции допускали существование иных иерархических уровней организации ландшафта, например местностей, сложных урочищ и т. п.

К приведенным выше определениям и их расшифровкам в тексте соответствующих статей можно предъявить серьезные претензии. Во-первых, они опираются на понятия и представления,

которые сами по себе не являются абсолютными. Так, представления о микро-, мезо-, макрорельефе весьма неопределенны. Единство геологической истории и геологического строения также неопределенно, так как «геологическое строение» само по себе иерархически организовано. Вместе с тем истинность самого феномена иерархической организации хорошо отражаемая в содержании топографических карт разного масштаба, определила постепенное формирование образов, хотя и весьма размытых: фаций, урочищ, местностей и ландшафтов. Эти образы были и остаются весьма полезными при определении содержания и масштаба конкретных ландшафтных исследований.

Исходя из теоретических представлений, вытекает необходимость количественного анализа иерархической организации конкретных территорий.

Исходя из концепции Российской физической географии, ландшафты являются последними единицами, допускающими типизацию. Физико-географические районы, провинции, области являются уже уникальными территориальными комплексами.

Идеи строго физико-географического районирования только в последнее время проникают в мировую науку [Forman, 1997], и в мировой науке представления о регионах весьма размыты. Здесь следует заметить, что Российская физическая география разработала весьма полные представления об иерархической организации, принципах и критериях районирования, которые практически не известны мировой науке. Вместе с тем есть все основания полагать, что развитие представлений об иерархической организации поверхности Земли, ориентированное на выделение территорий с определенным внутренним единством условий среды, в мировой науке приведет к сходным логико-феноменологическим конструкциям.

#### **Определения биорегиона**

1. Естественная и культурная область, определенная (1) границами водораздела, (2) изменением биоты, (3) хозяйственными отношениями, (4) смыслом или духом места, (5) местными традициями знания и (6) политикой экономических отношений и учреждений; биорегионалист изучает взаимодействие между человеческими культурами и местными контекстами среды, чтобы исследовать развитие образцов для устойчивого развития

человечества и экосистем.

2. Уникальная область (регион) на Земле, которая имеет отличные почвы, очертания суши, речные бассейны, климаты, растения и животных, и/или другие специфические естественные характеристики.

3. Геополитические области (регионы), сформированные из подобных экосистем. например в США области, теперь определенные государственными границами, были бы реорганизованы, чтобы следовать за подобными особенностями ландшафта. Из громадных областей (регионов) штатов Теннесси, Северная Каролина, Вирджиния, Джорджия, Кентукки, Западная Виргиния в США были бы организованы в один биорегион южных Аппалач.

4. Экорегия – большая область, обычно охватывающая несколько миллионов гектаров, характеризуемых наличием подобной биоматерии, климата и физико-географии (топография, гидрология, и т.д.).

Собственно биогеографический регион как территория с генетически подобной флорой и фауной и общей историей геологического развития и эволюции жизни рассматривается в основном в рамках палеогеографии и палеонтологии.

Биогеография в ее классическом понимании как науки, изучающей распределение растений, животных и других организмов на Земле и развивающей теории, объясняющие эти распределения, в настоящее время представлена весьма ограниченными исследованиями. Чаще современная биогеография рассматривается как область географии, которая пытается объяснить происхождение и пути миграции организмов, для чего она исследует численности, распределения в пространстве, взаимодействия между самими организмами и организмами со средой. То, что имеется в виду под биорегионами, это скорее нечто объединяющее систему ландшафтов в российской трактовке в физико-географические регионы.

#### **Определения биомы**

1. Полное сообщество живущих организмов в отдельной главной экологической области.

Определение: биом – это крупномасштабное сообщество или единица окружающей среды, которая может быть описана в



соответствии с ее преобладающими экологическими характеристиками, типами ее растительности, топографии и климата.

Область, вообще определяемая как управляемая климатом и различающаяся господством некоторых типов растений и животных.

2. Самое большое распознаваемое сообщество животных и растений на Земле. Распределение биомов управляется главным образом климатом.

3. Один из самых больших распознаваемых и отличимых экосистем на Земле; сообщества растений и животных и связанные с ними почвы, которые являются характерными для данного регионального типа климата.

4. Главное региональное или глобальное биотическое сообщество растений и животных, чей состав определен почвой и преобладающим климатом. Земля подразделяется на десять биоклиматических зон, или биомов: (1) Тундры – безлесные области между границей льда и линией леса арктических областей (регионов), имеющие постоянно мерзлую почву и поддерживающие низкорослую растительность типа лишайников, мхов и чахлых кустов. [2] Тайга – субарктика, вечнозеленые хвойные леса северной Евразии, расположенные к югу от тундры и с господством ели. [3] Умеренный Лес – лесная область, характеризованная листопадными растениями с умеренными температурами, погодой или климатом. [4] Открытые области, типа прерий или лугов, травы или подобная травам растительность. [5] Саванны тропических или субтропических областей. [6] Пустыня – бесплодные или пустынные области, особенно сухие, часто песчаные области с редкими дождями, чрезвычайно высокими температурами и редкой растительностью. [7] Горные – прохладные, сырые зоны, обычно располагаемые около линии лесов и обычно во власти вечнозеленых деревьев. [8] Тропические дождевые леса – плотные вечнозеленые леса, занимающие тропическую область с ежегодными осадками по крайней мере в 2,5 метра. [9] Тропические сухие Леса – тропические или субтропические леса, подобные тропическим дождевым лесам, за исключением того, что многие из растений теряют листву в результате сезонного выпадения осадков.

Приведенные определения не исчерпывают всего возможного списка представлений об иерархических уровнях организации

биологического разнообразия, однако они ясно показывают, с одной стороны общность, а с другой – разнообразие восприятия этого явления.

В основе этого разнообразия лежит явное и неявное разделение двух основных способов восприятия:

1) биолого-экологическое направление, в рамках которого иерархический ряд строится по схеме: (местообитания и сообщество) – экосистема – биом;

2) эколого-географическое: элемент мозаики – ландшафт – экорегион (биорегион).

Однако это деление нельзя определить как однозначное. Так, местообитания чаще всего трактуются через абиотические характеристики, определяющие условия существования вида на конкретной территории, что отличает его от понятия экологической ниши. Но, с другой стороны, по отношению к животным в качестве характеристик местообитания и критерия его выделения обычно рассматривается и растительность. В результате местообитание становится соизмеримым по объему с экосистемой, но ориентированной на отображение среды конкретного вида или группы функционально подобных видов. С другой стороны, экосистемы определенного масштаба могут рассматриваться, и рассматриваются, как элементы мозаики ландшафта, хотя такое рассмотрение и не обязательно. Экосистема обобщается в биом, который по объему, в общем, может соответствовать экорегионам высшего уровня и отражает в себе, в первую очередь, влияние климата. Понятие экорегиона весьма разно-масштабно и в общем эквивалентно единицам физико-географического районирования России, но без строго организованной территориальной иерархии. При этом в литературе последних десяти лет практически не удается обнаружить следов классического биогеографического районирования Земли. Все схемы останавливаются в основном на уровне биогеографических царств.

Лишь в некоторых университетских курсах сохраняется классическое определение биогеографии как науки, изучающей распределение растений, животных и других организмов на Земле и развивающей теории, объясняющие эти распределения.

Проблемы пространственно-временной иерархии занимают ведущее место, начиная с Delcourt [1983], и связываются с

проблемами организации сообществ, экосистем и ландшафтов [Forman, 1997, Shugart, 1998]. Различные подходы к отображению пространственной иерархии для ландшафта были подробно рассмотрены Б. В. Виноградовым [1998], а теоретические и прикладные аспекты проблемы – Ю.Г. Пузаченко [1998].

Связь пространства – времени в первом приближении выводится из теории линейных колебаний. Период свободных, собственных колебаний линейно связан с корнем квадратным из ее момента инерции, или в первом приближении – с массой. Массу можно представить через удельную плотность и объем. Если полагать, что рассматриваемые системы почти плоские, то период собственных колебаний будет приближенно равен:

$$T = \sqrt{c/p} L,$$

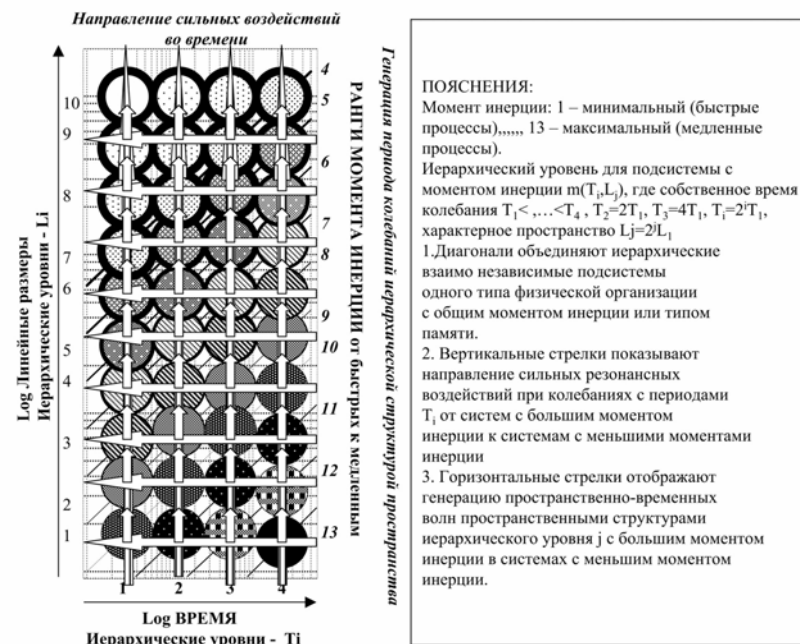
где  $c$  – константа, связанная с потенциальной энергией;

$p$  – плотность;  $L$  – размеры.

Так, системы, периоды которых различаются в 1,5–2 раза, квазиравновесны, то между ними не может возникать сильных взаимодействий. Соответственно, системы с одинаковой удельной плотностью различаются в 2 раза по линейным размерам и взаиморавновесны, так что изменения состояния системы более высокого ранга определяют медленные равновесные изменения системы более низкого ранга. При этом системы будут образовывать самоподобную пространственно-временную иерархическую структуру. Это соотношение приблизительно определяет общие условия равновесного состояния сложной системы. На рис. 3 представлена принципиальная схема организации сложной системы, объединяющей несколько компонентов, каждый из которых имеет собственную иерархию. Каждый компонент отличается от других своим собственным моментом инерции. Наименее инерционны системы атмосферной циркуляции, наиболее инерционны системы литосферы. Если рассматривать системы атмосферы и литосферы с близким периодом собственных колебаний, то первые будут иметь большие характерные размеры, а вторые очень малые. Соответственно, несмотря на общность периода собственных колебаний в силу принципиально разных размеров между ними, не может быть каких-либо заметных взаимодействий. Однако если компоненты имеют сходный период собственных колебаний и лишь в два раза различаются по удельной плотности, то система, меньшая

по линейным размерам, может оказывать сильное воздействие, увеличивая амплитуду колебания менее инерционной системы. Возможны и обратные эффекты, когда при совпадении частоты колебаний менее инерционных систем с частотой более инерционных возникают катастрофические преобразования последних. Такова, например, природа лесных пожаров, которые возникают только в условиях накопления достаточной мощности мертвого опада типичного при волновых автоколебаниях развития древостоя. При совпадении этих периодов с периодичностью колебания атмосферного увлажнения (обычно периоды около 40 и 100 лет) создаются предпосылки для естественного возникновения лесных пожаров, охватывающих значительные площади, но все-таки существенно меньшие, чем площади однородных барических структур. Типичность таких катастрофических перестроек определяет широкое распространение видов растений, существование которых невозможно без пожаров. Аналогичные механизмы, по-видимому, определяют периодичность селей и оползней (собственное время формирования развитого делювия, совпадающее с периодичностью изменения атмосферного увлажнения). Из двух систем, имеющих сходные линейные размеры пространственных структур, система с большим моментом инерции может усиливать амплитуду колебаний системы с меньшей инерцией и в частном случае вызвать эффекты, близкие к резонансам.

Рис.3 Схема пространственно-временной иерархической организации многокомпонентных систем



Такое соотношение типично для взаимодействия рельефа и приземных слоев атмосферы, усиливающего вертикальную циркуляцию и формирование, например, грядовых кучевых облаков. В свою очередь, возникающие высокочастотные колебания освещенности и поля температур во взаимодействии с транспирующей растительностью могут создавать более высокочастотные колебания термодинамических переменных в приземном слое, увеличивать колебания газообмена и стимулировать высокочастотные колебания фотосинтеза. Таким образом, в конечном итоге в равновесном или в квазиравновесном режиме в пространстве и времени возникает некоторое согласование колебаний территориальных структур, порождающих некоторое пространственно – временное единство, фиксируемое в наблюдениях как ландшафты, их внутренние иерархически соподчиненные единицы, физико-географические районы, зоны, биомы и т. п. При этом, так как каждый из компонентов сохраняет

относительную автономность своей динамики, интегральные структуры неизбежно имеют несколько размытые границы, допускающие множественность подходов в их выделении.

При всех условиях в такой системе существуют значительные ограничения на сильные взаимодействия, и инерционные компоненты могут хранить, и хранят, память о весьма отдаленном прошлом и через эту память во многом определяют пространственную структуру более высокочастотных компонентов. Так, в частности, из этой схемы вытекает, что колебания климата с периодами порядка 100 – 400 лет могут вызвать заметные преобразования растительности на уровне первых квадратных километров, но вне зависимости от амплитуды не могут вызвать существенного изменения зональных границ. Инерционность растительного покрова на уровне биомов и зон, как следует из прямых палеогеографических данных, соответствует, по крайней мере, первым тысячелетиям и на относительно высокочастотные колебания климата может реагировать на существенно меньшем территориальном уровне.

Таким образом, биосферу и ее иерархические пространственно-временные подразделения можно рассматривать как конгломеративные системы с локальным проявлением синергизма, функционирующим при относительно высокой автономности компонентов. Именно эта автономность обеспечивает ее общую высокую устойчивость и физиономическую, но не фактическую, обратимость процессов. Максимизируя устойчивость, каждый компонент генерирует иерархическую структуру, обеспечивающую максимально возможную независимость от других. Если на уровне абиотических процессов этот принцип реализуется на основе случайного отбора локально устойчивых сочетаний состояний компонентов, то видовые популяции и, соответственно, образуемые ими системы активно ищут эти области и открывают в ходе эволюции ранее не известные условия устойчивости.

В конечном итоге в ландшафте интегрируется разнообразие взаимодействий всех компонентов системы Земли, включая и все формы деятельности человека. В зависимости от целей, слово «ландшафт» может нести несколько различное содержание, однако он во всех случаях понимается как территория, в пределах которой взаимодействующие компоненты образуют мозаику частей или

выделов, сохраняющую определенную правильность или регулярность сочетаний в пространстве. Эта структура ландшафта определяет особенности и возможности его хозяйственного использования и сохранения.

Характер пространственного сочетания разнотипных элементов мозаики (как состояний локального равновесия компонентов) порождает разнообразие ландшафта. Иерархическая организация поверхности порождает мозаики при различных масштабах отображения территории. Соответственно, можно говорить не только о разнообразии на различных уровнях, но и о разнообразии самой иерархической организации, что в полной мере соответствует теории термостатики. Так как различные компоненты ландшафта не строго детерминированы относительно друг друга, а, напротив, весьма независимы, то они порождают разнообразие сочетаний или отношений друг с другом. Степень или мера взаимосогласованности компонентов ландшафта или каких-либо отражающих их свойства измеримых переменных, или, иначе говоря, разнообразие отношений, являются важным показателем организованности природы территории, ее эволюционного состояния, ее потенциальной устойчивости к возмущениям и возможной эффективности ее хозяйственного использования.

Все способы измерения разнообразия и все используемые метрики в конечном итоге прямо согласуются с мерами энтропии, используемыми в термостатике и теории информации, или опираются на близкие теоретические модели организации материального мира. Все они отражают объективные и фундаментальные свойства географического пространства, содержат информацию об его организации и имеют прикладное значение.

Так как ландшафт может описываться очень большим числом переменных, то измерение его полного разнообразия, учитывающего как варьирование в пространстве каждой переменной и каждого компонента с учетом их взаимосвязей, ограничивающих разнообразие, является весьма сложной задачей, решение которой возможно только при организации специальных исследований. Чаще ландшафтное разнообразие измеряется на основе данных космической дистанционной сканерной съемки. Дистанционная информация является важнейшей основой для измерения параметров ландшафтного разнообразия на обширных территориях.

## **Глава 3. Измерение ландшафтного разнообразия**

### **3.1. Измерение ландшафтного разнообразия на основе дистанционной информации**

Результаты многоканальной сканерной съемки можно рассматривать как измерение физических свойств подстилающей поверхности, выраженное через отражение солнечной радиации, или тепловое излучение. В принципе, информация о состоянии ландшафта содержится в любом излучении, но вместе с тем, хотя эти измерения отражают некоторые свойства подстилающей поверхности, однако, конечно, они не исчерпывают всех свойств ландшафта и отражают лишь некоторые аспекты его поведения. В целом о том, что отражает каждый канал (полоса) сканера, установленного на спутнике, можно судить по их известным физическим свойствам (Приложение №1). Однако это очень приблизительное суждение. Сочетание значений яркостей в разных каналах может содержать информацию о весьма различных природных процессах. Так как информация об отражении всегда измеряется в дискретных единицах, то всегда можно определить, сколько в конкретном многоканальном изображении содержится информации о территории, и тем самым определить максимальное значение отображаемого разнообразия.

В дальнейшем в качестве примера для всех оценок будут использоваться два сканерных снимка Московской области со спутника Landsat-7, являющиеся типичным продуктом для быстрого просмотра (Quick look), представляемые через Интернет геологической службой США (Приложение №2). Один снимок характеризует состояние поверхности в трех каналах в сентябре, а другой – в январе. Выбор этих снимков определяется, с одной стороны, довольно высоким разнообразием региона, а с другой его относительной общеизвестностью (рис. 4 а, б). Одна дискретная ячейка съемки (пиксел) составляет около 250 \* 250 метров на местности. В рамках конкретных измерений ее размеры являются неизменными. Фактически множество этих измерений можно в наиболее общем плане рассматривать как ландшафтную мозаику, элементом которой является точка с шестью свойствами, каждое из которых имеет 256 состояний (значений яркости). Максимально

возможное число перекомбинаций составляет  $256^6$ . Соответственно, такую точку можно определить как элементарную территориальную единицу. Все суждения о территориальных структурах и обо всех аспектах разнообразия будут относиться к территориям, по крайней мере, в два раза превышающим размеры этой территориальной единицы. Размер элементарной территориальной единицы определяется масштабом сканирования, а сам этот масштаб так или иначе определен целями измерения и техническими возможностями. Цель сама по себе содержит некоторые представления о пространственной организации поверхности. Так, например, базовое разрешение сканерной съемки Landsat – 7 составляют 30 м на местности, Spot – 20 м. Очевидно, что такой уровень разрешения не позволяет исследовать разнообразие мозаики на уровне, соизмеримом с конкретным деревом, но соизмерим с уровнем их территориальных сочетаний или биогрупп. В терминологии Российского ландшафтоведения, эта разрешающая способность сканирования соизмерима с уровнем фации. Элементарная территориальная единица измерения явно или неявно всегда присутствует в любом ландшафтном исследовании. Любое описание рельефа, почв, почвообразующих пород, растительности всегда соизмеримо с вполне определяемой территорией.

Будем демонстрировать методы измерения разнообразия и исследования структуры ландшафта, последовательно решая взаимосвязанные задачи.

### Задача 1. Оценка общей информативности изображения

Исходные предпосылки

Совместная информация, содержащаяся в изображении трех каналов, есть

$$H(R,B,G) = H(R)+H(B)+H(G) - T(R,B,G), \text{ где}$$

$H(R), H(B), H(G)$  – энтропия (разнообразие) в канале R – красный (B – голубой, G – зеленый).

$T(R,B,G)$  – сопряженность между каналами.

$$H(R) = -\sum p(r_i) \log(p(r_i)),$$

где  $r_i$  – значение яркости красного канала,

$$H(R,B,G) = -\sum p(r_i, g_i, b_i) \log(p(r_i, g_i, b_i)) -$$

информация, содержащаяся в трех каналах друг о друге, или мера сопряженности [Кульбак, 1956].

Если каналы полностью не зависят друг от друга, то сумма их

частных энтропий равна совместной энтропии, если же они как-то сопряжены друг с другом, то совместная энтропия меньше этой суммы. Прямое определение сопряженности трех каналов практически невозможно даже для очень больших объемов данных, так как требует очень большого числа степеней свободы. Измерения в каждом канале обычно имеют 256 градаций яркости, и, соответственно, для оценки совместной сопряженности требуется примерно  $256^3$  измерений. Задачу можно решить, если разложить трехмерное изображение по независимым ортогональным составляющим – компонентам. Затем для каждой независимой компоненты определить энтропию и суммировать эти энтропии с учетом веса компоненты. Покажем последовательно решение этой задачи.

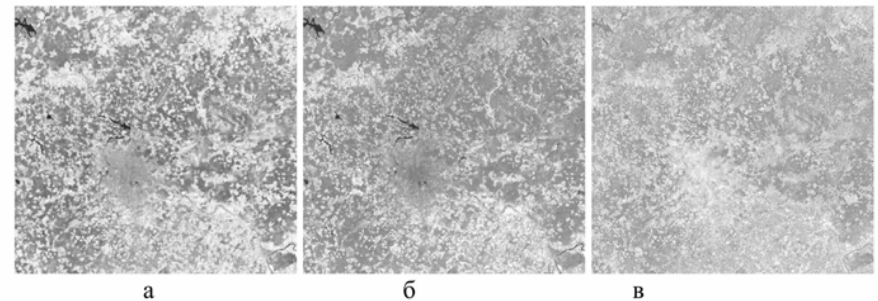


Рис.5 Три канала а) красный, б) зеленый, в) голубой . 1999 г. начало октября.

На рис. 5 показано изображение, разложенное на три канала, а на рис. 6 – распределение яркостей по частотам в красном канале. Следует отметить, что используемое осеннее изображение (рис.4 а) представлено в Интернете в сжатом виде. В результате распределение яркостей не охватывает всей амплитуды возможных значений. Этот дефект весьма удобен для демонстрации подхода, обеспечивающего соизмеримость оценок по изображениям различного качества.

Для ортогонального преобразования многоканальных изображений обычно используют метод главных компонент. В первом приближении его действие можно определить следующим образом: допустим, что изображения в трех каналах полностью

подобны друг другу. Тогда корреляция между ними будет равна 1, и значения яркости во всех трех каналах можно рассматривать как зависящие от одного фактора. В противоположной ситуации, когда каналы полностью независимы, каждый из них описывается собственным независимым фактором.

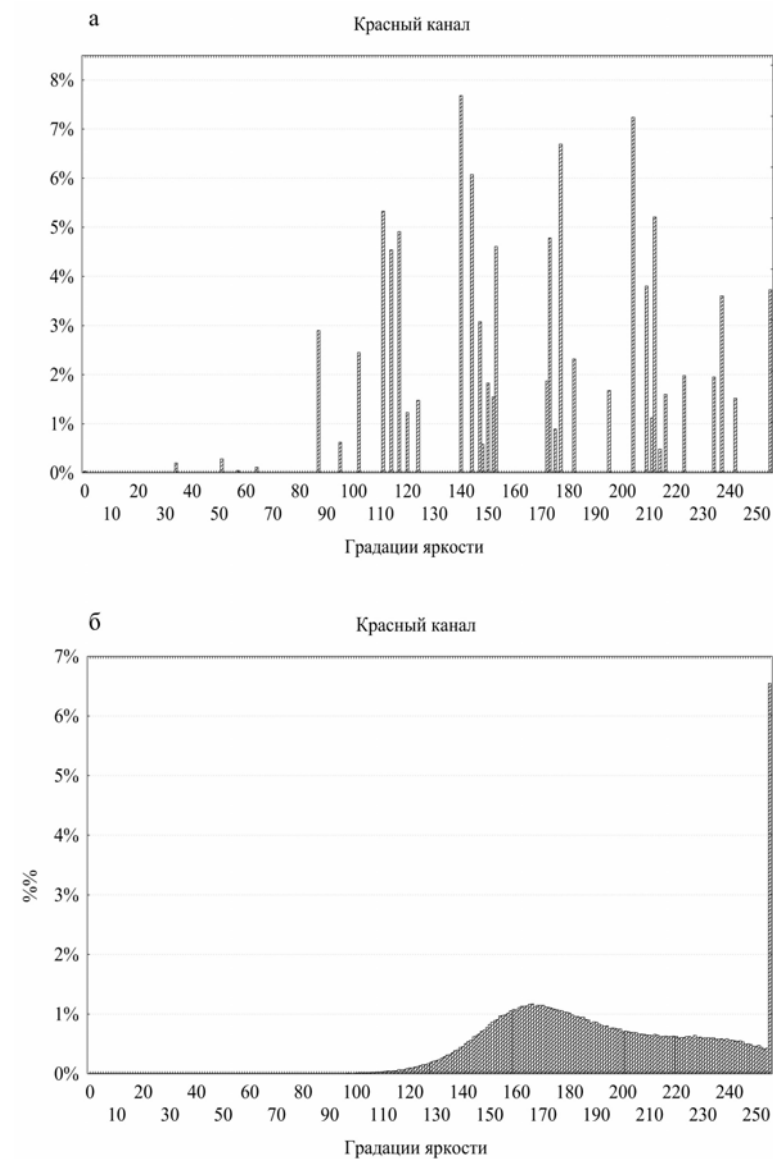


Рис. 6 Распределения яркостей в красном канале: а- Landsat 7, 1999.10, б -1999ю01

Если же реально яркости в каналах в какой-то степени коррелируют друг с другом, то ситуация промежуточная, и эти каналы можно отобразить как функции от трех независимых факторов. Задача расчета независимых ортогональных факторов решается на основе матричной алгебры.

Приведем статистические параметры для трех каналов и их факторное отображение.

Таблица 1

**Корреляционная матрица между каналами (Landsat 7, 1999.10)**

	R	G	B
R	1,00	0,86	0,77
G	0,86	1,00	0,70
B	0,77	0,70	1,00

Как следует из таблицы, подобие изображений в трех каналах значительно, но не абсолютно. Значения яркостей красного канала описываются значениями зеленого и голубого на 79%, зеленый канал описывается двумя другими на 74% и голубой на – 60%.

Таким образом, хотя каналы и связаны друг с другом, но каждый из них содержит как совместную с другими, так и собственную информацию о подстилающей поверхности.

Разложение по ортогональному базису осуществляется таким образом, что первый фактор описывает наиболее общую часть варьирования, объединяющую все переменные, второй фактор – меньшую часть, а третий – оставшуюся. В табл. 2 приведены собственные значения факторов или, иначе говоря, их дисперсии. При этом полная дисперсия равна числу переменных (в данном случае трем).

Таблица 2

**Собственные значения главных компонент для трех каналов Landsat -7 (1999.10)**

STATISTICA ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ	Собственные значения Выделение: Главные компоненты			
Значение	Собственные значения	% общей дисперсии	Кумулят. соб. знач.	Кумулят. %

1	2,555880	85,19599	2,555880	85,1960
2	0,311887	10,396224	2,867766	95,5922
3	0,132234	0,40779	3,000000	100,0000

Если распределения нормальны, то энтропия для непрерывного распределения равна:

$$H_i = 0,5 \log_2 (2\pi e \sigma_i^2),$$

где  $\sigma_i^2$  – дисперсия i-фактора.

Таким образом, при допущении нормальности распределения значений факторов общая энтропия изображения в силу независимости факторов равна сумме их энтропий:

$$H = H_1 + H_2 + H_3 = 0,5(3 \log_2 (2\pi e) + \log_2 \sigma_1^2 + \log_2 \sigma_2^2 + \log_2 \sigma_3^2).$$

Таблица 3

**Факторные нагрузки – коэффициенты корреляции переменных с факторами для трех каналов Landsat – 7 (1999.10)**

	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
R (красный)	0,952035	-0,119955	-0,281496
G (зеленый)	0,925829	-0,308871	0,217804
B (голубой)	0,890140	0,449551	0,074533
Дисперсия	2,555880	0,311887	0,132234
Дисперсия %%	85,1960	10,3962	4,4078

Из табл. 3 следует, что 85% всего разнообразия описывается первым фактором, и с этим фактором в наибольшей степени положительно коррелируют все каналы. Второй фактор в наибольшей степени отражает собственную информацию, содержащуюся в голубом канале, и с отрицательной корреляцией – существенную часть варьирования яркости в зеленом канале. Третий фактор в какой-то степени отображает независимую информацию, содержащуюся в красном и зеленом каналах.

На рис. 7 представлено разложение трех каналов по ортогональному базису трех факторов. Эти изображения полностью независимы друг от друга. Первый фактор отображает почти всю информацию, содержащуюся в трех каналах, и читается как обычная панхроматическая фотография. Второй фактор с высокой надежностью выделяет, по крайней мере, крупные населенные пункты, как совершенно особые территории. Это определяется высоким уровнем их «голубизны», по-видимому, в результате загрязнения атмосферы при малой яркости в зеленой части спектра. Третий фактор, как наиболее яркий, выделяет наиболее «зеленые» и

вместе с тем наименее «красные» территории, а как темные – наоборот. Можно полагать, что темному цвету соответствуют ландшафты с высокой яркостью в красном канале, то есть наиболее «сухие» и наиболее «теплые» почвы, а светлому, напротив, – относительно влажные. Скорее всего, темному тону соответствуют песчаные флювиогляциальные отложения, а светлому, напротив, – богатые суглинистые почвы.

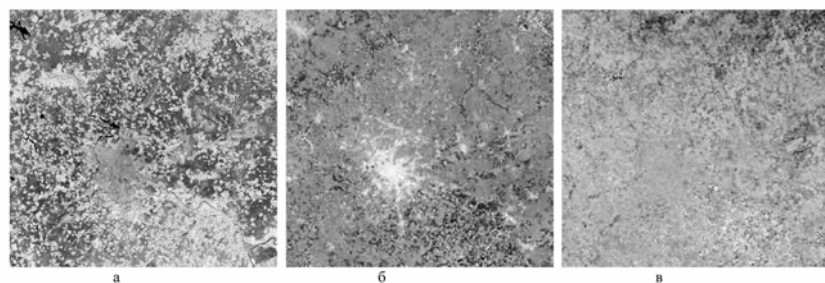


Рис. 7 Факторное разложение трех каналов сканерной съемки Landsat 7, 1999 г, начало октября. а – первый фактор отражает наиболее общие свойства территории, б- второй фактор четко выделяет населенные пункты, в – третий фактор, в соответствии с таблицей факторных нагрузок через темный тон выделяет наиболее теплые, сухие почвы, скорее всего пески, светлым тоном – суглинки.

Построив распределения по каждому фактору для 256 градаций, можно определить содержащуюся в них энтропию по дискретной схеме:  $H_i = -\sum p_j \log_2 p_j$ , где  $p_j$  – вероятность (частота) яркости,  $j = 0, 1, 2 \dots 255$ .

Общая энтропия в этом случае оценивается как:

$$H = H_1 + H_2 + H_3 + (\log_2 \sigma_1 + \log_2 \sigma_2 + \log_2 \sigma_3) - 3 \log_2 3,$$

где аргументы с дисперсией корректируют вклад каждого фактора в общее разнообразие.

На рис. 6 приведены распределения в красном канале для осеннего и зимнего снимков. Характер распределений показывает, что качество осеннего изображения низкое и распределение, в отличие от зимнего снимка, не непрерывное. В табл. 4 приведена матрица корреляции, а в табл. 5 – факторные нагрузки и дисперсии для зимнего снимка.

Таблица 4

**Корреляционная матрица между каналами (Landsat – 7, 1999.01)**

	R	G	B
R	1,00	0,85	0,48

G	0,85	1,00	0,99
B	0,84	0,99	1,00

Из табл. 4 следует, что величин корреляции значений яркостей в разных каналах зимой существенно выше, чем осенью (табл.1). Соответственно, общее разнообразие изображения зимой должно быть меньше, чем осенью.

Таблица 5

**Факторные нагрузки – коэффициенты корреляции переменных с факторами для трех каналов Landsat- 7 (1999.01)**

	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
R (красный)	0,929656	-0,368418	0,002786
G (зеленый)	0,983391	0,164804	-0,076035
B (голубой)	0,980147	0,184090	0,073644
Дисперсия	2,792006	0,196781	0,011213
Дисперсия %%	0,930669	0,065594	0,003738

На рис. 8 показано факторное разложение по ортогональному базису зимнего сканерного снимка. В табл. 6 приведены оценки разнообразия для каналов, факторов и две оценки общего разнообразия. Информации в каналах осеннего снимка меньше, чем в каналах зимнего, что прямо определяется качеством изображения. Исправить эти искаженные оценки можно через показатель выравниваемости.

$$E = H / \log(m),$$

где  $m$  – число реально существующих значений яркости.

Показатель выравниваемости фактически определяет соотношение измеренной информации к максимально возможной. Максимально возможная информация соответствует гипотетическому случаю равновероятностного распределения всех 256 яркостей ( $m$ ).

Следовательно:

$$H_{\max} = -\sum (1/m) \log (1/m) = \log(m).$$

В таблице приведены соответствующие значения, которые показывают, что при всех условиях каждый канал зимой содержит большее разнообразие информации, чем те же каналы осенью. Введем скорректированные значения общего разнообразия,



умножив значения выравненности на  $\log(256)$ , и рассчитаем новые оценки общего разнообразия через его скорректированные оценки. В результате получаем практически те же значения общего разнообразия изображения, что и по значениям дисперсий из разложения факторного анализа. Таким образом, оценки общего разнообразия по дисперсиям в разложении методом главных компонент можно считать достаточно надежными.

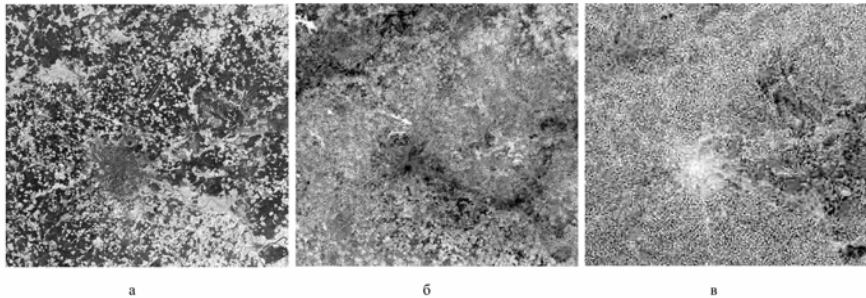


Рис. 8 Факторное разложение трех каналов сканерной съемки Landsat 7, 1999 г., январь. а – первый фактор отражает наиболее общие свойства территории, б- второй фактор наиболее темным тоном выделяет наиболее «теплые» территории, а белым «лед». «Теплые» территории определяются безусловно влиянием Москвы и возможно связаны с областями разгрузки подземных вод, в – третий фактор светлым тоном выделяет населенные пункты, а темным – по-видимому флювиогляциальные отложения.

Оценим полученный результат. Нет сомнений в том, что рассмотренный метод дает вполне корректную оценку количества информации, или разнообразия, содержавшегося в изображении. Вполне очевидно, что, впрочем, видно и на глаз, что разнообразие осеннего изображения больше, чем зимнего. Но столь же очевидно, что эта информация имеет отношение к разнообразию ландшафта только в том случае, если изображения территорий получены в один и тот же сезон года. Матрица корреляции между «осенними» и «зимними» факторами (табл. 7 ) показывает, что наиболее независимая от сезона года информация о ландшафте содержится в первом факторе каждого факторного пространства (коэффициент корреляции между каналами 0,76). Однако все-таки в каждом первом факторе, отражающем более 90% всей информации, содержащейся в сезонном изображении, и существует собственная информация о ландшафте, выявляемая только в этом конкретном

сезоне.

Таблица 6  
Оценка разнообразия (бит) подстилающей поверхности по многоканальным изображениям

Переменная	Каналы			Фактор			Энтропия	
	Красный	Зеленый	Голубой	Первый	Второй	Третий	По дисперсии	По распределению
Landsat 7 1999. 10	4.73636	4.68493	4.68493	5.14535	4.80153	4.76838	10.59	6.714
Число градаций	39	39	39	97	90	79		
log m	5.2854	5.2854	5.28540	6.59991	6.49185	6.30378		
Выравненность	0.896	0.886	0.886	0.780	0.740	0.756		
Скорректированное разнообразие	7.169	7.091	7.091	6.237	5.917	6.051		0.20452
1999.01	6.89023	7.48013	7.59197	7.49972	5.601042	6.61695	8.546	8.620
Число градаций	193	237	246	242	234	230		
log m	7.59245	7.88874	7.94251	7.91886	7.87036	7.8454		
Выравненность	0.908	0.948	0.956	0.947	0.839	0.843		
Скорректированное разнообразие	7.260	7.586	7.647	7.577	6.710	6.747		8.936

На рис. 9 показаны значения разностей изображений в первых факторах за два сезона: из зимнего изображения вычтено осеннее. Совершенно очевидно, что разности неслучайны и наряду с очевидными несоответствиями (принципиально различная яркость водоемов: зимой они светлые, осенью темные), обратным

отношением яркости города (зимой город темнее, чем летом), они выявляют довольно тонкие ландшафтные структуры, имеющие существенно различное отображение в различные сезоны года.

Таблица 7

Корреляция двух факторных пространств

		Осень		
		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Зима	Фактор 1	0,76	-0,12	-0,12
	Фактор 2	0,04	-0,15	-0,04
	Фактор 3	0,08	0,19	-0,19

Очевидно, что максимально полное отображение структуры территории можно получить лишь на основе интеграции изображений за различные сезоны года. Но вместе с тем измеренное разнообразие в рамках единой измерительной технической системы вполне объективно отображает текущее ее состояние. Так как разнообразие при всех условиях есть функция мощности процессов, как исторически определивших пространственную структуру территории, так и текущего действия естественных или антропогенных факторов, то такие измерения дают сравнительную оценку мощности сезонного фактора. С этих позиций можно утверждать, что мощность воздействия внешних факторов зимой меньше, чем, осенью и пространственная структура зимой более однородна.

Однако при всех условиях рассмотренный метод измерения разнообразия открывает широкие возможности сравнения крупных регионов и при накоплении спутниковой информации позволит дать максимально полную (в рамках существующих технических средств измерения) оценку реального разнообразия территории.

Таблица 8

Разнообразия изображения по объединенным данным осенней и летней съемки

Факторы – i	Дисперсия $\sigma_i$	Энтропия $H_i$
1	4,716716	6,237783

2	0,655588	3,390861
3	0,308844	2,304950
4	0,184074	1,558360
5	0,124624	0,995656
6	0,010154	-2,621791
Общая энтропия		11,86582

$$H = 0.5(6\log_2 (2\pi e) + \log_2 \sigma_1 + \log_2 \sigma_2 + \log_2 \sigma_3 + \log_2 \sigma_4 + \log_2 \sigma_5 + \log_2 \sigma_6)$$

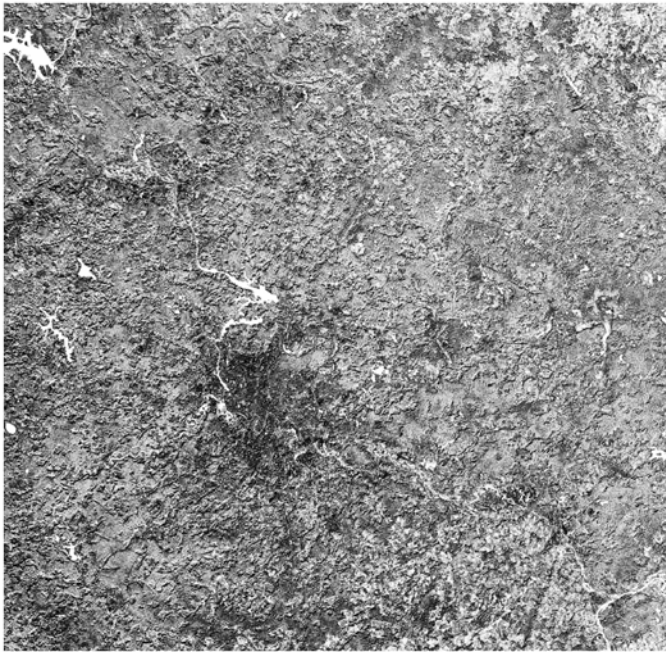
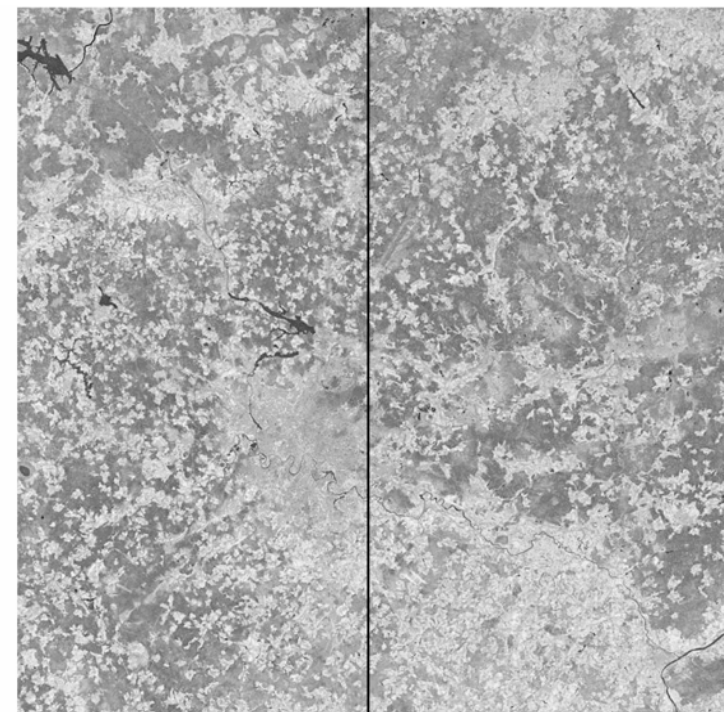


Рис. 9 Разность между первым фактором зимнего и первым фактором осеннего изображения. Водоемы зимой существенно ярче, чем осенью. Город наоборот зимой существенно темней. Разности двух изображений ландшафта на ряду с этими очевидными различиями отражают и более тонкие территориальные структуры по-разному отображаемыми в разные сезоны года.

В заключении этого раздела приведем оценку разнообразия ландшафта, получаемую одновременно от осенней и зимней съемки. Приращение информации относительно осенней съемки (табл. 8) составляет около 1,3 бита, а осенняя съемка относительно зимней дает приращение 3,3 бита. При этом первый фактор содержит 78,6% варьирования состояний территорий в пространстве за два срока

измерения. Можно полагать, что обобщенный первый фактор содержит важнейшую наиболее общую информацию о разнообразии пространственной структуры реальной территории.

Рассмотренный подход к оценке разнообразия опирается на использование метода главных компонент, применение которого в полной мере корректно при линейном характере зависимостей между каналами и нормальными распределениями. Очевидно, что в нашем случае эти условия не выполняются. Формально применение этого метода в данном случае некорректно, однако технологическая простота его применения делает метод главных компонент ведущим при анализе изображений. Правда, в данном случае оценки разнообразия корректировались расчетами по самим распределениям без использования гипотезы нормальности. Однако и здесь нормировки вводились на основе вклада фактора, оцениваемого по дисперсии. В принципе возможно использование методов, результаты которых не зависят от типа распределения и нелинейности отношений между переменными. Однако они более громоздки и требуют специальных программных средств, не реализованных в стандартных пакетах статистических программ (Statistics, SPSS, NCSIS, SYSTAT, SAS). Параллельное использование этих методов показывает, что чаще всего они корректируют отображение относительно редких состояний систем и не изменяют основных свойств отображения.



Вырезанный ряд

Рис. 10 Изображение скомпилированное из значений шести факторов

## Задача 2. Анализ иерархической организации и его разнообразия

Исследование иерархии географического пространства – наиболее активно развивающееся направление. За последние 10 лет в мировой науке для решения этой задачи развит широкий арсенал количественных методов с применением теории фракталов, спектрального анализа, вейвлет анализа. Суть задачи сводится к выявлению правил, порождающих иерархию, и использованию этих правил для решения практических задач согласования изображений на картах различного масштаба, выбора масштаба для составления ландшафтных карт различного целевого назначения и, наконец, для создания основы для изучения и описания механизмов, порождающих иерархию. К настоящему времени этой теме посвящена огромная литература, с которой достаточно полно можно познакомиться через Интернет (Приложение № 2). Вместе с тем следует отметить, что исследование иерархии требует от молодого специалиста базовых знаний статистики и основ анализа временных рядов. В данном случае теоретические основания анализа будут изложены на самом общем понятийном уровне.

В основе исследования иерархии фактически лежит постулируемая Л. С. Бергом цель географии: «Целью географического исследования является отыскание связей и закономерностей, какие существуют между распространением отдельных, интересующих географа вещей...» [Л. С. Берг, 1958, стр. 116]. Для того чтобы последовательно разобрать ход такого исследования, вырежем из изображения, компилированного из шести факторов (рис. 10) рассматриваемого изображения, линию пикселей со значениями фактора, проходящую с севера на юг через центр изображения (рис. 11). Компилированное изображение строится как сумма значений всех шести факторов с весом каждого, пропорциональным его дисперсии. Так как факторы по условию независимы, такая сумма содержит всю информацию о структуре территории.

Из рис. 11 видно довольно резкое варьирование значений обобщенного фактора, отражающее изменение состояния подстилающей поверхности. При этом полиномиальный тренд (черная линия) показывает, что при переходе от Приволжской возвышенности к Клинско-Дмитровской гряде яркость в среднем

растет, затем на Клинско-Дмитровской гряде снижается, затем при переходе к Подольскому ополью вновь повышается и, наконец, снижается на Окско-Московской равнине.

На рис. 12 представлена автокорреляционная функция этого ряда. Именно эта функция показывает, что колебания значений, отражающих состояние поверхности, не являются чисто случайными и в изменении их значений в пространстве существует вполне определенный порядок или закономерность. Во-первых, автокорреляция показывает, что связь между соседними значениями, получаемая при сдвиге ряда относительно самого себя на один шаг, около 0,8. То есть, зная значение в точке  $i$ , с достаточно высокой надежностью можно предсказать значение в точке  $i+1$ . Во-вторых, по мере увеличения шага сдвига (лага) корреляция падает и становится равной нулю примерно при сдвиге на 21 шаг, то есть 5,2 км на местности. Это означает, что, зная значения фактора в какой-либо точке, ничего нельзя сказать о его значении в точке отстоящей на расстоянии в 5 км. Существование такого медленного затухания связи указывает на наличие в ряду низкочастотного тренда, то есть медленных, но устойчивых изменений средних значений при движении с севера на юг. Именно этот тренд и отражен черной жирной линией на рис. 11. Однако корреляция при изменении сдвига не остается постоянной, а испытывает циклические колебания с максимум при сдвиге около 49 и 80 пикселей. Такое изменение автокорреляции указывает на возможное существование в ряду значений квазипериодических колебаний с различным периодом, то есть иерархических уровней.

Полное отображение свойств ряда осуществляется на основе спектрального анализа или разложения ряда функцией Фурье.

Суть дела сводится к тому, что любой временной или пространственной ряд можно описать с помощью  $L/2$  гармоник ( $L$  – длина ряда), иначе говоря, синусоидальных и косинусоидальных волн с различными амплитудами. Волновым числом ( $w$ ) обозначается номер гармоники, начиная с наибольшей. Периодом колебаний называется интервал, на котором гармоника делает полный цикл ( $P = L/w$ ). Таким образом, длина ряда отображает самый большой период, а минимальный отображаемый период равен 2. Частота колебаний  $f = 1/P$ . Максимальная частота колебаний равна 0,5 и называется частотой Найквиста. В результате спектрального анализа рассчитываются дисперсии для

каждой гармонике. Если на какую-то гармонику приходится большая дисперсия, то это означает что именно на этой гармонике или с соответствующей ей

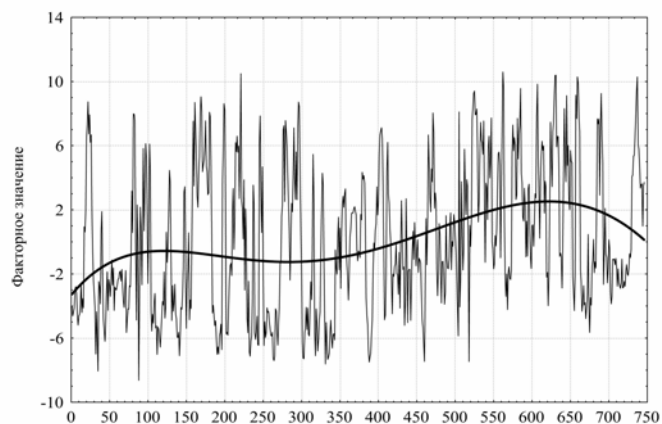


Рис. 11 Значения обобщенного фактора для ряда пикселей пересекающих центр изображения с севера на юг

периодичностью действует значительная внешняя или внутренняя сила, порождающая пространственные волны с большой амплитудой. Наличие такого максимума указывает на существование пространственной структуры с линейными размерами, соответствующими периоду колебаний. Такова, коротко, сущность спектрального анализа. Следует отметить, что по спектру ряда можно восстановить все его исходные значения. В результате, вместо запоминания  $L$  – чисел достаточно запомнить в два раза меньше –  $L/2$ . При этом потери информации не будет.

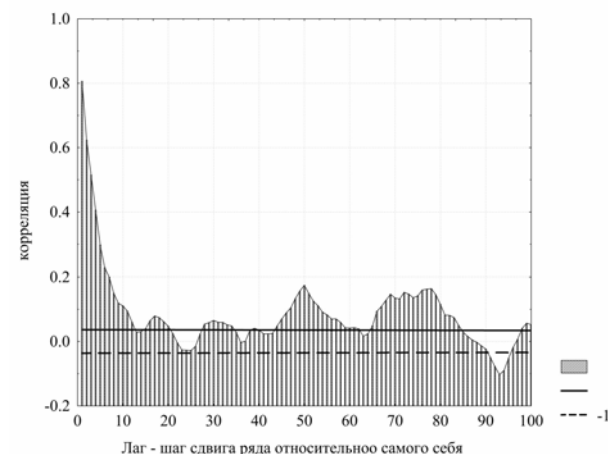


Рис. 12 Автокорреляция пространственного ряда на интервале 20 км

На рис. 13 представлен спектр рассматриваемого ряда. Периодограмма дает прямую оценку дисперсии (или мощности варьирования) на каждый период. Спектр дает оценку по сглаженным значениям. Максимумы варьирования приходятся на периоды 373, 106, 62, 37, 26, 16, 10; 5,6; 3 пикселя, что в принципе индицирует существование 9 иерархических соподчиненных волн, или уровней организации. Периоды соседних уровней в среднем отличаются в два-три раза, что определяет некоторую правильность флуктуаций. В этой правильности скрывается фундаментальное свойство ряда Фурье. Дело в том, что линейной комбинацией гармоник, которые по определению не зависят друг от друга, можно описать любую функцию или любой ряд. Формально каждому из уровней соответствует реальная иерархическая структура в том случае, если она имеет строго синусоидальную форму.

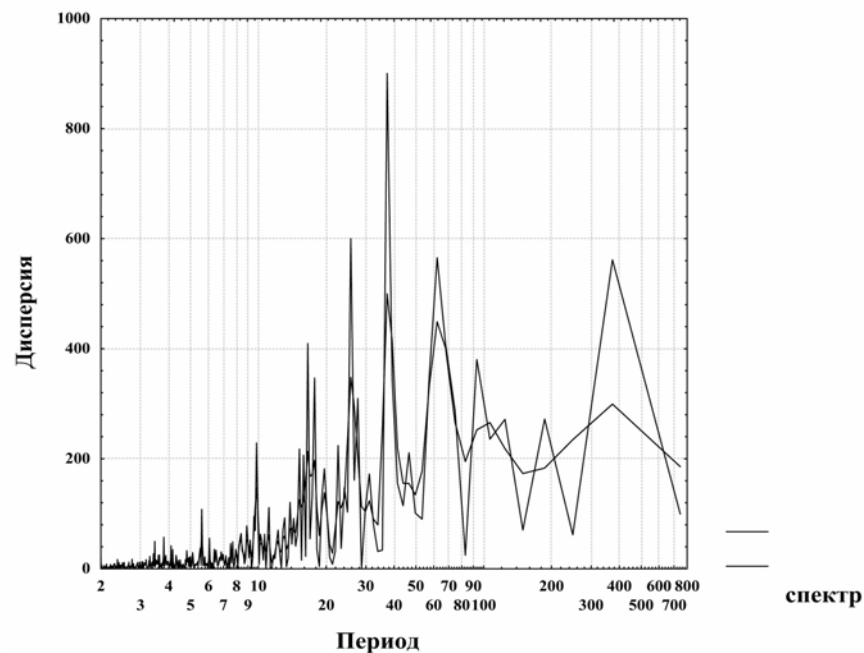


Рис. 13 Периодограмма и сглаженный спектр ряда.

Синусоидальная форма описывает наиболее гармоничную и равновесную пространственную структуру. Если же реальные пространственные структуры не синусоидальны (например, система речных долин, у которых один склон относительно крутой, а другой пологий), то для отображения территориальных структур со сходными линейными размерами потребуется несколько гармоник со строго определенными частотами, кратными целому числу:

$$f_i = f_0 \cdot i, \quad i=2,3,4,\dots,$$

где  $f_0$  – частота гармоники, определяющая собственно иерархический уровень организации. Остальные гармоники с частотами  $f_i$  – может быть эффектом ортогонального представления ряда разложением Фурье. Однако точно так же такая модель может отражать реальные волны, порождаемые нелинейным характером действия какого-либо фактора. В нелинейных колебаниях, в отличие

от линейных, частота колебаний зависит от амплитуды, то есть от мощности воздействия. С ростом амплитуды колебания частота растет и колебания как бы расползаются по нескольким гармоникам. Достигнув некоторого порога мощности, волна «сбрасывается» на более высокую частоту, в силу правила «ухода от резонанса» – в два раза меньшую.

Для того чтобы выявить константную частоту ( $f_0$ ) гармоники, определяемой действием одного фактора, можно рассчитать новый спектр, от уже определенного спектра ряда. Если нет закономерной повторяемости гармоник, различающихся на целое число, то в исходном спектре нет автокорреляции и выраженных гармоник. В этом случае можно говорить, что между выделенными гармониками нет функциональной связи, и каждая из них связана с действием возможно собственного фактора.

Прежде чем перейти к описанному выше разделу анализа колебаний, необходимо рассмотреть содержательную сторону понятия «фрактал» и методы измерения фрактальной размерности. Слово «фрактал» означает «разрыв» и указывает на то, что процесс, подпадающий под понятие «фрактальность», будучи непрерывным, содержит в себе разрывы, то есть области, в которых значения имеют резкий скачок, и производная в этих точках устремляется к бесконечности, то есть отсутствует. Классическим примером фрактального процесса является береговая линия любой территории или любая горизонталь топографической карты. Чем крупнее масштаб построения карты, тем больше в горизонтали появляется изгибов. При этом наблюдается интересный эффект: с ростом масштаба площадь острова или площадь поверхности в рамках одной замкнутой горизонтали стремится к некоторой предельной величине, а длина самой горизонтали (береговой линии) стремится к бесконечности. Очевидно, что это происходит в результате того, что в каждом более крупном масштабе выявляются новые «долины», не наблюдаемые в более мелком масштабе. Сама по себе фрактальность, или фрактальная геометрия, есть чисто математическая модель, как и всякая содержательная модель, отражающая некоторые аспекты реальности. Эта модель в общем случае описывает процессы с бифуркациями или скачкообразные переходы системы из одной локальной области равновесия в другую. Эти переходы могут иметь более или менее регулярный или

хаотический характер. В рассмотренном выше примере бифуркация происходит в точке фазового перехода из ламинарного движения воды в грунтах в открытую водную поверхность, или турбулентное русловое течение. То, что переход из одной области состояний в другую происходит скачком, достаточно очевидно. Точно так же слияние двух рек есть скачкообразный переход, порождающий бифуркацию. Обычно такого типа процессы, если они связываются с действием одного фактора, порождают самоподобную структуру: части системы подобны по своей геометрии целому или объединяющей их системе. В этом смысле речная сеть – типичный пример самоподобной системы.

Фрактальная размерность системы в отличие от топологической (точка – ноль размерность; линия – размерность 1; плоскость – размерность 2; куб – размерность 3) нецелочисленна.

Она измеряется фактически как оценка параметра самоподобия. Один из основных методов измерения строится на следующем соотношении [Кронвер, 2000]:

1. разделим отрезок прямой на  $N$  равных частей. Тогда каждую часть можно считать копией всего отрезка, уменьшенной в  $1/r$  раз. Очевидно, что  $Nr = 1$ ;
2. рассмотрим то же соотношение для плоскости –  $Nr^2 = 1$ ;
3. то же соотношение для объема –  $Nr^3 = 1$ ;

В общем случае соответственно

$$Nr^d = 1.$$

Соответственно размерность  $d$ :

$$d = \log(N)/\log(1/r).$$

Следовательно, чтобы определить размерность, необходимо организовать процедуру, при которой это соотношение оценивается из уравнения регрессии по нескольким разбиениям ряда, для которого оценивается размерность. Эту процедуру можно организовать несколькими способами.

На рис. 14 исходный ряд значений пересекается одной линией (разбивается на две части), тремя линиями (на четыре части), семью линиями (на восемь частей). В данном методе (метод ящиков) подсчитывается число пересечений линиями графиком ( $N_r$  при  $r = 2, 4, 8$ ).

Соответственно, размерность определяется из уравнения регрессии между  $\log(N_r)$  и  $\log(r)$ .

В табл. 9 приведены соответствующие значения  $N_r$  и  $r$  и параметры уравнения регрессии, а на рис. 15, а график этих демонстрирующий эту связь.

Таблица 9

	Уровни $r$		
	2	4	8
$N$	125.0000	296.0000	452.0000
$\log_2 N$	6.965784	8.209453	8.820179
$\log_2 r$	1	2	3
$D$	0.927197		
Ошибка $D$	0.182715		

В соответствии с уравнением регрессии по трем уровням оценки фрактальная размерность линии равна 0,927 и с учетом ошибки недостоверно отличается от целочисленной для линии (1).

Второй способ оценки строится на основе сравнения общей длины линии  $L_r$  при изменении масштаба ее представления  $r$ . Объект оценки, как и во всех случаях, остается тот же (табл. 10) и  $D = \log(L_r)/\log(r)$ . На рис. 16 приведено сравнение длин линий при шаге в 250 м и при шаге  $r = 16, 4000$  м.

В табл. 10 приведены значения длин линий при различных масштабах отображения трансекта и оценка фрактальной размерности.

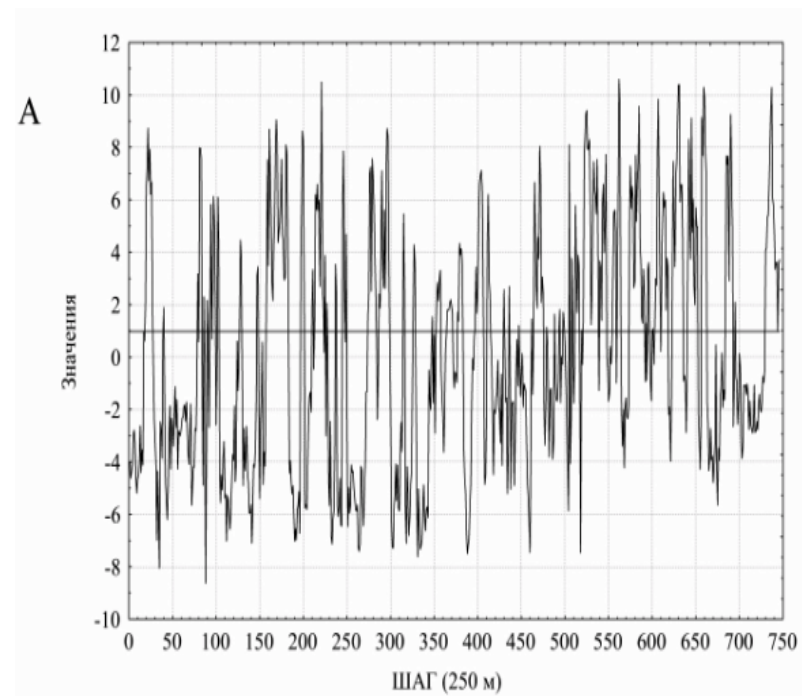
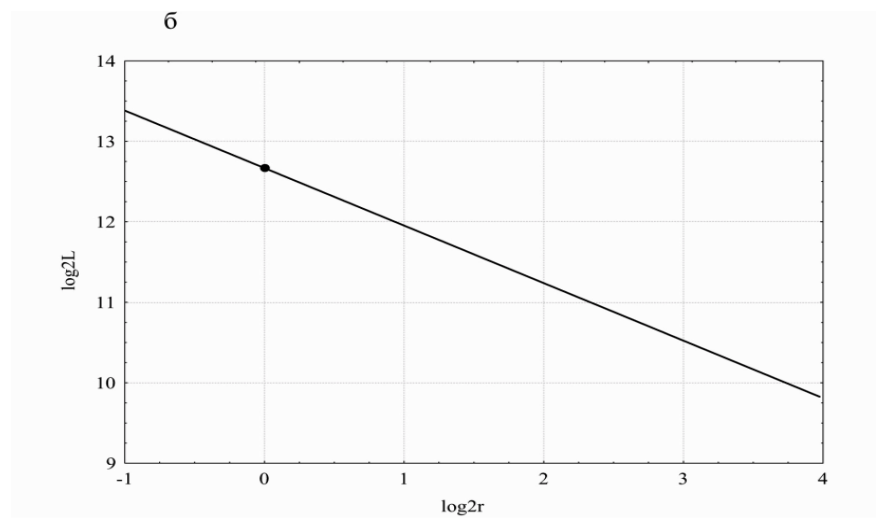
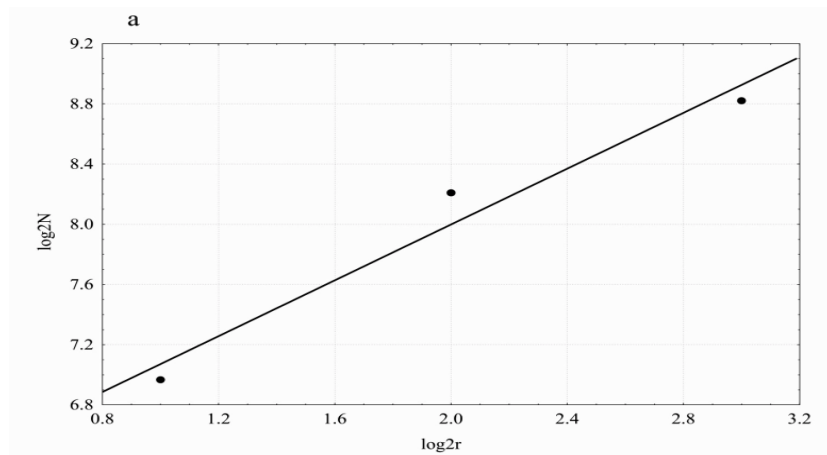


Рис.14 оценка фрактальной размерности по уравнению регрессии: а – метод «ящиков», б – метод «береговой линии»



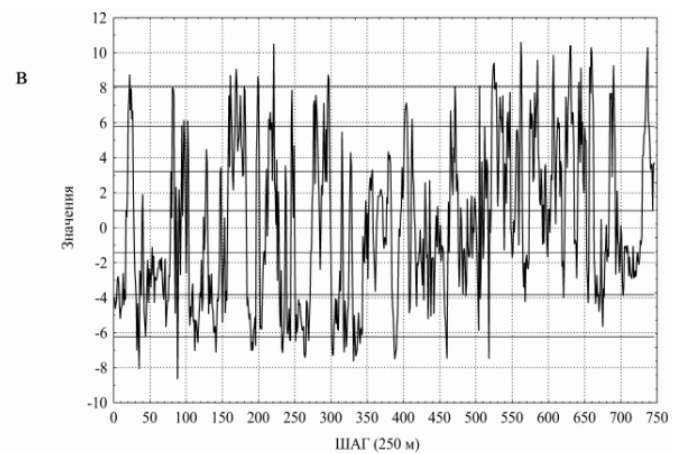
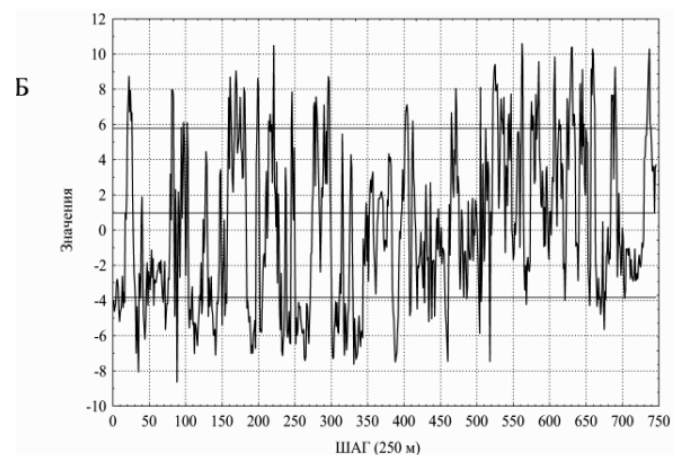


Рис. 15 Оценка фрактальной размерности методом «ящиков»  
а – два ящика, б – четыре ящика, в – 8 ящиков

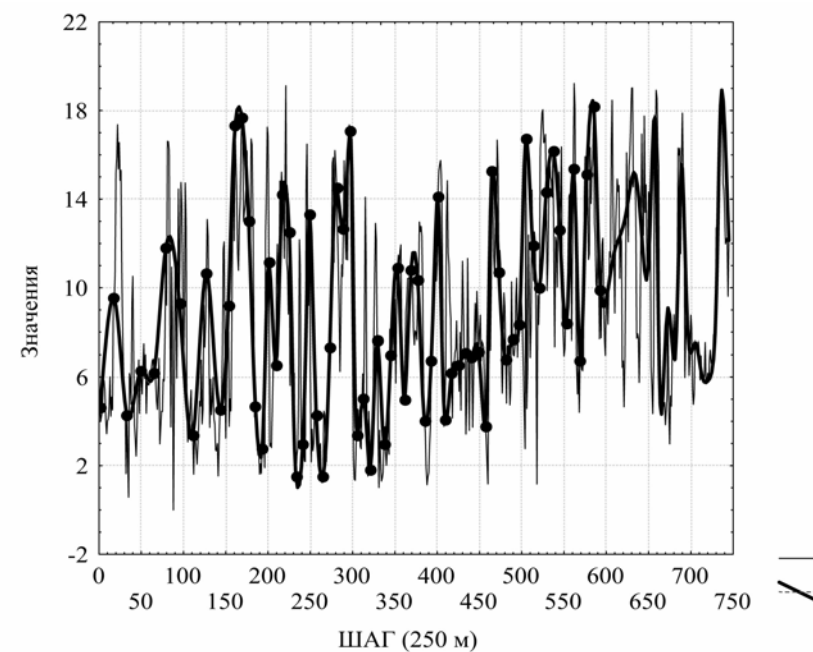


Рис. 16 Оценка фрактальной размерности методом «длины береговой линии»

Таблица 10  
Расчет фрактальной размерности по модели «изменение  
масштаба– изменение длины береговой линии»

	Масштаб г				
	1	2	4	8	16
L	6517,51063	3306,24844	3067,73791	1560,53285	796,73285
$\log_2 N$	12,670105	11,690979	11,582960	10,607823	9,637952
$\log_2 r$	0	1	2	3	4
D	0,71475				
Ошибка D	0,08636				

В этом варианте оценки размерность достоверно отличается от целочисленной (1) и недостоверно от первой оценки 0,93. Различия в оценках в данном случае есть результат лишь различной точности измерения фрактальной размерности.

Более мощным средством является оценка размерности на основе спектральной плотности. Логарифм спектральной плотности ( $Sp$ ) есть логарифм квадрата среднеквадратического отклонения, то есть амплитуды, поставленной в соответствие конкретной гармонике. Каждая гармоника ( $w$ ) есть не что иное, как определенный масштаб рассмотрения колебаний (аналог  $\tau$ ), а дисперсия, приходящаяся на соответствующую гармонику, есть аналог квадрата длины линии.

В соответствии с этим

$$\text{Log}(Sp) = a + b \log(w) \text{ или}$$

$$\log(Sp) = a + b \log(1/P).$$

Так как в данном случае оценка соответствует плоскости, то

$$D = (5-b)/2.$$

Рассмотрим с этих позиций периодограмму, представленную на рис. 12 в логарифмической форме (рис. 17а). В табл. 11 приведены параметры уравнения регрессии.

Таблица 11

**Оценка фрактальной размерности по уравнению регрессии «логарифм спектра – логарифм частоты». Коэффициент корреляции  $R = 0.66647$ .**

**Описанное варьирование: 44.418%**

	Константа	b	Фрактальная размерность $D=(5-b)/2$
Оценка	-0,25127	-1,3268	1,8366
Ошибка	0,14963	0,0771	0,0385
t-критерий	-1,67927	-17,2187	
p-уровень	0,09394	0,0000	

В данном случае размерность определяется для плоскости, а не для линии, как это было в первых двух методах, и для соизмеримости с первыми оценками из нее нужно вычесть единицу. Таким образом, для линии фрактальная размерность равна 0,8366, что лежит между двумя первыми оценками и отличается от каждой

из них статистически недостоверно. Скорее всего, оценку по спектру следует признать наиболее сильной и дающей наиболее точные результаты. Каков смысл оценок фрактальной размерности? Обычно принято выделять три их типа: около 0,5, около 0,1, около 0,9 и 0. Первый тип обычно называют «бурым шумом», и он отражает формы поверхности, порождаемые процессами, связанными с теплопереносом, или диффузией, в основу которых может быть положена модель случайного блуждания. Обычно «бурым шумом» описывается рельеф, целиком определяемый эрозивной системой, близкой к равновесию. Второй тип размерности определяется как «черный шум» и связывается обычно с турбулентными процессами в очень вязкой среде. Обычно такую фрактальную размерность имеет рельеф, сложенный основной мореной или определяемый самоподобной системой разломов. Третий тип размерности называется «розовым шумом» и связывается с турбулентными процессами в среде малой вязкости. Достаточно типична такая размерность для донного рельефа. В данном случае фрактальная размерность близка к «розовому шуму», что определяется высокой пространственной контрастностью яркостей, связанной со сменой в пространстве разномасштабных лесных и безлесных территорий. Размерность 0 для линии, 1 для плоскости называют «белым шумом», описывающим чисто случайный стохастический нормальный процесс. Остатки от линии регрессии (рис.17 б) достоверно отличаются от «белого шума» и описываются полиномом шестой степени, который выделяет наиболее статистически достоверные регулярные составляющие пространственных колебаний. В общем, они совпадают с периодическими составляющими, выделенными непосредственно по спектру, однако степени полинома не хватает, чтобы отобразить все отклонения от чисто случайного варьирования.

Формально остатки от уравнения регрессии и полинома должны иметь нормальное распределение и не иметь автокорреляция. Если это условие не выполняется, то в остатках отражаются или тренд, или регулярная составляющая. Если это так, то процесс, отображаемый спектром, не является строго фрактальным, и выделяемые иерархические уровни как наиболее вероятные линейные размеры – достоверны.

Проверка гипотезы о «белом шуме» остатков может осуществляться на основе различных критериев: критерий проверки гипотезы на нормальность распределения, критерий на отсутствие

автокорреляций, критерий соответствия спектра экспоненциальному распределению и др.

Не останавливаясь на деталях, отметим, что остатки от полинома 6 степени не являются белым шумом, так что можно полагать, что выделенные выше регулярные составляющие пространственного процесса статистически значимы и реально существуют.

Расчет спектра позволяет определить вторую компоненту разнообразия: разнообразие иерархической организации.

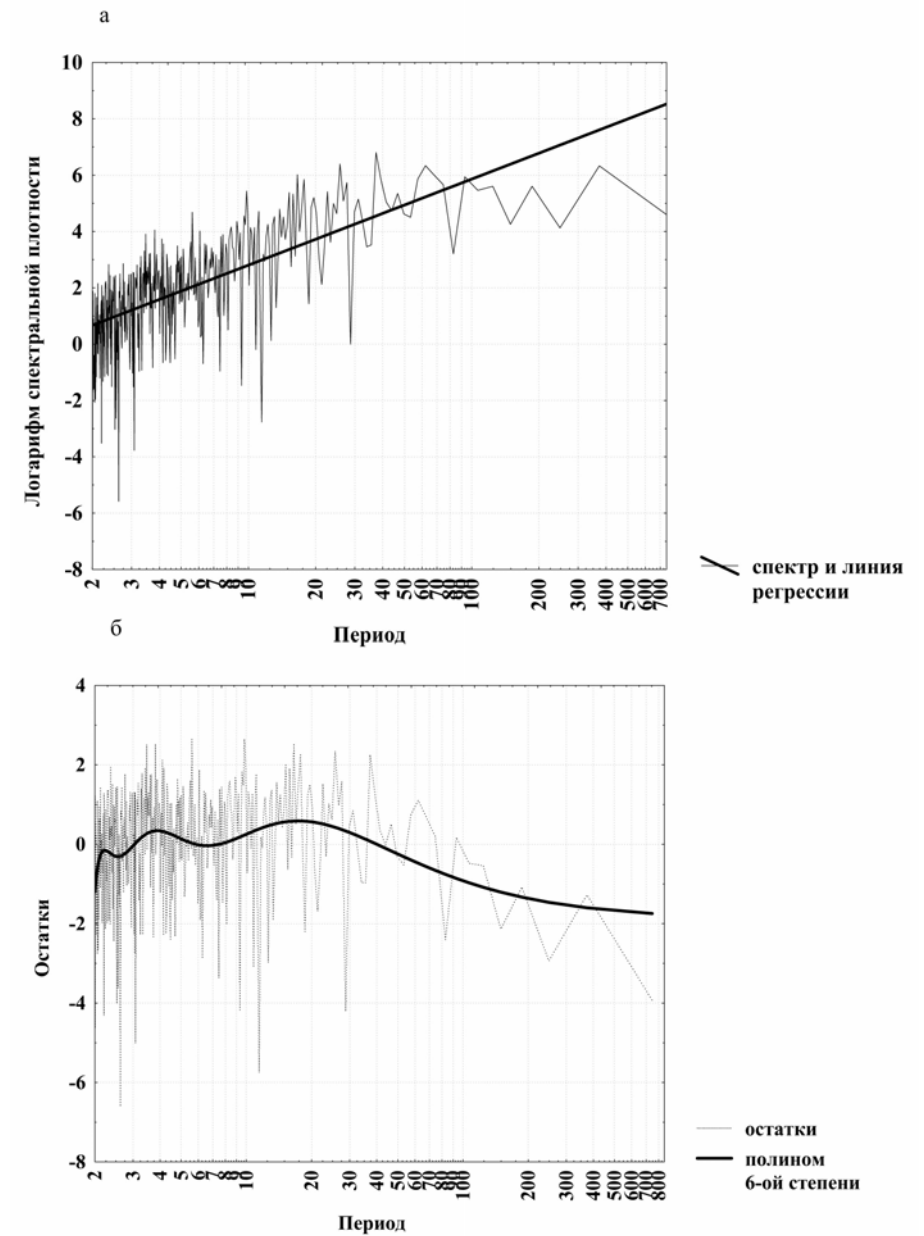


Рис. 17 Оценка фрактальной размерностью по уравнению регрессии а – связь логарифма спектра и периода, б – остатки от спектра

Так как логарифм спектральной плотности отражает варьирование или разнообразие на каждой гармонике, вне зависимости от спектральной плотности на любой другой, то общее иерархическое разнообразие может быть оценено как:

$H = \Sigma H_w = 0.5 \Sigma \log(2\pi e \sigma_w) = 0,5(w \log(2\pi e) + \Sigma \log(\sigma_w))$  – сумма берется по всем гармоникам.

Очевидно, что разнообразие иерархии связано с фрактальной размерностью:

$H_w = 0,5(a - \log 2\pi e) - 0,5b \log w$ , так как  $D = (5-b)/2$ , то  $b = 5-2D$  и

$H_w = 0,5((a - \log 2\pi e) - (2,5-D) \log w)$ .

Удельная энтропия на одну гармонику соответственно есть:

$$H^w = H / \log(w).$$

Если процесс строго фрактальный и определяется действием только одного фактора, то удельная энтропия есть константа. Таким образом, фрактальную размерность можно рассматривать как оценку разнообразия иерархической организации системы, и чем она больше, тем меньше разнообразие. Следовательно, наиболее сложной организацией, требующей для своего возникновения приложения воздействий очень большой мощности, будут обладать системы, описываемые «розовым шумом». Территории, организация которых отвечает размерности «розового шума», требуют существенно больших хозяйственных усилий для извлечения из них полезной продукции, более сложных стратегий природопользования и при прочих равных условиях более сложны для хозяйственного освоения. В целом же связь разнообразия с фрактальной размерностью имеет фундаментальный характер [Кроновер, 2000; Schroeder, 1991].

Рассмотренный пример демонстрирует методы исследования иерархической организации для трансекта со значениями какой либо переменной.

Анализ изображения требует оценки фрактальной размерности для двух мерного случая. Здесь применимы те же методы измерения фрактальной размерности: метод «ящиков», метод масштаба, метод двухмерного спектрального анализа.

Последний метод, хотя и наиболее сложен для расчетов, но дает наиболее полную основу для анализа иерархической организации. В принципе он ничем не отличается от одномерного случая. Двухмерный спектр рассчитывается для всех ортогональных

направлений (операцию можно осуществить в программах Surfer 7, Idrisi 32).

На рис. 18 показан логарифм двухмерного спектра в координатах полного периода на все изображение оцениваемого как  $\pm\pi$ , рассчитанный для рассматриваемого примера в программе Surfer. Перейти к частотам и волновым числам можно, зная размер изображения (по X – 765 пикселе, по Y = 746). Следовательно, по X спектр измеряется в диапазоне периодов от 2 до 382, а по Y – от 2 до 373 пикселей.

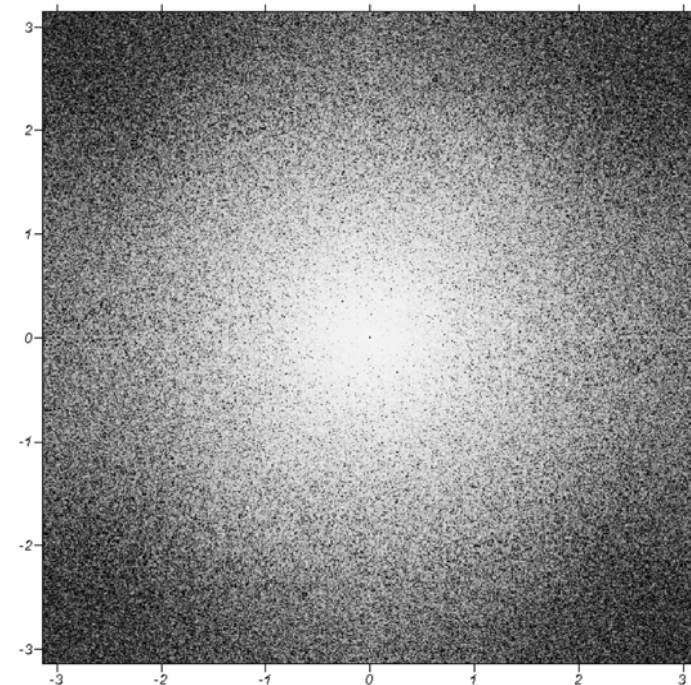


Рис. 18 Двухмерный спектр изображения в координат  $P_i$

При такой форме представления, подобласти с противоположными знаками периодов полностью подобны, и верхняя половина рисунка есть зеркальное отображение нижней половины. С другой стороны, отображения в левой и правой половинах несколько различны, что указывает на некоторую общую асимметрию в структурной организации исследуемой территории. В

целом же яркость рисунка растет к центру, что прямо указывает на фрактальный характер изображения. На фоне этого общего тренда существует множество локальных максимумов (светлые точки на общем темном фоне), в которых можно заметить некоторые сгущения и разреживания, но, безусловно, отражающие высокую общую стохастичность иерархической организации территории. Если бы существовали четко выраженные линейные структуры, то в пространстве спектра имелись бы компактные светлые пятна или линии.

D. L. Turcotte [1997] для оценки фрактальной размерности по двумерному спектру предложил брать его среднее значение по радиусам длины  $w_i$ , соответствующие  $i$  – овому волновому числу. Эта операция позволяет свести двумерное отображение к одномерному. Для отображения асимметрии в организации территории можно рассматривать отдельно средние значения по левой и правой верхним частям изображения спектра. В реализованном пакте программ исследования пространственной организации территории (Fracdim) оценка спектра осуществляется на интервале периодов от 2 до 500 пикселей, что в большинстве случаев достаточно для исследования правил организации конкретной территории [Пузаченко и др., 1999]. При этом следует отметить, что расчет двумерного спектра для изображений в несколько сотен пикселей требует довольно много машинного времени. Чтобы оценить фрактальную размерность для всего изображения его нужно агрегировать с операцией осреднения, до приемлемых размеров (ширина или высота меньше или равна 500 пикселей).

На рис. 19 показан график двумерного спектра для изображения в диапазоне 2 – 500 пикселей. Как следует из графика, наклон линии регрессии достоверно изменяется в точке, соответствующей периоду 8 пикселей. Резкое изменение наклона линии регрессии и, соответственно, фрактальной размерности формально указывает на смену физической природы факторов, определяющих иерархическую организацию территории в высокочастотной и низкочастотной частях спектра. Таким образом, территориальные структуры с линейными размерами примерно до 2 км и более 2 км связываются с действием существенно различных факторов. В соответствии с существующими знаниями можно полагать, что за территориальные структуры с линейными

размерами меньше 2 км определяются строением четвертичных отложений, вклад которых в формирование структуры на более высоких размерных интервалах резко снижается. Таким образом, оценку фрактальной размерности можно провести для всего изображения и для его отдельных частотных интервалов. В случае двумерного спектра фрактальная размерность оценивается как  $D=(7-b)/2$ .

**Оценка фрактальной размерности по двумерному спектру для всего изображения**

Вид оценки		Константа		b		Фрактальная размерность $D = (7-b)/2$
		Значение	Ошибка	Значение	Ошибка	
2–500 пикселей	левый	-10,723	0,041	-1,6826	0,0212	2,6587
	правый	-10,647	0,037	-1,6700	0,0191	2,665
2–8 пикселей	левый	-11,430	0,025	-2,246	0,019	2,377
	правый	-11,334	0,024	-2,219	0,019	2,390
8–500 пикселей	левый	-9,4329	0,1463	-1,2726	0,0462	2,8637
	правый	-9,4297	0,1045	-1,2819	0,0330	2,85905
4–700 пикселей	левый	-9,922	0,038	-1,5082	0,0198	2,7459
	правый	-9,944	0,036	-1,5048	0,0190	2,7476

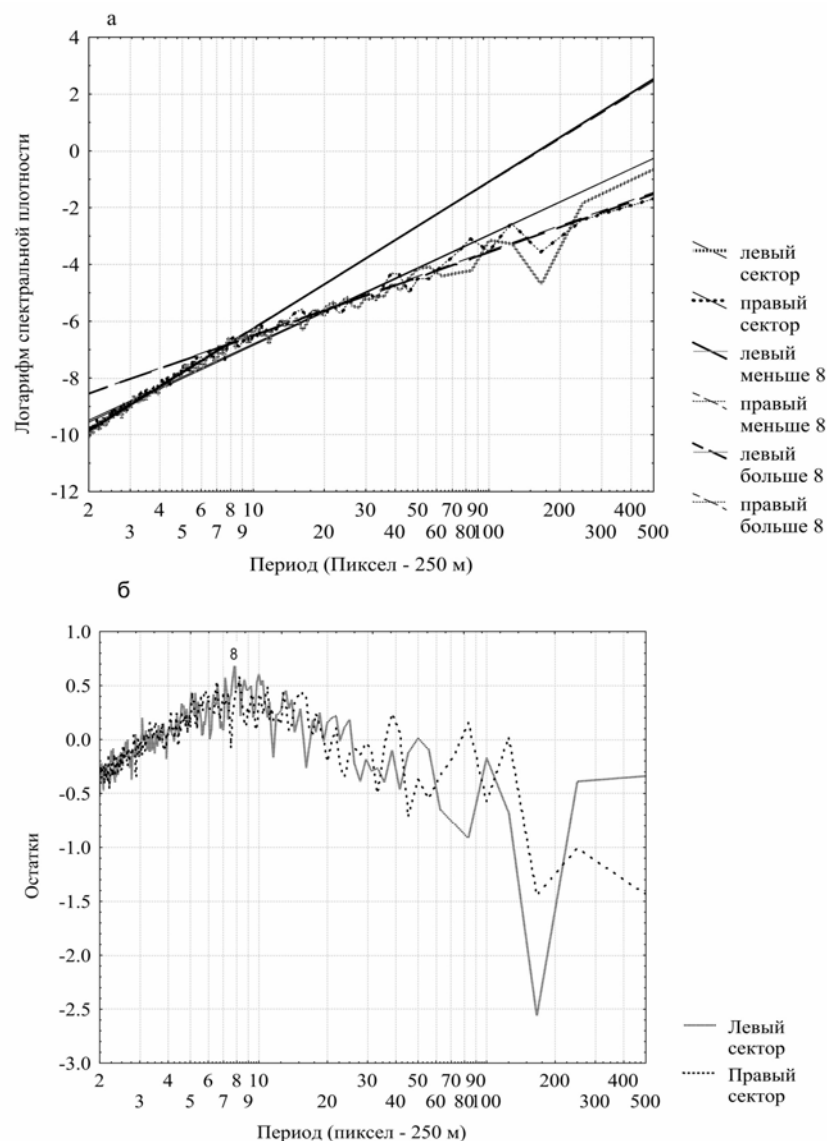


Рис. 19 а – связь логарифма спектральной плотности с периодом при оценке фрактальной размерности, б – остатки от линии регрессии

Так как оценки фрактальной размерности по двумерному спектру связаны с трехмерной фигурой, то, сравнивая их с двумерными оценками по трансекту, для двумерной оценки фрактальной размерности следует вычесть 1, а для одномерной – 2.

Из проведенных оценок следует, что иерархическая организация до интервала 2 км описывается практически «черным шумом», то есть поверхность того изображения представляет собой смену в пространстве разномасштабных холмоподобных структур с относительно плоскими водораздельными поверхностями. Начиная с 2 км, иерархическая организация описывается скорее «розовым шумом», то есть профилем яркостей с весьма контрастными изменениями значений на различных иерархических уровнях. Средняя оценка фрактальной размерности на интервале 2–500 пикселей (0,5–130 км) имеет естественно промежуточное значение, но по оценке по агрегированному изображению (1–182 км) приближается к розовому шуму.

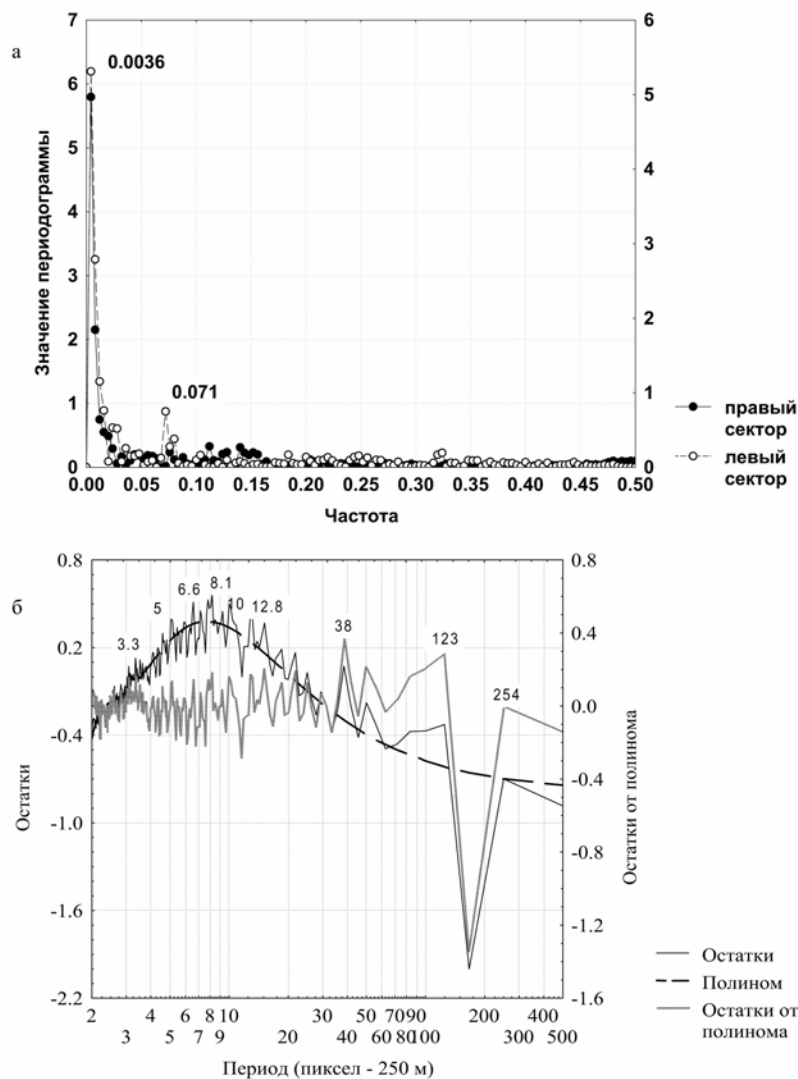


Рис. 20 а - выделение основной частоты иерархической структуры по спектру, б – выделение основных уровне в иерархической организации территории

Так как фрактальная размерность связана с разнообразием, то иерархическая организация территории Московской области может рассматриваться как весьма разнообразная и, соответственно,

сложная и относительно упрощенная для структур, линейные размеры которых не превышают 2 км. Кроме того, ее генезис определяется действием, по крайней мере, двух независимых факторов.

На рис. 20 приведен график остатков от линии регрессии и остатков от его полиномиального сглаживания. В остатках существует строгая регулярность колебаний амплитуды, отражающая периодические закономерности изменения мощности спектра. Структура этих колебаний строго самоподобна и почти полностью описывается как композиция колебаний с уменьшающейся пропорционально коэффициенту  $b$  амплитудой с частотами:

$$f_i = 0.0036i,$$

где  $i = 1.2.3 \dots 138$ ;

$$i_{\max} = 0.5/0.0036 = 138;$$

$i_{\max}$  – номер волны с частотой, близкой к частоте Найквиста.

Таким образом, периоды колебаний, или длины структур, составляют 278 пикселей, 138, 92, 68, 55, 46, 39,....

Возможно, что структура порождается и действием второго независимого более слабого фактора с  $f_0 = 0,071$ .

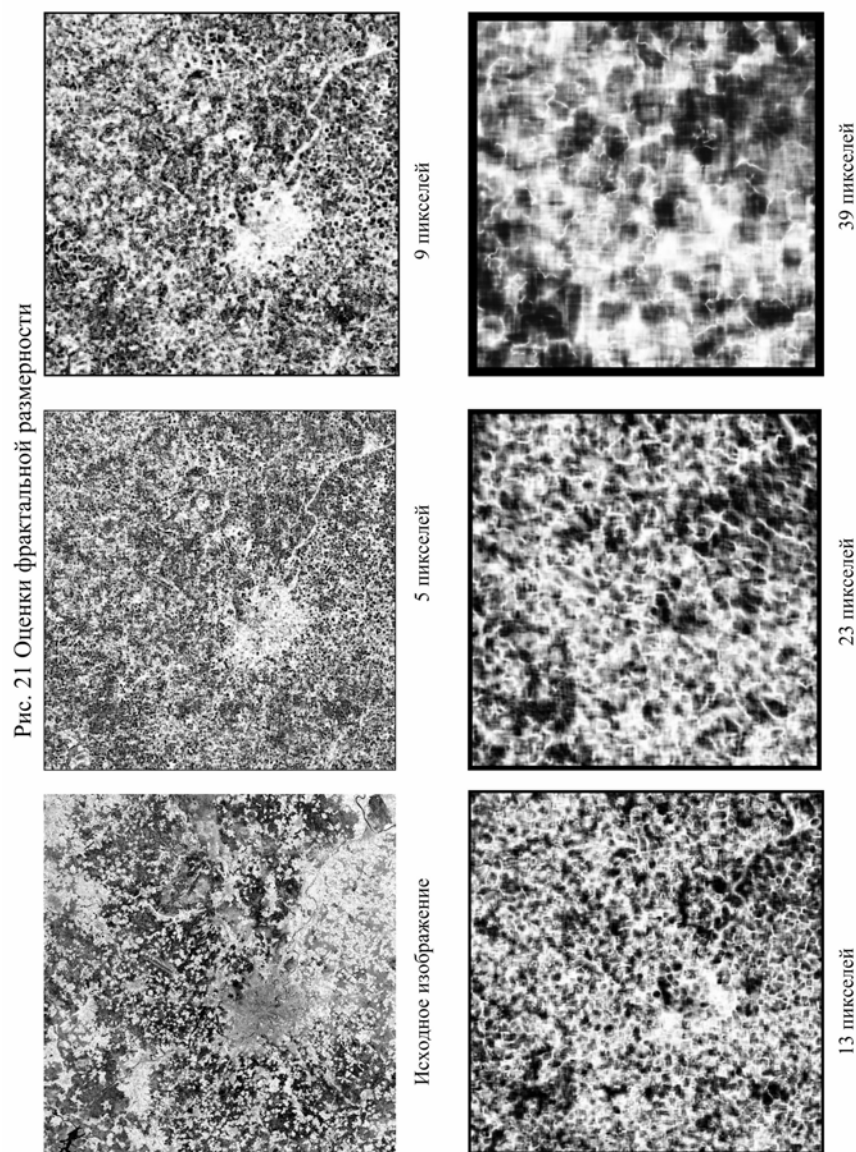
Непосредственно из спектра выделяются периоды с максимумами 254, 123 пикселя и т. д. Отличия от приведенных выше оценок определяются тем, что оценки длин периода по спектру имеют среднестатистический, а не конкретный характер.

Так или иначе, иерархическая структура территории очень сложная, образующаяся как система вложенных пространственных волн. С практической точки зрения, в качестве основных можно выделять территориальные структуры, по максимуму спектральной плотности. Таким образом, безусловно, можно выделить территориальные структуры с линейными размерами 66 км (254 пикселя), 32, 10, 3.3, 2.6, 2.0, 1.3 км.

На рис. 21 приведены фрактальные размерности территории, оцененные для различных иерархических уровней ее организации. Светлому тону соответствуют территории, фрактальная размерность которых близка к «розовому шуму», наиболее темному тону – территории с фрактальной размерностью близкой к «черному шуму», серому тону – «бурому шуму».

Из рисунка 21 б с полной очевидностью вытекает, что территории, которые можно рассматривать как граничные

(например, долины рек), описываются «розовым шумом». Вместе с тем фрактальная размерность Москвы в основном близка к «розовому шуму», хотя и в ее пределах очевидны варьирования этого параметра разнообразия ландшафта.



В целом фрактальная размерность хорошо выделяет наиболее

однородные территории с параметрами размерности, близкими к «черному шуму». На этом уровне «розовый шум» выделяет граничные структуры.

Рис. 21 г, д, е, дающие оценку фрактальной размерности на уровне территориальных структур с линейными размерами 3,3 км, 6 км и 10 км, хорошо демонстрируют, что такое «самоподобная иерархическая организация»: сотово-ячеистый характер изменения значений фрактальной размерности, осложненный отдельными более-менее линейными структурами, сохраняется на всех трех масштабах оценивания. Вместе с тем характер варьирования значений фрактальной размерности в пространстве при разрешении 1,3 и 3,3 км существенно иной. На этом уровне доля территорий с «черным шумом» по визуальной оценке существенно больше доли территорий с «розовым шумом», и территории с «розовым шумом» в основном связаны с областями границ территориальных структур, или с городами.

Оценка фрактальной размерности территории есть прямое измерение ее текстурной сложности. Она имеет большое значение при решении задач ландшафтного планирования размещения хозяйственной деятельности. Простейшим примером может быть задача выбора площадки для строительства объекта, требующего высокой устойчивости фундамента. Очевидно, что для такого объекта предпочтительна территория, фрактальная размерность которой на всех иерархических уровнях близка к «черному шуму». Так как текстура территории есть функция мощности действия факторов, определивших ее генезис, то территории с текстурой, соответствующей «черному шуму», можно с полным основанием трактовать как наиболее консервативные и неизменные во времени.

Вполне понятно, что анализ фрактальной размерности заставляет задуматься и о возможных природных механизмах, порождающих текстурную сложность конкретной территории.

Таким образом, в результате решения задачи анализа иерархической организации территории получаем следующие оценки:

- 1) общего разнообразия иерархической организации, выраженного через фрактальную размерность;
- 2) правила, лежащего в основе иерархической организации;
- 3) линейных размеров наиболее хорошо выраженных иерархических соподчиненных уровней организации и,



соответственно, наиболее репрезентативных масштабов отображения различных свойств территории;

4) текстурной сложности (фрактальной размерности) территории для разных иерархических уровней.

### **Задача 3. Классификация многоканального спектрозонального изображения**

Целью решения этой задачи является выделение территорий, различающихся по значениям спектральных яркостей в каналах. При этом имеется в виду, что спектральные яркости отражают некоторые физические свойства ландшафта или его элементов и его отдельных компонентов (растительности, почвы, гидрологического режима и т. п.).

В общем случае классификация есть способ выделения подмножеств объектов – классов, таких, что объекты, принадлежащие к одному классу, более сходны друг с другом или подобны друг другу, относительно объектов принадлежащих другим классам. Классификации нужны постольку, поскольку они позволяют заменить множество элементов, каждый из которых в какой-то степени отличается от любого другого обобщенным классом, содержащим некоторые обобщенные значения переменных, описывающих каждый элемент. Если какой-либо класс, объединяющий множество элементов, устойчив во времени и пространстве, то он получает обычно собственное имя и становится образом множества его частных проявлений. Например, слово «облако» объединяет широкий класс подобных состояний воздушной массы. Слово «сосна» является образом огромного количества индивидуумов растительного мира, каждый из которых очевидно отличим от любого другого. Таким образом, в результате классификации исходное разнообразие уменьшается при минимальной потере содержательной классификации. Идеальной является классификация, при которой по некоторому конечному набору признаков любой объект может быть однозначно отнесен точно к одному классу. Формально такое возможно, если множество строго дискретно, то есть каждая его точка (элемент) содержит информацию обо всем множестве (о всех других точках). Однако таких множеств не так уж много. Они наиболее типичны для систем, образованных на основе управления. Но даже и для таких множеств всегда существует некоторая область неопределенности.

Классическим примером являются таксономические классификации, исходно ориентированные на дискретную природу классифицируемых ими множеств. Система населенных пунктов в силу ее генезиса обычно вполне дискретна. Деревни надежно отличимы от городов. Хорошо отличимы города различного иерархического уровня, однако и здесь существуют области неопределенности.

Если множества строго непрерывны, то есть для любой точки в окрестности любого радиуса всегда найдется точка, принадлежащая тому же множеству, то их однозначная классификация невозможна. Классы в таком варианте могут выделять некоторые наиболее вероятные сочетания значений признаков, но при этом всегда будут существовать переходные ситуации. Фрактальные множества являются, с одной стороны, непрерывными, а с другой – разрывными. То есть в любой окрестности любой точки всегда найдется точка, принадлежащая этому множеству, и пустое множество, не содержащее такой точки. Фрактальные множества в силу их разрывности при классификации содержат меньше неопределенных граничных точек, чем в случае строго непрерывного множества, но все-таки существование переходов и неопределенности обязательно. Таким образом, классифицируя конгломеративные системы, какими являются ландшафты, в самом лучшем случае удастся выделять области локально устойчивых их состояний, каждая из которых соответствует определенному классу. Эти области локального равновесия, или локальной устойчивости, можно определить как фазовые состояния системы. В ходе пространственно-временной динамики возможен переход любой точки из одного фазового состояния в другое. Фрактальность множества определяет неизбежную иерархичность классификации, когда существуют классы, каждый из которых можно подразделить на подклассы первого уровня, которые в свою очередь делятся на подклассы, и так далее. Для формальных фрактальных моделей такое деление может быть сколь угодно глубоким. При отображении через классификацию реальных природных систем их иерархическая делимость ограничивается неизбежными конечными размерами элемента земной поверхности и в общем случае любого объекта классификации.

Формально, максимальное число классов, которые можно выделить на множестве, прямо связано с его энтропией, или

разнообразием, и равно  $2^H$ . Это представление очень близко к понятию числа степеней свобод в статистике, которое связывается с объемом выборки  $N$  как  $df = \log_2(N)+1$ . Число степеней свободы подразумевает число способов случайного размещения  $N$  элементов. Очевидно, оно определяет максимальное разнообразие, которое может содержать ограниченная выборка. Таким образом, число статистически обоснованных классов не может быть больше числа степеней свободы. Так, например, рассматриваемое изображение Московской области содержит 570 690 пикселей и, соответственно, число статистически обеспеченных классов должно быть близким к 13 – 14 для каждого слоя и при условии независимости всех каналов  $13^6$ . С другой стороны, общее разнообразие летнего и зимнего снимков составляет 11,86 бит, что позволяет в пределе выделить около  $2^{11,861} = 3720$  статистически различимых классов.

По-видимому, полезно различать генетические и физиономические классификации. Первые строятся на основе сравнения «сходства – различия» физически понятых факторов, определяющих разнообразие состояний классифицируемого явления, вторые – на основе «сходства – различия» каких-либо наблюдаемых и измеримых признаков. Если эти признаки действительно определяют важные функциональные свойства объекта классификации, то физиономическая классификация неизбежно в той или иной степени будет отражать не только физиономическое сходство, но и родство. Однако совпадение генетической и физиономической классификации в общем случае не обязательно. В подавляющем большинстве случаев одно и то же явление может подразделяться на классы различными способами. Выбор способа часто определяется практическими требованиями, предъявляемыми к классификации. Сама возможность множественности классификации определяется разнообразием функциональных отношений, в которых любое явление находится в отношении к человеку. Выше рассматривалось многообразие определений сообщества, местообитания, экосистемы и ландшафта. Выделение этих объектов из разнообразия систем, связанных с планетарными комплексными явлениями, также является результатом их классификации по не очень четко определенным переменным и отношениям. Принимая неизбежность множественности классификаций, обратим внимание на необходимость максимально четкого обоснования и объяснения

применяемых правил действий. Только на этой основе можно обеспечить их воспроизводимость и сравнимость.

В конечном итоге, в основе любой классификации явно или не явно заложены метрика и способ группировки конкретных объектов классификации.

Метрика определяет способ измерения «сходства – различия» сравниваемых объектов. Способ группировки определяет правила, по которым классифицируемые объекты объединяются в группы подобных, или классы. Обсуждения всех проблем классификации выходит за рамки настоящего текста. Читатель может ознакомиться с более полным обсуждением этой важной темы в соответствующих изданиях [Айвазян, Михтарян, 1998]. Здесь же остановимся на методах классификации, обеспечивающих соизмеримость оценок ландшафтного разнообразия.

Любые явления можно классифицировать по значениям нескольких переменных двояко:

- 1) по величине этих переменных,
- 2) по подобию изменения этих величин.

Действительно, классификация растительности в русской геоботанике опирается в первую очередь на ценозообразующие, то есть многочисленные, виды, а классификация Браун – Бланке оперирует в первую очередь с группой видов, устойчиво встречающихся в определенных сочетаниях, то есть подобно распространенных по местообитания (верные виды).

Два этих варианта классификации строятся на основе двух типов метрик:

- 1) измеряются различия по участию (сравнение по размеру, объему),
- 2) измеряются различия по подобию распространения (сравнение по подобию, форме).

При такой трактовке подразумевается, что множество переменных отражает некоторые геометрические фигуры в многомерном пространстве переменных, у которых есть и объем, и форма. При этом объем и форма изменяются однозначно только в одном частном случае. Этот частный случай соответствует линейной модели отношений между переменными. Обычно же изменения значений переменных от объекта к объекту происходят непропорционально. Соответственно, не удивительно, что две классификации, проведенные на основе разных метрик, могут

существенно отличаться друг от друга.

Размер можно измерять только в том случае, когда значения переменной могут быть однозначно связаны с натуральным рядом чисел (по схеме больше-меньше). Однако часто такого порядка в состояниях априори установить невозможно. Так, например, если переменная определена как видовой состав и фиксируется только наличие или отсутствие какого-либо вида в точке территории, и даже при этом рассматривается его обилие, то нет априорных оснований, по которым можно установить естественный порядок, который занимает каждый вид как состояние этой переменной. Такие переменные называются дескриптивными, или описательными, и для измерения дистанций на их основе используются специальные дескриптивные метрики, отображающие в основном форму и лишь частично объем.

Коротко опишем основные метрики этих трех типов и области их применения.

Первый тип метрики, отображающий различия или дистанции между подмножествами по их объему, относительно описывающих их переменных, называется дистанция Минковского и в общем виде записывается как:

$$D_{ij} = (\sum |x_i - x_j|^p)^{1/q},$$

где  $D_{ij}$  – дистанция между точками  $i$  и  $j$ ;

$x$  — переменные, описывающие множество от 1 до  $m$ ;

$p$  – степень разности от 1 до  $k$ ;

$q$  – степень корня из сумм разностей в степени  $p$  пар сравниваемых переменных от 1 до  $k$ . Обычно  $k$  не превышает 3.

Метрика Евклида, используемая в обычной геометрии, получается при  $p = q = 2$ . Метрика с  $p = q = 1$  называется дистанция Манхетен – сити.

В зависимости от отношений  $p$  и  $q$  метрики отображают пространства различной кривизны относительно линейного пространства Евклида. При Манхетен-сити дистанции удаленные точки оказываются ближе, чем в метрике Евклида. Напротив, в пространстве квадратичной или кубической метрики Евклида, когда  $p = 2$  и  $3$  соответственно, а  $q = 1$  удаленные точки оказываются дальше, чем в обычной метрике Евклида. Отсюда следует простое правило применения этих метрик:

1) если распределение значений переменных близко к нормальному, то оптимальна метрика Евклида;

2) если распределение имеет очень большой эксцесс, то следует применять дистанцию Манхетен – сити, а в пределе при очень большом положительном эксцессе дистанцию с  $p = 1$ , при  $q > 1$ ;

3) если распределение данных имеет очень большой отрицательный эксцесс и тем более близко к равномерному, то оптимальна дистанция Минковского с  $p > 1$  и  $q = 1$ .

Смысл использования метрик довольно прост. Если распределения переменных сосредоточены в узкой области, то редкие экстремальные значения будут входить в оценку дистанции с очень большим весом, и на самом верхнем уровне классификации будут выделяться классы с очень небольшим числом элементов (объектов), противопоставляемые всему основному множеству. Если в задачу классификации входит выделение на первом ее уровне относительно редких типов событий или состояний, то такая метрика вполне приемлема. Если же желательно получить в классификации отображение в первую очередь классов, включающих в себя в среднем наиболее типичные состояния, то необходимо использовать метрику Манхетен – сити, которая снижает вес в классификации экстремальных состояний.

Можно сформулировать задачу иначе. Если мы хотим в общем случае отобразить классы с экстремальными состояниями, то необходимо искривлять пространство таким образом, чтобы состояния с экстремальными значениями переменных имели непропорционально большой вес относительно состояний со средними значениями.

Следует обратить внимание на то, что человек в своем отображении реальности сплошь и рядом интуитивно применяет метрики, искривляющие пространство, и в первую очередь в том случае, когда он хочет выделить классы относительно редких состояний.

Второй тип метрики в общем случае строится на основе мер подобия типа корреляции. При этом в линейном случае применяется метрика, строящаяся на корреляции Пирсона (обычной корреляции, используемой для нормальных распределений):

$$D_{ij} = 1 - r_{ij},$$

где  $r_{ij}$  – корреляции между двумя точками ( $i, j$ ) по состояниям  $k$  – переменных.

Если отношения сильно нелинейны, то используются ранговые

коэффициенты корреляции, однако из-за очень больших затрат времени для расчета применение их при анализе изображений практически нереально.

Для анализа изображений наиболее приемлема метрика, опирающаяся на логику скалярного умножения векторов и неравенству Буняковского.

$$D_{ij} = 1 - \frac{\sum x_i x_j}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum x_j^2}}$$

Сумма скалярных произведений векторов, деленная на квадратный корень из произведения их квадратов, есть косинус многомерного угла в векторном пространстве. Если два вектора полностью тождественны, то косинус равен 1 и дистанция соответственно равна нулю.

Если одноименные переменные в двух точках различаются по величине, но имеют подобный порядок, то их произведение будет меньше квадрата одного из максимальных значений, и среднее значение суммы будет меньше единицы, но все-таки существенно ближе к ней, в сравнении с ситуацией с несовпадающим порядком. Таким образом, эта дистанция более чувствительна к подобию, чем к объему многомерных фигур, но все-таки не является строго корреляционной. Если значения переменных для каждой точки нормировать по амплитуде во всей выборке, то дистанция Буняковского будет строгой метрикой подобию. Однако при анализе изображений при оценке подобию полезно сохранять все-таки и некоторое влияние на дистанцию объема сравниваемых объектов. Часто на этой основе удастся получить более содержательные классификации, чем по дистанциям Минковского.

Третий тип метрики, для диссипативных множеств, применим при анализе изображений лишь в частном случае. Типичной задачей является классификация территорий по сочетаниям в их пределах различных классов, не обязательно упорядочиваемых друг относительно друга.

$$D_{ij} = 1 - \frac{1}{k} \left( \frac{\sum x_{\min}^i \cap x_{\min}^j}{x_{\max}^i \cup x_{\max}^j} \right)$$

В данном случае точке на карте соответствует квадрат с некоторым числом пикселей, каждый из которых по сравниваемой переменной принадлежит к определенному классу, имеющему свой номер для всего изображения. Если, например, сравниваемые квадраты состоят из  $k = 25$  пикселей, то в них может встречаться не больше 25 классов, представленных своими номерами. Потенциально это может быть любой номер, соответствующий определенному типу. Таким образом, во всех случаях число переменных подразумевается потенциально равным всем классам, многие из которых в сравниваемых квадратах могут быть не представлены, то есть равны 0. Если между двумя сравниваемыми квадратами нет общих классов, то, очевидно, дистанция между ними будет максимальна и равна 1. Если же часть классов совпадает, то в числителе отбирается значение из того квадрата, в котором класс, по которому идет сравнение, встречается минимальное число раз, а в знаменателе, напротив, максимальное число раз. Если все классы с одинаковой частотой встречаются в обоих квадратах, то значение в скобке, очевидно, равно единице, и дистанция соответственно равна нулю. Если же частоты совпадают не по всем классам, то расстояние будет меньше 1, но больше 0. Эта метрика по своей логике очень близка к метрике на основе широко известной меры сходства Жаккара, с той лишь разницей, что в ней учитывается не только наличие, но частота каждого класса.

После того как определена основная схема оценки дистанции между классифицируемыми объектами, естественно перейти к рассмотрению методов классификации.

Традиционно анализ космических снимков и многоканальных изображений сводится к дешифрированию, которое может проводиться как с помощью эвристических визуальных методов, так и более или менее адекватных им алгоритмов. В общем случае подразумевается, что специалист по дешифрированию имеет набор образов, включающий в себя типы растительности и их пространственных сочетаний, различных объектов хозяйственной

деятельности, различных типов линейных объектов, рек, дорог и т. п. Сравнивая эти образы, хранящиеся в памяти, с изображением, он выделяет по снимку соответствующие типы объектов в виде полигонов, или линий, и присваивает им обозначения. Любой образ де-факто описывается через яркости изображения в разных каналах или их цветом, представленным в формате RGB (в псевдоцветах), пространственным сочетанием различных яркостей, образующих текстуру изображения, и правилами сочетания этих различных яркостей в пространстве, то есть их упорядоченностью, порождающей структуру изображения.

Основной проблемой эвристического дешифрирования является неоднозначность выделения границ между образами, которые далеко не всегда имеют строго дискретный характер; отсутствие в изображении информации, различающей априорные образы; очень большое реальное разнообразие изображения, не обеспеченное существующими представлениями об образах.

Алгоритмические процедуры классификации, строящиеся на использовании априорных образов, называются классификацией с «учителем». «Учитель» указывает на снимке эталон в его некоторых границах и программа, используя статистические процедуры распознавания, ищет на изображении его аналоги. В идеале алгоритм распознавания должен использовать три типа информации: информацию о распределении яркостей в рамках эталона во всех каналах, информацию о текстуре и структуре. Однако чаще используется простейший алгоритм, оперирующий распознаванием на основе соотношения яркостей в разных каналах. В последнее время появляются алгоритмы, использующие дополнительную информацию о текстуре. Однако в этом случае возникает вопрос: какой размер квадрата надо использовать для оценки текстуры? Обычно алгоритмы распознавания с «учителем», в том числе и самообучающиеся, и адаптивные в лучшем случае обеспечивают точность, не превышающую 80%. Вместе с тем существуют все основания для развития этих алгоритмов, и в конечном итоге они могут и должны стать надежней традиционной работы дешифратора, так как наряду с распознаванием будут оценивать и риск ошибки, и набор образов, в пределах которых в первую очередь происходит ошибка.

Второй подход сводится к идеологии создания набора образов (или классов) по самому изображению, а затем сопоставление этих

образов с априорными представлениями.

Проблемы такого подхода, как указывалось выше, связаны с выбором метрики и метода классификации. В общем случае, основные методы классификации по своей идеологии, так или иначе, согласуются с разнообразием приемов интуитивной классификации изображения, осуществляемым в реальной жизни любым человеком.

Можно выделить два основных подхода: классификацию сверху и классификацию снизу. В первом случае наблюдатель разбивает все множество на две взаимно дополняющие части, например темные точки и светлые точки. Затем каждое из этих подмножеств вновь делится на два и т. д. Точно так же может идти классификация и по текстуре: текстура выражена хорошо, текстура слабо выражена и т. п. При анализе снимка сначала можно провести границы между темными и светлыми контурами, а затем границы внутри каждого контура.

При классификации снизу сравниваются обычно соседние объекты и ищут точки смены яркости и текстуры изображения при принятом пороге различий. Затем выделенные территориальные образы упорядочивают по подобию относительно друг друга. Можно взять в качестве эталона какой-либо опорный объект и в соответствии с принятой метрикой подбирать к нему наиболее близкие элементы. После того как перебраны все объекты, то следующий, наиболее близкий к первому, становится новым опорным и т. д. Такой метод называют методом «ближайшего соседа». Можно построить и противоположный алгоритм, при котором находится элемент, наиболее удаленный от первого, и все элементы по значениям дистанций относятся или к первому, или ко второму элементу. Можно построить алгоритм таким образом, чтобы он минимизировал дисперсию, или разброс по дистанциям, в выделенных классах.

Классификация может строить дихотомический дендрит с правильной структурой (первые два класса имеют самый высокий иерархический уровень), может выделять задаваемое число классов, может строить системы, включения классов типа «виноградной грозди».

Выбор метода классификации определяется целями исследования и вычислительными возможностями. Для классификации изображений обычно используется метод типа К – средних с его различными модификациями. Для работы с

изображениями большого объема с использованием широкого набора метрик можно использовать процедуры классификации, предлагаемые, например, в пакете программ анализа изображений Idrisi. Если этот пакет недоступен, то можно воспользоваться любым пакетом статистических программ SPSS, SYSTAT, NCSS, SAS, позволяющих классифицировать большие массивы данных. При этом удобнее всего последовательно применять метод К – средних, положив для первой операции  $K = 2$ .

В результате на первом шаге будет получено два класса. Затем следует повторить двоичное разбиение для каждого класса и т. д. до 5 – 8 уровней. Дихотомическое разбиение наиболее удобно при интерпретации данных с использованием очевидной априорной информации и яркостей каналов.

Продemonстрируем последовательно эту процедуру.

На рис. 21 приведен первый уровень классификации по осеннему и зимнему изображению по двум метрикам. Подобие двух вариантов вполне очевидно. Точно так же очевидно, что первый тип в обоих случаях по метрике Евклида выделяет сельскохозяйственные земли, а по метрике Буняковского практически те же территории выделяются в первом канале. В отличие от остальной территории, выделенной зеленым цветом, сельскохозяйственные земли имеют наибольшую яркость во всех каналах и в любой сезон. В табл. 2 демонстрируется связь двух вариантов классификаций. Их подобие на первом уровне вполне очевидно. В целом открытых, скорее всего сельскохозяйственных, земель в рассматриваемом регионе по классификации с метрикой Евклида 59,2%, а по метрике Буняковского – 57,5%.

**Таблица 13**

**Соотношение результатов классификации по двум метрикам для первого уровня**

		Метрика Буняковского		В целом по Евклиду
		Тип 0	Тип 1	
Метрика Евклида	Тип 0	9,52	90,48	40,78
	Тип 1	90,62	9,38	59,22
В целом по Буняковскому		57,54	42,46	100,00

*(Процент типа 0 или 1 по метрике Буняковского при условии типа 0 или типа 1 по метрике Евклида)*

Вместе с тем, существуют точки, принадлежащие разным типам. Из рис. 21 следует, что в пересечении двух классификаций в сельскохозяйственных землях выделяются территории, имеющие зимой относительно малую яркость (тип 1), а на «прочих» территориях четвертый тип имеет зимой по всем каналам более высокую яркость и выделяет русла крупных рек.

**Таблица 14**

**Соотношение результатов классификации по двум метрикам для второго уровня**

		Метрика Буняковского			В целом для метрики Евклида
		Тип 0	Тип 1	Тип 2	
Метрика Евклида	Тип 0	9,52	88,97	1,51	40,78
	Тип 1	0,00	100,00	0,00	0,00
	Тип 2	96,76	2,77	0,48	33,20
	Тип 3	82,78	16,61	0,61	26,02
В целом для метрики Буняковского		57,54	41,53	0,93	100,0

*(Процент типа 0 или 1 по метрике Буняковского при условии типа 0 или типа 1 по метрике Евклида)*

На рис. 22 приведены классификации для второго уровня. Различия классификаций, выполненных по разным метрикам, становятся принципиальными. Классификация по метрике Евклида четко выделяет населенные пункты, спектр которых характеризуется относительно высокой яркостью летом во всех каналах, и особенно в зеленом, и высокой яркостью зимой в красном канале. В отличие от населенных пунктов, леса в целом меньше отражают в красном и синем каналах и несколько больше в зеленом летом и имеют минимум отражения зимой, особенно в голубом и зеленом каналах. Первый тип представлен на всей территории только одним пикселем (табл. 14). Классификация по метрике Буняковского однозначно выделяет водохранилища, озера, пруды и наиболее широкие участки рек (тип 3), которые, вполне понятно, осенью, когда поверхность воды открыта, имеют минимальное альbedo во всех каналах, а

зимой, покрытые снегом, имеют максимальную яркость во всех каналах. Это совершенно специфичное сочетание сезонных яркостей определяет большую дистанцию по метрике Буняковского водоемов от всех остальных территорий. В то же время различия по дистанции Евклида еще недостаточны для выделения их на втором уровне как особого класса. Желтым цветом (1 тип) выделяются сельскохозяйственные земли. При этом по метрике Буняковского 88,97% территории совпадает с выделением сельскохозяйственных земель по метрике Евклида. Леса в обеих классификациях также пересекаются на 96%.

Две классификации позволяют в первом приближении определить долю площади, занятую населенными пунктами (3 тип по метрике Евклида – 26%), и водоемы (2 тип по метрике Буняковского – 0,96%). Пересечение двух классификаций очевидным образом выделяет переходные состояния: окраины населенных пунктов, окраины водоемов и лесов.

Остановимся на объяснении причины качественного различия классификаций, получаемых на основе двух метрик. Из рис. 23 следует, что метрика Евклида выделяет классы по среднему изменению значений яркости в каналах. Самым темным по всем каналам является тип 2 (леса), а самым светлым – тип 0 (открытые пространства).

Рис. 24 а Отображение в осях дискриминатного анализа двух вариантов

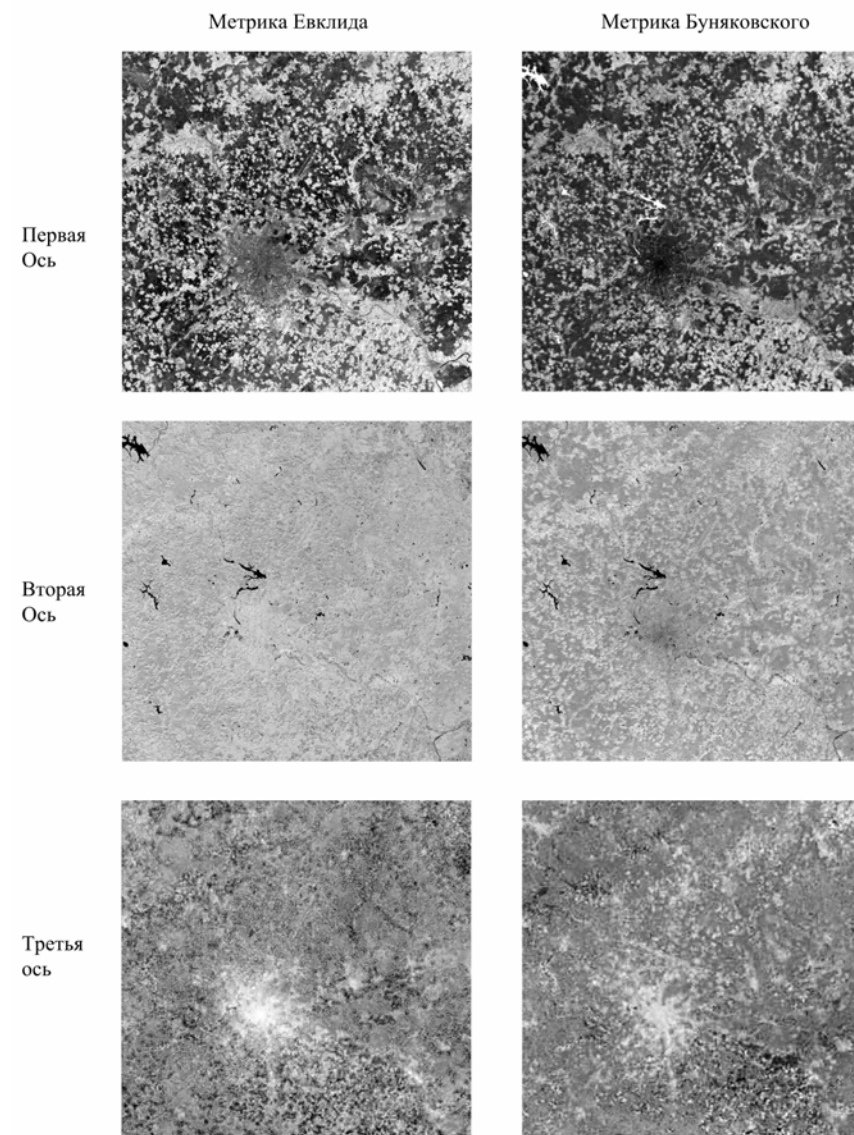
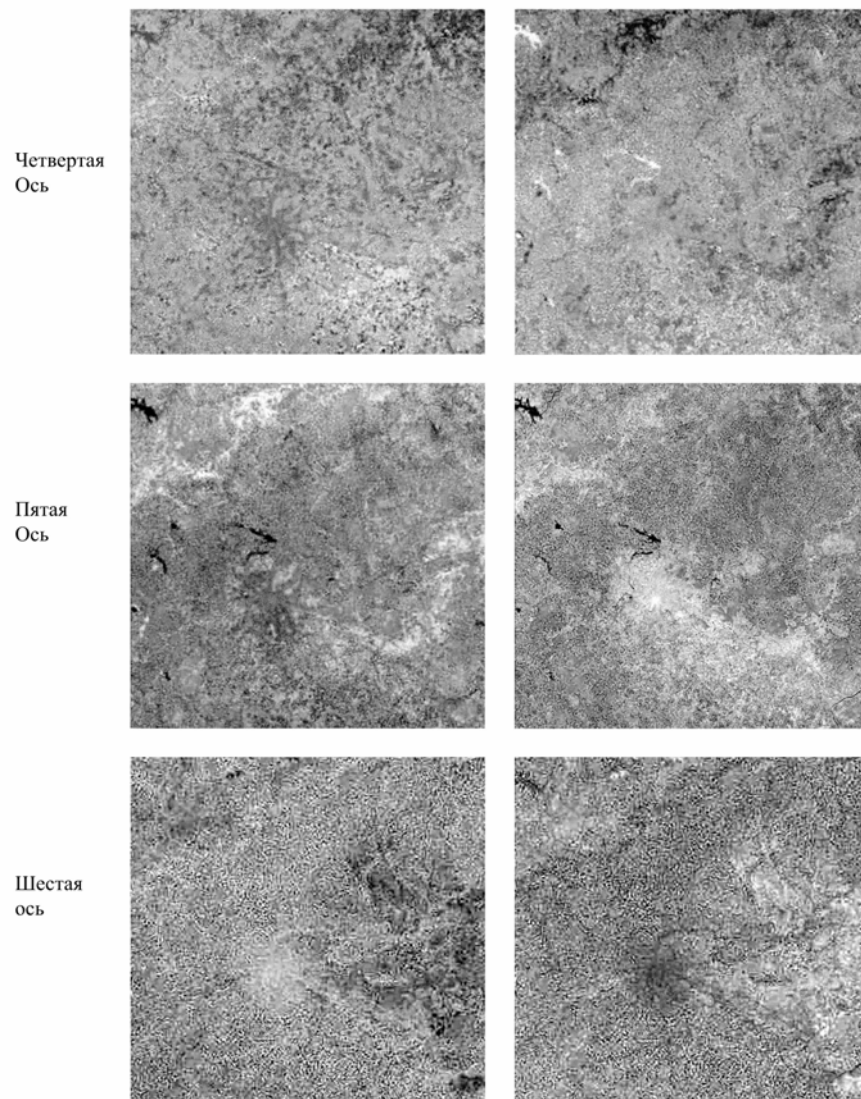


Рис. 246 Отображение в осях дискриминатного анализа двух вариантов классификации



Остальные два класса занимают промежуточное положение. Метрика Буняковского выделяет два крайних соотношения: все каналы в среднем имеют сходную яркость (тип 1 – открытые пространства) и, напротив, осенние каналы по яркости прямо противоположны по яркости зимним (тип 2 – водоемы). Леса занимают промежуточное положение. Очевидно, что нельзя найти критерии, какая из метрик лучше. По метрике Евклида, на втором уровне классификации выделяются населенные пункты, а по метрике Буняковского открытые – водные поверхности. И то и другое имеет вполне определенный смысл. Обе метрики давали бы сходные результаты, если бы яркости от одного типа элементарных территориальных единиц к другим менялись бы примерно пропорционально. Однако это, очевидно, не так. Так открытые водные поверхности осенью по значениям яркости ближе к наиболее высокосомкнутым, скорее всего к еловым лесам, а зимой, напротив, к полям. Такие соотношения между яркостями каналов называются нелинейными, и в наиболее выраженных областях нелинейности две классификации дают различные и вместе с тем вполне содержательные результаты. Этот факт сам по себе показывает неизбежность множественности классификаций одного и того же объекта.

В какой-то степени компенсировать этот эффект можно, если объединить в одной классификации линейную и нелинейную часть отношений. Это можно сделать на основе представления отдельно линейной и нелинейной частей отношений. Простейший путь такой интеграции строится на основе объединения осей, получаемых в дискриминантном анализе. Для этого для 6–8 уровней классификаций проводится независимый дискриминантный анализ для классификации, выполненной по метрике Евклида по шести переменным, описывающим значения яркостей, и для классификации, выполненной по метрике Буняковского. В итоге получаем отображение результата каждой классификации в шести независимых осях (root). В конечном итоге оси для обеих классификаций полностью описывают друг друга, но отражают различные свойства. Их объединение осуществляется методом главных компонент, в результате чего получаем шесть новых независимых количественных отображений свойств территории, которые с равным весом учитывают линейные и нелинейные



составляющие (рис. 23 а, б). Сравнение отображений показывает, что метрика Буняковского почти на любой из осей контрастно выделяет водоемы, в то время как в метрике Евклида они хорошо выделяются на второй, четвертой и пятой осях. Хотя первая ось в обеих метриках отличает в первую очередь леса от полей, однако в метрике Буняковского Москва отображается наиболее темным тоном, а в метрике Евклида – переходным серым. Сравнение других осей показывает, что в каждой метрике ярче отображаются несколько различные свойства территории. Обобщение двенадцати осей методом главных компонент приводит к выделению шести базовых факторов, вес каждого из которых одинаков. В данном случае номер фактора не указывает на его значимость в отображении свойств территории.

Первый фактор светлым тоном отображает, очевидно, распространение песчаных почв, а темным тоном выделяет с одной стороны дороги, а с другой стороны – естественные линейные структуры с низким отражением в голубом канале. Весьма характерно, что в Москве довольно точно выделяется Садовое кольцо. Второй фактор белым тоном выделяет водоемы, серым – населенные пункты и некоторые варианты сельскохозяйственных земель на севере региона. Наиболее темным тоном выделяются, по-видимому, сосновые леса. Третий фактор сероватым тоном выделяет города, очень темным – скорее всего, луга и поля на песках. Четвертый фактор темным выделяет, почти наверное, хвойные леса и водоемы, светлым – населенные пункты. Пятый фактор отличает в первую очередь поля от лесов, населенных пунктов и водоемов. Наконец, шестой фактор содержит информацию о весьма тонких территориальных структурах, в которых светлым тоном выделяются более, а темным менее дренированные территории.

С формальных позиций шесть факторов в среднем наилучшим образом интегрируют в себе и упорядочивают линейные и нелинейные отношения, отображаемые двумя классификациями. На их основе и строится обобщающая классификация элементарных территориальных единиц.

Последовательная дихотомическая классификация позволяет оценить изменение разнообразия выделяемых типов элементарных единиц (рис. 24). Если бы каждый класс на каждом уровне точно делился бы на два подкласса, то коэффициент в зависимости «логарифм числа классов – уровень классификации» был бы точно

равен единице. Реально же он меньше единицы. Это происходит потому, что на определенных уровнях классификации выделяются одноточечные множества, которые на более нижних уровнях уже не могут быть подразделены на подклассы. В результате число классов оказывается несколько меньшим, чем могло бы быть. Если одноточечные множества появляются часто, то это свидетельствует об относительно небольшом общем разнообразии рассматриваемой территории и характерности редких событий. Энтропия, очевидно, также есть функция от числа уровней. Константа в уравнении «энтропия – уровень классификации» по смыслу близка к фрактальной размерности. Чем больше ее значение, тем больше иерархическое разнообразие исследуемой территории.

На рис. 25 приведено ранговое распределение, отражающее термостатистические параметры разнообразия для девятого уровня классификации. Первый параметр в уравнении

$$f_i = \frac{1}{\mu} \left( \frac{\beta}{i} \right)^{\mu},$$

где  $f$  – частота ранга  $i$ ;

$\mu$  – свободная энергия Гиббса;

$i$  – ранг типа элементарной территориальной единицы;

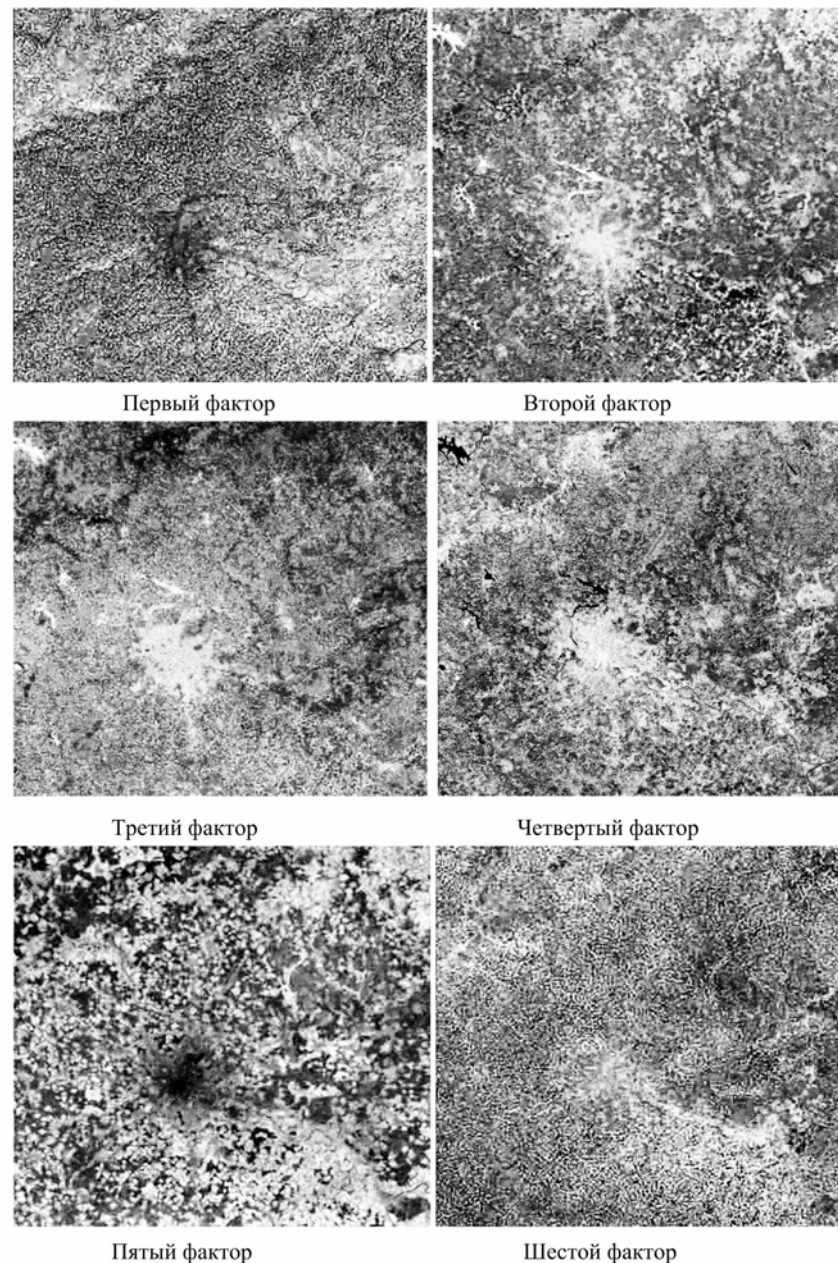
$\beta$  – темпера (величина обратная температуре).

В общем случае, чем больше  $\mu$ , тем больше полезной работы можно получить от системы. Чем меньше темпера, тем более «нагрета» территория. Формально более «нагретая» территория способна произвести больше работы. Эта термостатистическая интерпретация рангового распределения имеет вполне определенный практический смысл. Фактически  $\mu$  есть доля доминантного типа элементарных единиц. Чем эта доля больше, тем более может быть однозначна хозяйственная стратегия использования территории, и при ее адекватном применении больше может быть полезная продукция. Чем выше «температура», тем круче ранговое распределение и, соответственно, большая часть территории представлена всего несколькими типами ландшафтов, как территориальных сочетаний элементарных единиц, и тем меньше необходимо использовать стратегий для их хозяйственного использования. Соотношение теоретического распределения и реального позволяют оценивать степень равновесности всей системы. В данном случае равновесность несколько нарушается пониженной долей участия типов от четвертого до десятого ранга.

На рис. 26 показаны средние значения яркости в трех каналах для осени и зимы, а также число пикселей, занимаемых каждым типом элементарных территориальных единиц.

Эта шкала с учетом анализа последовательных карт, строящихся для каждого уровня, позволяет с довольно высокой надежностью интерпретировать содержание выделенных типов.

Рис. 25 Факторы, обобщающие оси дискриминатного анализа



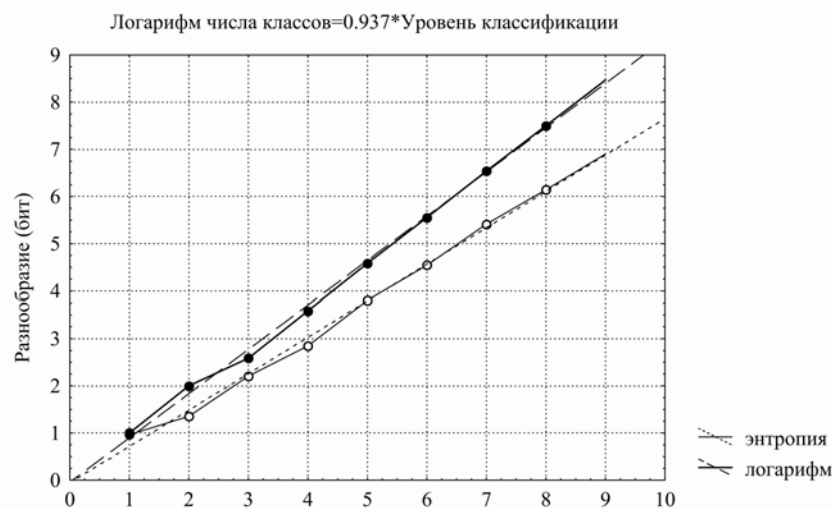


Рис. 26 Связь разнообразия с уровнем классификации

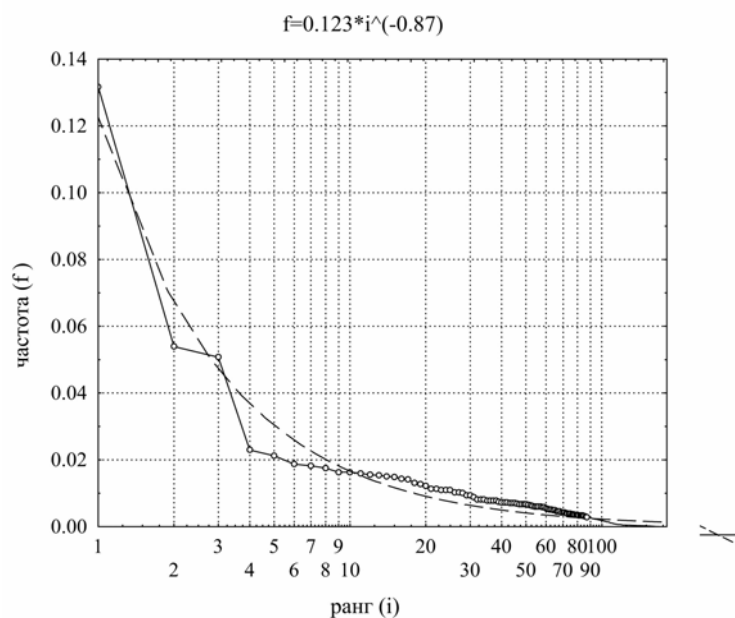


Рис. 27 Ранговое распределение типов элементарных территориальных единиц

Общая закономерность сводится к следующему: минимум яркости во всех каналах имеет открытая водная поверхность летом и хвойные леса в любое время года. Максимум яркости в любое время года имеет поверхность, лишенная растительности. Лиственные леса в зависимости от сомкнутости имеют среднюю яркость во всех каналах, как летом, так и зимой. Города летом имеют яркость почти такую же, как лиственные леса, а зимой имеют высокую яркость в красном канале и низкую – в голубом и зеленом.

Используя эти критерии, можно утверждать, что «лесными» являются типы от 1 до 15, при этом 10–15 типы более темные, чем 1–5, а 6–9 имеют промежуточные значения яркости. Таким образом, можно полагать, что первые пять типов соответствуют различным состояниям лиственных лесов, а 10–15 типы – хвойным. Раскраска карты типов элементарных территориальных единиц дает достаточно детальное отображение свойств подстилающей поверхности рассматриваемого региона. Конечно, интерпретировать все 180 градаций легенды невозможно. Однако последовательный переход от одного иерархического уровня к другому позволяет отслеживать правила изменения яркости при детализации и на этой основе с достаточной надежностью судить о свойствах элементарных территориальных единиц, принадлежащих каждому классу.

Теперь можно идентифицировать содержание доминирующих типов элементарных территориальных единиц, свойства которых определяют ресурсный потенциал территории. Основной ресурс рассматриваемой территории определяется лиственными и смешанными лесами (рис. 26), поселками и городами. Сельскохозяйственные земли очень разнотипны, и экономическое значение их с учетом очень большого разнообразия с формальных позиций невелико. Довольно высокое значение имеют луга, пашни и слабооблесенные территории на песчаных отложениях. Очевидно, что при дополнительных обследованиях выделенным типам элементарных территориальных единиц можно присвоить достаточно детальные экологические и экономические оценки.

Технические возможности отражения цветовой гаммы исключают возможность построения карт более чем в 256 градациях цвета. Однако можно построить карту типов элементарных территориальных единиц отдельно для лесов, сельскохозяйственных земель, городов и т. п. Для этого достаточно, используя верхние

уровни классификации, обнулить все не рассматриваемые типы и с большей детальностью классифицировать выделенный тип элементарных территориальных единиц.

На рис. 28 представлены основные типы лесов, выделенные на основе соотношения яркостей в шести каналах. Конечно, такие выделения нельзя считать абсолютно точными. Однако тот факт, что минимальному отражению во всех каналах, безусловно, соответствуют хвойные, наиболее сомкнутые леса, сам по себе дает хорошие основания для количественной оценки ценности конкретного лесного участка (рис. 29). Все выделенные типы элементарных единиц упорядочиваются по дистанции Евклида по отношению к заведомо наиболее высокополнотным лесам как летом, так и зимой с низкой яркостью во всех каналах. Расстояние каждого класса от избранного эталона можно рассматривать как меру качества соответствующего лесного участка. На рис. 29 эталонные хвойные высокосомкнутые леса выделены наиболее темным цветом, а молодые лиственные леса – наиболее светлым серым тоном.

Таким образом, на основе дистанционной информации можно построить вполне реалистичные отображения состояния поверхности Земли и создать необходимые основания для различных оценок разнообразия ландшафта.

#### **Задача 4. Оценки ландшафтного разнообразия**

Классификация элементарных территориальных единиц создает необходимые предпосылки для оценки разнообразия ландшафта. При этом имеются в виду оценки для различных иерархических уровней организации. В данном случае правильнее говорить о ландшафтах как закономерном сочетании мозаик элементарных единиц для каждого иерархического уровня, выделенного на основе спектрального анализа. Выбор уровня, естественно, согласуется с прагматическими целями оценок. В общем же, можно полагать, что иерархический уровень в 8–9 пикселей (линейные размеры около 2 км) по объему близок к местности, уровень в 13 пикселей (3,25 км) – местности более высокого статуса, в 38 пикселей (8–10 км) – скорее всего собственно ландшафту в понимании российской ландшафтной школы. Однако сразу же следует отметить, что прямое сопоставление формально выделенных иерархических уровней с феноменологическими подразделениями ландшафта на морфологическом уровне весьма условно. Реальная иерархическая

организация часто сложнее 5–7-членного иерархического деления. Однако само это деление очень удобно, так как позволяет довольно точно идентифицировать статус иерархического уровня, выделяемого на формальной основе. Для специалиста, владеющего концепцией российской школы, основные уровни организации несут большую содержательную информацию. Высказывание типа: «ландшафтная карта составлена для уровня сложного урочища – местности» – содержит важную информацию о потенциальных свойствах объекта картографирования.

Для Московской области, наряду с указанными выше, надежно выделяется иерархический уровень в 123 пикселя (около 38–40 км) и 254 пикселя (63–70 км) (рис. 19).

Скорее всего, последний уровень соизмерим с физико-географическим районом.

Итак, все последующие оценки разнообразия будут осуществляться для скользящего окна заданных размеров. Под «окном» подразумевается квадрат, длина сторон которого с технической точки зрения удобно связывать с простым числом пикселей. Тогда каждая точка, находящаяся в центре квадрата, будет характеризоваться своими окрестностями, площадь которых определяется выбранным иерархическим уровнем. Если сторона квадрата 9, то, соответственно он содержит 81 элементарную территориальную единицу, каждой из которых присвоен вполне определенный тип. Для такого квадрата возможны соответствующие оценки разнообразия образующих его типов. И так по всему изображению скользит квадрат с заданной стороной, и для каждой элементарной территориальной единицы осуществляется оценка соответствующего показателя. В результате получаем карту оценки соответствующей характеристики разнообразия.

Все оценки ландшафтного разнообразия (которые часто не совсем корректно называют «ландшафтными метриками») так или иначе связаны с идеологией термостатики.

Прежде чем перейти непосредственно к оценкам для облегчения их интерпретации, приведем схему физико-географического районирования Московской области, наложенную на изображение, скомпилированное по шести факторам, полученным методом главных компонент (рис. 30). Обратим внимание на тот факт, что многие из границ районов, выделенных по генетическим признакам, достаточно хорошо согласуются со структурой изображения.

Перейдем к последовательному рассмотрению различных оценок ландшафтного разнообразия.

#### **Оценка разнообразия по соотношению яркостей в каналах на основе метода главных компонент (Разнообразие отношений)**

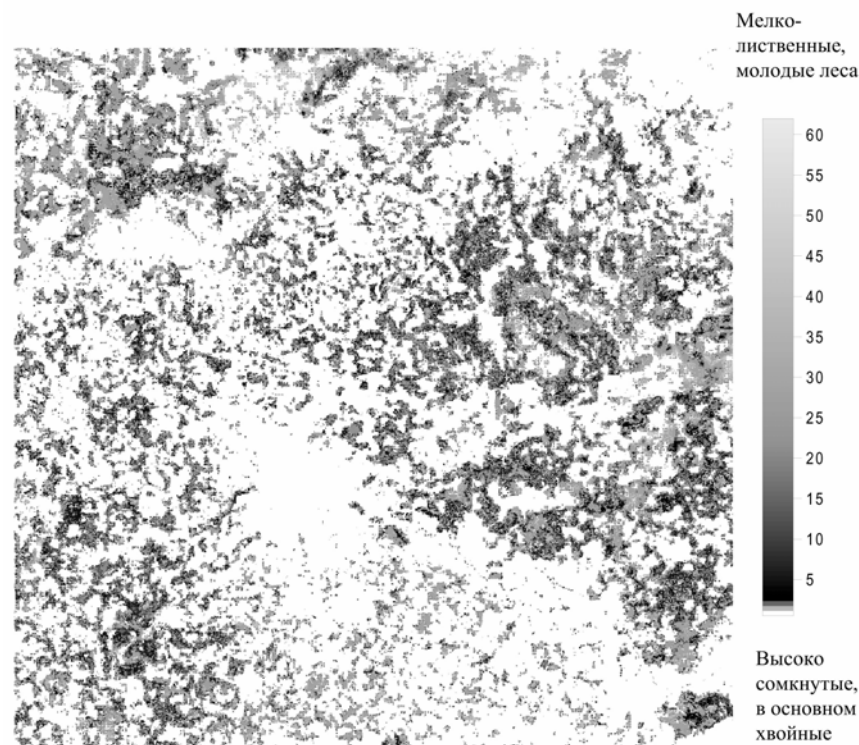
Выше был достаточно подробно рассмотрен метод оценки информативности изображения или содержащегося в нем разнообразия для всего изображения. Естественно, что точно такую же оценку можно провести для скользящего квадрата с длиной стороны, соответствующей конкретному уровню иерархической организации. В соответствии со способом измерения, чем более независимо изменяются значения яркостей каналов в пространстве, тем больше разнообразие. Если яркости изменяются в пространстве точно пропорционально друг другу, то разнообразие их отношений равно нулю. Так как яркость в каждом канале отражает некоторые физические свойства подстилающей поверхности, то большое разнообразие будет свидетельствовать о большой независимости в пространстве соответствующих им процессов, иначе говоря, о существенной их автономности. Конечно, в этом случае будет иметь место и большое разнообразие свойств ландшафта. Высокая независимость свойств среды, в данном случае в первую очередь увлажнения, содержания хлорофилла, тепла, пыли и аэрозолей (голубой канал) есть результат высокой мощности действия факторов, определяющих их состояние. Это может быть высокое варьирование свойств почв, мезорельефа, антропогенного загрязнения, разгрузки подземных вод и т. п. Можно полагать, что высокая пространственная независимость этих свойств осложняет ведение сельского и лесного хозяйства, так как требует реализации действий при выращивании урожая, максимально адаптированных к локальным условиям среды. С другой стороны, слабонарушенные ландшафты с высоким разнообразием отношений характеристик среды представляют интерес как объект охраны. Разнообразие отношений условий среды порождает разнообразие экологических ниш и создает условия для сосуществования на ограниченной территории многих видов и многовидовых сообществ. Напротив, ландшафты с малым разнообразием условий среды максимально благоприятны для ведения хозяйства и часто представляют меньший интерес для охраны.

На рис. 31 приведены оценки разнообразия отношений для квадрата со стороной 13 пикселей, отдельно для осеннего и зимнего

снимка и в целом для двух сезонов.

Как и при анализе всего изображения, получаем, что разнообразие отношений в целом осенью существенно выше, чем зимой. На рис. 32 показано соотношение осенних и зимних оценок разнообразия. Очевидно, что корреляция между ними невелика, но если разнообразие отношений мало осенью, то оно мало и зимой. В то же время при высоком разнообразии отношений летом, зимой могут быть самые различные его значения.

Рис. 31 Ценность лесов в условных единицах



Примечание: Белый тон – безлесные территории

Летом наибольшее разнообразие отношений характерно для Москвы. Причем это высокое разнообразие сохраняется и вдоль дорожных магистралей, особенно на юге, и частично – на западе.

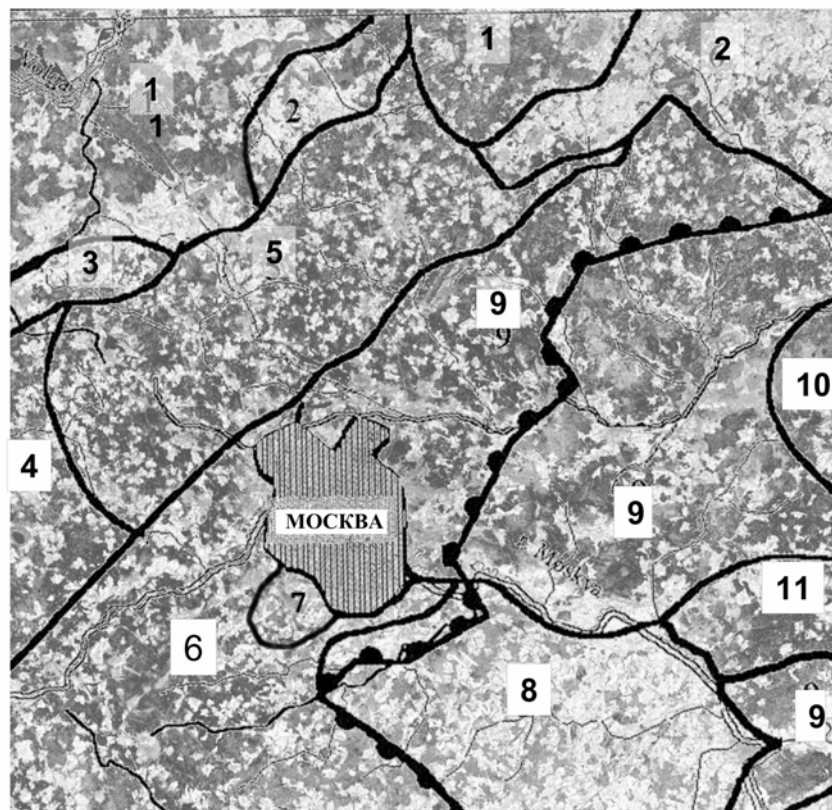
Зимой над Москвой разнообразие отношений в целом минимально и лишь в центре, на юге и на севере выделяются пятна повышенного разнообразия отношения. Кроме того, зимой хорошо выделяется повышенным разнообразием отношений южная часть кольцевой магистрали. Москва является хорошей иллюстрацией смысла «разнообразия отношений». Осенью до начала отопительного сезона тепловое загрязнение невелико, загазованность сильно варьирует в пространстве, независимо сочетаясь с варьированием отражения в красном и зеленом канале. Зимой тепловое загрязнение в существенной степени коррелирует с загазованностью, а отражение в зеленом канале вообще невелико. Оценка для Москвы, ее окрестностей и магистралей показывает, что в условиях максимального антропогенного воздействия разнообразие отношений между характеристиками среды, отражаемых в каналах, почти максимально.

Юго-восточнее Москвы почти точно в границах Подольского ополья разнообразие отношений велико, по-видимому, в течение всего года. Однако здесь наряду с ландшафтами с очень высоким разнообразием, особенно летом, характерны пятна с относительно низким разнообразием. В целом светлые полосы образуют отчасти линейные и ячеистые структуры. Это орографически весьма сложный район, в пределах которого распространены достаточно широко светло – серые и серые лесные почвы, скорее всего с очень большим, но мозаичным влиянием карбонатных пород. Богатые почвы определили его высокую сельскохозяйственную освоенность. Весьма характерно, что территория района не захвачена Московским оледенением. Можно полагать, что высокое разнообразие отношений, сохраняющееся практически во все сезоны, определяется во многом структурой близлежащего коренного фундамента и высокой хозяйственной освоенностью при неизбежной в этих условиях мозаичности почвенного покрова. Близкий уровень разнообразия отношений охватывает на северо-востоке почти точно район Дубнинско-Яхромской низины и частично Владимирского ополья. Для Дубнинско-Яхромской низины характерно сочетание низинных болот и сосновых лесов на гривах, мелколесья и т. п., что, возможно, является основой повышения разнообразия отношений.


На остальной территории ландшафты с высоким разнообразием отношений распределены пятнами. Отдельные пятна занимают весьма значительную площадь и сохраняются в течение двух сезонов. Одно из пятен на северо-западе региона согласуется с

областью выхода канала Москва-Волга на Приволжскую зандровую низменность. Второе большое пятно на востоке вытянуто от верховьев р. Нерска к верховьям р. Поля, то есть охватывает относительно возвышенную часть Подмосковной Мещеры. Более детальное обсуждение природы разнообразия выходит за рамки этого пособия, однако очевидно, что его варьирование неслучайно и имеет вполне определенный физический смысл. При этом весьма характерно, что при прочих равных условиях разнообразие отношений в среднем меньше в районах, захваченных Московским оледенением и выше на песчаных флювиогляциальных отложениях. Такой регулирующий эффект тяжелосуглинистых моренных отложений, снижающий амплитуду варьирования влажности и свойств почв, с физической точки зрения вполне объясним.

Рис. 32 Границы физико-географических районов (Н.А. Солнцев, 1961)



1 – Верхне-Волжская зандровая равнина, 2 – Дубненско-Яхромская низина, 3 – Наклонная моренная равнина бассейнов рек Лобы и Ламы, 4 – Клинско-Можайская вторичная моренная равнина, 5 – Клинско-Загорская моренно-эрозионная возвышенность, 6 – Окско-Москворецкая равнина, 7 – Теплостанская возвышенность, 8 – Подольское Ополье, 9 – Подмосковная Мещера, 10- Шатурско-Радовицкая Мещера, 11- Егорьевское моренное плато,

 Граница распространения морены Московской оледенения

На рис. 32 приведены оценки разнообразия отношений для локального уровня около 2 км и, напротив, для уровня, соизмеримого с ландшафтом (10 км). Крупный масштаб существенно детализирует рассмотренную выше схему. Если внимательно присмотреться к изображению, то можно заметить

почти прямые линии с минимумом разнообразия, рассекающие все изображения с севера на юго-запад и пересекающие Москву. Одна из этих линий проходит практически через центр Москвы. С другой стороны выделяются линии, проходящие с северо-запада на юго-восток. Одна из них пересекает Москву почти точно по долине р. Москвы. Весьма характерно, что пойме р. Оки в правом нижнем углу снимка в районе г. Коломны соответствует очень малое разнообразие отношений, при этом в районах водохранилищ (за исключением обширного Иванькинского) разнообразие отношений среднее или даже высокое. Варьирование разнообразия отношений на уровне ландшафта фактически лишь подчеркивает описанные выше общие отношения. Так или иначе, очевидно, что разнообразие отношений – вполне содержательная оценка, отражающая между характеристиками ландшафта.

Точно тот же метод можно использовать для измерения разнообразия пространственных отношений. Это разнообразие должно отражать степень рассмотренных выше пространственных связей между состояниями соседствующих точек (рис. 90–11). Чтобы измерить разнообразие пространственных отношений необходимо сначала описать каждый пиксель через его собственное значение и значения в зависимости от принятого масштаба 8, 24, 48 соседей. Совокупность этих значений для каждой точки аналогична значениям яркости каналов в рассмотренном выше варианте. После этого можно оценивать значения разнообразия на основе метода главных компонент для окна соответствующего избранному иерархическому уровню.

Здесь полезно сделать одно техническое замечание. Расчет разнообразия по значениям среднеквадратических отклонений для каждого фактора получаемого в методе главных компонент при большом числе переменных, неизбежном при пространственных оценках весьма громоздок. Проще рассчитать определитель матрицы ковариации или корреляции между этими переменными. Не вдаваясь в теорию линейной алгебры, определитель можно рассматривать как обратную величину обобщенной меры связи между переменными. Если определитель очень близок к нулю, то это означает, что любая переменная описывается линейным уравнением регрессии от всех других переменных. Напротив, если определитель равен 1, то переменные полностью независимы.

Для совокупностей с нормальными распределениями и



линейными отношениями информационная мера связи между переменными есть

$$I = -\log \Delta ,$$

где  $\Delta$  – определитель.

Максимальное разнообразие, когда определитель равен 1 и соответственно  $I = 0$ . Так как

$$H_{\max} = 0,5K\log(2^?e) ,$$

где  $K$  – есть просто число переменных.

Таким образом, измеряемое разнообразие есть

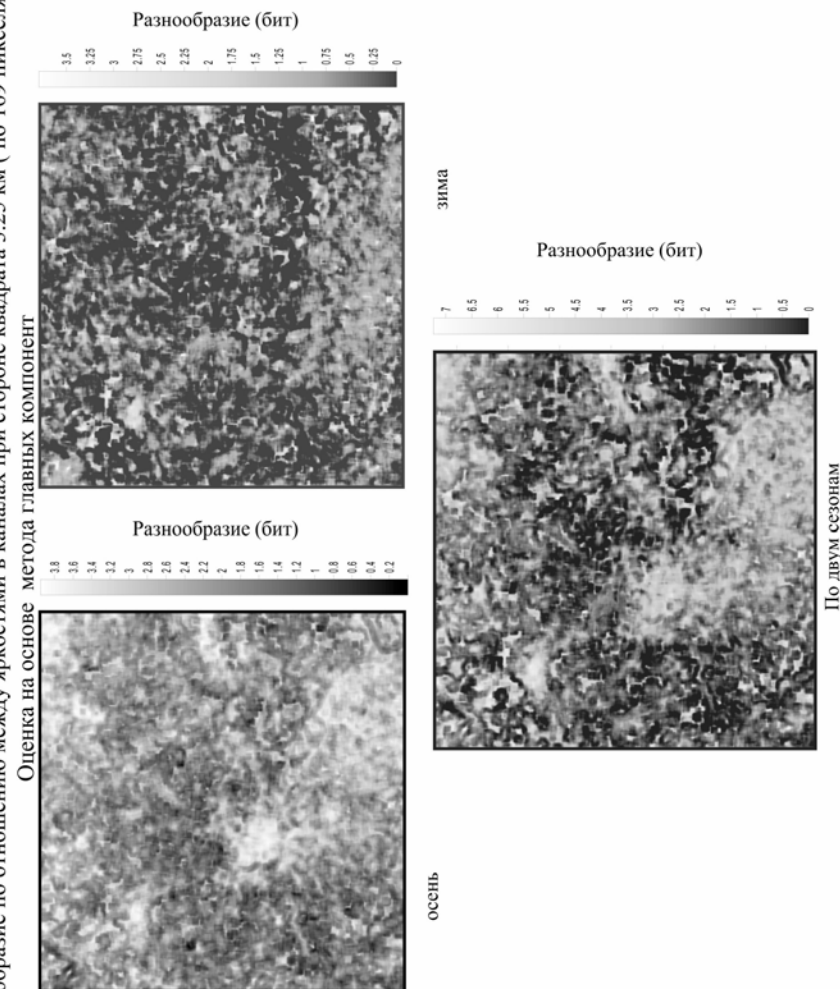
$$H = H_{\max} - I$$

Программа расчета определителя есть в большинстве стандартных библиотек программирования, что позволяет относительно легко записать общую программу расчета.

В данном случае расчеты разнообразия, как и всех других ландшафтных метрик, осуществляются в специально разработанном пакете анализа структуры изображений в географии (Fracdim). Представители университетов, научно-исследовательских академических организаций и заповедников могут безвозмездно получить этот пакет, обратившись к авторам настоящего текста.

На рис. 33, 34 приведены результаты такого анализа. Естественно, чем больше масштаб оценки, тем больше разнообразие пространственных отношений: для окна со стороной 9 пикселей оно в среднем равно 16,6 бит, для 15 пикселей – 36,1 бит, для 45 – 55 бит. Варьирование разнообразия в пространстве достаточно закономерно. Наличие закономерности пространственного варьирования хорошо видно на примере Москвы. Здесь территории с высоким разнообразием пространственных отношений, то есть с почти случайным сочетанием состояний, сменяются участками с низким разнообразием, то есть с достаточно упорядоченными пространственными структурами. При этом наиболее случайные структуры образуют светлое пятно в центре города. Определенная пространственная упорядоченность территорий с большим и малым пространственным разнообразием имеет тенденцию к закономерному чередованию, маркируя линейные, кольцевые и более сложные структуры. Доказать неслучайность этих структур можно на основе спектрального анализа, однако оставим эту задачу, прямо не связанную с проблемой разнообразия.

Рис. 33 Разнообразие по отношению между яркостями в каналах при стороне квадрата 3.25 км ( по 169 пикселям).



На рис. 34 показано варьирование разнообразия пространственных отношений для двух следующих иерархических уровней организации. На уровне квадратов со сторонами 15



пикселей и 45 пикселей видно, что в среднем наибольшее разнообразие пространственных отношений существует там же, где и разнообразие отношений яркостей в каналах. Сочетанием темных и светлых тонов выделяются территориальные структуры более-менее правильной формы. Для оценки отношений в масштабе 45 пикселей методом линий тока с помощью программы Surfer 7 выделены положения наиболее выраженных линейных структур. Эти структуры имеют пять почти ортогональных азимутов ориентации и, скорее всего, отражают правила организации геологического фундамента.

В общем, линейным структурам чаще соответствуют территории с меньшим разнообразием пространственных отношений, однако некоторые из них маркируются и высоким уровнем разнообразия.

### Оценка разнообразия иерархической организации

При оценке фрактальной размерности скользящим квадратом по обобщенному изображению (рис. 9) наряду со значением фрактальной размерности, получаем и характеристики спектральной плотности. Соответственно, применяя описанный выше на примере анализа всего изображения метод, можно определить иерархическое разнообразие для скользящего квадрата. На рис. 35 показано пространственное варьирование разнообразия иерархической организации. На уровне мелкого масштаба (2 км) пространственное варьирование в общем отражает некоторые из уже рассмотренных закономерностей. Разнообразие Москвы и вдоль Симферопольского и Ленинградского шоссе минимально, что указывает на слабую выраженность иерархии. С другой стороны, максимально сложная иерархическая организация характерна для поймы рек Оки, Москвы и водохранилищ. Отметим, что разнообразие пространственных отношений и отношений между каналами здесь было минимально. Следовательно, здесь существуют очень четко организованные, но пространственно хорошо упорядоченные структуры с большой амплитудой изменения состояния. Разнообразие иерархической организации в основном максимально в области линейных структур и достаточно хорошо выделяет кольцевую структуру в юго-западной части около Воскресенска, а также оконтуривает Егорьевскую моренную возвышенность.

Изменение в пространстве разнообразия иерархической организации принципиально меняется при увеличении масштаба оценок до 13 пикселей (около 3 км). Разнообразие иерархической

организации монотонно растет с севера на юг, а при увеличении масштаба до линейных размеров около 10 км – с северо-запада на юго-восток. На фоне этого общего тренда слабо выражено варьирование, которое можно выделить, если с помощью уравнения регрессии убрать квадратичный тренд. Остатки от тренда почти точно воспроизводят изображение, полученное при оценке разнообразия для крупного масштаба.

Рис.34 Разнообразие по отношению между яркостями в каналах по осенней и зимней съемке.

Оценка на основе метода главных компонент

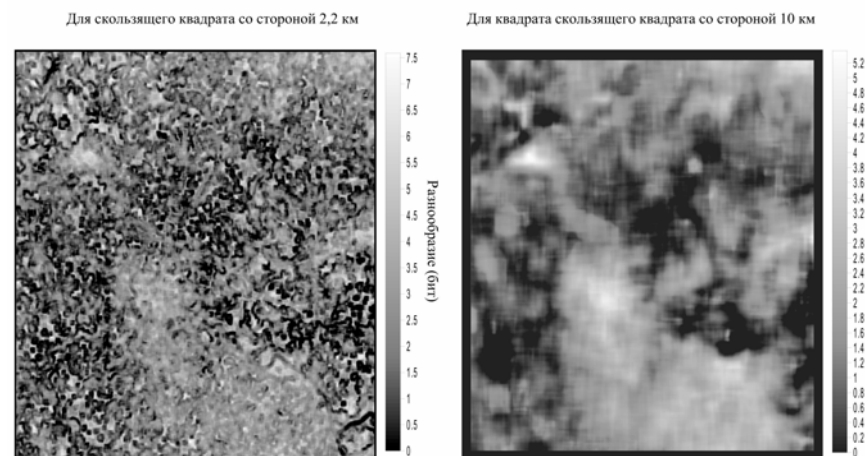
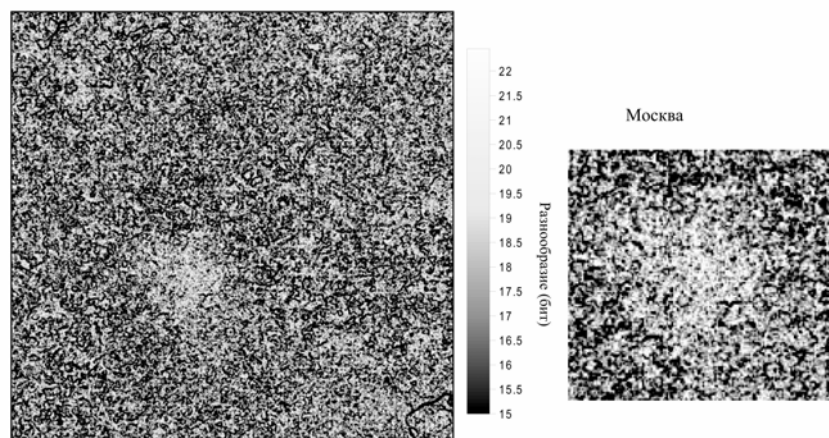


Рис. 35 Разнообразие пространственных отношений на уровне скользящего квадрата со стороной 9 пикселей



Полученный результат может интерпретироваться, скорее всего, как отражение в разнообразии иерархической организации зональных эффектов. К югу разнообразие иерархической организации географического пространства постепенно растет.

На основе спектральной плотности, очевидно, можно определить пространственное разнообразие для любой гармоник, то есть для любого иерархического уровня. Однако такие оценки будут полезны при решении специальных инженерных задач ландшафтного планирования.

Рассмотренные оценки оперировали с непрерывными данными. Наиболее традиционные способы ландшафтного разнообразия строятся на основе растровых карт с отражением типов элементарных территориальных единиц. Они уже достаточно традиционно применяются в ландшафтной экологии и в ландшафтном планировании, и представление о них совершенно необходимо для ландшафтоведа – практика.

Эти оценки образуют следующий ряд:

**Индекс относительно богатства:**

$$R\% = 100(n/n_{\max}),$$

где  $n$  – число различных классов в скользящем квадрате,

$n_{\max}$  – общее число классов во всем изображении.

Очевидно, что индекс показывает относительное богатство

конкретной территории.

**Максимально возможное разнообразие:**

$$H_{\max} = \log K,$$

где  $K$  – число типов элементарных территориальных единиц, без учета частоты их встречаемости.

**Собственно разнообразие:**

$$H = -\sum p_i \log p_i,$$

$$p_i = n_i/N,$$

где  $n_i$  – число пикселей  $i$ -типа в скользящем квадрате в точке  $i$ ,  
 $N$  – площадь квадрата в пикселях.

**Доминантность:**

$$D = H_{\max} - H.$$

чем больше максимально возможное разнообразие отличается от измеренного, тем выше доминирование какого-либо одного типа элементарных территориальных единиц. Иногда индекс доминантности делят на  $H_{\max}$ , и эта оценка называется организованностью ( $R$ ). Если измеренную энтропию  $H$  разделить на  $H_{\max}$ , то получаем оценку **выравненности** рангового распределения:

$$E = H/H_{\max}$$

С технической точки зрения проще рассчитывать индекс доминирования, так как при его оценке не существует ситуаций с делением на ноль. Однако более информативна оценка выравниваемости. Но в принципе и индекс доминирования, и индекс организованности и выравниваемости по смыслу тождественны и отражают в интегральной форме важнейшее свойство рангового распределения. С практической точки зрения для эффективного хозяйственного управления предпочтительней территории с высоким значением индекса доминирования.

**Индекс числа выделов** ( $P = n/N$ ), обычно используемый при решении задач сохранения ландшафтного разнообразия и оценки ландшафтных свойств территорий, является числом выделов на один пиксель в скользящем квадрате. Под выделом понимается замкнутый контур, возможно состоящий из одного пикселя. Если каждый пиксель квадрата представлен типом, отличным от всех соседей, то индекс разнообразия выделов будет равен 1. Таким образом:

$$P = n/N,$$

где  $n$  число выделов (полигонов),

$N$  – число пикселей в квадрате.

**Относительная длина границ** между выделами:

$$B = n_b / (N - n_b),$$

где  $n_b$  – число пикселей в скользящем квадрате, у которых хотя бы один сосед принадлежит другому типу элементарной территориальной единицы. Вполне понятно, что границы квадрата в расчетах не учитываются, и из двух граничащих пикселей в расчеты включается только один. Этот индекс полезен при выделении максимально однородных территорий.

**Индекс фрагментации** часто рассматривается как важнейший:

$$Fr = (n-1)/(N-1),$$

где  $n$  – число классов, отличающих рассматриваемый квадрат от соседей,

$N$  – общая площадь квадрата в пикселях.

Этот индекс широко применяется при обосновании выбора охраняемых территорий в регионах с высоким уровнем сельскохозяйственного и промышленного освоения. На его основе выбираются наиболее однородные и, соответственно, наименее нарушенные территории ландшафта как потенциальные объекты сохранения.

**Индекс уникальности (информативности).** В теории информации наиболее информативны редкие типы событий. С этим информационным эффектом, в частности, можно связать и ощущаемую человеком необходимость сохранения редкостей. Редкости информативны уже потому, что они существуют на границе области устойчивости, и это неопределенное положение создает условия для получения информации о пределах возможного в динамике систем. Информативность, или индекс редкости, есть

$$J = -\log p_i.$$

В рассматриваемом случае

$$p_i = n_i / N,$$

где  $n_i$  – число случаев (пикселей) типа  $i$  на всем изображении, содержащем  $N$  – пикселей.

Очевидно, что чем меньше  $(p_i)$  частота типа  $i$ , тем больше величина его информативности, или статус редкости. Оценка уникальности может осуществляться как для каждого конкретного пикселя с учетом принадлежности его к соответствующему типу, так и для скользящего квадрата из  $K$  – пикселей. В этом случае

$$J_{av} = -1/K(\sum \log p_i),$$

где суммируются все  $K$  значений  $J$ , оцененных для каждого

пикселя.

В конечном итоге все эти оценки опираются на сходную информацию, поэтому прежде чем приводить иллюстрации отображаемых ими аспектов ландшафтного разнообразия, рассмотрим связь между ними.

Таблица 15

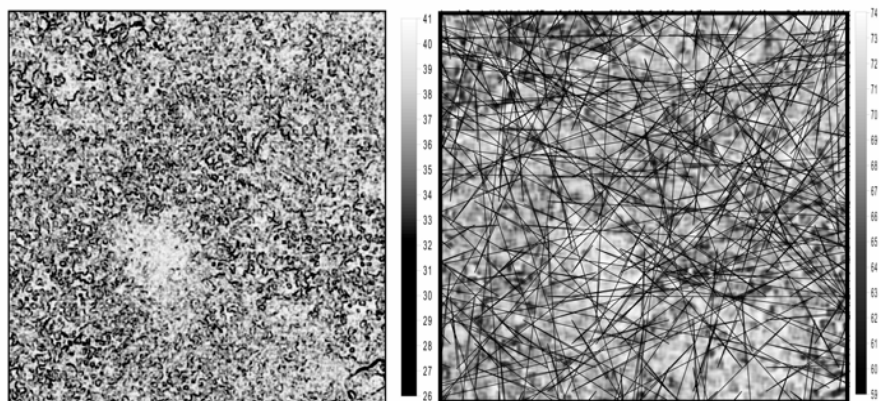
**Линейные корреляции между ландшафтными метриками разнообразия для иерархического уровня 9 пикселей (2 км)**

	R %	$H_{max}$	H	D	E	P	J	$J_{av}$	FR
R%	1	0,95829	0,9496	0,9616	0,7950	0,8382	0,4131	0,5557	-0,1641
$H_{max}$		1	0,9979	0,9992	0,9209	0,8907	0,4658	0,6317	-0,2039
H			1	0,9947	0,9303	0,8951	0,4772	0,6441	-0,2247
D				1	0,9133	0,8863	0,4579	0,6228	-0,1907
E					1	0,8337	0,4759	0,6577	-0,2556
P						1	0,4295	0,5332	-0,2146
J							1	0,6878	-0,2173
$J_{av}$								1	-0,2049
FR									1

Из таблицы следует, что четыре первые индекса содержат практически тождественную информацию о разнообразии, и вполне достаточно рассматривать только один из них и основной – энтропийную оценку разнообразия  $H$ . Чуть более независима от них оценка выравнинности ( $E$ ) и числа выделов ( $P$ ). На рис. 36 показан характер связи между разнообразием ( $H$ ) и выравнинностью ( $E$ ). Зависимость между ними тесная и нелинейная. Выравнинность минимальна при малом разнообразии, где более типично доминирование какого – либо одного типа элементарных территориальных единиц. Изображение выравнинности может несколько лучше, чем разнообразие, контрастировать территории с доминированием ограниченного числа типов элементарных территориальных единиц. Относительно независимы от разнообразия индекс числа выделов, индексы уникальности и особенно индекс фрагментации. Содержательную часть индексов достаточно показать только для наиболее независимых из них (рис. 37). Вместе с тем можно на основе метода главных компонент дать

интегральную оценку сложности. Для этого все индексы ортогонализуются методом главных компонент, а затем ортогональные компоненты суммируются с учетом их веса в отображении всех переменных разнообразия.

Рис. 36 Разнообразие пространственных отношений на уровне скользящего квадрата со стороной 15 пикселей



Разнообразие в битах.

Примерное положение линейamentoов

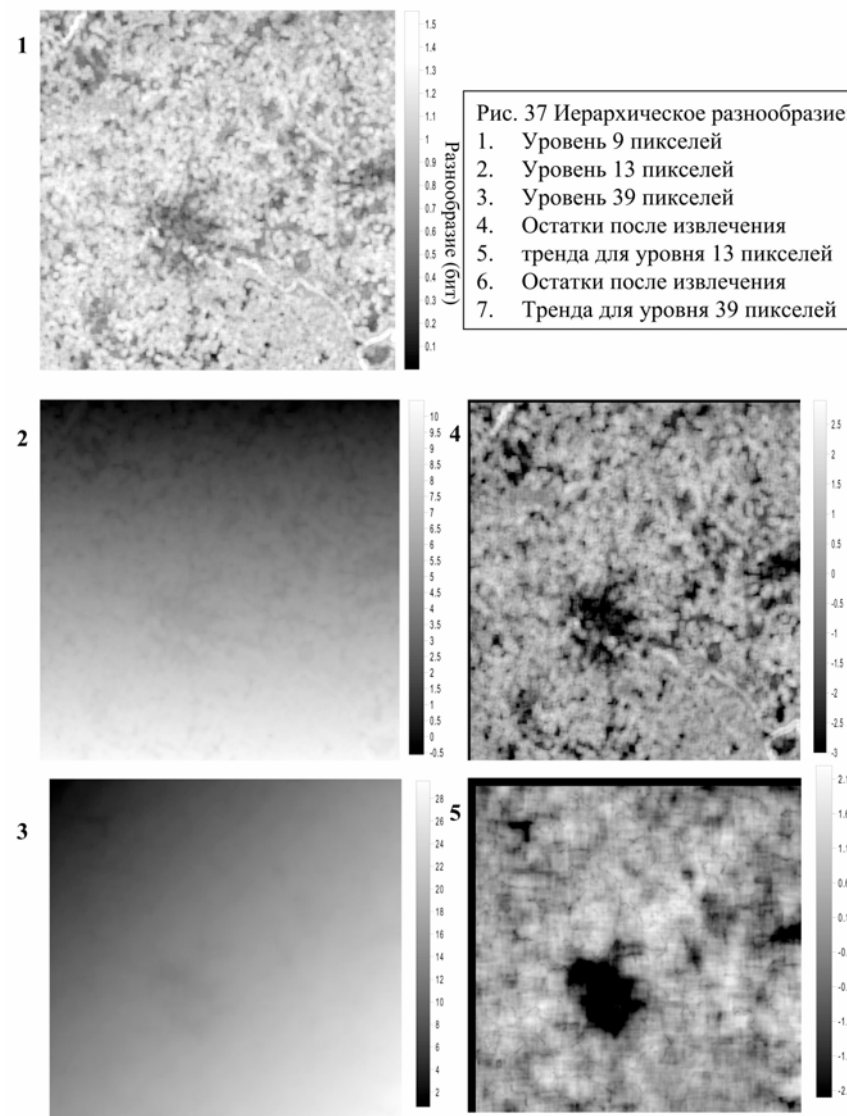


Рис. 37 Иерархическое разнообразие:

1. Уровень 9 пикселей
2. Уровень 13 пикселей
3. Уровень 39 пикселей
4. Остатки после извлечения тренда для уровня 13 пикселей
5. Остатки после извлечения тренда для уровня 39 пикселей
6. Тренда для уровня 13 пикселей
7. Тренда для уровня 39 пикселей

Верхний ряд рисунков дает практически тождественное отображение пространственного варьирования разнообразия. Может быть несколько более четко выражена территория с доминированием какого-либо типа элементарных территориальных

единиц. В региональном же плане очевидно, что Подмосковная Мещера, Верхневолжская заливная равнина в среднем существенно более однообразны, чем территории, занятые Московской мореной и Подольское ополье. Москва с позиции разнообразия также весьма однородна. Вместе с тем на этом общем фоне хорошо просматриваются линейные структуры с повышенным разнообразием, кольцевые структуры с очень однообразным центром, ограниченном кольцом с высоким разнообразием, извилистыми линейными структурами и т. п. Можно полагать, что рисунок, воспроизводимый различными индексами разнообразия, обусловлен действием физических и, в первую очередь, геологических факторов. Индекс информативности или уникальности, отражая те же общие закономерности, хорошо выделяет области, в которых наиболее представлены уникальные типы элементарных единиц. Вполне понятно, что уникальным является центр, как и, в первую очередь, территориальные комплексы, в которые входят крупные реки и водохранилища.

Индекс фрагментации в данном случае отображает в основном граничные области между относительно однородными территориями. Этот эффект связан, в том числе, с тем, что для границ характерны относительно уникальные типы элементарных единиц. Наконец, общая оценка интегральной сложности, полученная на основе преобразования всех метрик методом главных компонент, весьма контрастно разделяет структурно сложные и просто устроенные территории на уровне разрешения 2 км на местности.

Особое практическое значение в ландшафтном планировании может иметь индекс уникальности, соотнесенный с элементарной территориальной единицей. На рис. 38 приведены оценки индекса уникальности для всех типов элементарных территориальных единиц и только для лесных типов. При рассмотрении всех типов уникальными для данной территории являются, в первую очередь, водоемы, что вполне понятно для рассматриваемой территории. Отдельные светлые точки, маркирующие редкие типы элементарных территориальных единиц, разбросаны по всей территории. В целом все-таки их больше в Подольском ополье. Но встречаются они и в других регионах. Среди лесных типов элементарных территориальных единиц относительно редкие типы в целом концентрируются по границам лесных массивов, что связано с

переходными значениями яркостей. Однако относительно редкие объекты встречаются и внутри больших массивов. Такие территории могут, безусловно, представлять особый интерес для охраны и, по крайней мере, они требуют специального обследования.

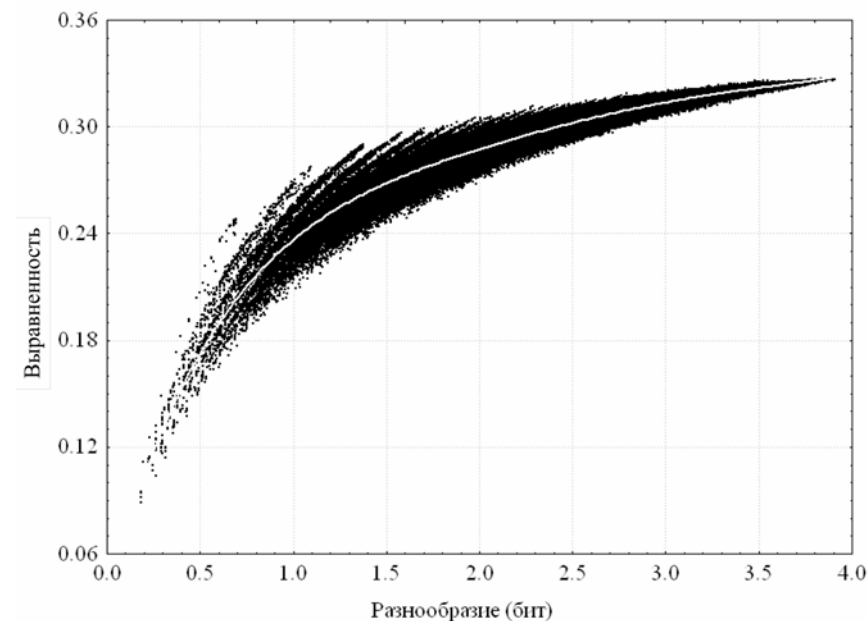


Рис. 38 Форма связи выравненности и энтропии

**Выделение экологических коридоров.** Экологическим коридором в ландшафтной экологии называется непрерывная, или частично прерывная, почти линейная структура, природные свойства которой существенно отличаются от окружения. Экологические коридоры рассматриваются как важный фактор, обеспечивающий миграцию видов. Экологическим коридором могут быть леса по долинам реки в степи и, наоборот, луга по долинам рек в лесах, лесные полосы или естественно сохранившиеся леса в агроландшафтах. Сохранение экологических коридоров рассматривается как необходимое условие сохранения биологического разнообразия региона. Часто то, что можно определить как «экологический коридор», существует как отражение линейных тектонических структур, в большей или

меньшей степени проявляющихся в рельефе.

В общем случае существование таких структур необязательно. Простейшим способом можно выявить эти структуры на основе процедуры контрастирования изображения.

Для осуществления этой процедуры необходимо, чтобы многоканальное изображение было трансформировано через суммирование главных компонент с их весом в однослойное, так, чтобы каждому пикселю было присвоено определенное количественное значение, отражающее его состояние. Если классификация проведена с помощью дихотомической процедуры или типы элементарных территориальных единиц взаимно упорядочены по средней дистанции между векторами их яркости от темных к светлым, то номера типов можно трактовать как некоторые количественные характеристики обобщенной яркости пикселя. В этом случае операция выделения экологических коридоров может осуществляться и на основе классификации.

Операция контрастирования осуществляется для его центральной точки с использованием скользящего квадрата заданной площади:  $K = (x_z - m) / \sigma$ ,

где  $x_z$  – значение, присвоенное центральному пикселю в квадрате;

$m$  – среднее по всем пикселям для квадрата;

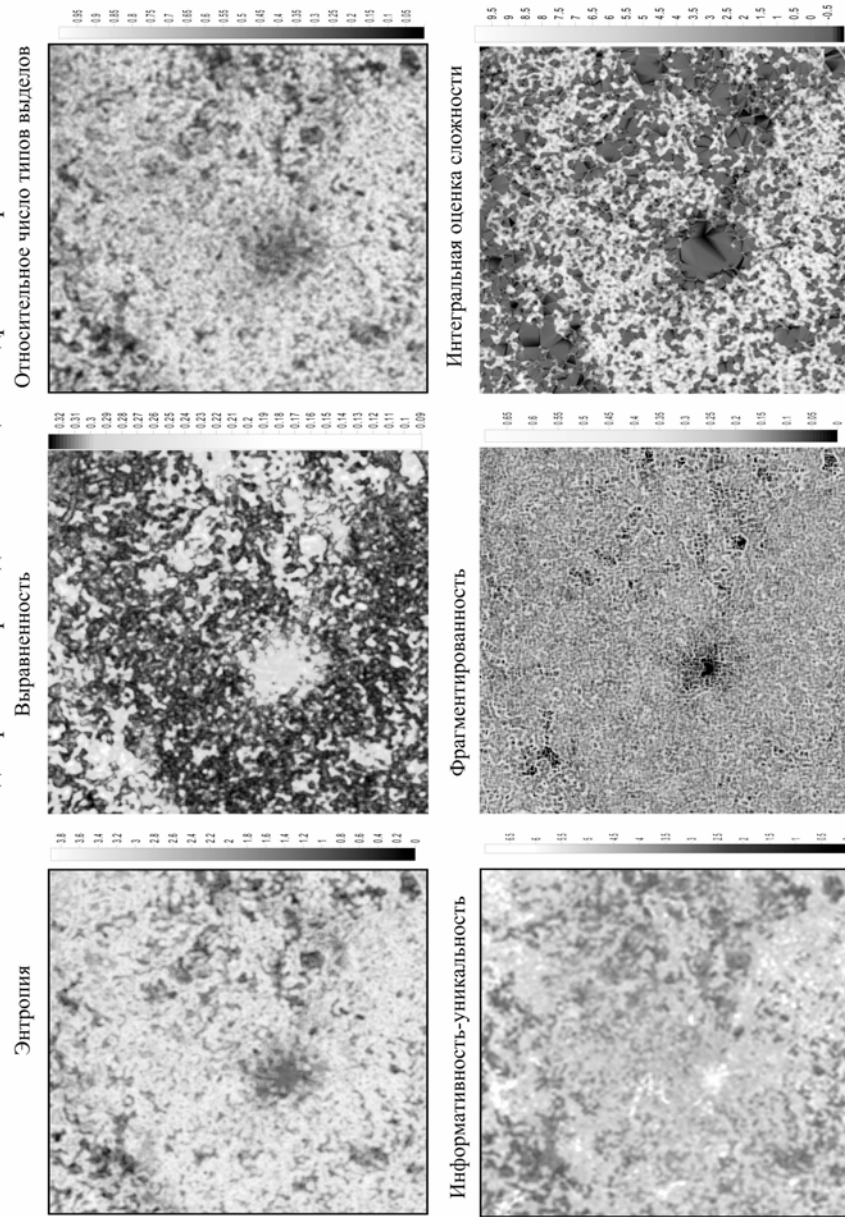
$\sigma$  – среднеквадратическое отклонение значений для квадрата.

В результате получаем, что если центральный пиксель имеет положительное отклонение, то на изображении он окрашивается, например, светлым тоном; если отрицательное, то – темным; если близкое к среднему, то – серым. Если линейные структуры существуют, то светлые (темные) тона будут располагаться неслучайно и будут маркировать соответствующие структуры. Однако следует отметить, что для операции контрастирования нужно выбирать квадрат, линейные размеры которого соответствуют иерархическому уровню организации территории, выявляемому на основе спектрального анализа.

Как следует из рис. 39, операция контрастирования действительно достаточно наглядно выделяет (контрастирует) линейные элементы, которые просматриваются на исходном изображении. Устойчивость этих структур настолько велика, что они просматриваются как продолжения макрорегиональных образований даже на фоне городской трансформации ландшафта в Москве. Из рис. 39 и классификации (рис. 27) видно, что коридоры в

одних случаях выделяются за счет пространственной упорядоченности населенных пунктов и сельскохозяйственных земель, в других случаях – за счет упорядоченности облесенных территорий. Но если даже линейная структура выделяется за счет пространственной упорядоченности сельскохозяйственных земель, то само выделение ее возможно только потому, что слева и справа они ограничиваются более темными изображениями лесов. В результате во всех вариантах процедура действительно выделяет то, что можно определить как коридоры.

Рис. 39 Ландшафтные метрики для скользящего квадрата со стороной 9 пикселей



Перечисленные ландшафтные метрики не исчерпывают всех возможных. При ландшафтном проектировании используются

метрики, определяющие, например, дистанцию от какого-то из типов элементарных территориальных единиц до им подобным, что позволяет более точно оценить степень изоляции какого – либо типа леса как местообитания, определенного набора видов животных и растений от ему подобных. Точно так же оценивается кратчайшее расстояние между подобными выделами, и на этой основе определяется, какие из них нужно в первую очередь сохранять, чтобы обеспечить необходимую интенсивность межпопуляционного или внутривидового обмена. Иногда полезно ввести метрику, которая оценивала бы представительность в пределах скользящего квадрата какого-то определенного типа элементарных единиц. Однако эти типы метрик скорее можно связывать с задачами собственно ландшафтного планирования, и число их будет тем больше, чем более сложные прикладные задачи придется решать ландшафтоведом.

#### Задача 6. Выделение территориальных единиц на принятом уровне иерархической организации географического пространства

Все рассмотренные оценки разнообразия осуществлялись для скользящих квадратов, линейные размеры которых соответствуют выделенным иерархическим уровням организации. Однако это не более чем средние значения линейных размеров. Реально же они могут варьировать в очень широком диапазоне. Но самое главное при всех проведенных оценках – все операции осуществлялись с элементарными территориальными единицами. Вместе с тем ландшафт в любом определении есть некоторая территория, имеющая внутреннюю мозаику элементарных единиц. При этом подразумевается, что эта мозаика подчиняется вполне определенным правилам. В Российской ландшафтной школе ландшафт выделяется не только на основе правильности сочетаний образующих его урочищ, но и на основе представлений о единстве его генезиса. Имея дело с дистанционной картографической информацией, можно выделить территориальные единицы высоких иерархических уровней только на основе выделения типов сочетаний мозаик в изображении. Основанием для этого являются оценки двумерного спектра для скользящего квадрата, получаемые при измерении варьирования фрактальной размерности в пространстве. Спектр содержит в себе всю информацию о правилах чередования яркостей, или о правилах пространственной

организации мозаики для скользящего квадрата. Эта оценка связывается с каждым пикселем изображения.

Следовательно, если осуществить классификацию элементарных территориальных единиц по этим спектральным измерениям, то в результате будут выделены типы спектров, каждому из которых соответствуют вполне определенные правила мозаичности. В результате на этой основе выделятся типы территориальных сочетаний элементарных единиц.

Такое выделение можно проводить на различных иерархических уровнях, получая соответственно аналоги урочищ, местностей, ландшафтов и физико-географических регионов. На рис. 40 показан результат такой классификации по спектрам для квадратов со стороной 139 пикселей, или около 35 км. Показаны результаты классификации для двух иерархических уровней. Сравнение с изображением показывает, что выделения вполне логичны. Например, Москва подразделяется на регионы, образующие концентрические кольца, что вполне соответствует логике изменения типов ее застройки. Конечно, каждый из выделенных регионов, скорее всего ранга ландшафта, нуждается в специальном генетическом обосновании. В данном случае важна сама возможность выделения различных типов ландшафтных мозаик. В принципе, используя полученные регионы как маску, можно оценить значения всех ландшафтных метрик разнообразия, но уже не для скользящего квадрата, а для каждого контура мозаики.

### **3.2. Измерение ландшафтного биоразнообразия на основе использования топографических карт совместно со сканерной съемкой**

То, что рельеф в существенной степени определяет разнообразие ландшафта, вполне очевидно вытекает из результатов анализа сканерной съемки для Московской области. Однако вполне понятно, что это отображение не абсолютное. Топографическая карта дает возможность рассматривать ландшафтное разнообразие с учетом рельефа территории. В принципе, можно оценить и разнообразие самого рельефа, однако эта задача относится скорее к области оценки георазнообразия.

Для того чтобы использовать информацию, содержащуюся в топографической карте, ее необходимо оцифровать с кондиционной для масштаба точностью и перевести в растровый формат. Для этого



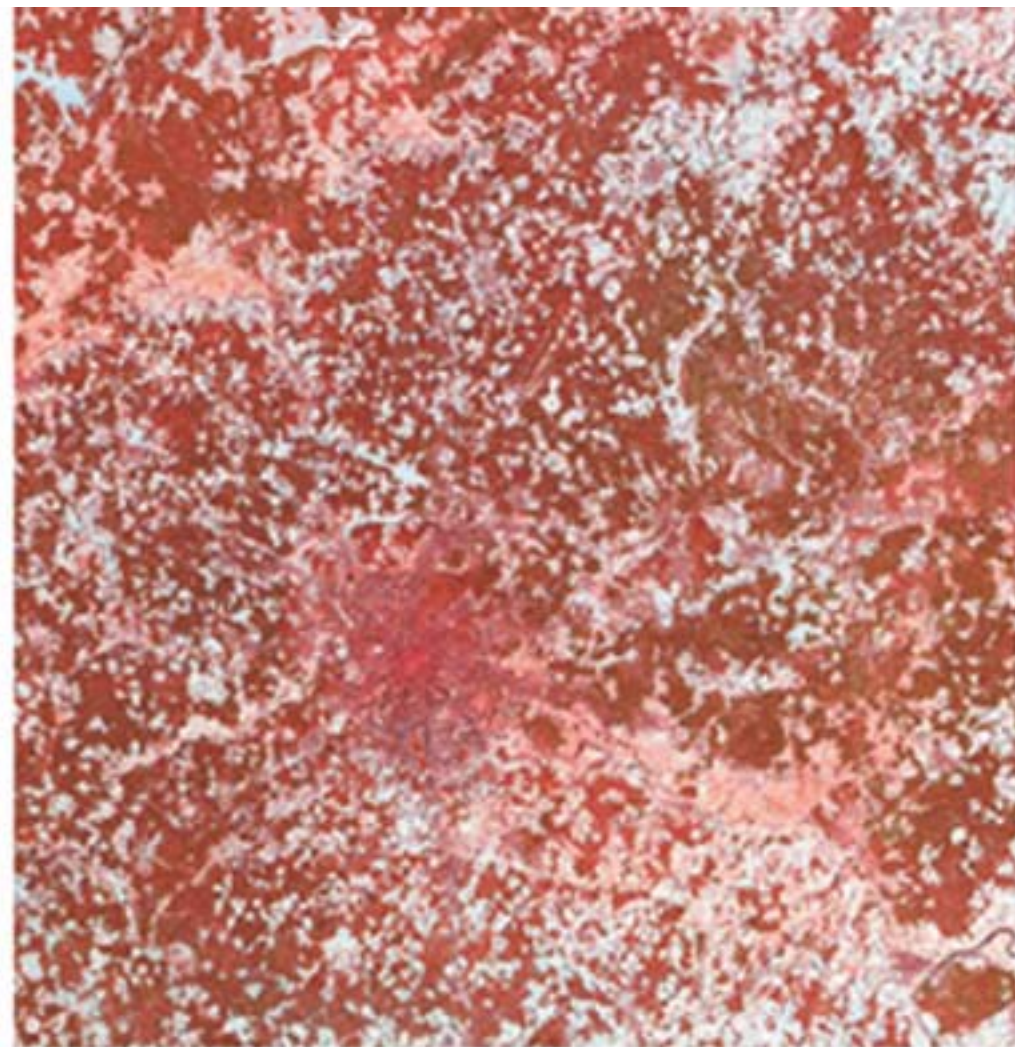
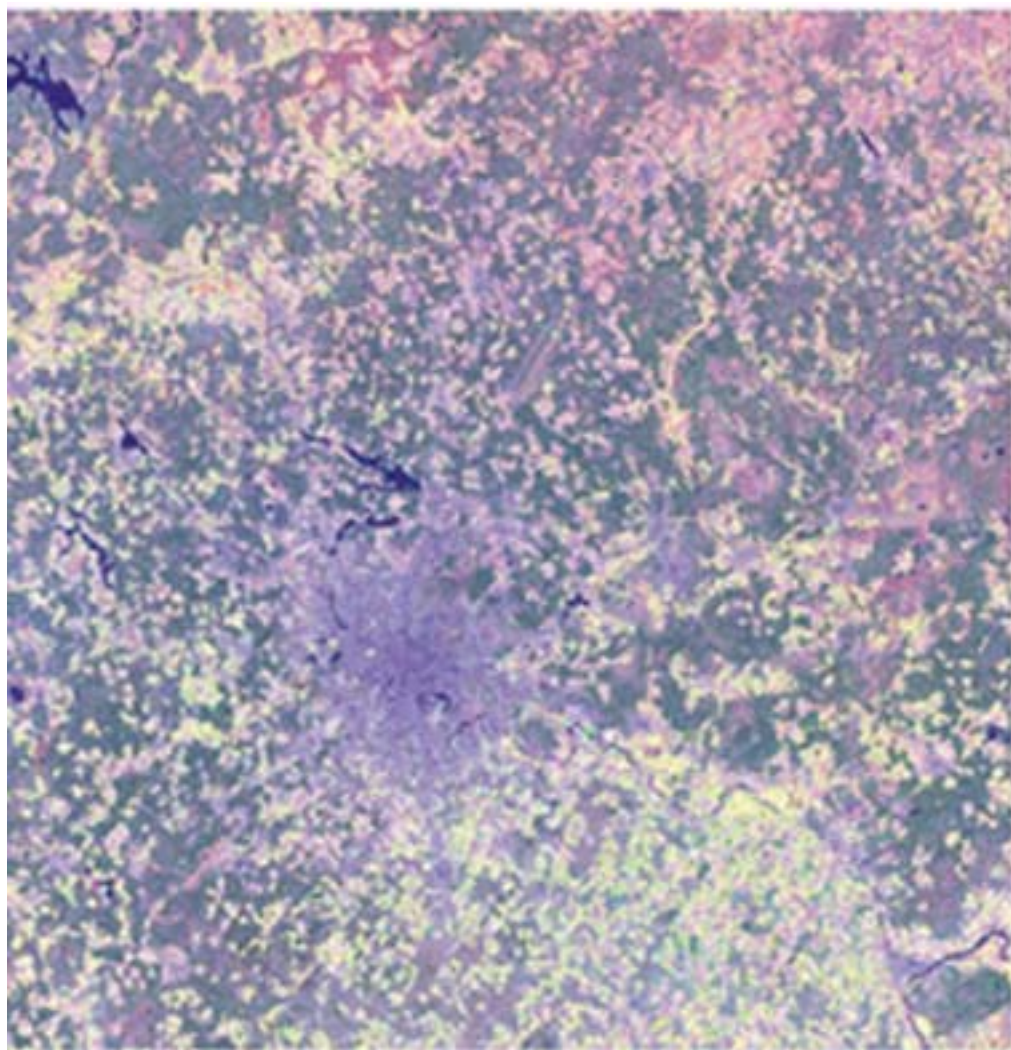


Рис.4. Трехканальное изображение московской области : а) 1999г., начало октября, б)1999г., январь.



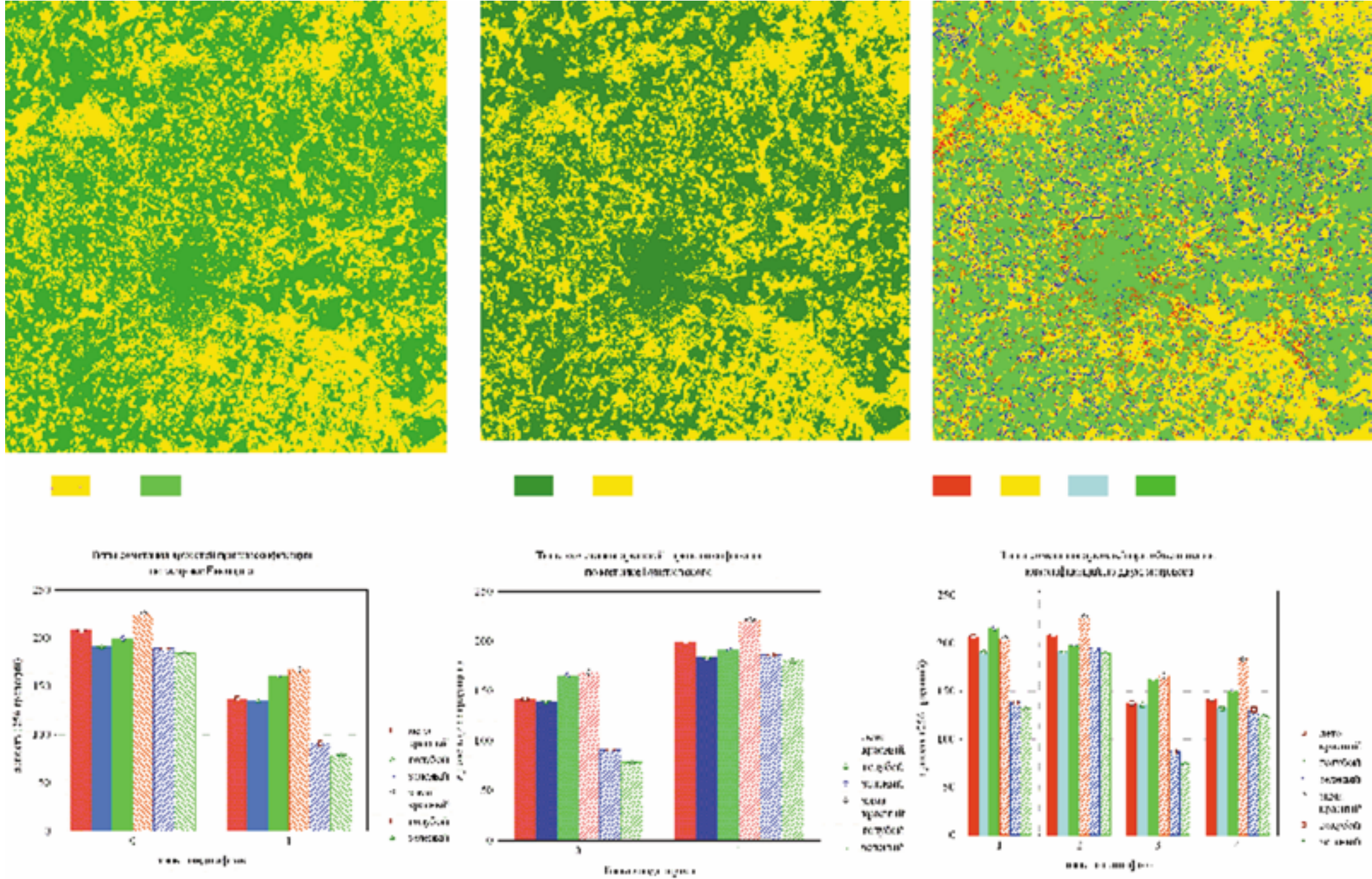


Рис.22 Первый уровень классификации изображения по двум метрикам



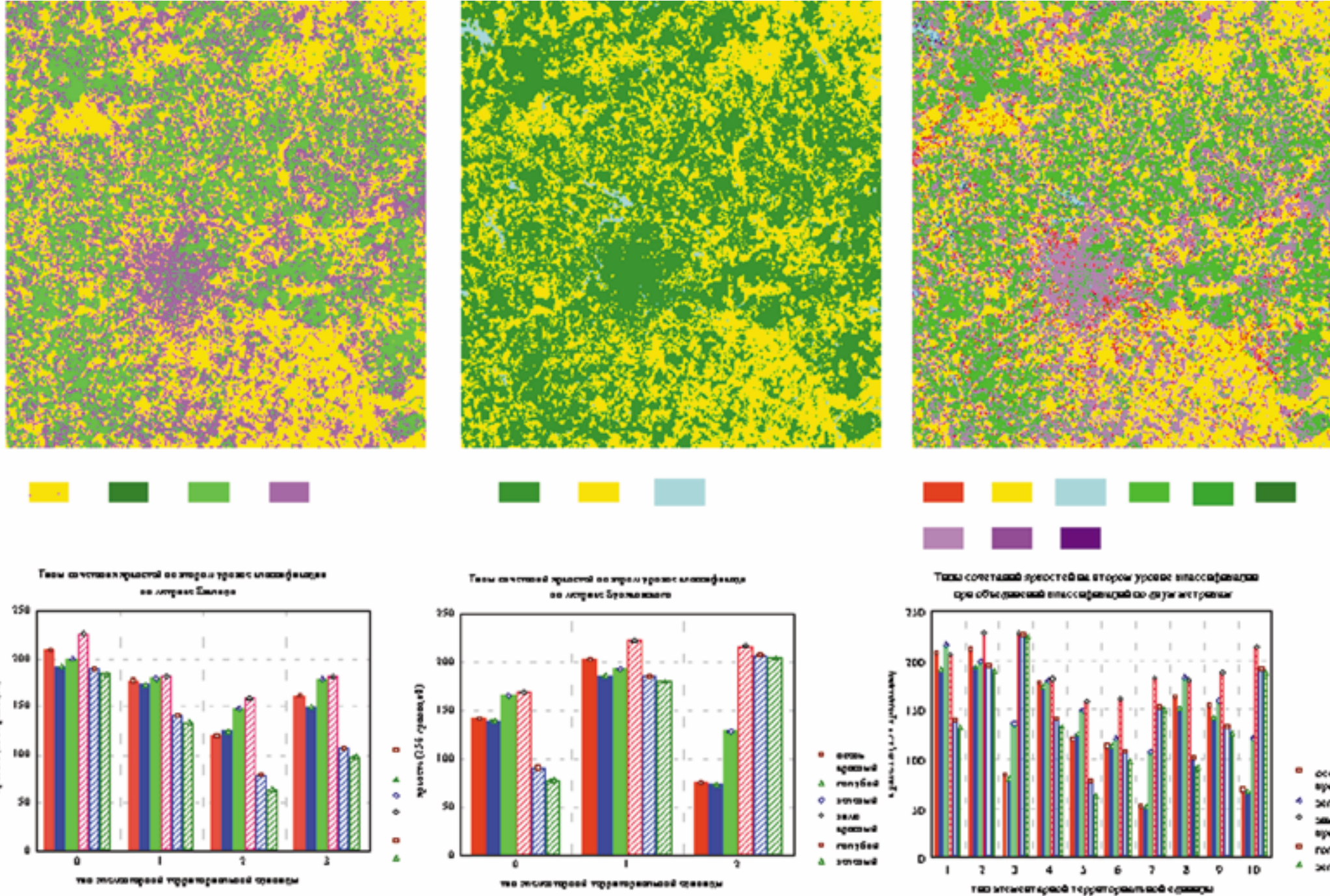
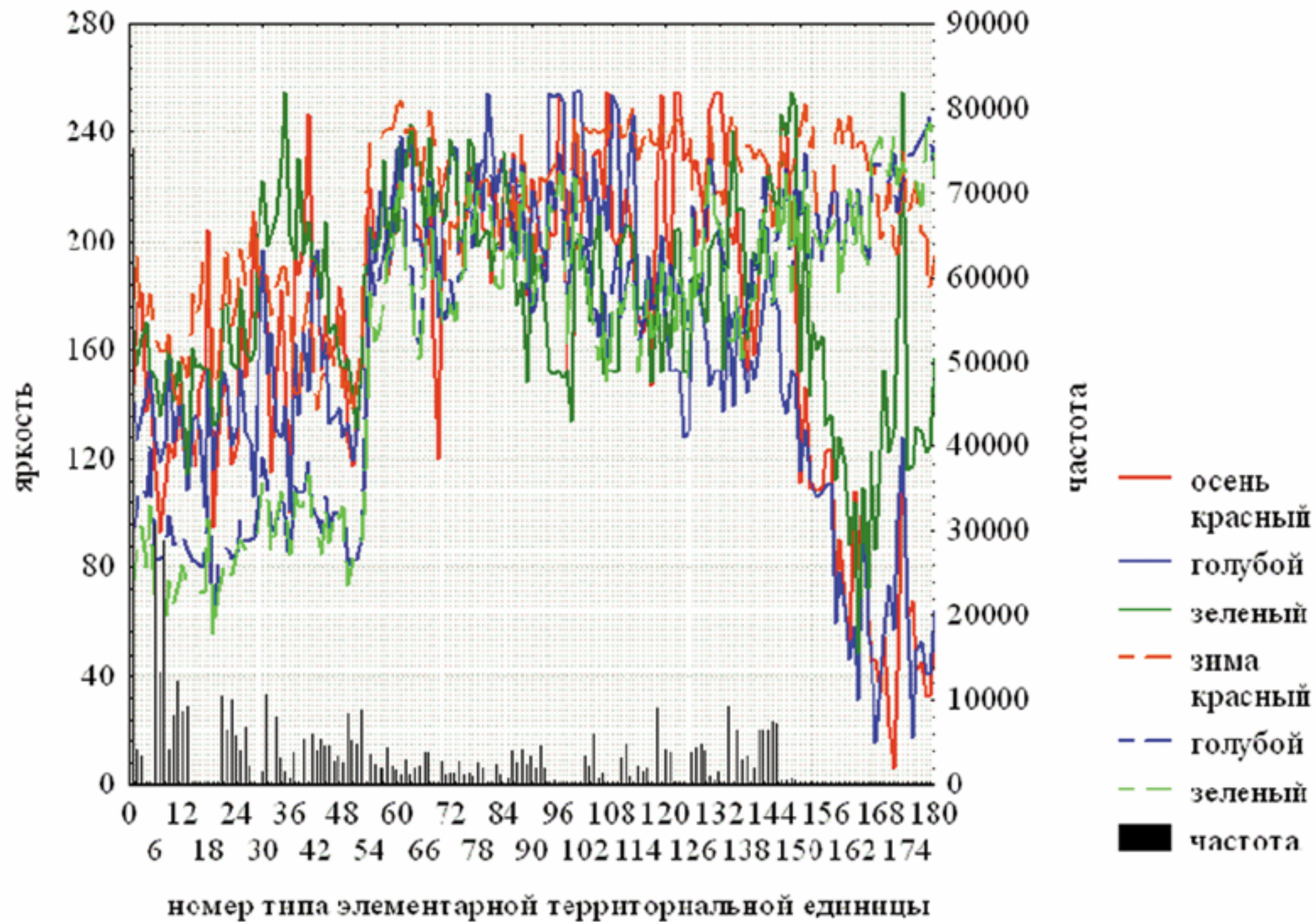


Рис.23. Второй уровень классификации изображения по двум метрикам







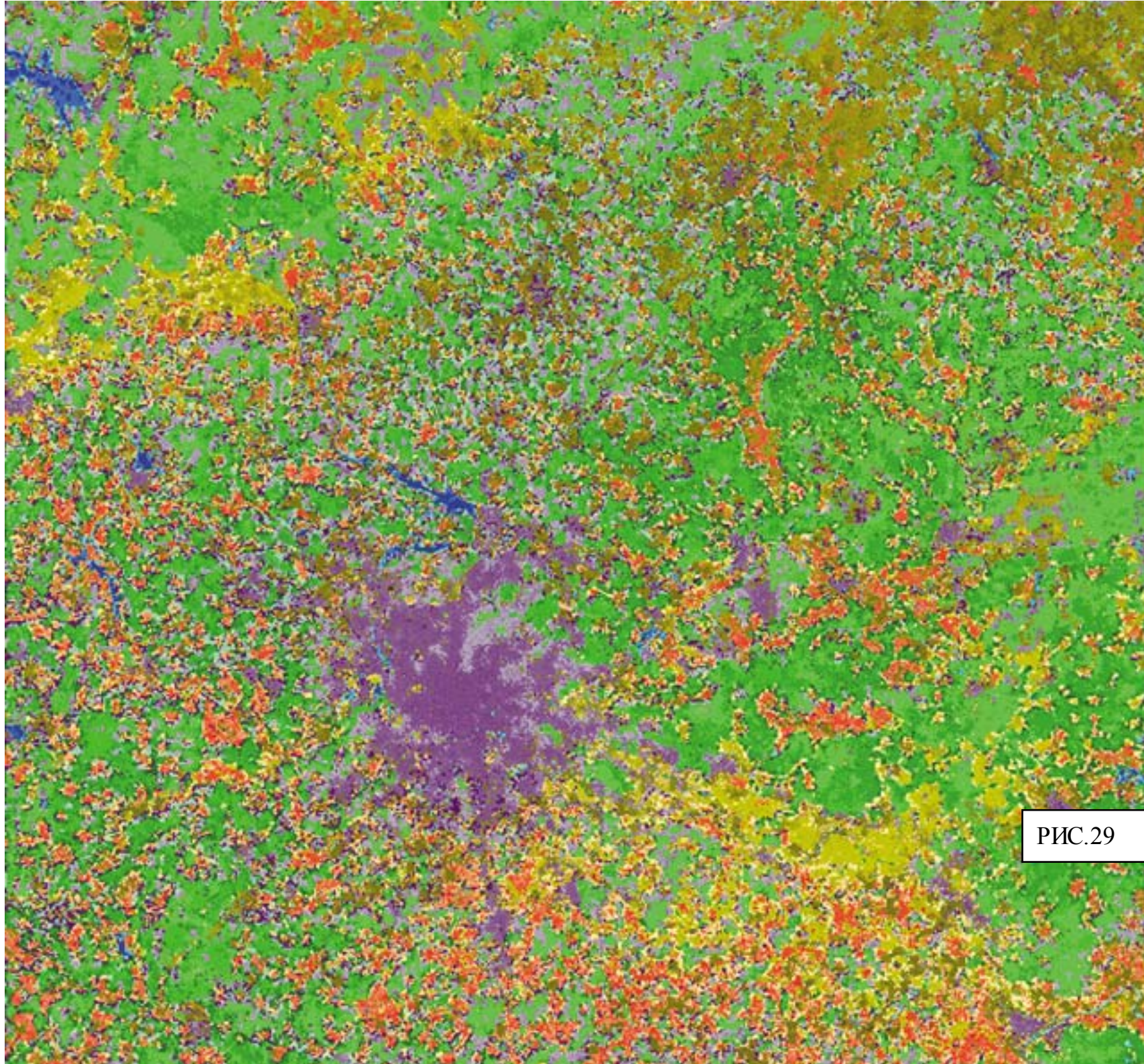


РИС.29



Рис.29. Типы “ландшафтов” Московской области по классификации осенней и зимней сканерной съемки Landsat 7

Леса :1-5 - мелколиственные, 5 –10 – смешанные, 10 – 15 – хвойные; Населенные пункты: 16 – 23 – окраины городов и деревень, 24 –31 – малые города и окраины крупных городов, 32 – 44; Сельско-хозяйственные земли: 45 – 63 – брошенные. 64 – 75 переходные , 76 – 99 – пашни сельско-хозяйственные земли и луга на песках: 100 – 111 – пашни и луга, 127 – 148 – мелколесье.

Водоемы: 149 – 158 мелководья, 176 – 180 – основная часть акватории

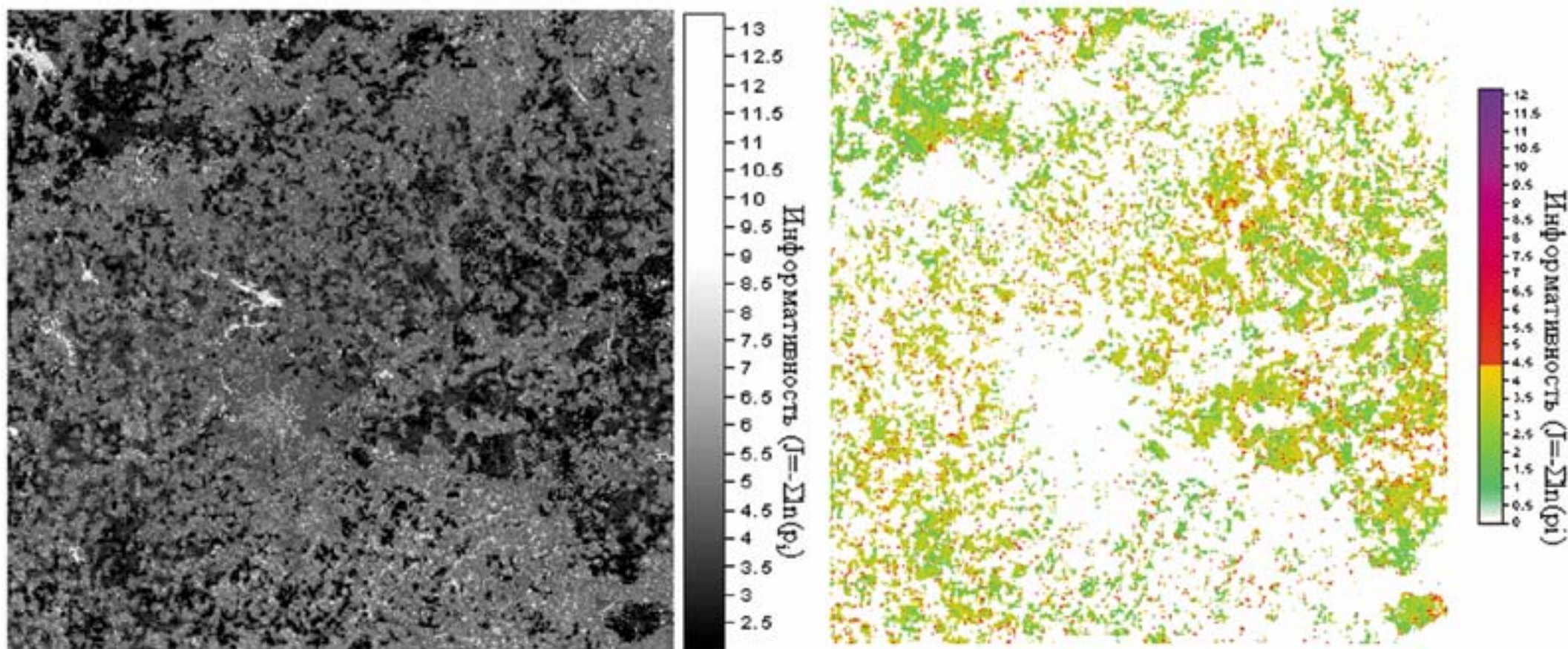


Рис.40. Информативность на уровне элементарной территориальной единицы по 10 уровню классификации



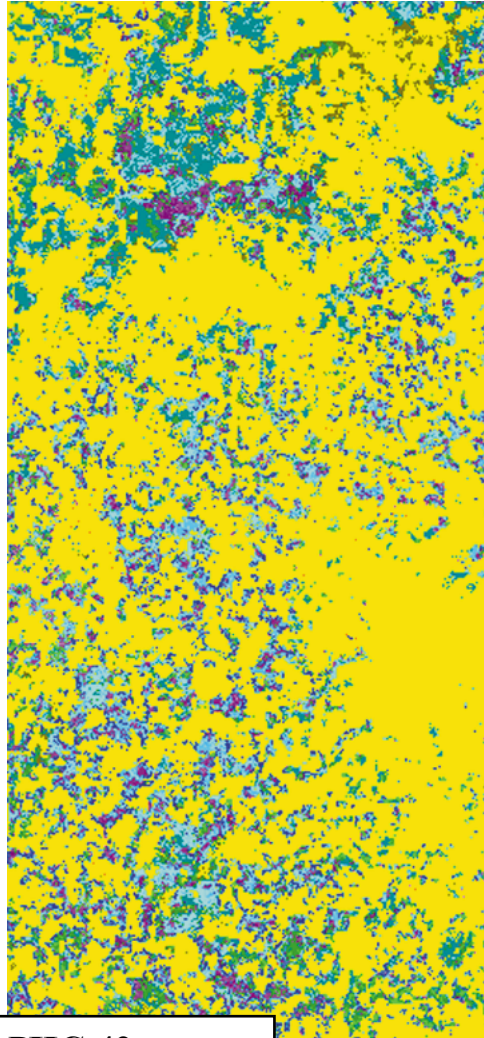


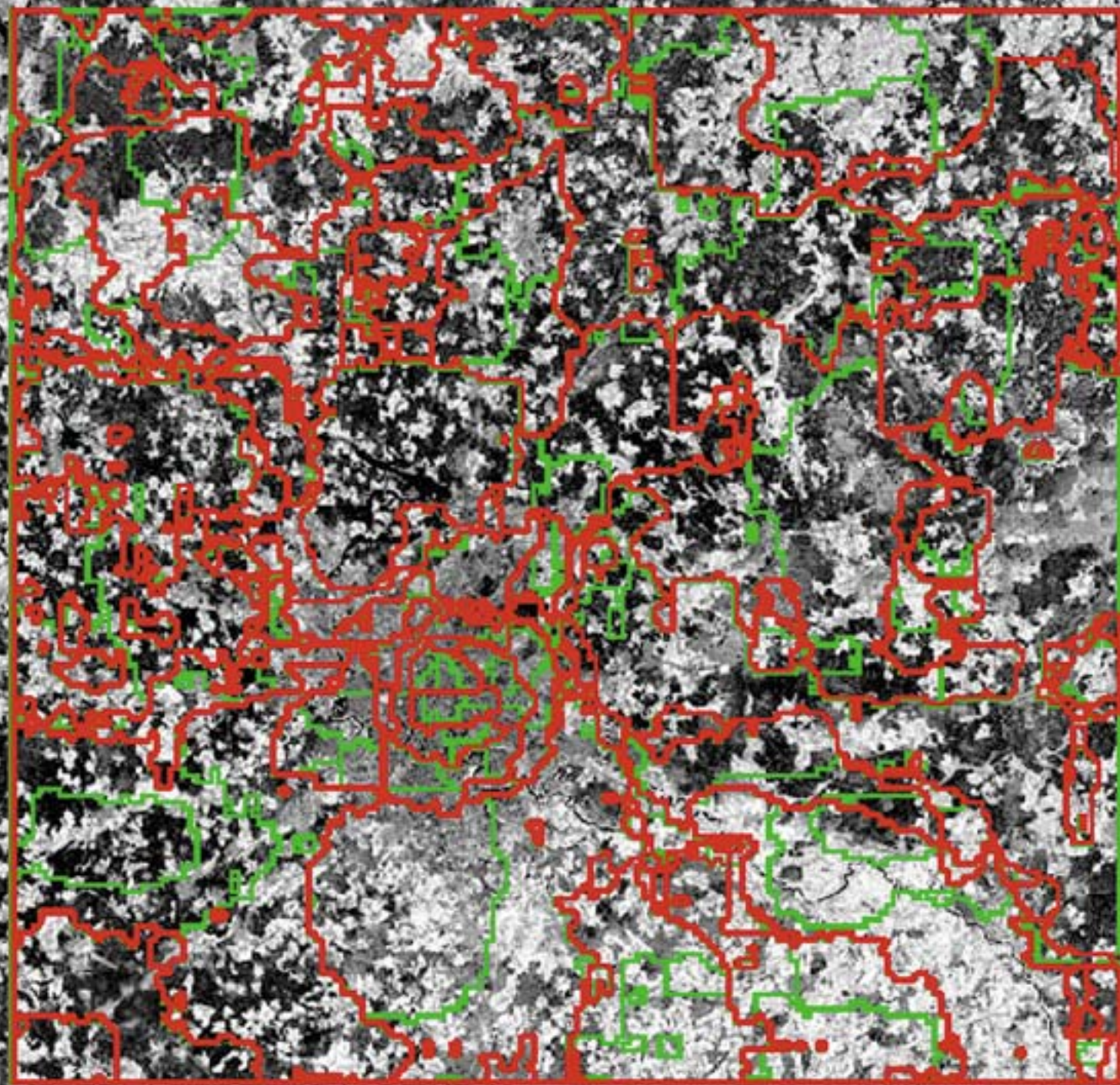
РИС.42.



Лиственные леса: 1 – 2 – в  
3 – среднесомкнутые, 4 – сред

Сосново-мелколиственные  
увеличивается от 5 к 17)

Сосновые: 18 – 20 – выс  
лиственных.





Зеленый цвет - Границы регионов на 7 уровне классификации.

Рис.42. Типы мозаичности. Выделенные на основе классификации по спектральным характеристикам скользящим квадратом со стороны 35 км

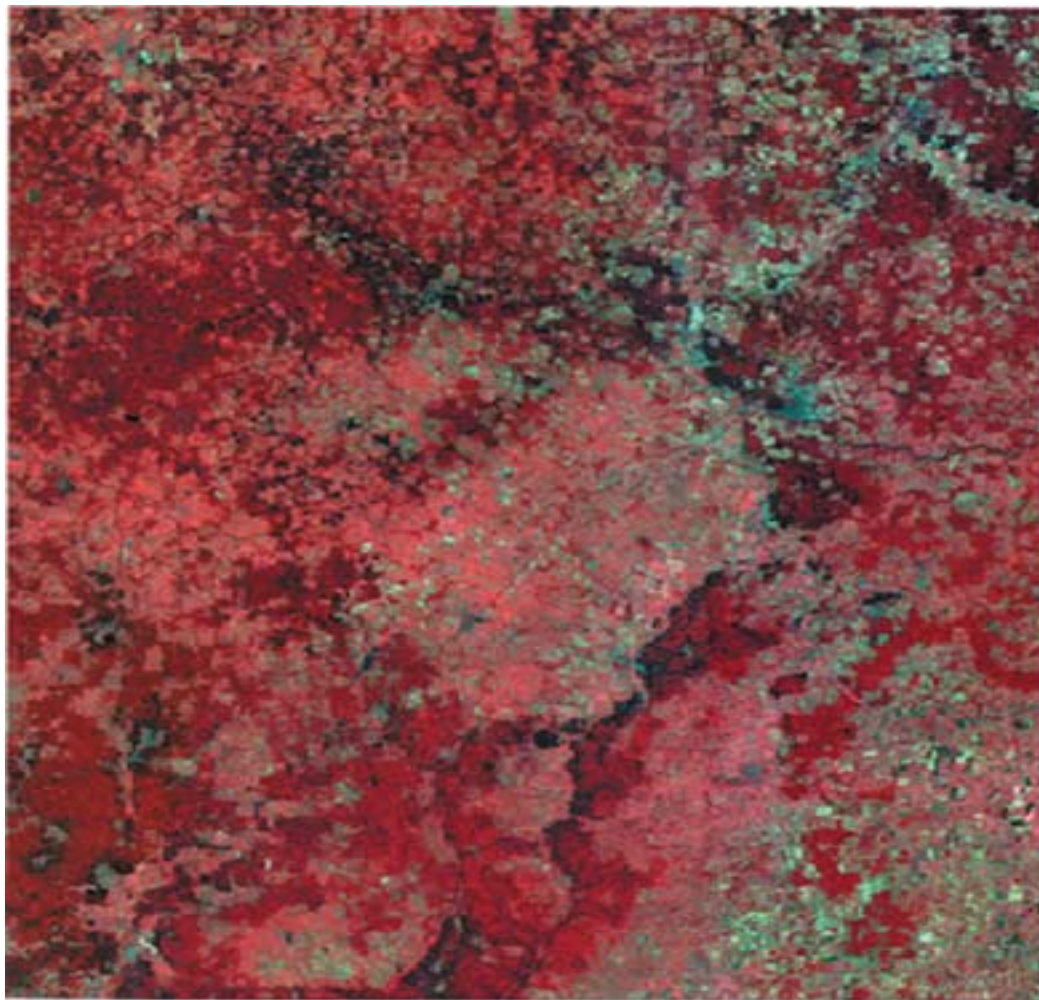
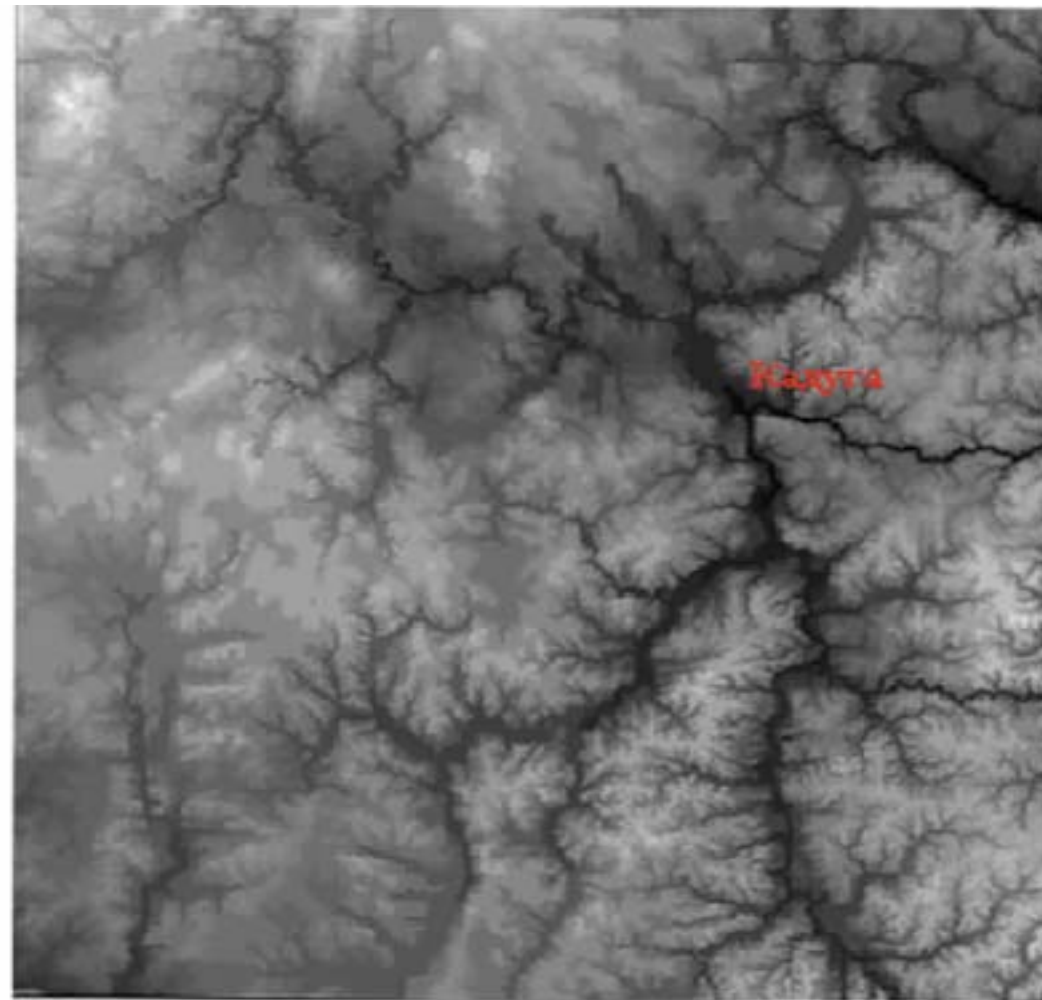


Рис.43.Калужская область





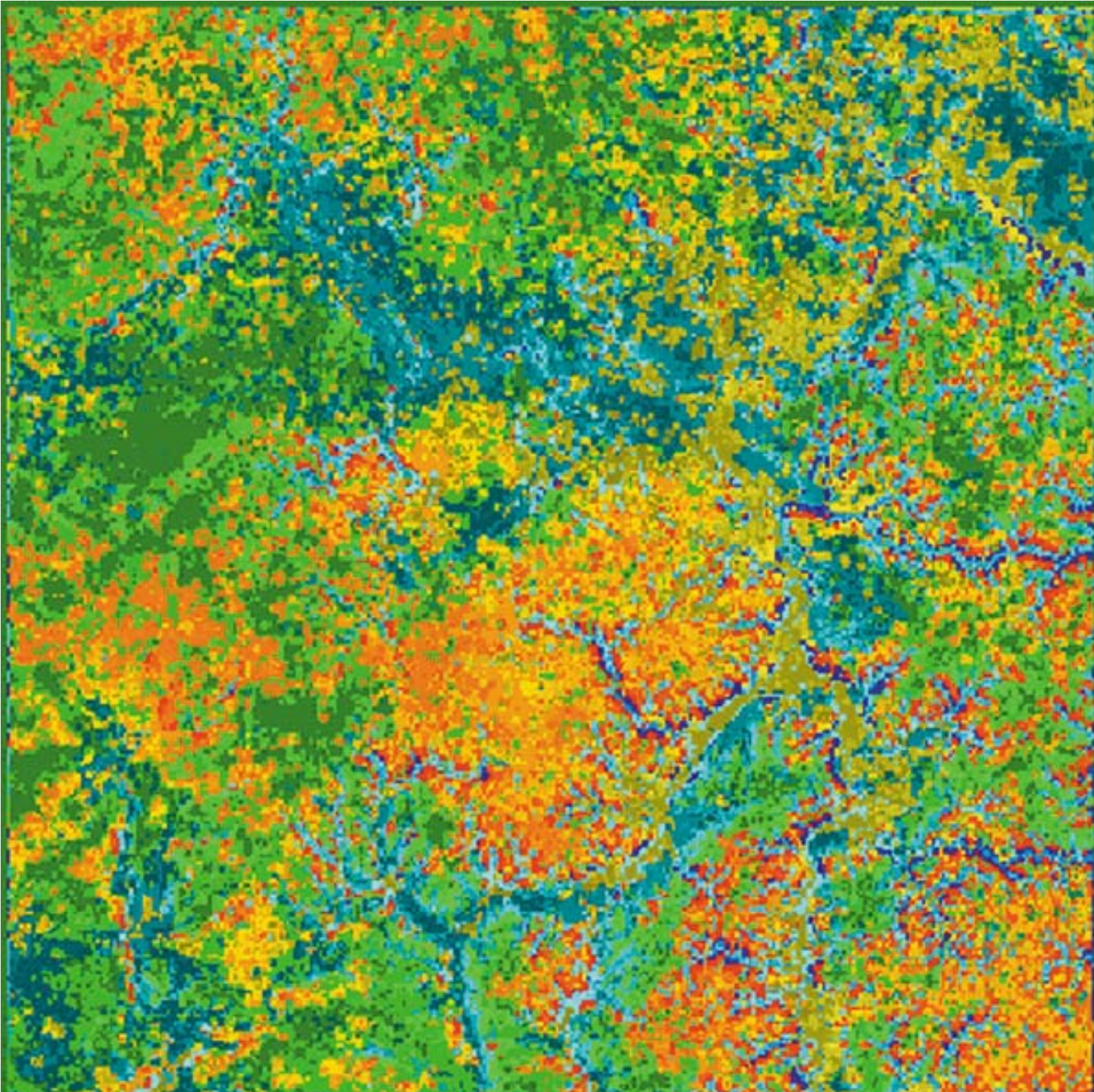




Рис.46. Типы элементарных территориальных единиц, выделенные при одновременной, классификации по трем каналам снимка, абсолютной высоте, крутизне и форме поверхности (градиент и лапласиан)

*Лственные леса на дренированных водораздельных поверхностях и склонах речных долин:*

1 – высоко сомкнутые, обычно широколиственные с участием ели,

2 – средневозрастные широколиственные. 3 – молодые лиственные.

*Флювиогляциальные ложбины стока с смешанными, сосновыми лесами*

4 – сомкнутые сосновые леса, 5 – лиственно-сосновые леса, 6 – мелколиственные леса

7 – 9 – кустарники и луга в плоских заболоченных долинах рек и флювиогляциальных равнинах, 10 – 12 сельскохозяйственные земли на дренируемых водораздельных поверхностях и склонах. Луга и кустарники : 13 --на выпуклых крутых склонах, 14 – вогнутых нижних частях склонов. 15 – поймы рек.

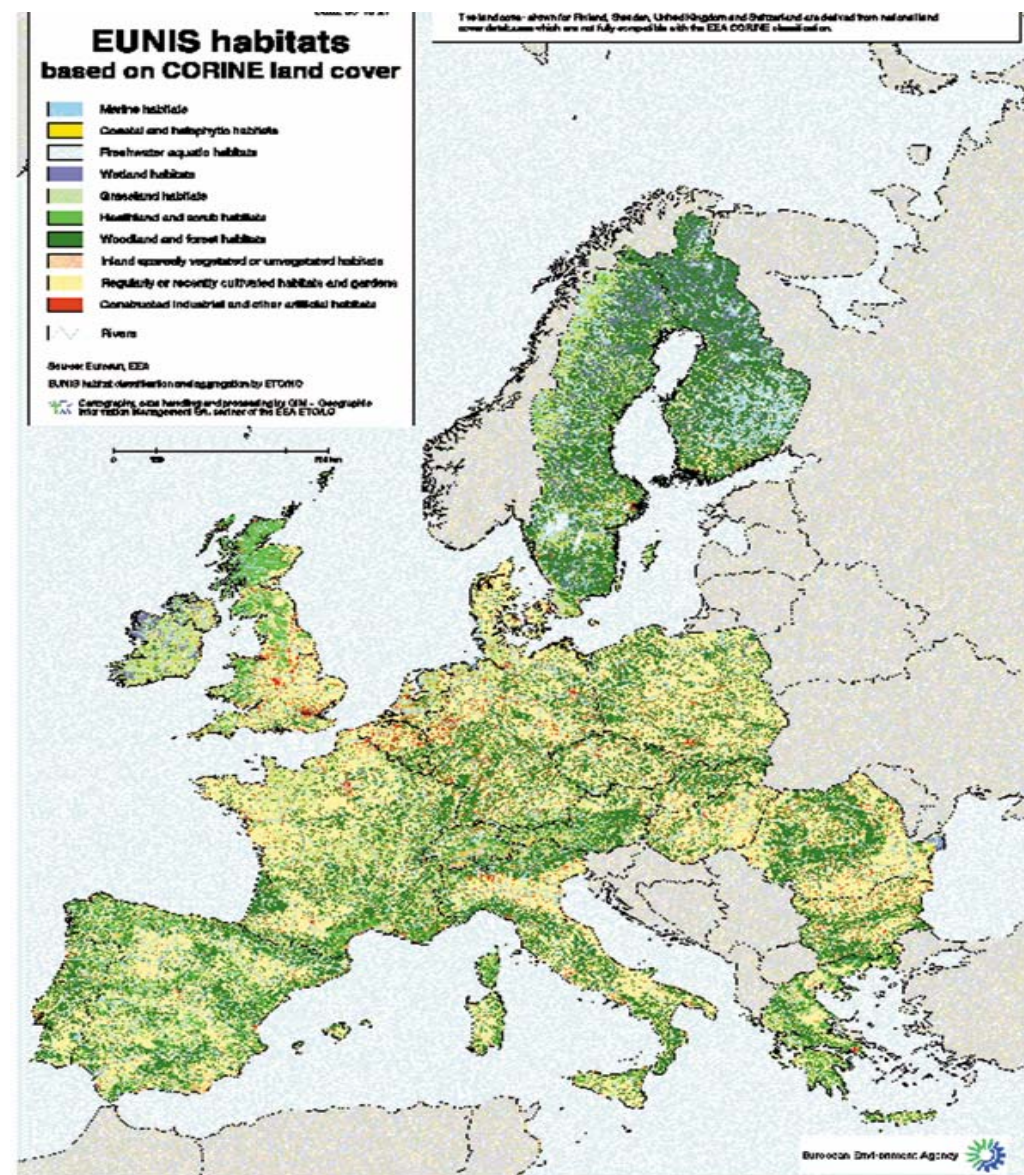
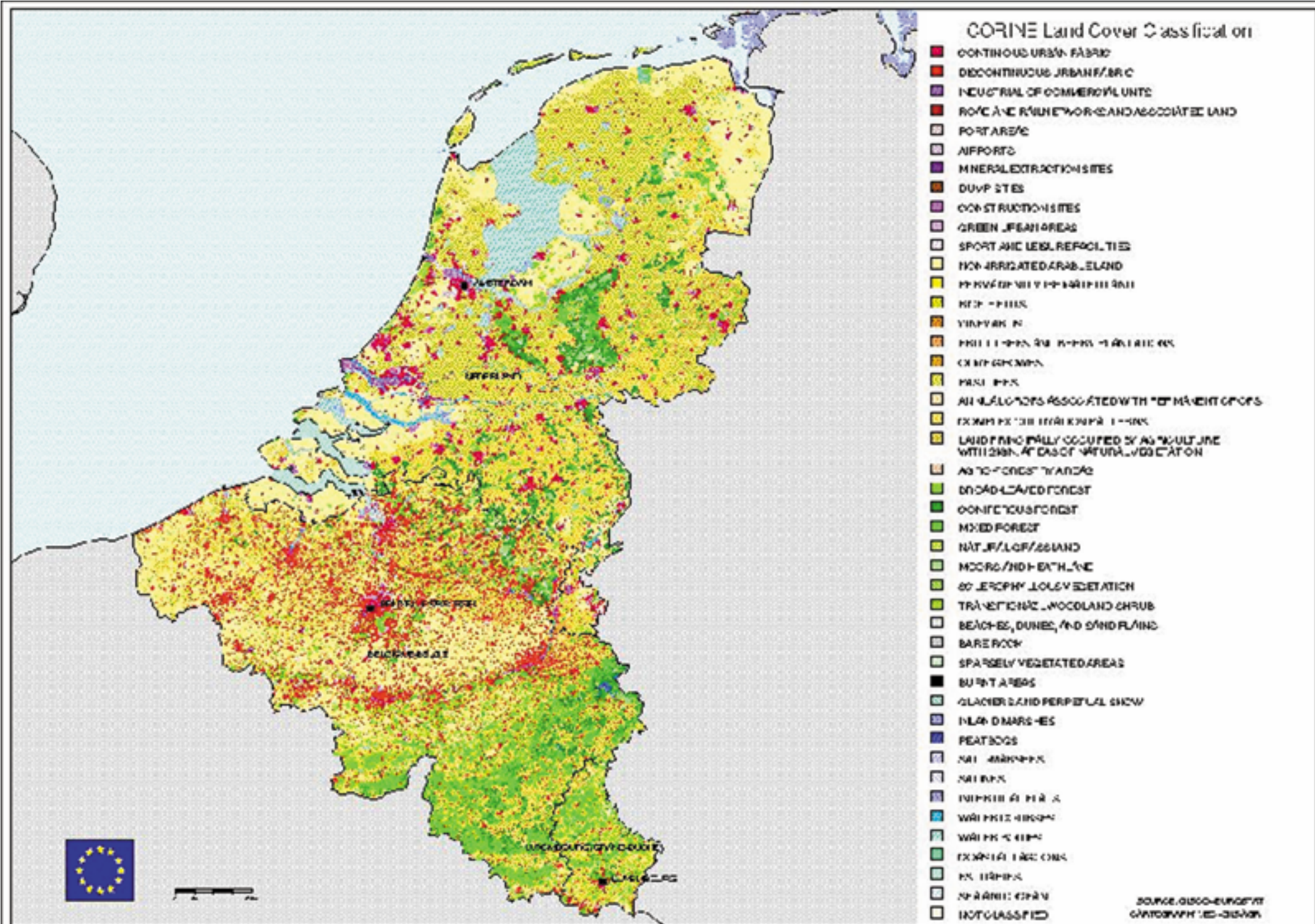


Рис.47.Местообитания по схеме EUNIS и ландшафтный покров по классификации CORINE





Окно: 20км x 20км



Окно: 40 км x 40 км

Рис.49. Индекс разнообразия H, рассчитанный для двух масштабов.



необходимо перевести векторный формат в форму, доступную для построения растровой поверхности триангуляционным методом, или методом минимальной кривой. Наиболее удобно преобразование векторного формата в растровый осуществлять в пакете программ Surfer 7. Для экспорта в формат этой программы данные должны быть представлены в формате ASCII с расширением \*.dat. Далее осуществляется расчет растрового формата с разрешением, соответствующим половине среднего расстояния между горизонталями. Следует отметить, что только при таком и меньшем разрешении можно получить непрерывную поверхность в растровом изображении без фальшивых уступов, наследующих положение горизонтали.

В результате получаем изображение, напоминающее фотографию рельефа.

На примере Калужской области коротко рассмотрим результаты описанной операции и совместную классификацию изображения по рельефу и космическому трехканальному снимку МКС Ресурс.

На рис. 41 приведены сканерное изображение и рельеф территории в растровой форме с разрешением 600 м в пикселе. Это наименьшее разрешение, которое можно получить при переводе в растровый формат горизонталей оцифрованной карты масштаба 1:200 000.

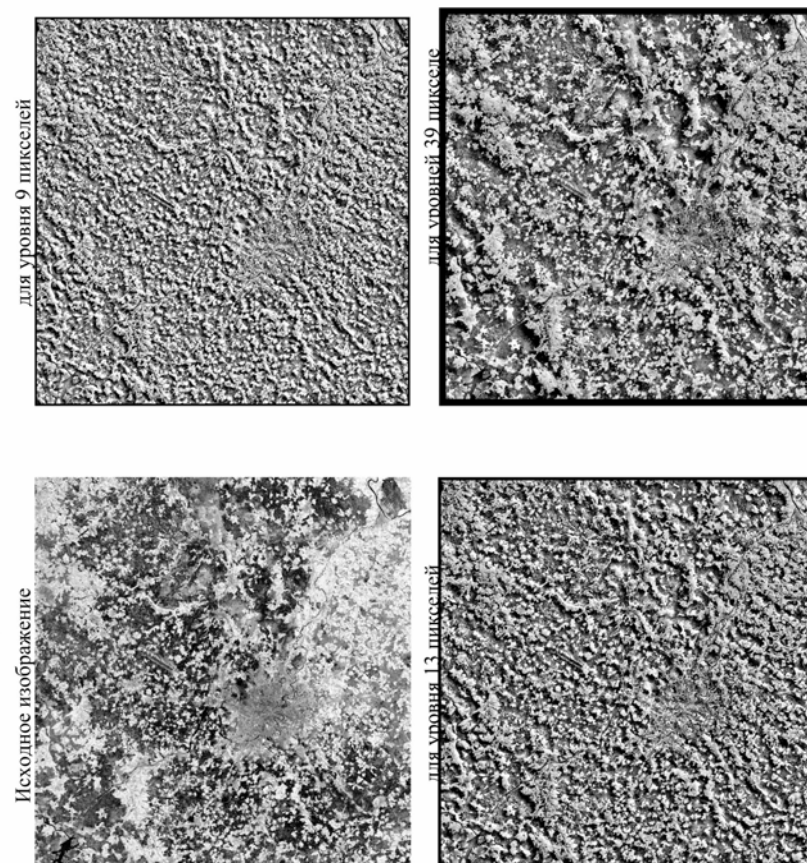
На рис. 42 приведен график преобразованных результатов спектрального анализа рельефа с выделением основных уровней иерархической организации.

В соответствии с ним градиент и лапласиан определяются для окна в 5 пикселей (рис. 43). Расчет значений этих параметров рельефа можно провести, например, в пакете программ IDRISI.

Значения трех каналов яркости и трех характеристик рельефа объединяются в один файл. Каждая переменная стандартизуется по среднеквадратическому отклонению, в результате чего все переменные становятся соизмеримыми. Далее осуществляется классификация по уже описанной схеме (рис. 44). По полученной классификации, объединяющей свойства рельефа и отражения, можно осуществлять все последующие оценки разнообразия ландшафта. Следует отметить, что легенда к растровой карте типов элементарных единиц приведена в сокращенном виде. В действительности же на восьмом уровне классификации выделено 180 типов элементарных территориальных единиц. Сравнивая

результат классификации, исходное трехканальное изображение и рельеф, легко увидеть, что их свойства достаточно гармонично сочетаются в обобщенной классификации.

Рис. 41 Выявление линейных структур – экологических коридоров на основе операции контрастирования



Точно тот же подход можно применить при оценке разнообразия

на основе серии специальных карт. Карты переводятся из векторного в растровый формат с разрешением растра, соответствующим масштабу карты. Вполне понятно, что карты должны быть в единой географической проекции. Далее на основе географических координат осуществляется совмещение карт средствами геоинформационной системы, например MAPINFO. Каждому типу изображения каждой специальной карты присваивается цифровой индекс, соответствующий номеру типа в исходной легенде. Затем информация, содержащаяся в растровом формате, переводится в формат \*.dbf. Все частные файлы объединяются в общий, и на его основе осуществляется классификация, интегрирующая информацию, содержащуюся в частных специальных картах. Дистанцией при классификации может быть дискриптивная метрика типа Жаккара. Если цифровые значения кодов карты имеют естественный порядок (например, 1 – торфянисто-подзолистые почвы, ..... k – серые лесные почвы) или ранг, то можно использовать стандартную метрику Евклида. В результате классификации получаем карту, обобщающую все компоненты в общую систему типов элементарных территориальных единиц. По такой новой карте можно осуществлять все рассмотренные выше оценки разнообразия.

На пути реализации этого простого способа использования для оценок разнообразия картографической информации существуют большие трудности, определяемые, в первую очередь, исходным качеством специальных карт. Обычно они строятся на основе искаженной географической проекции или вообще, по сути, являются картосхемами. Гидросеть на них сильно упрощена, так что даже ручная подгонка их к близкой географической проекции крайне затруднительна. Карты плохо поддаются автоматической оцифровке, так как в действительности однотипные выделы окрашены не одним цветом, а сочетанием множества цветов. В результате такие карты приходится оцифровывать вручную. В связи с этим интеграция специальных карт в единую систему для оценки разнообразия весьма не простая задача, требующая большой предварительной работы.

### **3.3. Организация полевых исследований для оценки ландшафтного разнообразия**

Вполне понятно, что в современных условиях любые ландшафтные исследования желательно проводить с

использованием многоканальной сканерной съемки Landsat 7, позволяющей надежно работать на уровне простых урочищ, а иногда и фаций, и оцифрованных крупномасштабных топографических карт. Для мелкомасштабных исследований общедоступна информация для любой территории по нескольким спутникам.

Соответственно, какие бы цели ни преследовало ландшафтное исследование, оно строится на основе предварительного анализа структуры рельефа и изображения. Во всех случаях это наиболее экономичный и осмысленный путь, максимально гарантирующий решение любой поставленной задачи при минимальных затратах времени и труда.

При исследовании ландшафтного разнообразия основной задачами являются:

1. Максимально точная идентификация физического содержания каждого типа элементарных территориальных единиц на различных иерархических уровнях.
2. Выявления генетического смысла (или просто генезиса) формально выделенных иерархических уровней и выделяемых однотипных ландшафтных мозаик.
3. Разработка достаточно универсальной схемы стандартных типологических названий элементарных территориальных единиц и особенно территориальных комплексов – сочетаний мозаик.
4. Определение природы высокой фрактальной размерности (высокой сложности текстуры), иерархии, разнообразия отношений и собственно ландшафтного разнообразия.

Первая задача решается на основе полевых описаний конкретных типов элементарных территориальных единиц и на анализе связи описываемых признаков (переменных), со значениями яркостей в каналах снимка и с характеристиками рельефа. Последнее обеспечивает возможность интерполяции на всю исследуемую территорию значений переменных, измеренных в поле в конкретных точках описания.

Если интерполяция оказывается возможна, то становится возможным определить реальное физическое состояние всех, в том числе и промежуточных по значениям, яркостей и формам рельефов типов элементарных единиц.

Предварительная работа сводится к выделению на местности точек, которые максимально близки к центру тяжести конкретного

типа, то есть относятся к точке с нулевой ошибкой отнесения к классу. Эту задачу можно решить с помощью дискриминантного анализа для любого иерархического уровня классификации.

Существенная нелинейность отношений не позволяет построить надежную интерполяцию измеренных в поле свойств ландшафта на всю территорию. Интерполяция возможна лишь в пределах типа, сохраняющего отношения между яркостями, близкими к линейным. Интерполяционные формы должны разрабатываться отдельно для лесов с, по крайней мере тремя их подразделениями болот, сельскохозяйственных земель и водоемов.

Таким образом, на основе продемонстрированных методов классификации составляются карты элементарных территориальных единиц, на которых с помощью дискриминантного анализа выделяются наиболее типичные точки, образующие достаточную по площади не фрагментированную территориальную группу. Множество таких точек, принадлежащих 6–7 уровню дихотомической классификации, выделяют потенциальные области полевых исследований. В этих точках можно получить максимально надежное и репрезентативное наземное описание выделенного типа элементарной территориальной единицы. Так как координаты точек известны, то, используя GPS, можно найти в поле каждую из выделенных точек. Имея такую схему, естественно составить план маршрутов, позволяющих охватить основные элементы разнообразия типов элементарных территориальных единиц.

Описание в каждой точке в целом стандартно и сводится к описанию растительности, почвы, почвообразующих пород. При этом при описании растительности особое внимание уделяется оценке доли участия древесных пород, числу и обилию видов в кустарниковом и травяном ярусах. Особо важное значение представляет описание механического состава почвообразующих пород, мощности генетических горизонтов и вообще тех признаков, которые содержат информацию о текущем состоянии и природно-территориального комплекса. Важно отметить, что геоботанические описания обеспечивают возможность оценки альфа – разнообразия.

Все измерения вносятся в базу данных и полностью совмещаются со спутниковой и картографической информацией.

Идентификация содержания контуров может строиться на основе регрессионного анализа, устанавливающего связь в форме уравнения регрессии между измеренными признаками и значениями

яркости каналов и свойств рельефа (градиента, лапласиана и т. п.) или на основе дискриминантного анализа. И тот и другой метод позволяют в рамках естественной области интерполяции предсказать значения физически измеренных переменных для каждой элементарной территориальной единицы. Конечно, далеко не все переменные будут хорошо воспроизводимы через значения яркостей и рельефов. Но обычно воспроизводимыми оказываются наиболее содержательные и функционально важные переменные.

На этой основе, переведя значения яркостей в значения переменных, легко разработать стандартизированную легенду и в случае необходимости скорректировать исходную классификацию.

Если используются зимний и осенний снимки, то полученные соотношения яркостей и переменных в рамках типа элементарных территориальных единиц верхнего уровня могут быть репрезентативны для весьма обширных территорий и соответственным образом стандартизированы как эталоны.

Множество описаний конкретных элементарных территориальных единиц само по себе дает широкие возможности анализа отношений между компонентами, которые могут иметь большое значение для понимания природы разнообразия.

В рамках рассматриваемой технологии ландшафтные мозаики определенного иерархического уровня выделяются на основе классификации их спектральных характеристик. Как и в общем случае, можно выделить с помощью дискриминантного анализа «центры типичности» конкретного типа мозаики. Каждая территориальная единица мозаики описывается спектром, фрактальной размерностью, собственным разнообразием. Необходимо, очевидно, описать механизмы, приводящие к формированию конкретной территориальной структуры. Когда речь идет о крупных территориальных единицах, то часто объяснения можно найти на основе анализа геологических карт, литературы и т. п. Когда речь идет об уровне сложного урочища или местности, то необходимы специальные полевые исследования. Программа этих исследований не столь очевидна, как в первом случае, и во многом определяется конкретными факторами генезиса территории. Можно рекомендовать организацию внутри исследуемой единицы линейный трансект с шагом в зависимости от масштаба от 50 до 250 м с проложением трансекта с помощью GPS. В каждой точке трансекта выполняются стандартные описания, обращенные, в

первую очередь, на раскрытие признаков генезиса, то есть на механический состав почв, варьирование растительного покрова и т. п. Если структура территории определяется сочетанием и наложением линейных элементов, то последние должны описываться особо. Необходимо проследить изменение свойств при переходе от линеамента к окружающей его территории. В общем, генетическое обоснование выделения территориальных структур – задача, требующая дальнейшей специальной разработки.

Участки с особо высоким разнообразием, фрактальной размерностью, уникальностью, безусловно, имеют большое информационное значение для понимания самой природы формирования разнообразия. Часто природа разнообразия прямо связана с хозяйственной деятельностью человека. Так, например, во всех случаях разнообразие типов элементарных территориальных единиц лесов намного меньше разнообразия внутри типа «сельскохозяйственные земли» или разнообразия элементарных типов болот. По-видимому, это определяется тем, что леса в существенно большей степени поглощают излучение в любом канале, в то время как сельскохозяйственные земли отражают существенно больше. Лес выступает как регулятор излучения энергии и автоматически имеет более низкое разнообразие. Однако и в пределах лесных, и в пределах сельскохозяйственных территорий существуют свои локальные максимумы фрактальной размерности, разнообразия и уникальности, заслуживающие специального обследования. Их обследование как достаточно уникальных объектов обычно требует специальной программы, адаптированной к конкретной исследуемой структуре.

#### **Глава 4. Прикладные задачи ландшафтного планирования, решаемые на основе измерения ландшафтного разнообразия**

Ландшафтные метрики разнообразия, отражая фундаментальные свойства организации земной поверхности, содержат в себе важную информацию как для фундаментальных, так и для прикладных исследований. Последовательное решение задач измерения различных аспектов разнообразия показывает, что они выявляют трудно наблюдаемые физические свойства, несущие информацию о

генезисе поверхности Земли. Общей фундаментальной проблемой является физическая природа варьирования различных аспектов разнообразия. Во всех вариантах энтропия есть функция мощности действия вполне конкретных факторов и регуляторных эффектов, порождаемых мощностью биологической компоненты. Последняя, по условию, при своем максимальном развитии должна в максимальной степени нивелировать разнообразие условия среды и снижать ландшафтное разнообразие.

Формат настоящего пособия определяет необходимость большего акцента в прикладную область в широком плане, связанную с проблемами ландшафтного планирования размещения всех форм деятельности человека в рамках целей стратегии устойчивого (жизнеспособного) развития.

Эти прикладные направления точно определены компанией OEKO-DATA (Brandenburg), начавшей свою деятельность в 1997 году:

1. Экологическое управление отношениями человека со средой.
2. Региональное планирование и планирование использования земли.
3. Анализ воздействия на среду
4. Исследование состояния среды для федерального, государственного и местного уровней.
5. Оценка способности территории поддерживать некоторую растительность и среду обитания.
6. Составление каталогов и карт критической нагрузки на среду.
7. Создание документов поддержки для ревизии экологичности действий.
8. Поддержка работ по списку 21 (список, определяющий действия в области устойчивого развития в рамках Конвенции по биологическому разнообразию).
9. Обзор, анализ и представление экологических данных
10. Непосредственный сбор первичных данных и картография.
11. Интеграция данных о среде в географических информационных системах.
12. Аналоговый и цифровой анализ данных.
13. Оценки воздействия на среду и ее состояние.
14. Моделирование процессов и отношений.

Ландшафтное планирование – дисциплина, которая предлагает альтернативы для действий, которые будут предприняты, чтобы



сохранить, устроить и восстановить ландшафт для его устойчивого, жизнеспособного использования. Базы для такой работы планирования сформированы физическими, но также и социально-экономическими аспектами ландшафта. На субрегиональном уровне, так же как на региональном и ландшафтном уровне, инструменты планирования различны. На муниципальном уровне этот инструмент называется «ландшафтный план».

Ландшафтное планирование основывается на экологических принципах и оценке состояния территорий, максимально близких к естественным. Оно опирается на следующие концепции и методологии:

поиск гармоничных отношений между использованием и самовосстановительным потенциалом природы с сохранением существующих и возможным восстановлением естественных экосистем. Особое внимание уделяется потенциалу долгосрочного и жизнеспособного сельского хозяйства, лесоводства и/или другого использования. Конечная цель планирования – самое высокое жизнеспособное производство для естественного экономического или физико-географического региона.

Понятием, близким к ландшафтному планированию, является ландшафтная архитектура – планирование и развитие проектирования земель региона посредством знаний характеристик земли и ландшафта.

Более широко архитектура ландшафта вовлекает планирование, проектирование и управление землями, обеспечивающее экологическое здоровье, человеческое достоинство и эстетические качества на основе знаний и опыта.

Теме планирования ландшафта посвящена большая литература. Ресурсы Интернета содержат много отличных примеров реализации идей ландшафтного планирования в США, Канаде, Германии, Австрии и других странах. В России известны работы по планированию, выполненные в Байкальском регионе.

Наиболее полные программы, связанные с ландшафтным планированием на уровне континента, реализуются в рамках Европейского Сообщества. В рамках программ определены основные позиции.

### **Цели и средства**

1. Цели планирования ландшафта и проекта состоят в том, чтобы сохранять и создавать хорошую обозримую территорию.

2. Обозримая территория может быть «хороша» со многих точек зрения, которые могут быть категоризированы на социальные, экологические и эстетические.

3. Средства создания хорошей обозримой территории заложены в согласовании четырех элементов:

- форма поверхности и ее очертания;
- вода;
- растительность;
- структуры.

### **Планирование и проектирование ландшафта**

Проекты ландшафта должны иметь место в контексте ландшафтных планов. Иначе можно иметь эстетически и экологически хорошие проекты там, где они социально не приемлемы или не могут быть успешны.

В рамках планирования сельское хозяйство должно быть подчиненно целям сохранения производства общественно полезной продукции и сохранению структуры территории:

1. Производство продовольствия.
2. Поддержка «зеленых путей».
3. Экологически чистая продукция.
4. Создание новых сред обитания для «живой природы».
5. Использование региональных возможностей.
6. Улучшение ландшафта.
7. Дополнительная посадка деревьев.
8. Восстановление рек.
9. Сохранение стен фермы, зданий и других исторических особенностей.

### **В рамках лесоводства:**

1. Лесоводство должно быть подчиненно планированию с учетом производства общественно полезной продукции.

2. Планы лесных ландшафтов должны быть сформулированы в общественных документах, с упрощенными версиями, показанными в центрах общественного посещения и подобных местах.

3. Планы лесных ландшафтов должны объяснять: как проект связан с существующими особенностями; как была разработана концепция проекта для леса; визуальные цели качества; как соотносятся вырубки, лесные культуры, области сохранения, области, которые станут старыми лесами, области, создающие среды обитания, сети живых природы, региональные сети; эстетические

памятники, исторические памятники; места для сбора охотников; заложение пешеходных дорожек, велосипедные дорожки и другие средства обслуживания отдыха; формы интеграции с сельским хозяйством и другими формами использования земли. Некоторые леса должны управляться как лес, а другие – как дикая местность.

4. Решения относительно приоритетов будут основаны на оценке окружающей среды местоположения леса и характеристик участка.

5. Лесники должны содействовать созданию национальной сети зеленых мест, открытых для публики. Везде, где возможно, берега озер, линии горных хребтов, точки обзора, водопады, региональные средства обслуживания, длинные пешеходные дорожки должны быть включены в проектирование.

В рамках Европейских программ, в США, Канаде, Австралии в качестве особых ставятся задачи сохранения биологического и ландшафтного разнообразия. В Европе это направление реализуется в рамках проекта CORINA, NATURA 2000, ESMERALDA и поддерживается Общеввропейской стратегией сохранения биологического и ландшафтного разнообразия.

Особая конвенция принята Европейским сообществом (the European Landscape Convention).

Приведем некоторые базовые позиции конвенции:

1. Ландшафт означает область, в восприятии людьми, характерной чертой которой есть результат взаимодействия естественных и/или человеческих факторов.

2. Ландшафтная политика означает выражение компетентными общественными властями общих принципов, стратегий и руководящих принципов, которые определяют принятие определенных мер, нацеленных на защиту, управление и планирование ландшафта.

3. Цель – качество ландшафта – формулировка для определенного ландшафта компетентными общественными властями стремлений населения в отношении особенностей ландшафта как среды их жизни.

4. Защита ландшафта означает действия по сохранению и поддержке существенных или характерных особенностей ландшафта пейзажа, обосновываемых как наследие, полученное из его естественной конфигурации и/или как результат исторической человеческой деятельности.

5. Управление ландшафтом означает действие, ориентированное на обеспечение перспектив жизнеспособного развития, определяющее регулярную поддержку ландшафта, чтобы осуществлять и согласовывать изменения, которые вызваны социальными, экономическими и естественными процессами.

6. Планирование ландшафта означает намерение улучшать, восстанавливать или создавать ландшафты.

Описание этих весьма важных проектов выходит за рамки данной статьи. Читатель может ознакомиться с этими работами в Интернете (Приложение № 2).

Решения задач ландшафтного планирования опираются на широкое использование технических средств и, в том числе, на использование рассмотренных выше ландшафтных метрик разнообразия. Эти оценки опираются на ландшафтные карты, составленные с различным разрешением и использующим стандартную для Европы классификацию ландшафта (табл. 16).

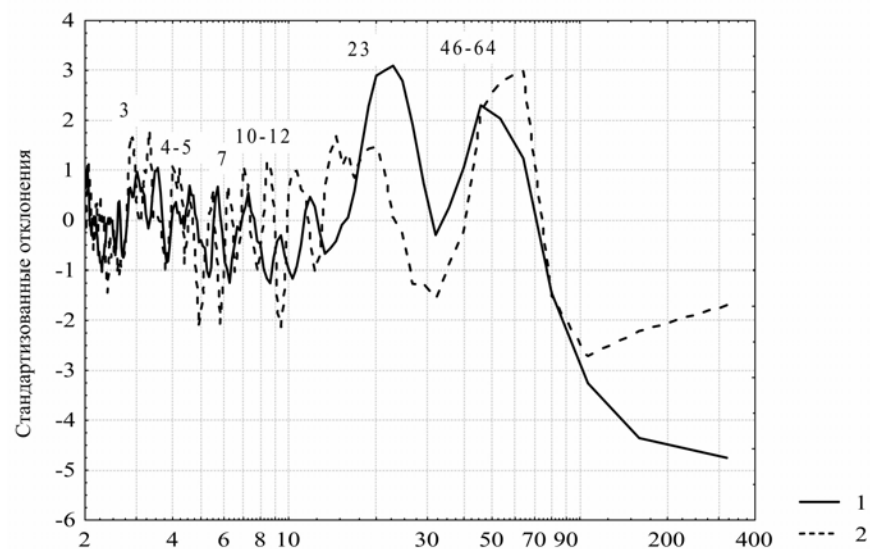
Таблица 16  
**Классы ландшафтов в Европейской системе для третьего уровня классификации**

23 class legend	CORINE Code	Название	9 class legend
1	1	Искусственные поверхности	1
2	211	Неорошаемые пахотные земли	2
3	212	Постоянно орошаемые земли	2
4	213	Рисовые поля	2
5	221	Виноградники	3
6	222	Сады и ягодные плантации	3
7	223	Оливковые плантации	3
8	23	Пастбища	4
9	241	Зерновые угодья	5
10	242	Сложные сельскохозяйственные комплексы	5
11	243	Земли, преимущественно занятые сельским хозяйством, с существенными участками естественной растительности	5
12	244	Сельскохозяйственно-лесные площади	5
13	31	Леса	6
14	321	Естественные луга (степи)	7
15	322	Болота и влажные земли	7
16	323	Склерофильная растительность	7

17	324	Транзитные (переходные) лесо-кустарниковые местности	7
18	33	Открытые площади с редкой растительностью или ее отсутствием	8
19	41	Внутренние заболоченные земли	8
20	42	Марши	8
21	511	Реки и каналы	9
22	512	Озера, водохранилища, пруды	9
23	52	Акватории морей	9

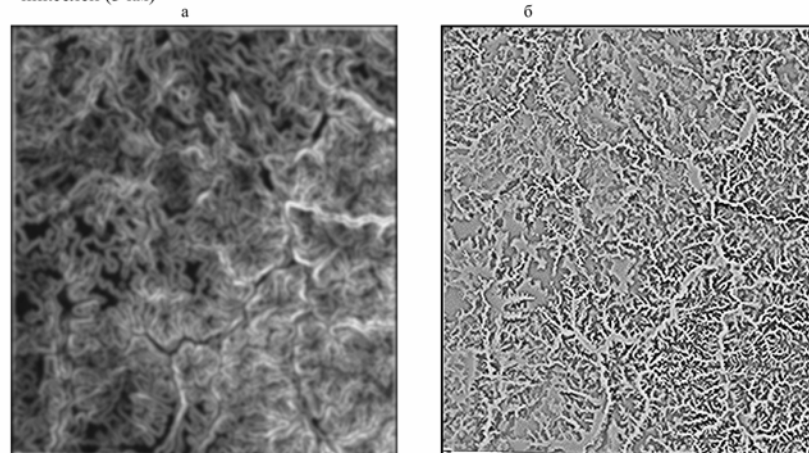
На этой основе для составляются ландшафтные карты (рис. 44). На рис. 45 приведена стандартная ландшафтная карта с 44 классами ландшафтных покровов по классификации в рамках программы CORINA, для территории БЕНИЛЮКС. Этот стандарт выполняется для всех европейских стран. В качестве примера можно также привести оценки индекса разнообразия для Европы, построенной для двух масштабов, рассчитанных на основе ландшафтных карт с классификациями на 44 класса (рис. 46). Все эти карты выполнены на основе сканерной съемки спутником Landsat.

Рис. 44 Остатки от уравнения регрессии «логарифм спектра- период» для рельефа территории Калужской области.



1 — правый сектор, 2 — левый сектор, цифры на графике — период в пикселях

Рис. 45 Градиент (а) и лапласиан (б) поверхности по скользящему квадрату со стороной 5 пикселей (3 км)



В рассмотренном примере для Московской области все оценки приведены для классификаций с существенно большим числом классов, чем это принято в Европейском стандарте. Однако привести классификацию к Европейскому стандарту не представляет особого труда.

Более детальная классификация, построенная на основе последовательных дихотомий, имеет некоторые преимущества как самостоятельная система измерения разнообразия с естественным для любой задачи кодирования двоичным основанием. Однако эти различия очевидно не принципиальны.

Исходя из общих положений, можно определить схему использования индексов ландшафтного разнообразия при планировании ландшафтов.

При этом имеется в виду, что во всех вариантах оценок разнообразия — разнообразие отношений, разнообразие пространственных отношений, разнообразие иерархической организации, разнообразие типов элементарных территориальных единиц — большие его величины усложняют хозяйственное использование территории, но создают в среднем предпочтительные условия для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия и обычно представляют большой эстетический

интерес. Конечно, эти соотношения не абсолютные, а связаны в некоторой степени с природой разнообразия. Так, если разнообразие есть продукт хозяйственной деятельности, то оно не обязательно представляет интерес для сохранения биологического разнообразия. При этом, однако, нельзя исключать, что разнообразие, созданное человеком, не содействовало закреплению видов не свойственных естественным сообществам, но вполне возможно представляющим интерес для сохранения. Вполне понятно, что значительные по площади однородные, с низким разнообразием лесные территории могут представлять большой интерес для сохранения популяций, в первую очередь животных, требующих большую площадь для своего существования, или популяции животных в максимально стабильном, нефрагментированном состоянии. Поэтому они представляют, как и территории с высоким ландшафтным разнообразием, определенный интерес для сохранения определенных свойств биологического разнообразия региона.

Таким образом, для определения функционального назначения территории в общей системе хозяйственного использования необходимо построить оценочные уравнения для различных видов хозяйственной деятельности.

Например, устойчивое, экономически эффективное ведение лесного хозяйства требует наличия лесного массива с площадью не меньше.....км, с продукцией не меньше..... м<sup>3</sup>, с долей пород по ели не меньше....%, по сосне не меньше....%, с долей лесов возраста рубки главного пользования не меньше....%, с разнообразием типов лесов не больше ... бит и т. д.

Отношение каждого фактора к переменной может быть выражено в баллах или, что обычно сложнее, в ценовых показателях. Подобные функциональные зависимости и оценки называются квалитетическими [Заде, 1973; Азгальдов, 1989; Пузаченко, 1992].

Такие функции можно построить для любой формы человеческой деятельности. Если существуют исходные данные о состоянии среды и формах деятельности, то можно, используя средства ГИС, построить карты благоприятности территории для лесного и сельского хозяйства, рекреации, охоты и рыболовства, системы охраняемых территорий. Наложение таких карт друг на друга выявит области конфликта интересов, для которых потребуются специальные решения. Проектирование любых новых

форм хозяйственной деятельности (например, прокладка дорог и трубопроводов, ЛЭП и т. п., добыча полезных ископаемых, выбор площадки для строительства новых предприятий) будет увязываться с ценностью территории для традиционно существующих форм хозяйственно-социальных отношений и учитывать собственную зависимость этих инженерно-технических сооружений от среды. Оценка воздействия их на среду и существующее хозяйственное использование будет строиться, исходя из существующих норм ее состояния, в каждой конкретной точке и характера воздействий новых инженерных сооружений.

Естественно, что в этой системе оценки ландшафтное разнообразие есть лишь одна из переменных, определяющих эффективность и предпочтительность конкретной формы хозяйственной деятельности.

При этом необходимо отметить, что сама по себе классификация элементарных территориальных единиц на основе многоканальной дистанционной информации содержит хорошие основания для качественного оценивания состояния ландшафта на уровне принятой элементарной территориальной единицы. Как было показано, на ее основе можно сравнительно просто получить оценку качества лесов как функции интенсивности отражения солнечной радиации в различных каналах. Сходные результаты можно получить и для оценки качества сельскохозяйственных, городских земель и водоемов. Конечно эти оценки нуждаются в наземной корректировке, однако затраты труда при оценке качества с использованием дистанционной информации несоизмеримо меньше, чем только при наземных исследованиях или с использованием аэрофотосъемки.

В табл. 17 приведены возможности и области использования различных индексов разнообразия при принятии решений в области использования и охраны ресурсов среды.

Таблица 17

**Смысл индексов разнообразия, применительно к задачам ландшафтного планирования**

Индекс	Использование ресурсов	Сохранение биологического и ландшафтного разнообразия (в основном для слабоизмененных ландшафтов), рекреация, мониторинг	Комментарии
Разнообразие отношений (на основе метода главных компонент).	Малое разнообразие благо-приятно для эффективного использования природного ресурса, самовосстановление системы после ослабления воздействия предсказуемо. При высоком разнообразии неизбежны высокие затраты на поддержку устойчивого функционирования.	Большое разнообразие – потенциально большое число экологических ниш, высокая неопределенность направления и характера динамики во времени. Представляют интерес как охраняемые территории, объекты мониторинга и научных исследований.	Может рассматриваться как мера стационарности (предсказуемости) отношений условий среды в пространстве. Чем больше разнообразие, тем ниже стационарность.

Разнообразие пространственных отношений (на основе метода главных компонент).	При низком разнообразии эффективная реализация основной формы хозяйственной деятельности. Высокое разнообразие повышает затраты на турбулентный обмен и снижает скорость ветра.	Большое разнообразие местообитаний благоприятно для организации охраняемых территорий. Часто эстетически ценные территории.	Мера стационарности пространственной организации; чем меньше разнообразие, тем более однозначная территориальная последовательность состояний ландшафта или его морфологических частей.
Разнообразие иерархии.	Высокое разнообразие благоприятно для эффективного ландшафтного планирования форм хозяйственной деятельности. Низкое разнообразие предполагает монофункциональный характер природопользования.	Высокое разнообразие благоприятно для организации рекреации и охраняемых территорий.	Высокое разнообразие – быстрый рост амплитуды колебаний с увеличением масштаба, определяющий более четкую выраженность иерархических уровней.

Фрактальная размерность	Черный шум – территории максимально благоприятные для эффективной хозяйственной деятельности (в соответствии с масштабом). Розовый шум – реализация эффективной монофункциональной хозяйственной деятельности невозможна. Территории, неблагоприятные для инженерных сооружений, требующих высокой устойчивости фундамента.	Розовый шум – оптимальны для организации рекреации и охраняемых территорий. Представляют большой интерес для организации научных исследований и мониторинга.	Высокая фрактальная размерность – «розовый шум» – высокая пространственная контрастность свойств территории. Низкая размерность – «черный шум» – низкая контрастность, относительно большая выраженность однородных территорий.
----------------------------	---	--	---

Индекс относительно богатства $\% = 100(n/n_{\max})$ . Максимально возможное разнообразие $H_{\max} = \log K$ . Разнообразие Шеннона $H = -\sum p_i \log p_i$ Индекс числа выделов $P = n/N$ .	Территории с низким разнообразием при прочих равных условиях благоприятны для эффективного монофункционального хозяйства.	Территории с высоким разнообразием благоприятны для организации охраняемых территорий и рекреации.	Высокое разнообразие есть всегда результат действия одного или нескольких факторов любой природы. Чем выше разнообразие, тем больше необходимо ресурсов для управления поведением (функционированием) объекта. Любое управление есть подавление разнообразия, если само по себе оно не направлено на его увеличение.
Выравненность $E = H/H_{\max}$ .	Чем меньше выравненность, тем выше эффективность хозяйственной деятельности.	Чем больше выравненность, тем более эффективна стратегия сохранения разнообразия.	Величина выравненности (при прочих равных условиях) отражает способность системы производить полезную работу. Чем меньше выравненность, тем легче получить полезную продукцию.

Информативность, или индекс уникальности ( $J = \log p_i$ $J_{av} = 1/K(\sum \log p_i)$ )	Редкости всегда есть объекты с особым режимом хозяйственной деятельности.	Потенциальные объекты охраны и специальных исследований.	Чем реже событие, тем больше содержится в нем информации.
Относительная длина границ.	Большое значение индекса – заведомо неоднородные территории, требующие нескольких форм (вариантов) хозяйственного использования.	Высокое значение индекса выделяет при прочих равных условиях репрезентативные территории для мониторинга, исследований и охраны.	Чем больше длина границ, тем более разнообразна территория.
Индекс фрагментации.	Высокая фрагментированность затрудняет реализацию простых стратегий хозяйственной деятельности.	Высокая фрагментированность при прочих равных условиях определяет необходимость организации большого числа малых по площади охраняемых территорий.	Независим от других метрик, ближе всего по смыслу к фрактальной размерности. Высокая фрагментированность обычно выделяет границы со специфическим и для них событиями.

Содержательная интерпретация индексов, приведенная в таблице, конечно, является относительной. Например, для рекреации, безусловно, представляют интерес территории с достаточно высоким разнообразием, но при этом, конечно, имеется в виду из каких типов ландшафтов или их морфологических единиц складывается это разнообразие. Если это разнообразие формируется целиком за счет варьирования качества сельскохозяйственных

земель, то к рекреации такие территории, скорее всего, имеют мало отношения. Но если это в основном лесные территории, то высокое разнообразие может свидетельствовать о сложности рельефа, что уже может представлять определенный интерес. Если же это разнообразие сопрягается с прилегающими водными объектами, то о высокой их рекреационной ценности можно утверждать с высокой надежностью. Хозяйственная ценность территорий с низким разнообразием определяется качеством основного природного ресурса. Высокое разнообразие территорий благоприятно для организации особо охраняемых территорий только в том случае, если это сочетание типов элементарных территориальных единиц, близких к естественному состоянию. При этом желательно, чтобы в пределах будущей охраняемой территории были бы и уникальные типы элементарных территориальных единиц, и она была бы связана с экологическими коридорами. С другой стороны, большие массивы однородных лесов в условиях территорий с большой общей хозяйственной нагрузкой так же часто являются важными объектами охраны.

### Заключение

Измерение разнообразия ландшафта на различных иерархических уровнях можно рассматривать как одно из направлений ландшафтных исследований, прямо связанное с ландшафтным картографированием, исследованием генезиса пространственной структуры территории, ландшафтного планирования. Ландшафтный анализ организации территории относится к современным, высоко технологичным направлениям пространственного анализа, опирающегося на космическую дистанционную информацию, технологические средства ГИС, математические методы анализа, целенаправленные, строго обоснованные полевые измерения и исследования. Ландшафтный анализ приобретает ведущее значение в организации и обосновании хозяйственной деятельности и становится необходимой составляющей проектирования. Он стал важной сферой коммерческой деятельности, определяя развитие программных средств ГИС, анализа данных, моделирования, экспертизы. Ландшафтовед должен в совершенстве владеть этими технологиями, без которых невозможно создание современного коммерческого

продукта. Однако технические средства, математический аппарат анализа данных эффективны только в руках специалиста, понимающего природные процессы, экономические, экологические и социальные аспекты отношения человека к среде и используемым ресурсам. Многофакторность отношений определяет неизбежную сложность обоснования конкретной хозяйственной деятельности, опирающейся на принцип «не навреди». Важный принцип прикладных исследований заложен в известном высказывании «лучшее враг хорошего». Ландшафтовед-практик должен искать надежное обоснование при минимальной сложности аргументов. Потенциал различных вариантов оценок, методов составления высококачественных карт, высоко совершенных моделей для расчетов возможных последствий может быть очень велик, однако в каждом конкретном случае из всего этого множества нужно выбирать максимально простой, но достаточный для данных условий и конкретной задачи вариант решения, отвечающий международным стандартам. Чем больше социально экономическая и природная ценность территории, тем глубже и полнее должно быть обоснование любой формы хозяйственной деятельности. Однако детальность проектных разработок не должна превышать возможности реально существующих возможностей восприятия и использования информации лицами, принимающими решение в системе управления. Так, например, карты должны быть освобождены от всей информации, прямо не связанной с целями и задачами управления. Количественные показатели должны быть переведены на язык, понятный для любого грамотного человека. На картах ясно и наглядно должны быть выделены проблемные территории, области рисков и т. п. Свести сложное к простому, не потеряв при этом содержания, важнейшая задача проектировщика.

Все рассмотренные в настоящей работе методы реализованы в пакете программ пространственного анализа Fracdim. Авторы готовы безвозмездно предоставить его с необходимыми инструкциями сотрудникам университетов и заповедников, обеспечив их консультативной поддержкой и обновлениями.

## ПРИЛОЖЕНИЕ № 1

Спутник Landsat – 7 запущен 15 апреля 1999 года. Высота его орбиты составляет 705 км. Тип орбиты – околополярная, гелиосинхронная, наклон 98,2 градуса. Повторная съемка территории через 16 дней. Ширина полосы 185 км. На спутнике установлен Расширенный Тематический Картографический сканер (ETM+) с 8 спектральными каналами. Они захватывают видимый, ближний, коротковолновый и тепловой инфракрасный диапазоны спектра (0,45–0,515; 0,525–0,605; 0,63–0,69; 0,775–0,90; 1,55–1,75; 2,09–2,35; 10,40–12,5; панхроматический 0,525–0,90 мкм). Разрешение снимка составляет 15 м для панхроматического канала, 30 м – для видимых ближнего и коротковолновых инфракрасных каналов и 60 м для теплового инфракрасного канала. В табл. 1 приводятся основные характеристики спектральных каналов, а ниже раскрывается их физический смысл.

**Таблица 1**  
**Основные характеристики спектральных каналов**  
**Landsat-7**

Номер канала	Диапазон спектра (мкм)	Разрешение (м/пиксель)	Название
1	0,45–0,515	30	голубой
2	0,525–0,605	30	зеленый
3	0,63–0,69	30	красный
4	0,775–0,90	30	ближний инфракрасный
5	1,55–1,75	30	средний, или коротковолновый, инфракрасный
6	10,40–12,5	60	длинноволновый инфракрасный, или тепловой
7	2,09–2,35	30	средний, или коротковолновый, инфракрасный
8	0,525–0,90	15	панхроматический (4,3,2)

### 1 канал (голубой):

- наиболее чувствителен к атмосферным газам, и, следовательно, изображение может быть малоконтрастным;
- имеет наибольшую водопроницаемость (длинные волны



больше поглощаются), т. е. оптимален для выявления подводной растительности, факелов выбросов, мутности воды и водных осадков;

- полезен для выявления дымовых факелов (так как короткие волны легче рассеиваются маленькими частицами);
- хорошо отличает облака от снега и горных пород, а также голые почвы от участков с растительностью.

#### 2 канал (зеленый):

- чувствителен к различиям в мутности воды, осадочным шлейфам и факелам выбросов;
- охватывает пик отражательной способности поверхностей листьев, может быть полезен для различения обширных классов растительности;
- также полезен для выявления подводной растительности, факелов выбросов, мутности и осадков.

#### 3 канал (красный):

- чувствителен в зоне сильного поглощения хлорофилла, т. е. хорошо распознает почвы и растительность;
- чувствителен в зоне высокой отражательной способности для большинства почв;

- полезен для оконтуривания снежного покрова.

#### 4 канал (ближний инфракрасный):

- различает растительное многообразие и растительную силу (vigor);
- может быть использован для оконтуривания водных объектов и разделения сухих и влажных почв, так как вода сильно поглощает ближние инфракрасные волны.

#### 5 канал (средний или коротковолновый инфракрасный):

- чувствителен к изменению содержания воды в тканях листьев (набухаемости);
- чувствителен к варьированию влаги в растительности и почвах (отражательная способность уменьшается при возрастании содержания воды);
- полезен для определения энергии растений и отделения суккулентов от древесной растительности;
- особенно чувствителен к наличию/отсутствию трехвалентного железа в горных породах (отражательная способность возрастает при увеличении количества трехвалентного железа);

- отличает лед и снег (светлый тон) от облаков (темный тон).

#### 6 канал (длинноволновый инфракрасный или тепловой):

- датчики предназначены для измерения температуры излучающей поверхности от  $-100$  до  $+150^{\circ}\text{C}$ ;
- подходит для дневного и ночного использования;
- применение тепловой съемки: анализ влажности почв, типов горных пород, выявление теплового загрязнения воды, бытового скопления тепла, источников городского производства тепла, эффективное военное наведение, инвентаризация живой природы, выявление геотермальных зон.

#### 7 канал (средний, или коротковолновый инфракрасный):

- совпадает с полосой поглощения излучения гидроминералами (глинистые сланцы, некоторые оксиды и сульфаты), благодаря чему они выглядят темными (например, зоны метаморфического вытеснения глинистых сланцев в ассоциации с месторождениями меди);
- полезен для литологической съемки;
- как и 5-й канал, чувствителен к варьированию влаги в растительности и почвах.

#### 8 канал (панхроматический – 4,3,2):

- наиболее типичная комбинация каналов, используемая в дистанционном зондировании для анализа растительности, зерновых культур, землепользования и водно-болотных угодий.

Обработка спектрально-информационной информации может включать создание разнообразных комбинаций каналов съемки, подчеркивающих различные особенности территории. Так, композиция из первых трех каналов имитирует натуральное изображение (использованы в качестве демонстрации для Московской области); комбинация каналов 4,5,3 используется для анализа влажности почв и состояния растительности, а 5,4,3 – для отделения городских и промышленных районов, проведения границ вода/суша; композиция 4,5,7 позволяет выявить облака, снег и лед (особенно в высоких широтах) и т. д. Данные спектральной съемки позволяют рассчитывать различные относительные показатели, в том числе нормализованный разностный вегетационный индекс (Normalized Difference Vegetation Index – NDVI), широко используемый в зарубежных исследованиях. NDVI вычисляется как отношение измеренных значений спектральной яркости в красной и ближней инфракрасной зонах спектра по следующей формуле:

NDVI = (ближний инфракрасный – красный)/(ближний инфракрасный + красный). Соответственно, для каналов Landsat 7 формула приобретает следующий вид: NDVI = (канал 4 – канал 3)/(канал 4 + канал 3). Этот индекс чувствителен к наличию растительности на земной поверхности и может быть использован для определения ее типа, количества и состояния. Вычисленные подобным образом значения NDVI для каждого пикселя изображения варьируют в пределах от –1 до 1, причем покрытые растительностью участки имеют значения обычно больше нуля, а отрицательные значения индицируют такие лишенные растительности поверхности как вода, снег, лед или облака. В пределах от 0 до 1 увеличение значения NDVI свидетельствует об увеличении фитомассы. С целью максимизации диапазона значений и лучшей визуализации изображения необходимо шкалировать полученные показатели NDVI. Для этого можно использовать, например, следующее преобразование: шкалированный NDVI = 100\*(NDVI + 1). Преобразованное подобным образом значение NDVI находится в пределах от 0 до 200, где исходное – 1 эквивалентно 0, 0–100, а 1–200.

#### ПРИЛОЖЕНИЕ № 2

##### Некоторые полезные ссылки на ресурсы Интернета

http	Английский текст	Комментарий
<a href="http://www.ssu.runnet.ru/gis/win/geoglink.html">http://www.ssu.runnet.ru/gis/win/geoglink.html</a>	География в Internet	Данная коллекция ресурсов Internet может представлять интерес для географов
<a href="http://ask.usgs.gov/">http://ask.usgs.gov/</a>	Earth Science Information Center Ask USGS	Информационный Центр наук о Земле
<a href="http://www.fao.org/gtos/Inksland.html">http://www.fao.org/gtos/Inksland.html</a>	GTOS is a programme for observations, modelling, and analysis of terrestrial ecosystems to support sustainable development.	Обширная географическая и аналитическая информация

<a href="http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/LAND_BIO/GLBDST_Links.html">http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/LAND_BIO/GLBDST_Links.html</a>	Links to other Global Land Biosphere Resources on the Internet	Информационные ресурсы о земле и биосфере
<a href="http://www.ulst.ac.uk/faculty/science/iale/links.htm">http://www.ulst.ac.uk/faculty/science/iale/links.htm</a>	Landscape Ecology Links	Ссылки по ландшафтной экологии
<a href="http://perso.wanadoo.fr/paysage/x.index.htm">http://perso.wanadoo.fr/paysage/x.index.htm</a>	Schools of Landscapes Studies Jean-François Richard	Школа изучения Ландшафта (Ричард)
<a href="http://www.cstars.ucdavis.edu/projects/">http://www.cstars.ucdavis.edu/projects/</a>	Landscape Ecology	Проекты, методы анализа данных
<a href="http://www.ahc.gov.au/infores/publications/anhc/part_a.html">http://www.ahc.gov.au/infores/publications/anhc/part_a.html</a>	Definitions, Australian Heritage Commission Act 1975	Методология по всем аспектам разнообразия, практические приложения
<a href="http://www.acb-online.org/Indivact.htm#2">http://www.acb-online.org/Indivact.htm#2</a>	Home Landscape Audit: Creating Landscape Diversity, <a href="#">U. S. Fish and Wildlife Service Home Page</a>	Измерение ландшафтного разнообразия
<a href="http://www.amonline.net.au/centres/cntrgeod.htm">http://www.amonline.net.au/centres/cntrgeod.htm</a>	Geodiversity Research Group, Division of Earth and Environmental Sciences Australian Museum	Георазнообразие
<a href="http://www.unil.ch/igul/RECHERCHE/GEOMORPH_TOURISME/sites_geomorph.html">http://www.unil.ch/igul/RECHERCHE/GEOMORPH_TOURISME/sites_geomorph.html</a>	The concept of "Geodiversity", International Association of Geomorphologists (IAG), coordinated by Emmanuel Reynard (Institute of Geography, University of Lausanne, Switzerland)	Концепция георазнообразия и ее приложения
<a href="http://www.gsf.fi/pssd/GTK_for_PSSD/GTKs_contribution_to_PSSD/geodiversity.htm">http://www.gsf.fi/pssd/GTK_for_PSSD/GTKs_contribution_to_PSSD/geodiversity.htm</a>	GEOLOGY FOR ENVIRONMENTAL PLANNING, Geological Survey of Finland	Георазнообразие и его оценки

<a href="http://www.kluweronline.com/issuetoc.htm/0921-2973+15+1+2000">http://www.kluweronline.com/issuetoc.htm/0921-2973+15+1+2000</a>	Landscape Ecology	Журнал «Ландшафтная экология» (pdf)
<a href="http://europa.eu.int/com/m/research/hometeri.html">http://europa.eu.int/com/m/research/hometeri.html</a>	TERI (Terrestrial Ecosystems Research Initiative)	Европейское сообщество. Исследовательская инициатива по наземным экосистемам
<a href="http://www.islandpress.org/ecocompass/landscape/landscapeecol.html">http://www.islandpress.org/ecocompass/landscape/landscapeecol.html</a>	Eco-Compass	Ландшафтная экология и ландшафтное планирование (Исландия)
<a href="http://www.ea.gov.au/biodiversity/publications/series/paper1/index.html">http://www.ea.gov.au/biodiversity/publications/series/paper1/index.html</a>	Biodiversity and Its Value	Оценки разнообразия. Австралия
<a href="http://sis.agr.gc.ca/cansis/">http://sis.agr.gc.ca/cansis/</a>	Canadian Soil Information System	Канадская информационная система по почвам
<a href="http://www.clr.utoronto.ca/clr.html">http://www.clr.utoronto.ca/clr.html</a>	the Centre for Landscape Research, University of Toronto	Центр исследования ландшафтов в Торонто
<a href="http://ice.ucdavis.edu/~robbyn/eleaoe.html">http://ice.ucdavis.edu/~robbyn/eleaoe.html</a>	The Ecosystems and Landscape Ecology Area of Emphasis (E & LE-AOE) within the Graduate Group in Ecology (GGE), University of California, Davis	Программы и документы по учебным курсам для студентов и аспирантов
<a href="http://landscape.forest.wisc.edu/index.html">http://landscape.forest.wisc.edu/index.html</a>	Forest Landscape Ecology Lab. University of Wisconsin-Madison	Программы и документы по учебным курсам для студентов и аспирантов
<a href="http://www.geog.ouc.bc.ca/physgeog/home.html">http://www.geog.ouc.bc.ca/physgeog/home.html</a>	Department of Geography, Okanagan University College	Фундаментальная география (современные представления)

<a href="http://www.zephyrus.demon.co.uk/geography/totopics.html">http://www.zephyrus.demon.co.uk/geography/totopics.html</a>	The Geography Exchange	Всё о географии
<a href="http://members.aol.com/bowmanb/world.html">http://members.aol.com/bowmanb/world.html</a>	World Geography	Всё о географии
<a href="http://www.scas.cit.cornell.edu/landeval/landeval.html">http://www.scas.cit.cornell.edu/landeval/landeval.html</a>	Welcome to Cornell's Land Evaluation. Cornell University	Эволюция ландшафта
<a href="http://eunis.eea.eu.int/eunis2/eunis.jsp">http://eunis.eea.eu.int/eunis2/eunis.jsp</a>	Content maintained by the European Topic Centre for Nature Protection and Biodiversity. EUNIS	Европейские программы
<a href="http://europa.eu.int/com/m/environment/abc.htm">http://europa.eu.int/com/m/environment/abc.htm</a>	Alphabetical index	Все ссылки по проблемам среды в Европе
<a href="http://www.worldecology.com/">http://www.worldecology.com/</a>	World Ecology	Справочная информация по всем проблемам экологии
<a href="http://www.silvafor.org/index.htm">http://www.silvafor.org/index.htm</a>	The Silva Forest Foundation, (SFF), is a non-profit organization based in the West Kootenay of British Columbia, Canada	Лесные ландшафты
<a href="http://europa.eu.int/com/m/agriculture/publi/landscape/index.htm">http://europa.eu.int/com/m/agriculture/publi/landscape/index.htm</a>	FROM LAND COVER TO LANDSCAPE DIVERSITY IN THE EUROPEAN UNION	Технология измерения ландшафтного разнообразия
<a href="http://dataservice.eea.eu.int/dataservice/">http://dataservice.eea.eu.int/dataservice/</a>	European Environment Agency Data Service	Данные по среде и ландшафтам для Европы
<a href="http://www.ulb.ac.be/cese/meta/cds.html">http://www.ulb.ac.be/cese/meta/cds.html</a>	Best Environmental Directories	Всё о проблемах среды
<a href="http://www.lib.berkeley.edu/">http://www.lib.berkeley.edu/</a>	The Regents of the University of California	Все проблемы географии

<a href="http://www.lmic.state.mn.us/">http://www.lmic.state.mn.us/</a>	The Land Management Information Center at Minnesota Planning offers services to improve the effective use of geographic information in Minnesota.	Информационный центр по ландшафтному планированию (Миннесота, США)
<a href="http://www.gap.uidaho.edu/About/default.htm">http://www.gap.uidaho.edu/About/default.htm</a>	USGS Gap Analysis Program	Все о gap – анализе
<a href="http://www-rocq.inria.fr/fractales/">http://www-rocq.inria.fr/fractales/</a>	Fractal Approaches for the Analysis and Modeling of Complex Signals	Все о фрактальном анализе
<a href="http://www.plexusinstitute.com/edgeware/archive/think/main_gloss.html">http://www.plexusinstitute.com/edgeware/archive/think/main_gloss.html</a>	glossary	Понятия о фракталах
<a href="http://wissrech.iam.uni-bonn.de/research/projects/gerstner/terrain/terrain.html">http://wissrech.iam.uni-bonn.de/research/projects/gerstner/terrain/terrain.html</a>	Scientific Computing and Numerical Simulation	Пространственный анализ, фрактал, иерархия
<a href="http://www.templejc.edu/precalc/media/units/unit1/topic2/explorations/explor2b-landscape/ExLandscape2b.html#Return">http://www.templejc.edu/precalc/media/units/unit1/topic2/explorations/explor2b-landscape/ExLandscape2b.html#Return</a>	Fractal Mapping, Temple College, USA	Фрактальное картографирование
<a href="http://www.fs.fed.us/nrsb/remote.html#recommend">http://www.fs.fed.us/nrsb/remote.html#recommend</a>	North – eastern Research Station	Справки по спутниковой информации
<a href="http://www.fs.fed.us/">http://www.fs.fed.us/</a>	The Forest Service USDA	Все о лесах США
<a href="http://www.fs.fed.us/r1/b-d/gravelly/chap_1/">http://www.fs.fed.us/r1/b-d/gravelly/chap_1/</a>	USDA Forest Service	Классификация ландшафтных единиц, США

<a href="http://www.greatplains.org/resource/biodiver/biostat/biostat.htm">http://www.greatplains.org/resource/biodiver/biostat/biostat.htm</a>	The Nature Conservancy The Great Plains Program, United States Environmental Protection Agency	Подход США к планированию сохранения разнообразия
<a href="http://www.geovista.psu.edu/sites/geocomp99/index.htm">http://www.geovista.psu.edu/sites/geocomp99/index.htm</a>	GeoComputation Conference Series, U.S. Army Topographic Engineering Center, Alexandria, Virginia, USA	Методические разработки по пространственному анализу
<a href="http://www.agu.org/revgeophys/">http://www.agu.org/revgeophys/</a>	U.S. National Report to International Union of Geodesy and Geophysics 1991 – 1994	Методологические разработки по пространственному анализу
<a href="http://forsys.cfc.washington.edu/~vp/index.html">http://forsys.cfc.washington.edu/~vp/index.html</a>	Vantage Point Image and Paper Collection	Статьи по работе с изображениями
<a href="http://www.cstars.ucdavis.edu/">http://www.cstars.ucdavis.edu/</a>	Center for Spatial Technologies and Remote Sensing Department of Land, Air, and Water Resources University of California, Davis	Пространственный анализ на основе дистанционных данных
<a href="http://www.geographynetwork.com/maps/free.cfm">http://www.geographynetwork.com/maps/free.cfm</a>	The Geography Network Free Map Resources	Свободно копируемые картографические материалы и программы
<a href="http://www.geostatistics.com/">http://www.geostatistics.com/</a>	The leading geostatistics software for the analysis of environmental data	Программы для анализа данных
<a href="http://snr.uvm.edu/sal/index.html">http://snr.uvm.edu/sal/index.html</a>	Spatial Analysis Lab, <a href="http://www.uvm.edu/sal/">University of Vermont</a>	Методы пространственного анализа, ГИС

<a href="http://www.atnf.csiro.au/computing/software/midas/Hypertext/exsasguide/exsasguidenode76.html">http://www.atnf.csiro.au/computing/software/midas/Hypertext/exsasguide/exsasguidenode76.html</a>	Spatial Analysis	Пространственный анализ
<a href="http://www.snre.umich.edu/ecomgt/classification.htm">http://www.snre.umich.edu/ecomgt/classification.htm</a>	Spatial Analysis and Ecosystem Management	Пространственный анализ
<a href="http://www.wdb.csu.edu.au/division/dit/span/index.html">http://www.wdb.csu.edu.au/division/dit/span/index.html</a>	Spatial Data Analysis Network (SPAN)	Пространственный анализ
<a href="http://edc.usgs.gov/">http://edc.usgs.gov/</a>	The world's leading source of land information for exploring our changing planet. U.S. Department of the Interior  U.S. Geological Survey (USGS)	Геологическая служба США. Картографическая и спутниковая информация, методическая литература
<a href="http://fermi.jhuapl.edu/sates/states.html">http://fermi.jhuapl.edu/sates/states.html</a>	<a href="#">A Color Landform Atlas of the United States</a>	Атлас США
<a href="http://gissrv.iend.wau.nl/~schoorl/">http://gissrv.iend.wau.nl/~schoorl/</a>	Multi-Scale Landscape Process Modelling to Support Sustainable Land Use Planning	Пространственный анализ и моделирование при исследовании Ландшафта и ландшафтно м планировании
<a href="http://www.lib.berkeley.edu/EART/index.html">http://www.lib.berkeley.edu/EART/index.html</a>	California Geospatial Information Library	Пространственный анализ, карты.
<a href="http://www.fss.ilstu.edu/microcam/msg/ibmlist.htm">http://www.fss.ilstu.edu/microcam/msg/ibmlist.htm</a>	The Microcomputer Speciality Group (MSG). Software	Географические программы
<a href="http://www.ramas.com/stindex.htm">http://www.ramas.com/stindex.htm</a>	RAMAS Software	Анализ данных
<a href="http://www.geog.ucl.ac.uk/casa/martin/internetspace/">http://www.geog.ucl.ac.uk/casa/martin/internetspace/</a>	Analysing the Geography of Internet Address Space	Анализ данных
<a href="http://www.ecostats.com/software/biotas/biotas.htm">http://www.ecostats.com/software/biotas/biotas.htm</a>	Ecological Software Solutions	Программы для анализа данных

<a href="http://www.landscapeplanning.gre.ac.uk/">http://www.landscapeplanning.gre.ac.uk/</a>	Landscape Design, Landscape Architecture and Landscape Planning	Ландшафтное планирование, Англия
<a href="http://www.sustdev.org/Features/assidoman.shtml">http://www.sustdev.org/Features/assidoman.shtml</a>	Fundamental shift in forest asset management	Планирование лесного хозяйства, Швеция
<a href="http://www.umass.edu/landscape/AcademicPrograms/MRP.intro.html">http://www.umass.edu/landscape/AcademicPrograms/MRP.intro.html</a>	Landscape Architecture and Regional Planning at the University of Massachusetts, Amherst.	Ландшафтная архитектура и региональное планирование
<a href="http://www.fpl.com/builder/select_your_project/commercial/contents/landscape_planning.shtml">http://www.fpl.com/builder/select_your_project/commercial/contents/landscape_planning.shtml</a>	Landscape Planning, USA	Ландшафтное планирование
<a href="http://environment.harvard.edu/courses/browse/COURSE142.html">http://environment.harvard.edu/courses/browse/COURSE142.html</a>	Theories and Methods of Landscape Planning	Ландшафтное планирование
<a href="http://www.gsd.harvard.edu/brc/brc.html">http://www.gsd.harvard.edu/brc/brc.html</a>	Biodiversity and Landscape Planning, California	Ландшафтное планирование с ориентацией на сохранение биоразнообразия
<a href="http://www.oekodata.com/eng/html/landschaffsplanung_eng.html">http://www.oekodata.com/eng/html/landschaffsplanung_eng.html</a>	Landscape planning based on ecological principles	Ландшафтное планирование, Европейский подход
<a href="http://www.nrsm.uq.edu.au/iucn/docs/CH6.doc">http://www.nrsm.uq.edu.au/iucn/docs/CH6.doc</a> / <a href="http://www.nrsm.uq.edu.au/">http://www.nrsm.uq.edu.au/</a>	Protected area planning, School of Natural & Rural Systems Management, The University of Queensland, Gatton	Планирование охраняемых территорий, Австралия
<a href="http://www.icls.harvard.edu/MAIN.HTM">http://www.icls.harvard.edu/MAIN.HTM</a>	Institute for Cultural Landscape Studies, Harvard College	Планирование ландшафта
<a href="http://edcns17.cr.usgs.gov/EarthExplorer/">http://edcns17.cr.usgs.gov/EarthExplorer/</a>	Query and order satellite images, aerial photographs, U.S. Department of the Interior, U.S Geological Survey	Прямой доступ к Landsat

<a href="http://edcimswww.cr.usgs.gov/pub/imswelcome/">http://edcimswww.cr.usgs.gov/pub/imswelcome/</a>	USGS EROS Data Center banner displayed above	Прямой доступ к дистанционной информации
<a href="http://landsat7.usgs.gov/">http://landsat7.usgs.gov/</a> , <a href="http://www.usgs.gov/">http://www.usgs.gov/</a>	U.S. Geological Survey	Все о Landsat
<a href="http://earthnet.esrin.esa.it/">http://earthnet.esrin.esa.it/</a>	ESA Web Portal	Европейские спутники
<a href="http://www.geog.ucl.ac.uk/casa/martin/internetspace/">http://www.geog.ucl.ac.uk/casa/martin/internetspace/</a>	Analysing the Geography of Internet Address Space	Анализ данных
<a href="http://www.vgt.vito.be/">http://www.vgt.vito.be/</a>	SPOT 4 satellite, archives the processed data, compiles the image	Прямой доступ к съемке SPOT для всего мира с разрешением 1*1 км, в формате hdf
<a href="http://www.spotimage.fr/home/welcome.htm">http://www.spotimage.fr/home/welcome.htm</a>	Spot Image	Основная информация
<a href="http://edcdaac.usgs.gov/1KM/comp10d.html">http://edcdaac.usgs.gov/1KM/comp10d.html</a>	FTP access to Global AVHRR 10-day composite data	Дистанционные данные в свободном доступе
<a href="http://edcdaac.usgs.gov/glcc/glcc.html">http://edcdaac.usgs.gov/glcc/glcc.html</a>	GLOBAL LAND COVER CHARACTERIZATION	Карты ландшафтного покрова, экосистем, землепользования в целом для земного шара и континентов (прямой доступ)
<a href="http://www.cast.uark.edu/jpgis/jpdgdsd.html">http://www.cast.uark.edu/jpgis/jpdgdsd.html</a>	Geospatial Digital Data	Карты мира, Япония
<a href="http://gaea.fcr.arizona.edu/projects/modis/">http://gaea.fcr.arizona.edu/projects/modis/</a>	MODIS Land Global Browse Images	Спутниковые данные в свободном доступе с разрешением до 250 м

## Литература

1. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. С. 1–333.
2. Азгальдов Г.Г. Квалиметрия в архитектурно-строительном проектировании. М.: Стройиздат, 1989. 272 с.

3. Айвазян С.А., В.С. Михтарян. Прикладная статистика и основы эконометрики. М. Изд-во «ЮНИТИ», 1998. 1022 с.
4. Анненская Г.Н., Видина А.А., Жучкова В.К., Коноваленко В.Г., Мамай И.И., Позднеева М.И., Смирнова Е.Д., Солнцев Н.А., Цесельчук Ю.Н. Морфологическое изучение географических ландшафтов. Ландшафтоведение. М. Изд-во АН СССР, 1963.
5. Берг Л.С. Предмет и задачи географии. Избранные труды. Т. 2. М.: Изд. АН СССР, 1958. С. 112–120.
6. Бигон М., Харпер Дж., Раунсеенд К. Экология. М.: Мир, 1989. Т. 2. С. 1–474.
7. Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии, М.: Геос, 1998. С. 418.
8. Гайд по Конвенции 1997, <http://www.environment.gov.au/portfolio/esd/biodiv/convention.html>.
9. Заде Л. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений. Математика. Новое в зарубежной науке. 1973. № 3. С. 162.
10. Кроновер Р. Фракталы и хаос в динамических системах. М., 2000. С. 350.
11. Кульбак С. Теория информации и статистика. М: Наука, 1956.
12. Левич А.П. Экстремальный принцип в теории сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1978. Т. 1 С. 164–182.
13. Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. С. 1–211.
14. Оливер Б. Эффективное кодирование // Теория информации и ее приложения. М.: Физматгиз, 1958. С. 158–191.
15. Пузаченко Ю.Г. Семантические аспекты информатики «Экоинформатика». СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 42–78.
16. Пузаченко Ю.Г., Скулкин В. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. С. 3–274.
17. Пузаченко Ю.Г., Алещенко Г.М., Молчанов Г.С. Многомерный анализ аэрофотоснимков при изучении структуры ландшафта // Изв. РАН. Сер. Геогр. 1999. № 2. С. 80–90.
18. Пузаченко Ю.Г. Основы общей экологии. М.: МГУ, 1996 С. 133.
19. Пузаченко Ю.Г. Методологические основы географического прогноза и охраны среды. М.: Изд. УРАО, 1998. С. 212.
20. Солнцев Н.А. Природный географический ландшафт и некоторые общие его закономерности // Тр. 11 Всес. геогр. съезда, М.: Географгиз, 1948. Т. 1.
21. Солнцева Н.А. Избранные труды. Учение о ландшафте. М.: Изд. МГУ, 2001. 383 с.
22. Стратонович Р.Л. Нелинейная неравновесная термодинамика. М.: Наука, 1985. С. 1–473.



23. Трайбус М. Термостатика и термодинамика. М.: Энергия, 1970. С. 1–504.
24. Шеннон К. Связь при наличии шума // Теория информации и ее приложения. М.: Физматгиз, 1959. С. 82–112.
25. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. С. 1–326.
26. Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М.: Изд. ИЛ, 1959. С. 1–430.
27. Хазен А.М. Разум природы и разум человека. М.: РИО «Мособлупрполиграфиздат», 2000. С. 607.
28. The Australian Natural Heritage Charter. 2002. <http://www.ahc.gov.au/infores/publications/anhc/index.html>.
29. Eberhard. The Value of Geodiversity. 2002. <http://www.dpiwe.tas.gov.au/>.
30. Brussard Peter F. What is Biological Diversity and why is it Critical to Human well-being? 2002. <http://www.brrc.unr.edu/data/docs/biodiv.html>
31. Forman T.T. Richard. Land Mosaics. Cambridge: University Press, 1997. P. 632.
32. Heywood V.H., I. Baste. Introduction. Global Biodiversity Assessment. UNEP. Cambridge: University Press, 1995. P. 1–21.
33. Magurran A.E. Ecological Diversity and Its measurement. Princenton, New Jersey: Princenton University Press, 1988. P. 1–179.
34. McNeely J.A., Miller K.R., Reid W.V., Mittermeier R.A., Werner T.B. Conserving the World's Biological Diversity. IUCN, WRI, CI, WWF-US, the World Bank, Gland, Switzerland, Washington, DC, 1990. P. 1–191.
35. Patil G.P., Taillie C. An Overview of Diversity Ecological Diversity in Theory and Practice // Statistical ecology / ed. by Grassle J.F., Patil G.P., Smith W., Taillie Ch. 1979. V. 6. P. 29–35.
36. Peet R. K. The Measurement of Species Diversity // Annual Rev. Ecol. Syst. 1974. V. 5. P. 285–308.
37. Pielou E.C. Ecological diversity // A Wiley-Interscience Publication. London, Sydney, Toronto, 1975. P. 1–165.
38. Research Priorities Revised White Papers. 1998. <http://www.ucgis.org/research98.html>.
39. Schroeder M. Fractals, chaos, power laws. N.Y.: W.H. Freeman & Cmp., 1991. P. 429.
40. Shugart H. Herman. Terrestrial Ecosystems in Changing Environments. Cambridge: University Press, 1997. P. 536.
41. Solomon D. A Comparative Aproach to Species Diversity. Ecological Diversity in Theory and Practice // Statistical Ecology / ed. by Grassle J.F., Patil G.P., Smith W., Taillie Ch. 1979. V. 6. P. 29–35.
42. Turcotte D. L. Fractals and chaos in geology and geophysics. Cambridge: University Press, 1997. 398 p.

## Раздел III. Мониторинг биоразнообразия

### Введение

#### [Обратно в содержание](#)

Одним из главных факторов, определяющих эффективность природоохранных мероприятий, в том числе и эффективность действий по сохранению биоразнообразия, является наличие специалистов, способных получить и предоставить людям, принимающим решения (управленцам), достоверные и необходимые для принятия решений данные. При этом необходимо, чтобы и управленцы имели достаточно высокий уровень экологических знаний, а население в целом было заинтересовано в решении экологических проблем, сознательно соблюдало соответствующие законы, рекомендации и ограничения. Решение проблемы повышения экологической культуры населения, формирование внутренней потребности людей использовать свои знания и возможности без ущерба для окружающей среды и живых организмов лежит в сфере экологического воспитания и требует долговременной, целенаправленной, систематической и широкомасштабной работы. Проблема повышения уровня экологического образования управленцев более или менее успешно решается через систему повышения квалификации и переподготовки кадров. Подготовка же кадров специалистов, способных получать данные, достоверные и необходимые для принятия решений о состоянии среды обитания – во всем ее многообразии, – напрямую связана с фундаментальной и одной из самых насущных научных проблем современности – поиском критериев и пределов устойчивости различных экологических систем, вплоть до биосферы в целом. Поиск таких критериев и выявление пределов устойчивости экосистем – задача системной экологии, которая предполагает использование интегральных характеристик, обобщение уже накопленных и постоянно получаемых данных о развитии процессов в экосистемах. Получение репрезентативных данных о состоянии экосистем, о динамике изменений в экосистемах, создание банка таких данных, выявление репрезентативных точек, в которых необходимо создание постоянных станций наблюдений за состоянием экосистем, и другие сходные задачи решает экологический **мониторинг** (от англ. *monitoring*, от лат. *monitor* – предостерегающий). Экологический мониторинг – это не только система постоянных наблюдений за состоянием среды обитания и населяющих ее организмов, но и определенная методология таких наблюдений, базирующаяся как на естественнонаучной основе (биологические, физико-химические и другие методы контроля

качества среды обитания и состояния популяций и экосистем, математическое моделирование, геоинформационные технологии и т. д.), так и на основе фундаментальных социально-экономических знаний. Мониторинг биологического разнообразия (МБ) – важная составляющая часть экологического мониторинга. *МБ – это система регулярных длительных наблюдений в пространстве и времени, дающая информацию о состоянии биоразнообразия во всех его проявлениях с целью оценки прошлого, настоящего и прогноза в будущем параметров биоразнообразия, поддерживающих естественный гомеостаз экосистем, а также имеющих значение для жизнедеятельности человека.* Основными функциями МБ является контроль за состоянием биоразнообразия на различных уровнях организации биологических систем: на субклеточном (генетические, биохимические и биофизические аспекты); клеточном и тканевом (иммунологические, эмбриологические, гистологические и органые аспекты); организменном (физиологические аспекты); видовом, популяционном и экосистемном (многообразие организмов, популяций, сообществ, ландшафтов) уровнях. Важным компонентом МБ является мониторинг качества атмосферного воздуха, воды, почвы и др. компонентов ландшафта; определение основных источников загрязнения; прогнозирование состояния основных компонентов ландшафта, а также региональных и глобальных тенденций развития хозяйственной деятельности. Мониторинг биологического разнообразия включает и такие разделы, как карантинный мониторинг, мониторинг чужеродных видов, мониторинг биозагрязнений и т. д. Методология организации МБ может сильно различаться в зависимости от конкретных задач, однако методы МБ основаны на общих принципах анализа поддержания гомеостаза биосистем на разных иерархических уровнях их организации. В предлагаемом разделе дается краткий обзор современных методов МБ со ссылками на источники более подробной информации. Значительное внимание уделено современным информационным, в том числе геоинформационным, технологиям, которым еще предстоит занять достойное место в организации МБ, и которые зачастую позволяют превратить имеющиеся неполные информационные ресурсы о состоянии биоразнообразия в полноценную информацию, вполне пригодную для первичных оценок и первичных управленческих решений.

## Глава 1. Научные основы мониторинга биологического разнообразия. Определения и терминология

Научную основу оценки состояния и динамики биоразнообразия составляет понятие о биологических системах и гомеостазе биологических систем. Биологические системы – это биологические объекты различной сложности (клетки и ткани, органы, системы органов и организмы, биоценозы и экосистемы, вплоть до биосферы в целом), имеющие, как правило, несколько уровней структурно-функциональной организации. Представляя собой совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, биологические системы обладают свойствами целостности (несводимость свойств системы к сумме свойств ее элементов), относительной устойчивости, а также способностью к адаптации по отношению к внешней среде, развитию, самовоспроизведению и эволюции.

Любая биологическая система является динамической, в ней постоянно протекает множество процессов, часто сильно различающихся во времени. В то же время, биологические системы – открытые системы, условием существования которых служит обмен энергией, веществом и информацией как между частями системы (или подсистемами), так и с окружающей средой. Важнейшая особенность биологической системы заключается в том, что такой обмен осуществляется под контролем специальных механизмов реализации генетической информации и внутреннего управления, которые позволяют избежать «термодинамической смерти» путем использования энергии, извлекаемой из внешней среды. Устойчивость стационарных состояний биологических систем (сохранение постоянства внутренних характеристик на фоне нестабильной или изменяющейся внешней среды), а также способность их к переходу из одного состояния в другое (свойство неустойчивости стационарных состояний биологических систем) обеспечиваются многообразными механизмами саморегуляции.

В основе саморегуляции биологических систем лежит принцип обратной связи, отрицательной или положительной. Так, в цепи регулирования с отрицательной обратной связью информация об отклонении некоторой величины от заданного уровня включает в действие механизм, который воздействует на регулируемый объект таким образом, что эта величина возвращается к исходному уровню (знак изменения ее обратен знаку первоначального отклонения).

Этот механизм, а также более сложные комбинации нескольких механизмов могут функционировать на разных уровнях организации биологических систем (например, на молекулярном – ингибирование ключевого фермента при избытке конечного продукта или репрессия синтеза ферментов, на клеточном – гормональная регуляция и контактное угнетение, обеспечивающие оптимальную плотность клеточной популяции; на уровне организма – регуляция содержания глюкозы в крови, а в общем случае гомеостаз, обеспечивающий стабильность внутренней среды организма). Механизмы положительной обратной связи (воздействие на регулируемый объект вызывает изменение, совпадающее по знаку с первоначальным отклонением регулируемой величины, вследствие чего система выходит из данного стационарного состояния) лежат в основе перехода биологических систем из одного стационарного состояния в другое. В результате происходят закономерные изменения в биологических системах, обеспечивающие их адаптацию к изменяющимся внешним условиям, перемещение, другие многообразные функции биологических систем и их эволюцию.

Сложные автономные (независимые от среды) изменения биологических систем возможны благодаря множественности их стационарных состояний, между которыми могут совершаться переходы. В некоторых случаях новое состояние оказывается не стационарным, а автоколебательным, т. е. таким, в котором значения показателей колеблются во времени с определенной амплитудой.

При анализе поведения и свойств биологических систем широкое применение находят различные методы физического и математического моделирования, используются кибернетические и термодинамические подходы. Системный подход оказывается перспективным для решения многих практически важных проблем, в том числе и проблем контроля качества среды обитания, проблем заболеваний, связанных с нарушением гомеостаза.

**Гомеостаз** (греч. *homoios* – подобный и греч. *stasis* – неподвижность, состояние) – способность биологических систем противостоять изменениям среды и сохранять относительное постоянство состава и свойств. Идея о существовании физиологических механизмов, направленных на поддержание постоянства внутренней среды организма, была высказана еще во 2-й половине XIX века К. Бернаром, который рассматривал

стабильность физико-химических условий во внутренней среде как основу свободы и независимости живых организмов в непрерывно меняющейся внешней среде. С момента возникновения жизни на Земле возникли и механизмы поддержания во внутренней среде организма специфических физико-химических условий, отличающихся от условий окружающей среды. В ходе эволюции сформировались специализированные гомеостатические механизмы стабилизации объема, ионного состава и pH жидкостей внутренней среды, механизмы, обеспечивающие постоянство концентрации осмотически активных веществ, а также белков, липидов и углеводов внутри организма. Это так называемый физиологический гомеостаз. У птиц и млекопитающих в узких пределах регулируется температура тела (изотермия). Явления гомеостаза наблюдаются на разных уровнях биологической организации.

Основное значение для поддержания гомеостаза на клеточном уровне имеют биомембраны. **Биологические мембраны** (от лат. *membrana* – кожа, оболочка, перепонка) – структуры, ограничивающие клетки (клеточные, или плазматические, мембраны) и внутриклеточные органоиды (мембраны митохондрий, хлоропластов, лизосом, эндоплазматического ретикулаума и др.). Содержат в своем составе липиды, белки, гетерогенные макромолекулы (гликопротеиды, гликолипиды) и, в зависимости от выполняемой функции, многочисленные минорные компоненты (коферменты, нуклеиновые кислоты, антиоксиданты, каротиноиды, неорганические ионы и т. п.). Основу биомембран составляет фосфолипидный двойной слой (бислой). Свободная энергия взаимодействия между фосфолипидами при плотной упаковке молекул в бислое достигает величины 10–20 ккал/м и значительно превосходит среднюю энергию теплового движения. Вместе с тем внутри мембраны наблюдается значительная подвижность липидов и белков.

Основные функции биомембран – барьерная, транспортная, регуляторная и каталитическая. Барьерная функция заключается в ограничении диффузии через мембрану растворимых в воде соединений, что необходимо для защиты клеток от чужеродных, токсичных веществ и сохранения внутри клеток определенных концентраций метаболитов. Коэффициенты диффузии веществ через фосфолипидный бислой в  $10^4$ – $10^6$  раз ниже, чем в водных растворах. Характерная особенность биомембран – способность осуществлять

избирательный перенос неорганических ионов, питательных веществ, различных продуктов обмена. Биомембраны содержат системы пассивного и активного, направленного против электрохимического потенциала, транспорта веществ. В качестве источников энергии для активного транспорта используются окислительно-восстановительные реакции (система транспорта  $H^+$ ), гидролиз аденозинтрифосфата – АТФ ( $K^+/Na^+$ -активируемая АТФаза,  $Ca^{2+}$ -активируемая АТФаза) или предсуществующие ионные градиенты (система импорта  $Na^+$  – с аминокислотами или углеводами).

Важнейшей функцией биомембран служит регуляция внутриклеточного метаболизма в ответ на поступающие извне воздействия. Взаимодействие клеток с внешней средой осуществляется посредством специальных мембранных рецепторов (фото-, термо-, механо- и хеморецепторы). Во многих случаях при физическом или химическом возбуждении клеток увеличивается скорость поступления в клетки  $Ca^{2+}$  и активизируются мембранные ферменты. В свою очередь, эти реакции биомембран активируют ключевые ферменты метаболизма клеток и обеспечивают эффективный ответ клеток на внешние воздействия. Важным аспектом взаимодействия клеток, тканей и органов целостного организма с внешней средой является способность биомембран обеспечивать передачу электрического сигнала, которая осуществляется специальными структурами – синапсами, а также при распространении потенциала по возбудимым биомембранам. В биомембранах протекают многочисленные биохимические реакции, в первую очередь процессы энергетического обмена клеток. В так называемых сопрягающих мембранах хлоропластов, митохондрий и бактерий осуществляется преобразование энергии света (фотосинтез) или свободной энергии, освобождаемой при окислительно-восстановительных реакциях, в энергию пирогенной связи АТФ. Многие окислительно-восстановительные, гидролитические и биосинтетические реакции катализируют ферменты, прочно связанные с биомембранами.

На тканевом уровне в поддержании гомеостаза участвуют тканевые жидкости, в том числе кровь и лимфа. У растений в поддержании гомеостаза участвуют плазмодесмы, цитоплазматические нити, соединяющие соседние растительные клетки, которые регулируют межклеточные потоки углеводов и

других субстратов.

Гомеостаз генетический, или популяционный, – это способность популяции поддерживать относительную стабильность и целостность генотипической структуры в изменяющихся условиях среды. Достигается посредством сохранения генетического равновесия частоты аллелей (возможных структурных состояний генов).

Гомеостаз развития – способность данного генотипа создавать определенный фенотип в широком диапазоне условий. Понятие «гомеостаз» широко используется в экологии при характеристике состояния экосистем и их устойчивости. В этом случае имеется в виду поддержание постоянства видового состава и относительного обилия видов в экосистеме. Нарушения механизмов, лежащих в основе гомеостатических процессов, рассматриваются как «болезни гомеостаза». Познавание закономерностей гомеостаза имеет большое значение для выбора эффективных и рациональных методов диагностики и контроля состояния экосистем.

Основной метод оценки состояния биологических систем – это мониторинг. По международному стандарту (СТ ИСО 4225-80) мониторинг – это многократные измерения для слежения за изменением какого-либо параметра в некотором интервале времени; система долгосрочных наблюдений, оценки, контроля и прогноза состояния и изменения объектов. Биологический мониторинг предполагает слежение за биоразнообразием – наличием видов, их численностью и состоянием, появлением видов, не свойственных для данных экосистем и т. д.

При осуществлении биомониторинга в целях контроля качества среды обитания, часто используют биоиндикаторы. **Биоиндикаторы** – (от греч. *bios* – жизнь и лат. *indico* – указываю, определяю) организмы или сообщества организмов, присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания. Многие организмы весьма чувствительны и избирательны по отношению к различным факторам среды обитания (химическому составу почвы, вод, атмосферы, климатическим и погодным условиям, присутствию других организмов и т. п.) и могут существовать только в определенных, часто узких границах изменения этих факторов. Например, скопления морских рыбоядных птиц свидетельствует о подходе косяков рыб. Специфические

организмы планктона и бентоса указывают на происхождение водных масс и течений, характеризуют определенные параметры среды обитания (соленость, температура и т. п.). Некоторые лишайники и хвойные деревья являются биоиндикаторами чистоты воздуха. Ряд почвенных микроорганизмов и некоторые растения служат биоиндикаторами при поисках различных полезных ископаемых. По комплексам почвенных животных можно определять типы почв и их изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека. Локальные внутривидовые группировки у многих животных, например у рыб или грызунов, характеризуются в зависимости от района обитания различными комплексами паразитов-индикаторов. При помощи биоиндикаторов устанавливают содержание в субстрате биологически активных веществ, а также определяют интенсивность различных химических (рН, содержание солей и др.) и физических (радиоактивность и др.) факторов среды. Важный аспект применения биоиндикаторов – оценка с их помощью загрязнения окружающей среды (**биотестирование**) и постоянный контроль ее качества и изменений (биомониторинг). Так, например, рядом авторов отмечено, что после аварийного разлива нефти происходит резкое увеличение численности углеводородокисляющих бактерий (на 3–5 порядков величины). Если в чистых экосистемах они составляют обычно менее 0,1% от общего микробного населения, то в экосистемах океана, загрязненного нефтью, их доля может составить 100%. Гетеротрофные индикаторные бактерии объединяют в группы в зависимости от используемого субстрата (например, гексадекан-окисляющие, бенз(а)пирен-трансформирующие, ксилит-трансформирующие, полихлор-бифенил-трансформирующие). Определение индикаторных групп бактерий положено в основу микробного тестирования распространения тех или иных загрязняющих веществ в различных средах. Многоклеточные организмы используются при биотестировании воздуха (обычно растения), воды (некоторые животные и водоросли), почвы (растения и почвенные животные).

Существуют различные методы биотестирования:

- фитоэкологическое картирование – картирование числа видов и степени проективного покрытия и сравнение с эталоном, в качестве которого обычно используют заповедные территории;
- экспозиция в загрязненной среде растений или животных –

биоиндикаторов и сравнение их с выращенными в нормальных условиях;

- анализ изменений в составе и численности видов в сообществах;
- анализ видимых повреждений организмов и другие методы.

Довольно часто в целях биотестирования измеряют содержание загрязняющих веществ в организмах. Этот метод связан с явлением биоаккумуляции. **Биоаккумуляция** (от греч. *bios* – жизнь и лат. *accumulatio* – накопление), синоним **биоконцентрирование** – накопление в организме загрязняющих веществ, поступающих из окружающей среды. Накапливаются обычно вещества стойкие и активно включающиеся в обменные процессы в организме. К стойким веществам (с большим периодом биологического полураспада) относятся хлорированные углеводороды, тяжелые металлы и т. д. У человека хлорированные углеводороды накапливаются в жировых тканях, а, например, кадмий – в почках. Особенно в больших масштабах биоаккумуляция обнаруживается в водных организмах, где коэффициент накопления загрязнителей по отношению к его содержанию в воде может достигать  $10^3$ – $10^4$  и более. Многие организмы усваивают загрязнители селективно. Так, например, некоторые виды съедобных грибов накапливают кадмий морские многоклеточные организмы асцидии накапливают ванадий, а морские одноклеточные радиолярии и обыкновенный укроп накапливают стронций.

## Глава 2. Методы оценки состояния и динамики биоразнообразия на разных иерархических уровнях организации биосистем

### 2.1. Биофизические и биохимические методы

#### 2.1.1. Биолюминесценция

Биолюминесценция (от био и лат. *lumen* – свет, + -escent – суффикс, означающий слабое действие) широко распространена в природе и известна у бактерий, грибов, представителей разных типов животных – от простейших до хордовых. Биолюминесценция – это видимое свечение живых организмов, связанное с процессами их жизнедеятельности и обусловленное у значительного числа видов ферментативным окислением особых веществ – люциферинов. У многоклеточных организмов (ракообразных, насекомых, рыб и др.) свечение часто обусловлено симбиотическими бактериями. Свечение может испускать вся поверхность тела или специальные

органы. Продолжительность свечения варьирует от длительного, продолжающегося часы, до коротких вспышек, измеряемых у некоторых организмов долями секунды. Свет при биолюминесценции самых разных тонов – от голубого до красного. Биолюминесценция представляет собой один из типов хемилюминесценции: в ходе химической реакции выделяется энергия, которая не теряется в виде тепла и не сопряжена с какими-либо реакциями синтеза, а превращается в энергию электронного возбуждения молекул, способных выделять ее в виде фотонов. Как известно, хемилюминесцентные методы диагностики отличаются особой чувствительностью и представляют собой разновидность каталитических методов анализа, когда продукт реакции обладает хемилюминесцентными свойствами. Учет фонового свечения при этом проводят, анализируя пробы воды, предварительно обработанные каталазой, а также пробы с «внутренним стандартом» (малыми добавками  $H_2O_2$ ).

Механизм биолюминесценции связан с окислением люциферина при участии фермента люциферазы. Энергия, необходимая для активации люциферин – люциферазной системы, освобождается при гидролизе АТФ, как правило, в присутствии кислорода. Люциферины и люциферазы у различных биологических видов не идентичны.

Для целей биодиагностики используют различные светящиеся организмы, измеряя специальными приборами изменение интенсивности свечения под действием токсикантов [Данилов, Егоров, 1985]. Наиболее часто в качестве биоиндикаторов используют морские люминесцентные бактерии. Морские люминесцентные бактерии легко культивируются и оптимальным образом сочетают в себе различные типы чувствительных структур, ответственных за поддержание гомеостаза (клеточная мембрана, цепи метаболического обмена, генетический аппарат) с быстрым, объективным и количественным характером отклика целостной системы на интегральное воздействие ксенобиотиков. Объективный характер отклика обеспечивается тем, что люминесцентные бактерии содержат особую люциферазу, осуществляющую эффективную трансформацию энергии химических связей жизненно важных метаболитов в световой сигнал на уровне, доступном для экспрессных и количественных измерений. Отклик люминесцентных бактерий на токсические вещества достоверно



коррелирует с таковым у других биологических организмов, а величина 50% тушения свечения (EC50) достоверно коррелирует с величиной 50% летальной дозы (LD50) для человека.

Для целей биодиагностики используют обычно специальные люминесцентные реагенты (биосенсоры) приготовленные на основе живых культур светящихся организмов или на основе выделенных люциферин-люциферазных комплексов. Интенсивность свечения измеряется специальными приборами люминометрами. Введение в реакционную смесь пробы с токсическим соединением вызывает спад свечения (рис. 2.1.1).

Уровень тушения биолюминесценции пропорционален концентрации токсических веществ. Специальная светорегистрирующая аппаратура позволяет измерять интенсивность свечения реагента до и после введения неизвестного токсиканта в образце небольшого объема (0,2–0,5 мл). Время анализа, который можно проводить в полевых условиях, обычно не превышает нескольких минут.

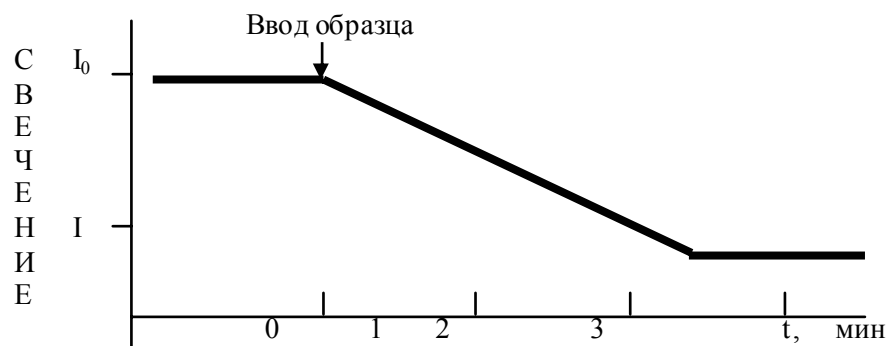


Рис. 2.1.1.

Биосенсор интегрирует эффекты смесей токсикантов, обеспечивая определение общего индекса токсичности образца. Методы биолюминесценции предпочтительны в качестве первичных тестов и способны быстро ответить на вопрос: присутствуют или нет в среде токсические агенты в концентрации, опасной для человека и других живых организмов. Если промышленное предприятие выбрасывает во внешнюю среду преимущественно один тип токсического вещества, ответ биосенсора позволяет судить о концентрации данного соединения, и тогда отпадает необходимость

в дополнительных методах анализа [Методические рекомендации, 1996, 2000]. Биолюминесцентные методы обладают хорошей чувствительностью к разнообразным химическим соединениям, характерным для промышленных сбросов, загрязнений почвы, воды, воздуха (тяжелые металлы, фенолы, формальдегид, пестициды и т. д.).

### 2.1.2. Фотосинтетическая активность

Первичная продукция, характеризующая исходный уровень биологической продуктивности, а соответственно, и дальнейшее продвижение вещества и энергии по пищевым цепям, в подавляющем большинстве экосистем образуется за счет фотосинтеза. Фотосинтез – это образование клетками высших растений, водорослей и некоторыми бактериями органических веществ из неорганических с использованием энергии света и при участии пигментов: хлорофиллов, бактериохлорофиллов и некоторых других. Интенсивность и характер фотосинтетической активности является важнейшим показателем физиологического состояния растений. Одним из способов оценки интенсивности процессов фотосинтеза служит компьютеризованная флуориметрия, основанная на измерении интенсивности люминесценции хлорофилла. Флуоресценция (слабое свечение) возникает при электронном возбуждении молекул, поглощающих УФ-свет и испускающих затем квант света (через  $10^{-8}$ – $10^{-9}$  сек). организмы, содержащие хлорофилл, излучают преимущественно в полосе 690 нм. При флуориметрии фактически оценивается интенсивность электронного транспорта через мембраны. Эта оценка адекватна показателям общего состояния фотосинтетической системы растений. Фотосинтетическую активность оценивают по изменению интенсивности флуоресценции хлорофилла при переходе фотосинтетического аппарата из активного состояния в неактивное. На примере водорослей показана корреляция параметра переменной флуоресценции с фотосинтетической продукцией клеток фитопланктона, определенной по скорости выделения кислорода или по фиксации  $\text{CO}_2$  [Маторин и др., 1996].

Надо отметить, что флуоресцентный метод контроля широко используют не только для определения фотосинтетической активности. Так, при анализе сточных вод, без предварительной подготовки пробы и без выделения индивидуальных органических соединений, он позволяет определить суммарное количество

органических веществ в воде по величине интегральной флуоресценции в области 390–560 нм. Флуоресцентный метод также используют при определении содержания нефтепродуктов в водной среде. Нефтепродукты характеризуются широкой полосой испускания в области 460–480 нм. Предел обнаружения нефтепродуктов этим методом – 10–6%. На базе флуоресцентных методов в сочетании с лазерной оптикой разработаны приборы для дистанционного контроля состояния экосистем и содержания в них отдельных загрязняющих веществ. Эти методы наряду с другими используются в космическом мониторинге [Экодиагностика, 2000].

## 2.2. Генетические методы

Анализ генетических изменений может быть использован для оценки состояния среды. Появление таких изменений характеризует мутагенную активность среды, а возможность их сохранения в клеточных популяциях отражает эффективность иммунной системы организма.

В нормальных условиях большая часть генетических аномалий удаляется из популяции посредством иммунной системы организмов. Наличие таких аномалий можно использовать в качестве индикатора стресса, ведущего к продукции аномальных клеток и снижению способности иммунной системы организма их уничтожать. В качестве генетических изменений в соматических клетках обычно рассматривают различные структурные изменения хромосом, а также аномалии в количестве хромосом (анеуплоидию) и появление устойчивых анеуплоидных клонов [Софронов Е.А., Румак П.С. и др., 1999].

Наиболее часто употребляемым в оценке качества среды тестом является тест Эймса [Фонштейн, 1977; Котелевцев и др., 1986]. Для создания тест-системы Эймсом и его сотрудниками были сконструированы специальные штаммы. Все штаммы происходят от лабораторного штамма *Salmonella typhimurium* LT2, у которого были выделены ауксотрофные по гистидину мутанты his G-46 (мутация замены оснований в his G-гене гистидинового оперона), his C-3076 и his D-3052 (мутации типа сдвига рамки считывания в генах C и D соответственно).

На основе штаммов сальмонеллы были созданы полуколичественные и количественные тесты для оценки мутагенной активности. Как уже было отмечено выше, количественные тесты целесообразно использовать в целях

определения частоты мутаций, а также в тех случаях, когда исследуемые вещества являются токсичными и вызывают гибель большей части клеток тест-объекта. Поэтому наиболее широкое распространение получил ставший классическим полуколичественный тест Эймса с метаболической активацией *in vitro* (или, как его иногда еще называют, тест Эймса сальмонелла/микросомы).

Принципиальная схема теста проста. В пробирку с расплавленным 0,6%-агаром вносятся определенные количества клеток тест-культуры испытываемого вещества, фракции S9 и кофакторов. В варианты без метаболической активации вместо фракции S9 вносят равный объем 0,15 M KCL. Полученная смесь выливается в качестве верхнего слоя на поверхность твердой среды, обеспечивающей селективный рост ревертантов His<sup>+</sup>. Через 2–3 дня проводится учет колоний ревертантов на чашках.

Оценка результатов производится исходя из следующих критериев. Если количество колоний на опытных чашках превышает число колоний на контрольных чашках без мутагена не более чем в 1,7 раза, делается заключение, что мутагенная активность не выявлена. Если наблюдается превышение в 1,7–10 раз, делается вывод о слабой, в 10–100 раз – о средней, более чем в 100 раз – о сильной мутагенной активности препарата [Фонштейн и др., 1977].

Для оценки теста Эймса сальмонелла/микросомы существенное значение имеет вопрос о совпадении канцерогенной и мутагенной активности проверяемых соединений, т. е. о чувствительности теста по отношению к канцерогенам. В опытах было показано, что 90% из 175 известных канцерогенов, выявленных в опытах на животных, проявили мутагенную активность в тесте на сальмонелле. Аналогичным образом, около 90% веществ, не проявляющих канцерогенной активности у животных, не вызывали обратных мутаций у сальмонеллы, хотя некоторая часть таких «неканцерогенов» была активна в тесте Эймса (так называемые «фальшивопозитивные результаты»). Считается, что это можно рассматривать как свидетельство его более высокой чувствительности по сравнению с тестами на животных. Следует отметить, что именно с использованием теста Эймса было проведено наиболее тщательное и систематическое сопоставление мутагенной и канцерогенной активности большого числа химических соединений.

### **2.3. Биоэнергетические методы**

Обнаружить снижение качества среды, пока загрязнения не оказали необратимого повреждающего воздействия на организм, позволяет биоэнергетический подход.

Биоэнергетические методы основаны на том, что любой физиологический процесс требует затрат энергии. Количество энергии, затрачиваемой организмами на все физиологические процессы в единицу времени, является отражением интенсивности энергетического метаболизма, которая может быть измерена методом респирометрии. Такие анализы позволяют установить ранние изменения в физиологическом гомеостазе. Количество энергии, расходуемой на процессы роста особи в стрессовых условиях, всегда выше, чем в оптимальных, из-за дополнительных затрат энергии на компенсацию таких воздействий. Таким образом, количество энергии, расходуемой во время роста, является характеристикой качества среды [Шилов, 1997].

### **2.4. Иммунологические методы**

В последнее время иммунологические методы нашли широкое применение во многих фундаментальных и прикладных науках [Хаитов и др., 2000]. Традиционно иммунологические методы применяются в клинко-диагностических исследованиях при различных патологиях человека. Однако современные научные данные свидетельствуют о том, что у всех исследованных организмов от человека до низших беспозвоночных животных иммунологические реакции во многом сходны [Фонталин, 1988; Кондратьева и др., 2001; Lehrer et al., 1994; Roch, 1999]. При изменении условий среды обитания, возникновении заболеваний или антигенного воздействия наблюдаются достоверные изменения в составе и численности иммунокомпетентных клеток (спленоцитов, макрофагоподобных клеток и др.) и, как следствие, появление в полостных жидкостях цитотоксических белков и антимикробных пептидов [Хаитов и др., 1995; Кондратьева, Киташов, Рокк, 2001]. Подробные описания современных иммунологических методов исследований приведены в учебном пособии [Практикум по иммунологии, 2001]. Ниже даны краткие описания наиболее типичных иммунологических методов.

#### **2.4.1. Митогенная активность спленоцитов позвоночных животных**

Бласттрансформация, одна из наиболее общих реакций иммунной

системы, отражает функциональное состояние спленоцитов – иммунокомпетентных клеток. Бласттрансформация представляет собой последовательность событий, в течение которых малые лимфоциты в ответ на различные стимулы претерпевают морфологические и метаболические изменения, приводящие к клеточной пролиферации и дифференцировке. Механизмы трансформации изучаются на модели поликлональной стимуляции лимфоцитов неспецифичными митогенами (веществами, вызывающими процесс митоза – деления клеток).

При постановке реакции бласттрансформации со стандартными митогенами (липополисахаридами – ЛПС, конконавалином А – КонА и др.), активирующими большую часть В- или Т-клеток в зависимости от вида митогена, ингибирование реакции может указывать на нарушение иммунологического статуса организма. Тест на способность лимфоцитов вступать в бласттрансформацию под влиянием поликлональных митогенов используют для оценки функционального состояния иммунной системы при различных заболеваниях, например иммунодефицитных состояниях (СПИД) и опухолевом росте. Показано, что в присутствии Т-митогенов цитотоксические Т-клетки обладают специфическим действием на присутствующие клетки-мишени. Наиболее распространенным методом оценки реакции бласттрансформации является измерение уровня синтеза ДНК с использованием радиоактивных изотопов.

#### **2.4.2. 5'-нуклеотидазная активность макрофагов**

5'-нуклеотидаза – один из основных ферментов пуринового катаболизма, присутствует в цитоплазматической мембране макрофагов. Имеются данные о значении 5'-нуклеотидазы в усвоении нуклеотидов, в энергетическом обеспечении клеток, в реализации генетической информации. 5'-нуклеотидаза играет важную роль в восприятии клетками сигналов, идущих из окружающей среды. Об этом свидетельствует сам факт мембранной локализации этого фермента, а также то, что 5'-нуклеотидаза является важным регулятором уровня циклического АМФ. Последний, как известно, является многоцелевым мессенджером (курьером), т. е. обеспечивает передачу сигналов от наружной мембраны внутрь клетки. При ряде иммунодефицитных состояний отмечена неполноценность данного фермента или отсутствие его в лимфоидных клетках. Продукт 5'-нуклеотидазы – аденозин – рассматривают в качестве одного из важных регуляторов многих

физиологических функций, в том числе иммунологической.

Установлено, что 5'-нуклеотидаза является одним из факторов естественной устойчивости (резистентности) организма. Имеются сведения о взаимосвязи активности 5'-нуклеотидазы с уровнем естественной резистентности организма к инфекции, с радиорезистентностью животных.

Активность 5'-нуклеотидазы связана с состоянием нейроэндокринной системы, она зависит от уровня глюкокортикоидов в крови и показателей белкового обмена. Показана разнонаправленность изменений активности 5'-нуклеотидазы при иммуностимулирующих и иммуносупрессирующих воздействиях. При иммуностимуляции наблюдается снижение ферментативной активности, при иммуносупрессии – увеличение активности 5'-нуклеотидаз.

#### **2.4.3. Применение иммунологических методов при изучении иммунозащитных реакций у рыб и беспозвоночных животных**

Показано, что врожденный иммунитет млекопитающих во многом соответствует таковому у низших позвоночных и беспозвоночных животных и представляет собой совокупность реакций неспецифической антимикробной защиты, которая действует практически без латентного периода, с высокой эффективностью и избирательностью распознавания «своего» и «чужого». Антимикробные белки фагоцитов, гемоцитов и жидких сред организмов являются физиологически активными веществами, участвующими в реализации и обеспечении взаимодействия защитных реакций при фагоцитозе, воспалении и стрессе. В соответствии с современными взглядами, к фагоцитам животных относятся нейтрофилы, эозинофилы, моноциты и их тканевые формы (макрофаги, купферовы клетки, дендритные клетки и т. д.). Эти клетки объединены в единый функциональный тип благодаря наличию у них ряда общих структурно-метаболических свойств и стереотипности поведения в фагоцитарном процессе. Биохимическая специализация фагоцитов заключается в присутствии у них развитого лизосомального (гранулярного) аппарата, где депонируются физиологически активные вещества антибиотического действия, среди которых ведущую роль в уничтожении микроорганизмов играет группа катионных белков, таких как миелопероксидаза, лактоферрин, эластаза, катепсин G, лизоцим, дефенсины и др. Катионные полипептиды, которые

осуществляют первичную защиту животных от инфекций и ухудшения условий среды обитания, представлены в природе от простейших до человека. При ухудшении условий среды обитания и при атаке чужеродных агентов, как в полостных жидкостях беспозвоночных животных, так и в сыворотке крови позвоночных происходит резкое нарастание фагоцитирующих клеток и, как следствие, антимикробных белков и катионных полипептидов, которые осуществляют нейтрализацию стресса или гибель внедрившихся чужеродных агентов. Исследование динамики реакций врожденного иммунитета у водных животных, в частности определение концентрации гемоцитов и лизоцима, обнаружение новых белков в сыворотке и полостных жидкостях, сравнение этих параметров с нормой, позволяет достоверно обнаруживать изменение условий среды обитания или появление заболеваний.

В качестве наиболее часто используемых тест-объектов можно назвать радужную форель (*Oncorhynchus mykiss*), у которой исследуют сывороточный лизоцим – фактор неспецифического иммунитета рыб (определяют его концентрацию и сравнивают концентрацию фермента в контрольных и опытных группах); моллюсков (мидия *Mytilus edulis*) – у них исследуют гемолимфу и взвесь клеток печени; иглокожих (морская звезда *Asterias rubens*) и некоторых ракообразных, у которых исследуют полостную жидкость.

#### **2.5. Морфологические методы**

Морфологические изменения, как правило, сопутствуют достаточно длительному воздействию загрязнителей на экосистемы и наблюдаются, в первую очередь, у организмов, наиболее чувствительных к данному виду загрязняющих веществ [Биоиндикация радиоактивных загрязнений, 1999].

##### **2.5.1. Флуктуирующая асимметрия**

Флуктуирующей асимметрией называют небольшие ненаправленные различия между правой и левой сторонами различных морфологических структур, в норме обладающих билатеральной симметрией. Такие различия являются результатом случайных событий в развитии организма. При нормальных условиях развитие защищено от таких случайностей и асимметрия минимальна. При стрессе эффективность защитных механизмов снижается, что приводит к повышению уровня асимметрии. Например, исследуется разница между количественными

признаками (числом шипиков, члеников, пятен, жилок, и т. п.) на правой и левой половине тела у животных, взятых с загрязненных и чистых (контрольных) территорий. При анализе асимметрии широко используются стандартные статистические методы.

#### **2.5.2. Фенодевианты**

Фенодевиантами называются фенотипы – варианты проявления признака, отличающиеся от условно нормального, обычно встречающегося в природе. Их появление обычно является результатом значительных нарушений развития. Например, загрязнение радионуклидами и тяжелыми металлами увеличивает число соцветий с малым числом язычковых цветков у поповника обыкновенного (Смуров и др, 1972). Частота встречаемости отклоняющихся от нормы фенотипов в популяции служит показателем эффективности гомеостаза развития. При анализе фенодевиант также широко используются статистические методы.

#### **2.5.3. Фрактал-анализ**

Фрактал-анализ дает возможность с помощью определенного математического аппарата исследовать нарушения в сложных процессах формообразования, закономерности которых в течении всего периода жизни остаются постоянными, т. е. могут быть описаны одной и той же системой уравнений. Например, расположение колец на чешуе рыб вдоль продольной оси представляет собой сложную волновую структуру, фрактал-коэффициент которой должен уменьшаться при усилении стрессовых воздействий на объект исследования.

### **2.6. Патологоанатомические и гистологические методы**

#### **2.6.1. Общая анатомия и гистология внутренних органов**

Гистологическое исследование внутренних органов является хорошим методом для обнаружения влияния сильных токсических агентов, при воздействии которых происходят серьезные перестройки в структуре и функции клеток, которые могут быть зарегистрированы на тканевом уровне. Крайними вариантами подобных перестроек могут явиться злокачественный рост, дегенеративные изменения или появление некротических очагов – отмирание клеток.

#### **2.6.2. Гистология репродуктивной системы**

Отдельно следует отметить важность изучения репродуктивной системы, любые изменения которой непосредственно связаны с жизненно важными параметрами популяций. Репродуктивная

система очень чувствительна к стрессовым воздействиям, и любое нарушение развития половых клеток и гонад можно рассматривать как сигнал о наличии неблагоприятных изменений. Особенно широко эти методы используются для оценки последствий различных видов стрессового воздействия в отношении рыб.

#### **2.7. Токсикологические методы**

Токсикологические методы подразумевают оценку токсичных свойств веществ с использованием модельных живых систем [Филенко, 1988; Федоров, Капков, 2000]. Оценка токсичности производится в лабораторных условиях для целей нормирования, токсикологического контроля, анализа общих закономерностей действий токсических веществ и т. п. Конечной целью токсикологического контроля является определение действия токсических веществ на популяции и целые экосистемы, хотя при этом отдельные особи, используемые в токсикологических исследованиях, представляют собой, естественно, лишь элементы экосистем. Поэтому общим показателям роста, выживаемости, плодовитости и качества потомства в таких исследованиях отводится роль основных. В качестве тест-систем используют обычно культуры водных организмов: ракообразных (дафнии), водорослей или бактерий. Эти методы не требуют сложного оборудования, могут быть стандартизованы, но они достаточно продолжительны (до нескольких недель). В последнее время при сохранении определяющей роли основных показателей все чаще при токсикологических исследованиях применяют показатели тонких нарушений в клетках и тканях, получаемые различными биохимическими, биофизическими и другими методами исследования.

#### **2.8. Эмбриологические методы**

Эмбриологические методы диагностики базируются на том обстоятельстве, что наиболее уязвимыми к воздействию внешних факторов являются ранние стадии развития многоклеточных организмов. На стадии дробления и на стадии формирования зародышевых органов и тканей даже незначительные воздействия, как правило, приводят к видимым уродствам на более поздних стадиях или даже гибели зародышей. В качестве тест-объектов обычно используют быстро развивающихся и дающих многочисленное потомство животных (рыбы, моллюски, земноводные, насекомые). При выборе объекта учитывают легкость

культивирования.

Эмбриологические методы могут служить очень тонким индикатором для диагностики, в том числе и для количественных оценок состояния среды [Пространственно-временная организация онтогенеза, 1998].

### **2.9. Паразитологические методы**

Биоразнообразие симбионтов (паразитов, комменсалов, мутуалистов), как правило, значительно превышает разнообразие их хозяев [Догель, 1962; Беклемишев, 1970]. Так, на Большом Барьерном рифе водится около 2000 видов рыб, а их паразитофауна представлена более чем 20 000 видов; три вида австралийских промысловых креветок в качестве симбионтов имеют 38 видов организмов из разных систематических групп. Помимо уточнения оценки биоразнообразия по числу видов, учет симбионтов позволяет получать достоверную информацию о качестве среды, так как степень интенсивности инвазии (относительное количество хозяев, имеющих симбионтов) и экстенсивность инвазии (среднее количество симбионтов на хозяине) напрямую зависит от условий, в которых находится популяция хозяев [Кеннеди, 1978]. Многие симбионты более чувствительны к изменениям внешней среды, в частности симбионты водных организмов – к загрязнению и опреснению [Лыскин, Бритаев, Смуров, 2000], а симбионты наземных организмов – к радионуклидам [Пельгунов, Ларченко, 1999]. При оценке разнообразия фауны симбионтов и паразитофауны, в частности, широко используют статистические методы [Смуров, Полищук, 1989; Бугмырин, 2000]. Учет симбиотических, в том числе и паразитических, организмов значительно увеличивает достоверность оценок биоразнообразия, позволяет более точно оценить характер динамических процессов в экосистемах и может быть рекомендован в качестве обязательной части исследования биоразнообразия.

### **2.10. Популяционные и экосистемные методы**

Для целей диагностики и мониторинга среды обитания, в качестве популяционных и экосистемных методов, определяют такие показатели, как численность и биомасса отдельных видов, возрастной и половой состав популяций, пространственное размещение отдельных компонентов биологических сообществ, видовой состав и видовое разнообразие сообществ. Иногда ограничиваются определением соотношения численностей или биомасс различных

таксономически или функционально близких групп видов в сообществах (например, отношение суммарной численности планктонных ракообразных к численности коловраток, соотношение обилия беспозвоночных хищников и детритофагов в почве).

При анализе численности, биомассы, возрастного и полового состава, а также пространственного размещения для целей биодиагностики и мониторинга часто используют виды, чувствительные к воздействию – виды-биоиндикаторы. Показатели, получаемые в результате обследования нарушенных или загрязненных территорий, сравнивают с эталонными для данных видов, полученными на чистых и ненарушенных (заповедных) территориях. При анализе широко используются стандартные статистические методы [Смуров, Полищук, 1989]. Надо отметить, что для получения более достоверных долгосрочных прогнозов необходимо наряду с видами-индикаторами отслеживать и изменения, происходящие в популяциях устойчивых видов, способных выдерживать различные дозы воздействий в течение длительного времени. Показатели структуры сообществ, применяемые для целей биодиагностики и рассматриваемые ниже, имеют перед популяционными ряд преимуществ. Эти преимущества связаны, прежде всего, с возможностями получения быстрой и достаточно точной интегральной оценки «здоровья» среды, а также с возможностью, в ряде случаев, диагностировать причины изменений, происходящих в экосистемах [Смуров, 2001].

### **ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ**

Видовое разнообразие (ВР) – одна из важнейших характеристик сообщества, отражающая сложность его видовой структуры. До недавнего времени считалось, что ВР как характеристика структурной сложности связано с устойчивостью биоценоза и может отражать степень его нарушенности, обеспеченность энергией, степень стабильности среды и др. [Пианка, 1981; Одум, 1986]. Однако накопленный за последние 30 лет фактический материал свидетельствует о том, что прямой связи между сложностью (разнообразием) и устойчивостью сообществ может и не быть [Бигон и др., 1989]. Во всяком случае, уменьшение ВР данного сообщества свидетельствует об упрощении его видовой структуры и о нарушении соотношений между видами по обилию, поскольку ВР включает в себя два компонента – видовое богатство (насыщенность сообщества видами) и выравненность видовой структуры (степень



равномерности распределения видов по обилию). Количественными мерами ВР являются различные индексы ВР.

Существует множество (более 30) различных индексов для измерения тех или иных аспектов ВР. Здесь мы приводим лишь наиболее хорошо зарекомендовавшие себя на практике и принятые в качестве нормативных показателей индексы в системах природоохранной службы ряда государств. При вычислении индексов используется число видов в выборке  $W$ , величины их обилия  $N_i$  (численности, биомассы или другие меры обилия) и суммарное обилие  $N = \sum N_i$ .

Простейшим показателем видового богатства является общее число найденных видов ( $W$ ). Однако этот показатель зависит от объема выборки и общего числа учтенных организмов ( $N$ ), что делает его мало пригодным в качестве индекса ВР. Поэтому обычно каким-либо образом нормируют число видов по числу особей в сообществе (в выборке). Это обстоятельство учитывают:

Индекс Менхиника [Menhinick, 1964]:  $I = W / \sqrt{N}$ ;

Индекс Маргалефа [Margalef, 1951]:  $I = (W - 1) / \log_2 N$ .

Значения обоих индексов возрастают с ростом числа видов в выборке. Надо подчеркнуть, что  $N$  – это именно число особей, подсчитанное при анализе пробы, а не общая численность, рассчитанная на единицу площади или объема, т. е. не то число, которое обычно приводят в отчетах или статьях, посвященных описанию сообществ и их динамике.

К индексам, учитывающим оба компонента ВР – как число видов, так и характер их распределения по обилию (выравненность), относятся индекс Симпсона и индекс Шеннона – Уиверра:

Индекс Симпсона [Simpson, 1949]:

$$L = I - \sum_i \frac{W \cdot N_i \cdot (N_i - 1)}{N \cdot (N - 1)}.$$

Индекс Шеннона [Shannon, 1949; Margalef, 1968]:

$$H = - \sum_i \frac{W}{N} \cdot \log_2 \left( \frac{N_i}{N} \right),$$

где  $N_i$  – обилие  $i$ -го вида;  $N$  – суммарное обилие всех  $W$  видов.

Индекс Симпсона более чувствителен к изменению обилия самых

массовых видов, индекс Шеннона – напротив, к изменениям в обилии редких видов. Поэтому первый предпочтительнее, если исследователя, в первую очередь, интересует характеристика сообщества по доминирующей группе видов. Поэтому его относят к числу так наз. индексов доминирования [Мэггарран, 1992]. Среди последних, по-видимому, практически наиболее удобен обратный индекс Бергера – Паркера, который представляет собой отношение суммарного обилия видов в сообществе к обилию наиболее многочисленного вида [Berger, Parker, 1970]:  $I_{BP} = N / N_{\max}$ .

Индекс Шеннона пользуется неоправданно широкой популярностью, хотя он не имеет каких-либо преимуществ (в особенности при использовании для анализа данных экологического мониторинга) по сравнению с другими интегральными характеристиками сообществ [Воробейчик и др., 1994; Мэггарран, 1992].

#### МОДЕЛИ РАНГОВЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ

В любом сообществе есть виды более обильные и более редкие, причем обильных обычно меньше, чем редких. Ранговым распределением (РР) называется распределение видов (или других групп) по обилию, где виды ранжированы по мере убывания их обилия. Вид РР представляет собой эмпирический закон, отвечающий природе изучаемого экологического объекта. Для объяснения распределений обилия, наблюдаемых в природе, предложено несколько (в настоящее время – более 10) моделей, основанных на различных предпосылках. Эти модели отражают гипотетические представления их авторов о процессах формирования данной видовой структуры, то есть о причинах наблюдаемого соотношения видов. РР могут служить удобным «инструментом» для сравнительного анализа состояния сообществ. Каждой теоретической модели соответствует определенная форма кривой РР и, соответственно, определенный тип видовой структуры. Разные совокупности видов порождают и разные кривые РР. Сравнивая эти кривые, можно зафиксировать изменения видовой структуры. Непосредственным объектом анализа может быть форма РР или при неизменной общей форме – количественные значения его параметров. Форма РР может характеризовать тип сообщества, сезонные изменения и стадию сукцессии, степень нарушенности среды обитания. В нормальных условиях параметры РР менее лабильны, чем иные характеристики сообщества, например число

видов, численность или биомасса. Однако иногда удается выявить сдвиги в видовой структуре раньше (или при меньших концентрациях загрязнителя), чем по численности или числу видов. Конечно, предварительно нужно установить форму и пределы изменчивости РР для ненарушенных сообществ.

Подробные описания наиболее популярных моделей РР приведены в разделе I. Биологическое разнообразие и методы его оценки а также в книге [Э. Мэггаран, 1992] «Экологическое разнообразие и его измерение».

Здесь мы лишь упомянем некоторые из них. Эти модели просты, и часто вполне удовлетворительно описывают различные типы ранговых распределений в природных сообществах. Следует, однако, оговориться, что в подавляющем большинстве случаев предметом исследования в работах, в которых были использованы ранговые распределения, были не сообщества (в том смысле, который вкладывал К. Мебиус в термин «биоценоз»), а группы видов, сходные либо по их образу жизни (например, фитопланктон, зоопланктон), либо по таксономической принадлежности («сообщество» птиц или жуужелиц в какой-либо экосистеме), либо по принадлежности к одной и той же жизненной форме (деревья в конкретном лесу).

#### МОДЕЛЬ «РАЗЛОМАННОГО СТЕРЖНЯ» (вариант 1)

Модель «разломанного стержня» («Broken-stick model») предложена Р. Макартуром [McArthur, 1957]. Она основана на следующих предпосылках: W видов случайно делят среду между собой так, что занимают не перекрывающиеся, но тесно прилегающие друг к другу экологические ниши. Обилие каждого вида  $N_i$  пропорционально ширине его ниши. Если среду представить в виде отрезка единичной длины, на долю каждого вида выпадет один из W сегментов этого отрезка, разделенного случайно в W-1 точках. Так должны быть распределены по длине кусочки совершенно однородной стеклянной палочки, разбившейся при падении на пол – отсюда название модели. Тогда ожидаемая доля i-го вида в сообществе равна:

$$N_i = \frac{1}{W} \sum_{k=1}^W \frac{1}{k} \cdot \frac{1}{W}$$

График РР может быть приблизительно представлен прямой в

координатах «обилие – логарифм ранга». Угол наклона прямой определяется только общим числом видов W (и поэтому сильно зависит от объема выборки). Других параметров модель не содержит.

#### МОДЕЛЬ «РАЗЛОМАННОГО СТЕРЖНЯ» (ВАРИАНТ 2)

Также предложена Р. Макартуром. Представляет собой модификацию описанной выше модели для случая частично перекрывающихся экологических ниш видов при полностью используемой среде (без промежутков между нишами. Ожидаемая доля обилия i-го вида равна:

$$N_i = (\sqrt{W_{(i+1)}} - \sqrt{W_i}) / \sqrt{W}.$$

График представляет собой вогнутую кривую в координатах «ранг – логарифм обилия, форма которой зависит только от общего числа видов W (т. е. также определяется в значительной мере объемом выборки, а не особенностями экологических отношений видов в «сообществе»). Других параметров модель не содержит.

#### МОДЕЛЬ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ РЯДОВ

Впервые предложена Й. Мотомурой (1932). Экологическая интерпретация этой модели основана на гипотезе «преимущественного захвата ниш» [Уиттекер, 1980]: первый вид – доминант занимает k-ую долю общего количества ресурсов, второй вид – k-ую долю ресурсов, не занятых первым видом, и так далее. Обилие вида пропорционально доле ресурсов, доставшихся ему. Модель приводит к более неравномерному распределению обилия видов, чем модель «разломанного стержня» Мак Артура. Распределение обилия видов образует геометрическую прогрессию, где численность i-го вида равна:

$$N_i = K \cdot Z^{i-1}.$$

График представляет собой прямую линию в координатах «логарифм обилия – ранг вида». Модель содержит два параметра: K – обилие 1-го, наиболее обильного вида; и Z – доля обилия i-го вида от обилия предыдущего. Модель приводит к более неравномерному распределению обилия видов, чем модель «разломанного стержня» Макартира. Параметр Z модели отражает степень выравниваемости видовой структуры и может служить индексом видовой разнообразия.

#### ГИПЕРБОЛИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Предложена А. П. Левичем (1977). Теоретически выводится из модели структуры сообщества, лимитированного потребляемыми

ресурсами, при логарифмическом распределении потребностей отдельных видов [Левич, 1980]. Приводит к более неравномерному распределению обилия, чем предыдущие модели. По сравнению с моделью Мотомуры, гиперболическая модель лучше описывает более сложные, «целостные» сообщества, выборки большего объема или усредненные по времени или пространству данные. Ожидаемая доля обилия  $i$ -го вида:

$$N_i = K \cdot i^{-b}.$$

График РР представляет собой прямую в координатах «логарифм обилия – логарифм ранга». Модель содержит два параметра:  $K$  – обилие первого вида;  $b$  – мера выравниваемости видов по обилию. Интерпретация модели аналогична модели геометрических рядов, однако, согласно гиперболической модели, обилия первых видов убывают более резко, а обилия редких видов – более плавно (первая предполагает линейную, а вторая – логарифмическую зависимость потребности в лимитирующих факторах от ранга). По сравнению с моделью Мотомуры, гиперболическая модель лучше описывает более сложные, «целостные» сообщества, выборки большего объема или усредненные по времени или пространству данные. Параметр  $b$  модели также аналогичен по смыслу параметру  $Z$  предыдущей модели и также может применяться как индекс видовой разнообразия.

#### ПРОЦЕДУРЫ ОЦЕНКИ МОДЕЛЕЙ

Соответствие каждой теоретической модели рангового распределения реальным данным оценивается по двум критериям, взаимно дополняющим друг друга.

1. Квадрат коэффициента линейной корреляции между реальными и теоретическими значениями обилия (% общей дисперсии, объясненной моделью). Чем ближе его величина к 100%, тем лучше соответствие модели.

2. Сумма квадратов отклонений реальных значений от модельных. Чем меньше эта величина, тем лучше соответствие модели. В случае, когда качество аппроксимации двумя (или более) моделями приблизительно одинаково по обоим указанным критериям, можно использовать любую из них.

#### ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ МОДЕЛЕЙ И ИХ ОШИБОК

Оба варианта моделей Макртура являются беспараметрическими. Для оценки параметров двух других моделей при расчетах без применения персонального компьютера используется процедура

приведения их к линейному виду:

$\log N_i = \log K + (i-1) \cdot \log z$  – для модели геометрических рядов;

$\log N_i = \log K - b \cdot \log i$  – для гиперболической модели,

где  $N_i$  – относительное обилие вида с рангом  $i$ ;  $K$ ,  $z$ ,  $b$  – параметры.

После линеаризации оценка параметров и их стандартных ошибок проводится методом наименьших квадратов для линейной регрессии (см. например, [Дрейпер, Смит, 1986]). Необходимо различать ошибки параметров данной линии регрессии, о которых шла речь выше (связанные с качеством аппроксимации данного набора чисел), и ошибки, связанные с выборочными флуктуациями (различия между разными пробами, ограниченный объем выборок, погрешности в определении численностей и пр.). Для учета таких ошибок рекомендуется обрабатывать данные в нескольких параллельных пробах. При этом погрешности в параметрах ранговых распределений обычно бывают меньше, чем погрешность иных характеристик сообщества (таких, например, как общая численность, биомасса или число видов).

При наличии компьютера, имеющего соответствующее программное обеспечение, более корректно определять параметры ранговых распределений методами нелинейного оценивания и при этом, в отличие от традиционного подхода, в качестве независимой переменной лучше рассматривать обилие вида, а в качестве зависимой – его ранг. Следует также заметить, что, независимо от типа распределения видов по обилию в любой конкретной пробе, такое распределение обязательно имеет «хвост», образованный редкими видами, представленными в пробе единичными особями. Их попадание в пробу следует рассматривать, как совершенно случайное, а поэтому оно скорее всего должно подчиняться распределению Пуассона. С точки зрения статистики, вопрос, как отличить редкие виды (по отношению к которым ранжировка по обилию вряд ли имеет экологический смысл) от «нередких», является весьма не простым и, во всяком случае, для его решения нельзя предложить какой-либо рецепт, пригодный на все случаи жизни.

За последние 30 лет в отношении экологов к ранговым распределениям произошла определенная «переоценка ценностей». Вообще говоря, серьезная критика в адрес этого подхода высказывалась с самого начала их внедрения в практику экологических исследований. В частности, в ответ на такую критику

модели разломанного стержня со стороны Е. Пиелу еще в 1966 году Р. Макатур признал, что «модель служит грубым приближением экологии сообществ, которой нужно позволить умереть естественным путем» (цит. по: [Левич, 1980]). Теперь, почти 40 лет спустя мы, по-видимому, являемся свидетелями этого умирания. Характерно, что в одной из последних монографий, посвященных экологии сообществ [Mogin, 1999], из более чем 400 страниц ранговым распределениям посвящено всего 2. Автор подчеркивает, что сделал это главным образом из уважения к исторически сложившимся традициям, а вовсе не потому, что применение этих распределений при изучении сообществ дает какие-либо полезные результаты.

### ABC-МЕТОД

Метод сопоставления численности и биомассы (Abundance – Biomass Comparison, ABC) предложен Р. Варвик [Warwick, 1986, 1987] для индикации нарушений в структуре сообщества. В стабильных зрелых сообществах обычно преобладают сравнительно крупные виды животных с «медленной» динамикой (К-стратегии), тогда как в нарушенных сообществах, в нестабильной среде, доминируют, как правило, более мелкие формы с высокой скоростью размножения, с выраженной способностью к колонизации, с высокой, но изменчивой численностью («пионеры», или г-стратегии). На этом и основан ABC-метод сопоставления кривых. По оси X откладываются (в логарифмической шкале) ранги (номера) видов в порядке уменьшения численности (биомассы), а по оси Y – соответствующий накопленный процент численности (биомассы) сообщества. В стабильных ненарушенных сообществах кривая для численности лежит ниже кривой для биомассы, в сильно нарушенных сообществах – выше. Состояния неустойчивого равновесия или восстановления сообществ после стресса, когда происходит перестройка размерной структуры, дают приблизительно совпадающие или пересекающиеся кривые.

В дополнение к графической информации Мейр и Деро [Meire, Dereu, 1990] предложили цифровой индекс:

$$ABC = \sum (B_i - N_i)/W,$$

где  $B_i$  и  $N_i$  – накопленные % биомассы и численности  $i$  первых по порядку видов, а  $W$  – общее число видов. Положительные значения индекса соответствуют ненарушенным, отрицательные – нарушенным сообществам. Этот индекс является весьма

чувствительным индикатором естественных нарушений среды обитания и антропогенных стрессов (загрязнения, заморы, дампинг грунта и т. п.). Считается, что он может быть полезен при мониторинге восстановления сообществ после катастрофических загрязнений или стрессового влияния.

Преимущества метода:

- отражает изменения в структуре сообществ более быстро и четко, чем методы, основанные на консервативных показателях – видовом богатстве и разнообразии;
- прост; не требует детального изучения биологии конкретных видов;
- для анализа достаточно 10–15 массовых видов, что исключает необходимость в кропотливых таксономических исследованиях.

Отметим, что метод следует с осторожностью применять в ситуациях, когда в норме преобладают мелкие организмы с высокой, но изменчивой численностью, а также в районах с постоянным стрессовым воздействием среды. При использовании метода следует принимать во внимание сезонные эффекты, связанные с колебаниями численности молоди некоторых видов; существенное значение имеют предельные размеры организмов, включаемых в рассмотрение (например, совместное рассмотрение микро- и макроорганизмов может привести к не интерпретируемым результатам).

Рекомендуется:

- 1) использовать для контроля одно или несколько предварительно выбранных «эталонных» сообществ;
- 2) подбирать такие группы организмов, средние размеры и обилие которых наиболее реально отражают функциональное состояние биоты на минимальных площадях, что позволяет существенно снизить затраты на проведение работ.

### Глава 3. Геоинформационные системы – интегрирующее ядро мониторинговой системы биоразнообразия

Цель формирования и ведения мониторинговой системы, как это определяется в документе «Национальная стратегия и План действий по сохранению биоразнообразия России, 2001», прежде всего связана с инвентаризацией биоразнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, инвентаризацией почв, а также с выявлением и оценкой состояния особо ценных,

редких и находящихся под угрозой исчезновения объектов биоразнообразия, и в первую очередь в регионах с высокой степенью деградации экосистем для последующих управленческих воздействий на природные, политические, социальные и экономические механизмы, позволяющие обеспечить сохранение биоразнообразия на Земле. Система мониторинга не должна ограничиваться только собственно вопросами биоразнообразия (это не изолированная система). Более того, можно говорить о том, что мониторинговая система сможет дать основу для научного и практического воплощения концепции «устойчивого развития» территорий и, в ее рамках, обеспечения сохранения биоразнообразия [Тикунов, Цапук, 1999].

Вначале обратимся к определению географических информационных систем (ГИС). Согласно одному из них, это «интерактивные системы, способные реализовать сбор, систематизацию, хранение, обработку, оценку, отображение и распространение данных, а также получения на их основе новой информации и знаний о пространственно-временных явлениях» [Тикунов, 1989]. Легко заметить, что геоинформационные системы по своим функциям могут служить основой для создания систем мониторинга биоразнообразия. В задачи информационного обеспечения на основе ГИС должно входить: определение и оценка биоразнообразия; разработка рекомендаций по социально-экономическому развитию территорий с учетом экологических возможностей территории, в частности сохранения биоразнообразия; разработка рекомендаций по сохранению биоразнообразия и др.

Информационное обеспечение сохранения биоразнообразия предполагает следующее:

- анализ существующих источников информации и создание на их основе оптимальной, с точки зрения ее пользователей, мониторинговой структуры;
- анализ и интегрирование различных типов данных – литературных, статистических, картографических, аэро-, космических и др.;
- сбор данных на локальном, региональном, федеральном и глобальном уровне по всем направлениям, имеющим отношение к биоразнообразию и их упорядочение в виде гипермедийной структуры;

- аккумуляцию сведений отраслевых подсистем биоресурсов (земельных, лесных, водных и др.);
- систематизацию, хранение и защиту данных от несанкционированных доступов;
- поддержание данных на современном уровне (их актуализацию) и организацию системы информационного мониторинга;
- решение организационных задач по оптимизации информационных потоков по вертикали (с глобального и федерального уровней на региональный и локальный и наоборот) и горизонтали (обмен данными между субрегионами);
- контроль за функционированием информационных потоков;
- математическую обработку данных и моделирование на их основе;
- получение интегральных оценочных характеристик территории и прогнозов по сохранению биоразнообразия;
- визуализацию исходных данных, результатов их обработки и пространственного представления с использованием всего современного спектра средств;
- создание баз знаний и экспертных систем, ориентированных на сохранение биоразнообразия;
- нахождение зависимостей между различными экологическими, экономическими, социальными и другими переменными, помогающих формировать политику устойчивого развития региона; создание систем по поддержке принятия решений;
- подключение к национальным и международным компьютерным сетям;
- поддержание технического, программного и организационного обеспечения на современном уровне;
- открытость системы для ее дополнений и модификаций;
- составление всевозможных докладов, сводок, отчетов и графической документации для специалистов, руководящих работников и представителей общественности;
- организацию обучения практическому использованию системы информационного обеспечения лиц, принимающих решения;
- подготовку и переподготовку специалистов по биоразнообразию в рассматриваемой области.

Мониторинговую систему целесообразно создавать как иерархически организованную, гипермедийную, представляющую комплексную информацию об экологических проблемах сохранения биологического разнообразия и о самом биоразнообразии разных уровней (разнообразие видов, разнообразие сообществ и экосистем), отнесенную к планетарному, субпланетарному, федеральному, региональному, районному и локальному уровням. Основные блоки системы представлены на рис. 3.1.

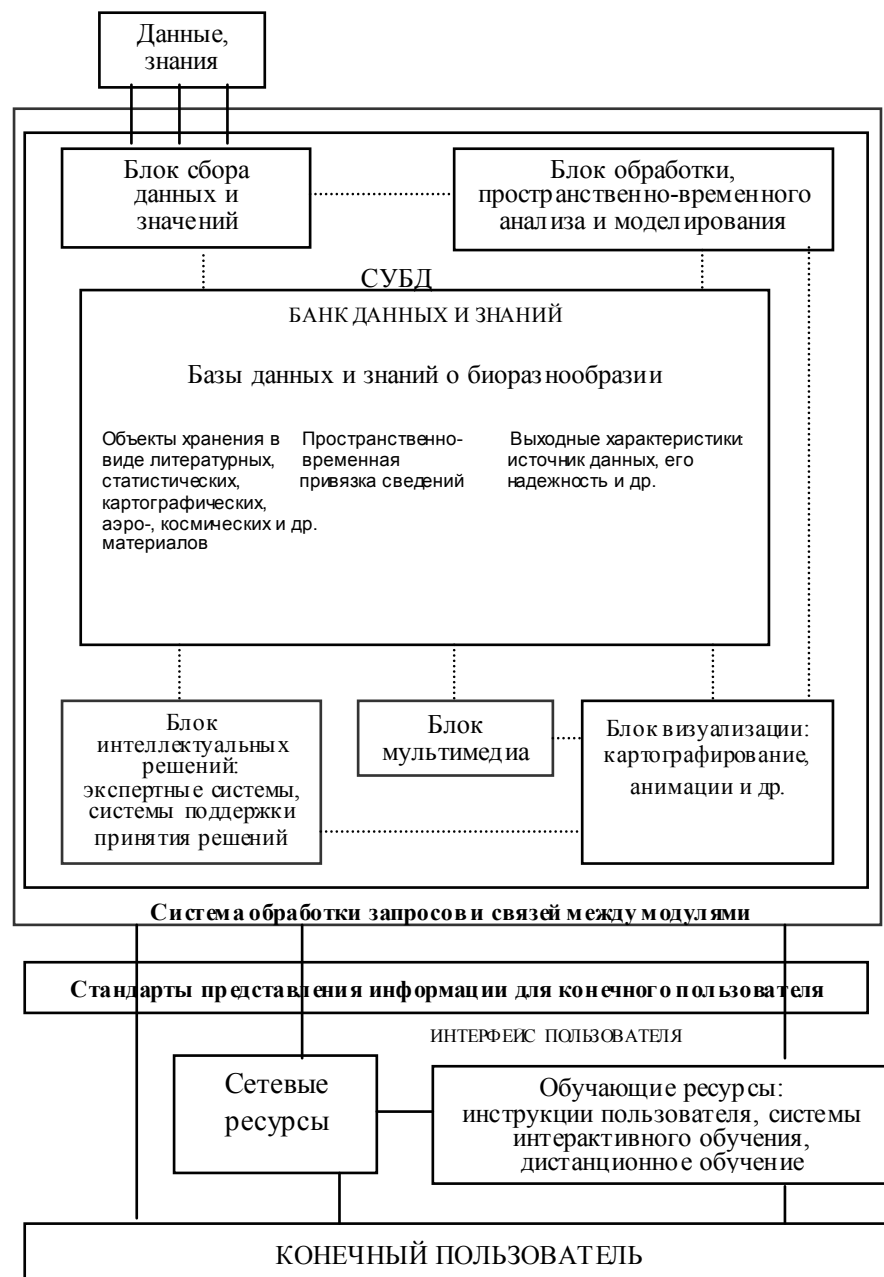


Рис. 3.1.

Таким образом, основными блоками мониторинговой системы должны быть прежде всего **банк данных и знаний**. Банк данных и знаний может включать в себя целый набор разнообразных баз, находящийся под управлением системы управления базами данных (СУБД).

**Блок сбора данных** призван обеспечить получение содержательных сведений (литературных, статистических, картографических, аэро-, космических и др.) с их пространственно-временной привязкой и выходными характеристиками. Здесь важно отметить, что территориальная упорядоченность сведений важна не только с точки зрения унификации их сбора, но и установления оптимального соответствия размерам исследуемых систем. Это же справедливо и для временного аспекта. С целью изучения пространственно-временных аспектов развития географических систем важна организация данных с показом ретроспективы и прогноза развития этих систем. В специальной базе данных должны быть упорядочены сведения о временных рядах, их согласованности между собой. При этом не везде требуется одинаковая периодичность и единовременность сбора сведений, поскольку известно, что одни показатели по сравнению с другими могут быть намного более динамичными. С нашей точки зрения следует использовать опыт GRID UNEP по сведению разнородных по территориальному охвату, достоверности, точности, содержательной ориентации и т. д. данных в единую систему. Основой такой интеграции может стать картографическая инвентаризация материалов и создание специальной серии карт или атласа тематических электронных карт на территорию региона и его частей. Особое внимание следует уделять возможности получения ранее накопленных сведений и знаний о биоразнообразии и налаживании системы их регулярного пополнения.

**Блок обработки, пространственно-временного анализа и моделирования.** В пределах данного блока могут реализоваться все методы пространственно-временных исследований: описательные, картографические, математические, дистанционные, ландшафтно-геохимические, геофизические и др., причем в разных их сочетаниях [Дьяконов, Касимов, Тикунов, 1996]. В геоинформационном плане это могут быть как простые перекодировки данных с целью обеспечения функционирования техники, или приведения данных к

сопоставимому виду, восстановления пропущенных значений во временных рядах и др., так и синтезирование различных показателей, например для получения интегральных оценок состояния природной среды, типов и степени антропогенного воздействия на природу и др. (более подробно см.: [Тикунов, 1997]. В этих случаях блок моделирования становится далеко не тривиальным и требующим привлечения различных видов моделирования, например, математико-статистического, имитационного, оптимизационного, математико-картографического и т. д. [Жуков, Сербенюк, Тикунов, 1980; Тикунов, 1997]. Расчет по соответствующим программам предполагает содержательную оценку получаемых результатов, то есть специальных географических знаний.

**Блок визуализации.** Возможна разнообразная форма выдачи материала в рамках мониторинговой системы потребителю: в виде распечаток на бумаге, таблиц, сводок, выборок, файлов на машинных носителях, а может быть, в виде схемы или карты. В последнем случае мы получаем одно из основных, традиционных средств исследования территориальных аспектов биоразнообразия. В этом случае требуется учет оптимальности выбора способов картографического изображения явлений, оперативность получения материала, наглядность и способность технических средств к их графическому воспроизведению. Традиционно карты расчерчивались или печатались на бумаге. В последнее время наиболее широко, для оперативных целей, карты выводятся на экран дисплея. Это позволяет опробовать множество вариантов изменения содержания карт и способов их оформления. Но что особенно привлекательно, такая методика удобна для показа динамики явлений. Это могут быть картографические фильмы, когда одна карта, сменяя другую, помогает уяснить ход процесса. Это может быть и анимация знаков, например мигание или перемещение по экрану отдельных точек или знаков. Но чаще всего это характеристика пространственно-временного изменения явлений, например обезлесение Европейской части России за 300 лет в Атласной информационной системе «Устойчивое развитие России» [Rylsky, Tikunov, Yanvareva, 2001]. Современные атласные информационные системы содержат множество анимированных изображений. В таких системах оказываются полезными объемно-перспективные изображения и, прежде всего, трехмерные блок-

диаграммы, анаглифические изображения (отпечатанные взаимодополняющими цветами с параллактическим смещением, что позволяет, рассматривая их через очки-светофильтры, видеть изображение объемным) и стереокарты. Есть перспективы и у голографии, позволяющей воспроизводить объемные изображения, содержащиеся на голограммах – фоточувствительных пластинах, на которых зафиксированы изучаемые явления при интерференции волн. Из других нетрадиционных изображений достаточно широко распространены мысленные карты, карты предпочтений и анаморфозы. Особенно интенсивно стали создаваться и использоваться площадные анаморфозы – производные от традиционных карт изображения, на которых выравнивается некоторая плотность. На них площади территориальных единиц становятся пропорциональными величинам закладываемого в основу анаморфозы показателя. При этом на изображениях по возможности сохраняется взаимное расположение территориальных единиц и их форма. В качестве примера приведем две площадные анаморфозы стран мира (рис. 3.2 и 3.3), показывающие видовое разнообразие и количество исчезнувших видов млекопитающих. На рис. 3.4 показана объемная анаморфоза, совмещающая в себе две площадных. Для создания анаморфозы использовались исходные материалы, предоставленные В.М. Нероновым и подготовленные студентом географического факультета МГУ И. Шгайером, а для расчетов применялся алгоритм, описанный в книге [Гусейн-Заде, Тикунов, 1999].



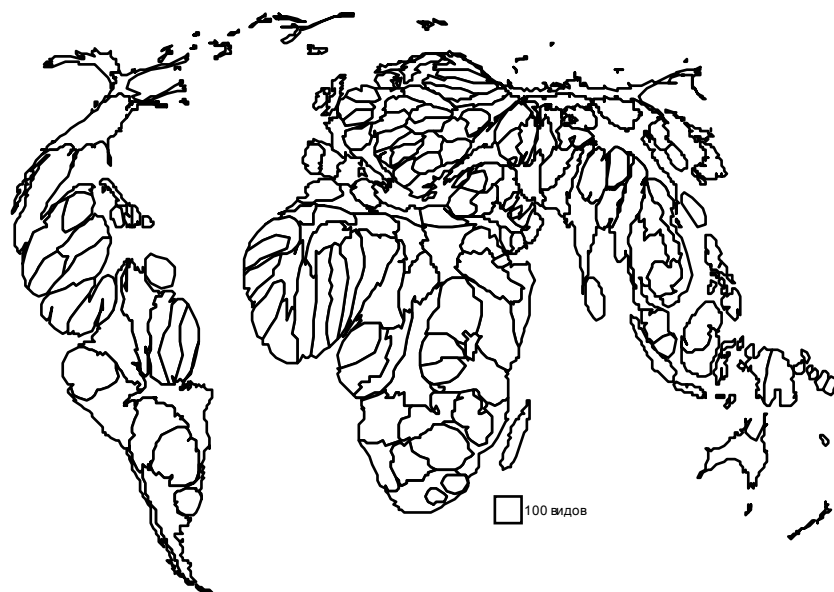


Рис. 3.2. Число видов млекопитающих по странам мира на 90-е годы XX столетия. Примечание: число видов отражает не только реальное состояние, но и различную степень изученности стран, связанную с реализацией региональных программ и т. д.

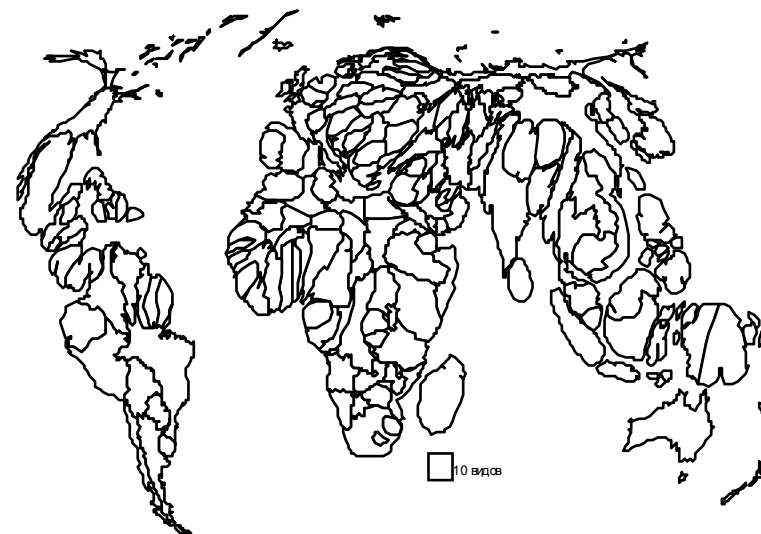
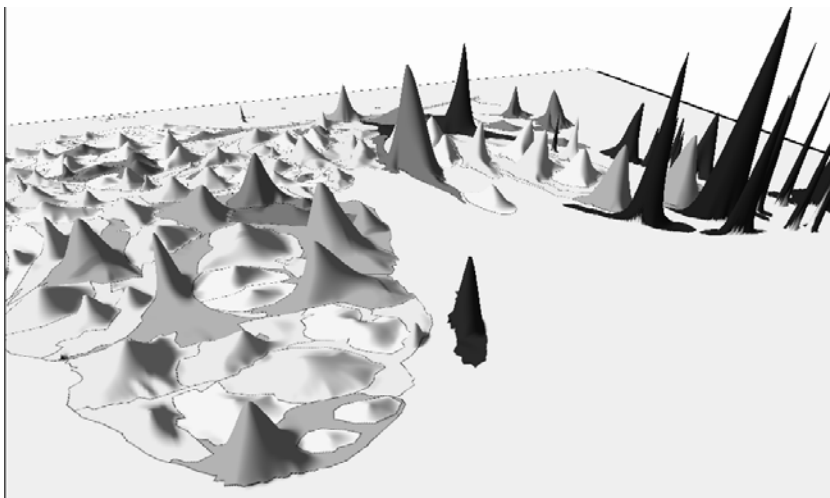


Рис. 3.3. Число исчезающих видов млекопитающих по странам мира на 90-е годы XX столетия. Примечание: число видов отражает не только реальное состояние, но и различную степень изученности стран, связанную с реализацией региональных программ и т. д.



*Рис. 3.4. Трехмерная анаморфоза, где на фоне числа видов млекопитающих по странам мира высотой пирамиды показана характеристика исчезающих видов на 90-е годы XX столетия*

Блок мультимедиа тесно связан с визуализацией, но она является лишь одним из средств мультимедиа. Технологии мультимедиа – это методы комплексного воздействия на различные органы чувств человека – зрение, слух, а в перспективе – обоняние и даже осязание (более подробно см.: [Тикунов, 1995]). В настоящее время это чаще всего применение реалистичных трехмерных изображений, снимков, дополняемое звуковым сопровождением в виде музыки или читаемого текста. Среды синхронизируются в пространстве, во времени и по отношению к специальному содержанию. Для тем по биоразнообразию можно использовать возможности совмещения фотографий, видеосъемок, анимаций, аудиозаписей и т. д. с картами ареалов, фотографиями и видеосъемками ландшафтов и местообитаний организмов. Хорошим примером такой мультимедийной научно-популярной продукции может служить компакт-диск «Красная книга России (животные)», выпущенный в 1995 году коллективом авторов, под общей редакцией академика В. Е. Соколова. Современные средства позволяют дополнять аудиовизуальную информацию и запахами, которые создаются специальными распылителями и достаточно быстро ликвидируются

мощными вентиляторами. Активно стала использоваться психология. Применяются технологии воздействия на все органы чувств человека, вплоть до гипноза, что показывает свою перспективность в системах тренинга, обучения и др. Возникла потребность в качественно новой технике и технологиях, и, будто в ответ, появились нейрокмпытеры.

Наконец, блок интеллектуальных решений позволяет получать многовариантные интегральные оценочные и прогнозные характеристики, а также сценарии развития ситуаций на основе экспертных систем. Эти системы способны производить логические цепочки на основе ранее полученных выводов, сравнивая знания с этими выводами, проверяя их логичность, уточняя и строя более тонкие конструкции. Если полученный результат будет явно противоречить здравому смыслу, то при алгоритмическом пути (путь через обычные вычисления, выполняемые по какому-либо алгоритму, стандартный термин в вычислительной математике, термин пояснения не требует *что это такое?*) это безразлично для ЭВМ, но в экспертной системе такое положение не может остаться незамеченным. Еще один характерный момент для экспертной системы. Так как правила, создаваемые одним ученым, чаще всего сильно отличаются от того, как это делает другой специалист, то экспертная система как бы становится «вторым я» того или иного ученого, копируя его стиль работы. Экспертные системы могут сильно отличаться своей конфигурацией в зависимости от целей их создания, имеющихся технических средств, объема данных и знаний. При этом важной является возможность комбинирования экспертных систем с математическими моделями, служащими для алгоритмических вычислений. Такие системы принято называть интегрированными. В качестве требуемого результата часто рассматриваются так называемые сценарии. Под термином «сценарий» понимают и возможные варианты развития событий, и возможные виды воздействия (предпосылки вариантов), и «качественное целевое представление о будущем», которое является эффективным инструментом подготовки информации для принятия стратегических решений. Ценность сценарного метода возрастает, когда вырабатывается целая система сценариев, отражающих все возможные события и виды воздействий. Еще только предстоит проанализировать пространственную компоненту на всех этапах принятия решений по сохранению биоразнообразия, но уже сегодня

ясно, что пространственные аспекты управления не отражены в достаточной степени во всех существующих сегодня теориях и подходах к принятию решений. Как нам кажется, сегодня в России наиболее важная функция систем поддержки принятия решений – это выявление и демонстрация самых острых проблем охраны биоразнообразия, а в последующем – создание системы принятия решений для обеспечения устойчивого развития позволит также обеспечить сохранение и восстановление биоразнообразия страны. Более подробно с блоками геоинформационных систем можно познакомиться в книге [Кошкарев, Тикунов, 1993].

#### Глава 4. Средства обеспечения мониторинга биоразнообразия

В данной главе мы обратимся к анализу средств обеспечения мониторинга. В чем же отличие выше рассмотренных методов от средств? Методы, с нашей точки зрения, должны отвечать на вопрос «Как достичь результата», а средства исследования определяют «С помощью чего» возможно его достижение [Тикунов, 1990]. Как писал академик Б. М. Кедров, метод науки – это общий способ достижения всестороннего отражения предмета исследования, раскрытия его сущности, познания его законов. Средствами же *реализации* методов могут быть, например, логические рассуждения, средства измерений по картам, вычислительные средства (прежде всего ЭВМ), техника для получения фотоизображений и т. д. Средства реализации методов разнообразны. При этом практически везде встречаются новые подходы и приемы. Например, даже в такой традиционной области, как географические описания, применяются средства электроники при логическом анализе сложных, неясных ситуаций – коллективные «мозговые атаки» и т. д. Основными слагаемыми геоинформационной мониторинговой системы являются инструментальная (аппаратная) база, программное и организационное обеспечение, в английском языке этим понятиям соответствуют короткие, но емкие термины «hardware», «software» и «humanware» [Tikunov, Berdnikov, 1997]. Что касается инструментальной основы, или «железа», то, как уже было сказано ранее, простейшая геоинформационная система может быть создана даже на базе персонального компьютера.

##### 4.1. Аппаратно-технические средства

Технические компоненты геоинформационной мониторинговой системы могут различаться в зависимости от ее назначения, однако основными являются следующие: компьютер (универсальный центральный процессор), связанный с дисковой операционной системой; дигитайзер, сканер или другое устройство для перевода данных в цифровую форму и ввода их в компьютер; плоттер или другое средство визуализации результатов обработки данных; универсальный дисплей (терминал) для контроля и управления работой компьютера и периферийных устройств. Все технические средства в системе должны быть взаимосвязаны технически и программно. Связь систем между собой может осуществляться посредством телекоммуникаций. В свою очередь, отдельные компоненты всей системы также собираются из составных частей; так, в понятие компьютер включаются как минимум *системный блок, монитор* (дисплей), *клавиатура, ручной манипулятор* (мышь) или так называемые *шаровые манипуляторы* (шары трассировки). Учитывая наличие разнообразной литературы по компьютерной технике [Гук, 1997; Фигурнов, 2001] и др., мы очень кратко охарактеризуем основные стандартные блоки, но более расширенно – специфические для ГИС средства.

**Системный блок** обычно формируется на базе системной шины, связывающей все компоненты блока воедино. К системной шине подсоединяется материнская плата, на которой располагается процессор и память, а также система связи с устройствами ввода и вывода (посредством системы интерфейсных устройств – адаптеров и контроллеров). В новых компьютерах устанавливаются и дополнительные локальные шины, например только для связи с устройствами ввода-вывода.

**Процессор** – сердце всего комплекса, которое обеспечивает функционирование всех аппаратных средств под управлением каких-либо операционных систем (Windows NT, UNIX и др.). В больших вычислительных системах, как правило, используется несколько процессоров, обеспечивающих выполнение ряда заданий одновременно, при этом их работа строится так, что один из процессоров становится центральным (ведущим), как бы управляя работой всех остальных. Физически процессор представляет собой чаще всего микросхему (например, Intel в компьютерах IBM PC, Motorola в Apple фирмы Macintosh или Power PC в обоих типах

компьютеров). Характеризуются процессоры разрядностью, адресацией памяти и тактовой частотой, как бы синхронизирующей работу отдельных частей всего вычислительного комплекса (измеряется в мегагерцах – МГц). Во многих компьютерах устанавливается также математический сопроцессор, который убыстряет вычисления в несколько раз. В геоинформатике в настоящее время преимущественно используются рабочие станции SUN, DEC, SILICON..., в том числе базирующиеся на мощных RISC-процессорах. Некоторые фирмы, например Intergraph, производят специализированные рабочие станции, предназначенные для обеспечения работы лишь с собственными программными продуктами. В России же главным средством до сих пор остаются персональные компьютеры (главным образом PC Pentium).

**Память**, предназначенная для запоминания данных и управляющих программ, подразделяется на *оперативную* и *внешнюю*. Процессор производит обработку данных, получая их и выдавая в оперативную память. Здесь же располагается весь набор команд, управляющих действиями ЭВМ. Физически оперативная память представляет собой микросхемы, функционально взаимосвязанные с процессором. Время доступа к данным характеризуется с помощью характеристик памяти произвольного доступа (RAM – random access memory). Именно здесь происходит запоминание всех операций, производящихся в текущий момент. Другими компонентами оперативной памяти являются оперативные и постоянные запоминающие устройства – ОЗУ и ПЗУ. Первые персональные компьютеры имели память произвольного доступа в 64, 256 Кб, а в настоящее время RAM обычно достигает 64, 256 и более Мб.

Применяемые технические средства требуют, чтобы данные кодировались, обрабатывались и хранились с помощью двоичных кодов (да/нет, открыто/закрыто и т. д.), для чего и используется двоичная запись, состоящая из нулей и единиц. В связи с этим было введено понятие двоичной цифры (Binary digit) – **бита** (bit). Биты объединяются в группы по 8, образуя так называемые **байты** – основные стандартные единицы в вычислительной технике. Поэтому объем памяти измеряется в битах, байтах (8 бит) или в **килобайтах** (Кб,  $10^3$  байт), **мегабайтах** (Мб,  $10^6$  байт), **гигабайтах** (Гб,  $10^9$  байт), **терабайтах** (Тб,  $10^{12}$  байт). В используемых в геоинформатике компьютерах объем оперативной

памяти все время увеличивается. Так, если в персональных компьютерах он обычно составлял 32 или 64 Кб, то в рабочих станциях и больших ЭВМ он доходит до десятков Мб.

Внешняя память предназначена для хранения **файлов** – цифровых наборов данных, сформированных по каким-либо логическим принципам. Каждому файлу присваивается собственное имя. Файлы могут объединяться в **тома**, которые упорядочиваются операционной системой с помощью **каталогов**. Упорядочение файлов в каталогах производится по названиям, времени их создания, размеру, тематическому содержанию. Иногда упорядочение производится с использованием иерархической системы подкаталогов.

Внешняя память является более надежным хранилищем данных по сравнению с оперативной памятью. Так, в случае отключения питания все данные, хранящиеся в оперативной памяти, исчезают, а во внешней памяти сохраняются. Время доступа к внешней памяти большее, по сравнению с оперативной памятью. Среди устройств внешней памяти наибольшее распространение в настоящее время имеют так называемые *жесткие диски*. Жесткие диски (винчестеры) характеризуются емкостью и скоростью чтения/записи. Минимальными объемами сейчас считаются диски в 15 Гб, а время доступа к диску около 0,015 секунды (15мс). Обычно же объем варьирует от нескольких единиц до сотен Гб. Важнейшими характеристиками внешней памяти являются, помимо объема и скорости, также способы (последовательный, произвольный) доступа к данным, периодичность запоминания и т. д. Большинство современных устройств имеют произвольный доступ, ранее же применялись перфоленты или магнитные ленты с последовательным доступом к данным. Среди *сменных* запоминающих устройств наиболее распространены гибкие диски (дискеты, флоппи-диски); уже практически не используются дискеты 5,25" (133 мм) объемом 360 Кб, или 1,2 Мб, а также дискеты 3,5" (89 мм) – 720 Кб, или 1,44 Мб (намного реже применяются и другие форматы). Одно время большее распространение получили ZIP-дискеты большего объема, а в настоящее время используются лазерные компакт-диски (250 Мб и более). Однако до сих пор в России можно встретить системы, работающие с магнитными лентами и барабанами, но вот перфокарты уже ушли в историю.

Для того чтобы обмениваться информацией, применяются

различные стандартные коды или форматы, среди которых самый распространенный – американский стандартный код для обмена информацией (ASCII). Он создавался как телетайпный код, состоящий из 128 символов (в качестве которых использованы и цифры от 0 до 9, и буквы, причем как строчные, так и заглавные). Эту часть иногда называют нижней частью таблицы ASCII-кодов. Первые 33 символа в ASCII-кодах используются как специальные функции, например звонок и т. д. Символы с 128 по 255 (верхняя часть) применяются для рисования линий и национальных алфавитов. Используя двоичную запись, можно легко перевести эти коды в десятичную систему. Электронные файлы, сформированные с использованием ASCII-кодов, передаются и обрабатываются различными типами ЭВМ, что применяется для связи между различными вычислительными системами, а также периферийными устройствами. В России применяются также кодировки ГОСТА, КОИ-8 и др.

**Периферийные устройства** – большая совокупность приборов, присоединяемых к ЭВМ. Они условно могут быть разделены на устройства *ввода* и *вывода*. Наиболее просто ввод данных в среду ЭВМ осуществляется через дисководы, способные считывать данные с гибких дисков, а также лазерных компакт-дисков (CD-ROM). Дисководы монтируются в системный блок компьютера или подключаются как внешние устройства. Большинство оптических или лазерных компакт-дисков предназначены только для чтения данных с них, причем при наличии в компьютере звуковой платы; оптические дисководы позволяют прослушивать звуковые компакт-диски. В настоящее время выпускаются и дисководы для магнитооптических дисков (объемом в тысячи Мб), предназначенные для считывания и записи на них. Несколько реже используются также стримеры кассетного типа, внешне напоминающие аудио-кассеты. Для непосредственного управления работой компьютера оператором и в качестве вспомогательного средства ввода небольших объемов данных широко применяются клавиатуры. Клавиатуры бывают различных раскладок, что зависит прежде всего от используемого языка, но не только от этого (например, существуют разные раскладки США и Великобритании), но и связаны с некоторыми традициями. Выпускаются клавиатуры в русской, белорусской и украинской раскладках, где на клавишах помимо кириллицы наносятся и латинские буквы. В некоторых

клавиатурах, например скандинавских стран, клавиши используются сразу для трех символов (при задействовании клавиши SHIFT). В стандартной клавиатуре 101 клавиша. Все они делятся на алфавитно-цифровую часть с некоторыми вспомогательными функциями (табулятора, возврата и т. д.), управление курсором, цифровую клавиатуру, наподобие калькулятора, и функциональные клавиши (F1, F2,...,F12), которым присваиваются определенные функции применения, например F3 – просмотр текстового файла в системе MS-DOS.

Особого внимания заслуживают специально созданные для ввода данных в ГИС-среду приборы. Они, начиная уже с ранних стадий развития геоинформатики, подразделялись на два основных вида: 1) полуавтоматические цифрователи (дигитайзеры) с ручным обводом и автоматической регистрацией координат на носитель данных (магнитную ленту, оптический диск и т. д.) и 2) автоматические, фиксирующие элементы рисунка построчно при перемещении сканерного луча, то есть приборы, «считывающие» черно-белые и цветные изображения разных форматов и позволяющие вводить изображения в компьютер как бы строка за строкой, с последующим воссозданием всего изображения в электронной форме, а также распознаванием букв текста или воспроизведением графиков, карт и т. д. В англоязычной литературе приборы первого типа носят название digitizer, второго – scanner. Технологии ввода данных, основанные на применении этих устройств, являются альтернативными и конкурентными. Обладая специфическими достоинствами и недостатками, их применение в каждом конкретном случае должно опираться на анализ комплекса факторов, что позволяет оценить возможную эффективность, трудозатраты, стоимость и точность цифрования данных. Менее распространены устройства, основанные на иных принципах регистрации (например, приборы автоматического прослеживания линий).

Цифрователи фиксируют положение индикатора при его перемещениях по поверхности планшета. В качестве индикатора в цифрователях планшетного типа до сегодняшнего дня используется стеклянная марка, перо, игла, резец по пластику и т. д. и/или курсор с клавишами управления, позволяющими фиксировать координаты, вносить дополнительные характеристики, производить исправления и даже контролировать работу всей системы. Размер планшета

цифрователя обычно варьирует от А3 до А0, а его техническая конструкция на первых этапах была реализована в виде стеклянных столов с подсветкой, которые довольно быстро были заменены на конструкции механических рычагов, размещаемых под столом, которые улавливали и фиксировали изменения магнитного поля, создаваемые курсором. На следующем этапе магнитное поле стало фиксироваться системой тонких проводов, перпендикулярно друг другу покрывающих площадь планшета и имитирующих систему координат (х,у). Обычная точность считывания координат в этом случае была  $\pm 0,1$  мм.

Цифрователь может быть соединен с любым устройством – ЭВМ, периферийным устройством ЭВМ. Существует возможность соединения цифрователя с настольным калькулятором и мини-ЭВМ, а через терминал, и с большой ЭВМ. Для соединения цифрователя с большими ЭВМ используются терминалы с разделением времени или периодического действия. Цифрователь может быть подключен параллельно с терминальным блоком для ввода графических данных, при этом результаты изображаются на терминальном печатающем устройстве. Интересным примером терминала с разделением времени является так называемый графический терминал, где есть экран телевизионного типа, на который может выноситься изображение, а также имеется возможность обратной связи для изменения изображения, если требуется внесение поправок, что особенно важно при вводе данных. Более сложными являются системы планшетных цифрователей с соединенными с ними вычислительными устройствами, использующимися для кодировки данных.

Примером другого вида устройств ввода являются сканеры. В настоящее время на рынке предлагается огромный выбор этих приборов от формата А4 до А0, и даже более для рулонных моделей. Вначале в картографии стали применяться ручные сканеры, когда оператор сам перемещал его по изображению. А затем полосы надо было «склеивать», что было весьма трудоемкой процедурой. Затем стали распространяться барабанные (рулонные) и планшетные сканеры больших форматов. Кроме того, современное программное обеспечение позволяет производить соединение («сшивку») отдельных полос в единый графический растровый файл. Обычное разрешение сканеров от 300 точек на дюйм (dpi) до 8000, что требуется в достаточно редких случаях.

Цветные карты или снимки быстро и относительно недорого могут быть отсканированы с помощью видеосканеров, основу которых составляют телекамеры достаточно высокого уровня. Получаемый в результате съемки растровый массив яркостей или цветов и дает требуемый результат, однако погрешности, вызываемые геометрическими искажениями и различиями в чувствительности к яркости в разных частях поля съемки, привносят труднопреодолимые препятствия. Электромеханические сканеры свободны от этих недостатков и дают более качественные результаты. Самыми распространенными сканерами этого типа являются их барабанные разновидности, когда изображение закрепляется на барабане, вращающемся вокруг своей оси, а световой луч, отражаясь от него, фиксируется фотодетектором, образуя растровую колонку. Затем, сместившись на величину пиксела вдоль оси барабана, формируется вторая колонка и т.д., пока вся площадь карты не будет отсканирована. Похожая картина сканирования и в сканерах планшетного типа, здесь луч света перемещается как бы по строчкам, наподобие того, как мы читаем обычный текст в книге. Иногда сканеры захватывают сразу не одну строчку, а несколько сразу в виде полосы.

Преимущество сканеров в том, что скорость и точность считывания у них по сравнению с полуавтоматическими цифрователями гораздо выше. Кроме того, построчное считывание упрощает загрузку данных со сканерной системы в базы данных. Однако возникают серьезные трудности при необходимости внесения параллельно каких-либо дополнительных сведений в соответствующие ячейки базы данных. Результатом сканирования являются растровые графические файлы, занимающие большие объемы памяти, и в большинстве случаев они трансформируются в векторный формат путем векторизации. Для этих целей созданы специальные программные средства – векторизаторы, позволяющие пользователю в полуавтоматическом режиме произвести требуемые трансформации.

Сравнительно новым средством ввода данных стали GPS – *системы глобального спутникового позиционирования* [навигации, местоуказания] (СГСП), которые позволяют вносить в базу данных координаты опорных точек (с точностью от нескольких десятков метров до миллиметров) и их идентификаторы. Надо сказать, что практически все ГИС-пакеты дорабатываются с целью

предоставления возможности работать с данными, получаемыми приемниками СГСП. Достаточно давно разрабатываются методы и приборы, позволяющие вводить данные «с голоса».

Средства ГИС обычно включают достаточно широкий набор устройств для генерации выходных данных, средств вывода данных вообще, включая их картографическую визуализацию как наиболее технологически сложный вид окончательной (итоговой) или промежуточной документации. К таким документам принадлежат табличные, графические и картографические материалы. Два последних типа требуют достаточно развитых технических устройств реализации функций документирования и программных средств, обслуживающих эти функции. К техническим устройствам принадлежат средства машинной графики общего назначения, средства программной поддержки их работы, включая драйверы (специализированные программы) этих устройств. При необходимости генерации итоговых выходных данных в цифровом виде (например, для ввода данных в иную программную среду или обмена ими) используются так называемые конвертеры данных, позволяющие преобразовывать данные из одних форматов в другие без потери их геометрических и семантических атрибутов.

Аналогично вводу, вывод данных в электронной форме производится путем записи на гибкие диски и компакт-диски, а также путем распечатки на принтерах (игольчатых, струйных, лазерных), позволяющих воспроизводить изображения в форме так называемых «твердых копий» в черно-белом или цветном виде. Реже применяются графопостроители (плоттеры), расчерчивающие устройства, где в качестве чертежного инструмента используются карандаши, чернила, фломастеры, резцы (по пластику), а также световой луч по фоточувствительному слою и др. Практически ни один компьютерный комплекс не обходится без использования видеосистемы, чаще всего обеспечивающей вывод на экран монитора (обычно это электронно-лучевая трубка, например, SVGA 15, 17, 20 § с видеопамью 1–2 Мб).

Все устройства графического вывода подразделяют на растровые и векторные. Самыми ранними приборами, формирующими растровую картинку, были алфавитно-цифровые печатающие устройства (АЦПУ), некоторый аналог обычной печатающей машинки, в которой буквы (или символы разной насыщенности) пропечатывались на бумаге через красящую ленту, но управлялось

такое устройство не машинисткой, а компьютером, и скорость печати, естественно, была намного выше – от 200 до 900 строчек в минуту.

Аналогично АЦПУ, для построения растровых картинок на принтерах производится их заполнение на основе стандартных площадных элементов – пикселей. Первыми по времени их появления на рынке были матричные печатающие устройства, так называемые игольчатые принтеры, которые печатали изображение в виде маленьких точек (напоминающих игольный накол) по 9 или 24 ряда одновременно. На следующем этапе они были заменены струйными принтерами – распылителями краски (трех-четырех основных цветов), ксерографическими и электростатическими устройствами вывода и, наконец, лазерными принтерами с разрешением от 300 до 1200 dpi. Лазерные цветные принтеры, по своим конструктивным принципам напоминающие копировальные машины (специальный порошок с помощью электростатического заряда переносится на бумагу и закрепляется на ней путем термической обработки), дают наиболее качественные результаты. Кроме того, они существенно повышают скорость печати (около 20 страниц текста в минуту) и обладая оперативной памятью в 1–2 Мб и более, позволяют подгружать различные шрифты для символьной печати. Однако их стоимость делает продукцию дорогостоящей, и до сих пор в большинстве российских учреждений наибольшее распространение имеют струйные принтеры (разрешение 300 ÷ 1200 dpi). В качестве средств вывода используют также оптические сканирующие устройства, позволяющие осуществлять вывод прежде всего материалов дистанционного зондирования и результатов их обработки на фотобумагу.

Наибольшее распространение получили видеосистемы, включающие мониторы (дисплеи, видео-экраны), основанные на использовании электронно-лучевых трубок и видеоконтроллера. Именно видеоконтроллер или видеоадаптер формирует изображение в текстовом или графическом режимах. В первых видеоэкранах изображение рисовалось электронным лучом под управлением процессора и не могло быть удалено или изменено частично – требовалась полная перерисовка всего изображения. Позднее эти ограничения были сняты и изображение стало строиться высвечиванием точек в заданных позициях. Качество графического изображения зависит от разрешающей способности, выражаемой



числом точек на единицу площади или размером пикселя, а также количеством цветов или яркостей, отображаемых видеосистемой. Видеоконтроллер имеет собственную память произвольного доступа – RAM. Ее обычно называют видеопамью. Для ускорения работы видеосистем применяют дополнительные шины и графические сопроцессоры. К настоящему времени разрешение экранов с 320×200 (мониторы CGA), 640×350 (EGA) и далее 640×480 (VGA) повысилось до 780×1024, 1280×1024 (SVGA) при поддержке видеопамью в 2 Мб и более. Цветовая гамма передается различным сочетанием трех основных цветов (красного, зеленого и синего), создаваемыми «электронными пушками». Самые последние разработки связаны с применением жидкокристаллических экранов, прежде всего в переносных компьютерах типа «ноутбук».

Некоторые мониторы могут создавать трехмерные стереоизображения, основываясь на хорошо известных законах из стереофотограмметрии. Для этих целей используются специальные очки, позволяющие по разному поляризовать изображение для левого и правого глаза и создавая за счет этого эффект объемности. Имеются и специальные мониторы фирмы Intergraph, позволяющие видеть объемное изображение без очков за счет специальных фильтров, установленных перед экраном. Скоро мы будем видеть и голографические изображения на экранах мониторов.

Увеличение объемов видеопамью (которая позволяет хранить выводимую на экран картинку в виде дисплейного файла, что дает возможность быстро и легко ее вызывать и восстанавливать) позволяет легко вращать объекты, увеличивать или уменьшать их, менять палитру цветов и т. д.

Введение графических стандартов для периферийных устройств позволяет распознавать эти устройства автоматически и подгружать требуемые «драйверы» без непосредственного участия оператора.

Самыми распространенными техническими средствами, помимо принтеров, являются графопостроители для пассивной машинной графики. Графопостроитель (в англоязычной терминологии – *plotter*) – это устройство для цифроаналогового преобразования данных, т. е. перевода цифровой модели, заложенной в ЭВМ, в графическую форму. Среди них встречаются перьевые, электростатические и термографические устройства планшетного и барабанного типов.

Привлекают внимание «микрофильм-плоттеры» – высокоскоростные графопостроители, сконструированные на базе

электронно-лучевых трубок. Экран этих приборов позволяет строить сложные виды картографических изображений с высоким разрешением, с достаточной точностью и высоким качеством.

Большинство устройств ввода/вывода подключаются к компьютерам посредством параллельных и последовательных (что определяется типом передачи данных) портов. Обычно в компьютере бывает несколько последовательных и параллельных портов, причем последний используется для соединения с принтером.

Естественно, что в настоящее время в организациях вычислительные системы соединены между собой. Простейшие соединения достигаются уже на уровне локальных вычислительных сетей – одноранговых и многоранговых. В первом случае все компьютеры как бы находятся на одном уровне и позволяют лишь обмениваться информацией и совместно использовать периферийные устройства. Во втором случае организуются управляющие работой сети системы – *серверы*. Для передачи информации по сетям широко используются модемы и факс-модемы.

Следует также сказать об автоматизированных комплексах. Как уже было сказано в начале параграфа, большинство технических средств, используемых для визуализации данных, входят составной частью в более комплексные системы. Технические средства так разнообразны и столь быстро совершенствуются, что данный параграф нельзя считать сколько-нибудь полным обзором, а лишь краткой характеристикой классов приборов, которые можно использовать при формировании геоинформационных мониторинговых систем.

Наряду с широко распространенными техническими средствами геоинформатики укажем и на специфические для биоразнообразия средства.

Специальный технический приборный парк, используемый в обеспечении мониторинга биоразнообразия, весьма обширен и во многом аналогичен используемому при аналитических методах контроля состояния среды [Экологическая диагностика, 2000]. В настоящем разделе отчета приводятся несколько примеров оригинальных разработок и их использования.

#### **Погружной импульсный флуориметр**

Погружной импульсный флуориметр разработан коллективом

авторов на кафедре биофизики биологического факультета МГУ [Маторин Д.Н. и др., 1996] для оценки фотосинтетической активности фитопланктона в экспедиционных условиях. Это компактный погружной импульсный флуориметр с двумя импульсными лампами, позволяющий проводить зондирование параметров флуоресценции с одновременной регистрацией температуры и подводной освещенности на всех глубинах фотического слоя – слоя где освещенность достаточна для протекания реакций фотосинтеза. Прибор состоит из погружаемого зонда (9 кг, 25 см диаметром), бортового блока питания, соединенного с зондом, и с IBM-совместимым компьютером, который управляет процессом измерений по алгоритму, задаваемому пользователем. Прибор питается от сети 220 в или от аккумулятора 12 в. Регистрирующая часть зонда состоит из фотоприемника (фотоумножителя), усилителя сигналов, аналого-цифрового преобразователя, интерфейса связи с компьютером и двух независимых импульсных источников света с длительностью вспышек 0,01 мс (спектральная область 400–480 нм).

Первая слабая зондирующая вспышка с энергией 0,01 Дж обеспечивает измерение фоновой флуоресценции ( $F_0$ ). Последняя, после соответствующей калибровки по стандартным методам, позволяет оценивать количество хлорофилла у природного фитопланктона. Использование второй мощной вспышки с насыщающей для фотосинтеза энергией (1 Дж) позволяет оценивать фотосинтетическую активность фитопланктона. Эта вспышка включается перед зондирующей вспышкой. Мощное освещение приводит к восстановлению первичных акцепторов фотосистемы-2 и увеличению интенсивности флуоресценции до максимального уровня ( $F_m$ ). Флуориметр регистрирует степень индуцированного мощной вспышкой усиления интенсивности флуоресценции ( $F_v = F_m - F_0$ ), что позволяет рассчитать эффективность использования света микроводорослями. Использование в зонде датчика подводной освещенности позволяет по измерению переменной флуоресценции  $F_v/F_m$  и освещенности на данном горизонте оценивать фотосинтетическую продукцию,

Измерение всех параметров производится автоматически, а результаты выводятся на экран компьютера в реальном масштабе времени в виде графиков, отражающих вертикальный профиль температуры, подводной освещенности, концентрации и активности

водорослей при погружении флуориметра.

Глубина погружения зонда определяется глубиной фотического слоя (обычно несколько десятков метров). Скорость погружения обычно составляет 30–50 см  $s^{-1}$ . Математическая обработка данных ведется в автоматическом режиме с использованием стандартных процедур в программе Statistica.

С помощью погружаемого флуоресцентного зонда в реальном масштабе времени получают глубинные профили по температуре, подводной освещенности, концентрации микроводорослей, фотосинтетической активности и продуктивности фитопланктона. Характер распределения как концентрации фитопланктона, так и его активности коррелирует с распределением водных масс.

Подобные зонды могут быть рекомендованы для изучения динамических характеристик водных систем, а также для быстрой оценки фотосинтетических характеристик природных популяций фитопланктона в акваториях со сложным гидрологическим режимом.

#### **Тест-система «ЭКОЛЮМ»**

Отечественная тест-система «ЭКОЛЮМ» разработана в лаборатории антибиотиков кафедры микробиологии биологического факультета МГУ под руководством доктора биологических наук В.С. Данилова. Система «ЭКОЛЮМ» – это комплект специальных реагентов (биосенсоров), приготавливаемых на основе культивируемых в лабораторных условиях морских люминесцентных бактерий в комплексе со специально разработанными для этой системы люминометрами. Измеряемым параметром является биолюминесценция в видимой области спектра. Ниже приводятся аналитические характеристики и принципиальная схема функционирования тест-системы «ЭКОЛЮМ».

Тест-система «ЭКОЛЮМ» может с успехом применяться при: экспрессном контроле за отходами и сбросами промышленных предприятий;

- контроле технологических процессов в режиме реального времени;
- постоянном мониторинге питьевой воды, водоемов, почв и воздуха на содержание токсических веществ;
- определении уровня токсичности новой продукции;
- контроле за токсическим эффектом фармацевтических

материалов и лекарственных веществ;

- контроле качества и безопасности продуктов питания;
- оценке профвредности рабочих мест на предприятиях.

«ЭКОЛЮМ» обладает хорошей чувствительностью к разнообразным химическим соединениям, характерным для промышленных сбросов, загрязнений почвы, воды, воздуха (тяжелые металлы, фенолы, формальдегид, пестициды и т. д.). Отклик люминесцентных бактерий на токсические вещества полностью коррелирует с таковым у других биологических организмов и величина 50% тушения свечения –  $EC_{50}$  – полностью коррелирует с величиной  $LD_{50}$  для человека.

#### Аналитические характеристики тест-системы «ЭКО ЛЮМ»

Анализируемые соединения	Чувствительность, мг/л $EC_{50}$ , время анализа 5 минут
Тяжелые металлы	
Медь	8,0
Цинк	2,5
Ртуть	0,065
Фенолы	
2,4-дихлорфенол	3,6
2,4-диметилфенол	4,4
пентахлорфенол	0,08
Алифатические спирты и кетоны	
2-деканол	1,16
гексанол	40,3
2-деканон	7,9
Пестициды	
Кельтан	0,45
Диазинон	9,8
Перметрин	0,56
Микотоксины	
РR-токсин	1,7
Пагулин	0,2
Цитринин	0,15
Другие токсины	
Цианид	8,5
Формальдегид	30,0
Анилин	70,0

Биосенсор поставляется в стабилизированной форме со сроком сохранности один год, прост в обращении, обеспечивает воспроизводимые результаты.

Мониторинг окружающей среды с применением биосенсора и аппаратуры «ЭКОЛЮМ» ориентирован на использование реактивов и сервисных приспособлений исключительно отечественного производства.

Основным преимуществом метода по сравнению с другими биотестами является быстрое действие (время анализа одной пробы 1–5 минут) и воспроизводимость результатов (погрешность метода не более 5%).

Анализируемый субстрат (проба)

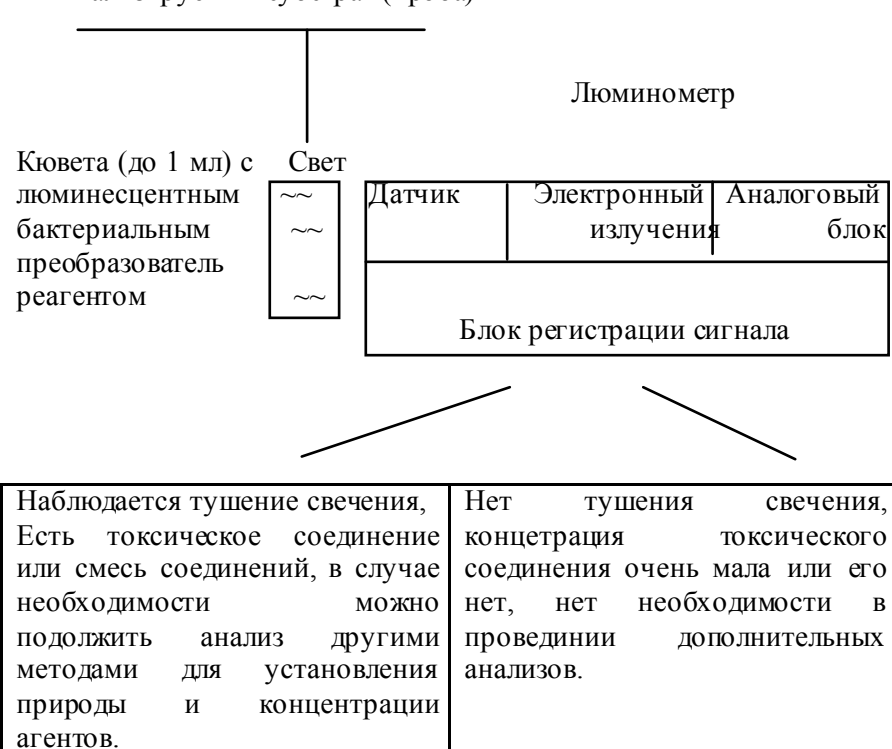


Рис. 4.1.1. Принципиальная схема функционирования тест-системы «ЭКОЛЮМ»

Аналогичная тест-система «Microtox» (Beckman) нашла широкое применение во многих развитых зарубежных странах:

Страны	Фирмы	Применение
США	Mobil	Постоянный контроль промышленных стоков и узловых участков технологических линий
Англия	Dupont	
Австрия	Sigma	
Германия	General Motors	
Франция	Shell Oil	
Швеция	Merk	
и др.	и др.	

#### 4.2. Программное обеспечение

Компьютерные программы представляют собой очередность команд, выполняемых процессором, для реализации какой-либо цели, например построения картографического изображения. Все программы принято разделять на системные и прикладные. Для управления работой компьютера используется особый тип системных программ, называемых *операционными системами*. Среди них в России в 70-х – начале 80-х годов доминировала MS-DOS, последние версии которой (MS-DOS 6.0; 6.2 – 1993 г.) получили самое широкое распространение, но к настоящему времени вытеснены системой Windows (прежде всего Windows 98, 2000 и NT). В рабочих станциях и больших ЭВМ применяется система UNIX и ее разновидности (AIX, XENIX), а также собственные операционные системы.

Другая разновидность программных средств относится к группе сервисных – это *трансляторы* и *интерпретаторы*. Они позволяют переводить программы, написанные на компьютерных языках высокого уровня, начиная с Алгола, Фортрана, Бейсика и заканчивая современными языками типа Си++, Джава и др., в машинные коды конкретного компьютера. К сервисным программам относят и так называемые утилиты – программы, обеспечивающие безопасность работы с данными, например их восстановление после случайного стирания и т. д.

Для геоинформатики, естественно, наибольший интерес представляет третья группа программных средств – прикладные

программы, к которым относят *текстовые редакторы* (Lexicon, ChiWriter, Microsoft Word, WordPerfect, Tex и др.), *электронные таблицы* (Lotus, VisiCalc, Excel, Quattro Pro), *пакеты статистической обработки* данных (Statgraphics, Studia, SAS), *графические пакеты* (CorelDraw, PowerPoint, Autodesk 3D Studio, AutoCAD и др.). Электронные редакторы с развитыми издательскими возможностями трансформировались в издательские системы – Page Maker, FreeHands и др. Аналогично пакеты dBASE, Access, Paradox, имея развитые возможности работы с базами данных, лишь условно могут объединяться в класс электронных таблиц. Интегрирование всех возможностей вместе позволяет говорить о комплексных пользовательских пакетах типа – Microsoft Works. Но основным для нашего рассмотрения все же являются собственно геоинформационные пакеты, которые можно использовать для организации систем мониторинга.

Функциональные особенности программных средств (ПС) географических информационных систем определяются их проблемной ориентацией как систем сбора, ввода в машинную среду, обработки (манипулирования, анализа, моделирования) и представления пространственно-координированных данных в форме текстов или иных (табличных, графических, картографических) выходных документов.

Структурно ПС ГИС включают *группы операций*, оформленных в виде самостоятельных взаимосвязанных друг с другом или независимых структурных единиц (модулей). Операциям соответствуют команды, группы команд, опции меню или их макропоследовательности.

Принципы структурирования ПС различны, различен и набор (полнота) реализации отдельных операций и их групп. Можно выделить, однако, некоторое инвариантное ядро, сгруппировав все основные операции технологической схемы ГИС (и соответствующие им функциональные возможности) следующим образом:

I. Средства ввода данных в машинную среду, т. е. драйверы устройств цифрового или сканирования, включая ручные планшетные цифрователи с потоковым или поточечным вводом данных. ПС этой группы включают обычно средства видеозаписи редактирования (графические/картографические редакторы) и конвертеры для экспорта и импорта цифровых данных,

представленных в форматах иных ПС ГИС, систем автоматизированного картографирования, обработки изображений, систем автоматизированного проектирования, электронных таблиц и систем управления базами данных.

II. Программные средства преобразования систем координат и трансформации картографических проекций.

III. Средства хранения и манипулирования сведениями в базах данных.

IV. Операции преобразования данных из одного формата в другой и их совмещение.

V. Измерительные операции, включая вычисление длин отрезков прямых и кривых линий, вычисление площадей, периметров, характеристик форм объектов и т. п.

VI. Операции с полигонами, в том числе наложение полигонов (топологический оверлей), определение принадлежности точки и линии полигону, уничтожение границы и слияние полигонов и др.

VII. Аналитические и моделирующие операции, включая выбор объектов, поиск ближайшего соседа, выбор оптимального маршрута, обработку данных геодезических съемок, анализ сетей, построение буферных зон на множестве точек и полигонов.

VIII. Анализ поверхностей (создание и обработка цифровых моделей рельефа), включая вычисление углов наклона и экспозиций склонов, интерполяцию высот, определение зон видимости/невидимости, генерацию горизонталей, вычисление объемов и др.

IX. Вывод данных и документирование результатов с использованием различных устройств.

X. Картографическая графика воспроизведения карт с возможностями выбора и изменения палитры цветных заливок, штриховок и крапа, редактирования и реализации способов картографического изображения, создания произвольных графических знаков, размещения и редактирования легенды карты, монтажа более крупно- или мелкомасштабных врезок и аннотирование карт текстовыми или графическими элементами.

XI. Цифровая обработка (дистанционных) изображений различного типа (фотографические и сканерные, радиолокационные и т. п.) и размера, операции предобработки, возможности геометрической коррекции (привязка к географической основе), автоматической генерализации, тематической классификации

изображений, сохранения результатов обработки в банке данных ГИС, наложения картографической графики на изображения.

В качестве программного продукта, ориентированного на биоразнообразие, рассмотрим программу анализа экологических данных «Экос». Она разработана в Московском Государственном университете и Институте океанологии РАН. Разработчик Азовский А.И (кафедра гидробиологии биологического факультета МГУ), программная реализация: Незлин Н.П. и Мороз М.П (институт Океанологии РАН).

«ЭКОС» является удобным инструментом для научных исследований в области экологии. Пакет предоставляет уникальные возможности для профессионалов, и в то же время достаточно прост, чтобы оказать поддержку начинающим. Предназначен для решения широкого круга задач научного, учебного и прикладного характера; незаменим в исследованиях экосистем, при проведении мониторинга или экологической экспертизы, слежении за состоянием природной среды; использует самые современные методы анализа экологических данных; ориентирован на специалистов широкого профиля, прост, не требует специальной компьютерной и математической подготовки. В одном программном пакете реализованы:

- встроенный редактор, позволяющий создавать, транспортировать и редактировать файлы данных; преобразовывать данные количественные, порядковые, качественные); формировать базы данных и рабочие отчеты;
- анализ видовой структуры и видового разнообразия, метод сравнения кумулят «численность-биомасса»;
- анализ пространственных распределений с помощью широкой гаммы теоретических моделей и статистических показателей;
- анализ структуры сопряженности для видов и выборок;
- выбор эффективных методов преобразования данных; специальные процедуры извлечения и очистки «скрытой» информации для целей ординации и классификации;
- анализ видовой структуры вдоль градиентов пространственных, временных или средовых; выделение групп станций и видовых комплексов, связанных с этими градиентами.

### 4.3. Организационное обеспечение

Организационным аспектам в геоинформатике уделялось явно недостаточное внимание. Однако для успешной организации работы геоинформационной мониторинговой системы недостаточно приобрести технику и нанять или переподготовить штат; новые средства должны быть разумно интегрированы в рабочий процесс. Оценка осуществимости и стоимости юридических и политических аспектов должна включаться в разрабатываемый проект наряду с оценкой целей и задач, требованиями к математическому и техническому обеспечению. В последнее время упали цены на технику, но качественное математическое обеспечение и квалифицированный персонал остаются проблемой во многих организациях.

Распространение геоинформационных технологий в России не началось с создания небольших локальных систем под специализированные задачи, постепенно совершенствовавшихся и интегрировавшихся естественным образом в более общие системы, как это было на Западе. Как правило, толчком к разработке принципов проекта конкретной системы или перехода на ГИС-технологии в какой-либо организации являлось распоряжение соответствующего министерства во времена СССР, которое, в свою очередь, возникало после принятия какой-либо обширной всесоюзной программы или, что значительно реже, после многократного рассмотрения и одобрения инициативы снизу. Министерство являлось главным распределителем инвестиций, которых всегда было мало для проектирования качественной системы, причем не только в смысле техники, но и во всех остальных аспектах, включая кадровый. Автоматизация картографических работ, проводимая подобным образом, очень часто выражалась в многолетнем экспериментально-лабораторном проектировании на базе однажды закупленного, крайне редко обновляемого оборудования, которое, мало того что не соответствовало международным стандартам, но еще и физически неспособно было удовлетворить всех желающих работать на нем. Несовершенство математического обеспечения, отсутствие специальных знаний у пользователей и языков программирования высокого класса не позволяло использовать с полной отдачей даже существующую технику, несмотря на большой интерес сотрудников к данному направлению. Такая ситуация во многом напоминает

ситуацию 60–70-х гг. XX столетия на Западе, которую отмечает Burrough [1986] – управление не успевает реагировать на технологический прогресс. В условиях экономического кризиса в России побудительными мотивами перехода на ГИС-технологии становятся небольшие проекты, в том числе финансируемые за счет зарубежных фондов.

Кроме этого, традиционные информационные потоки наук о Земле стали все более и более разрозненными, доступ к информации зачастую бывает затруднен (относительно просто получать информацию, собранную в статистических управлениях или в фондах, но такие фонды не всегда имеются в отрасли или регионе). Но основной новый момент связан с попытками торговать данными, ранее собранными за счет бюджетного финансирования, причем по весьма завышенным ценам, что особенно заметно по отношению к аэрокосмическим материалам.

Организационным аспектам геоинформатики уделяется мало внимания в литературе, гораздо меньше, чем научным и технологическим проблемам, однако некоторые вопросы рассматриваются.

Например, в сборнике «Организация географической информации...» предлагается схема организации информационно-географического обеспечения экономики Дальнего Востока (анализируется существующая система продуцирования информации о территории и природных ресурсах, отмечаются ее недостатки – разрыв между географическим и ведомственным знанием, между различными ведомственными информационными потоками, отсутствие «утвержденной» методики синтеза разнородной информации, плохая сохранность и слабая доступность изыскательских материалов; предлагается совершенствование системы территориальной регистрации изыскательских работ, централизованное хранение информации, создание межведомственных баз данных [Кошкарев, Каракин, 1987].

Некоторые организационные вопросы создания банков данных центров приема и обработки информации рассматривает Ю. Г. Симонов [1986]: выявление потребителей и способы контактов с ними. Т. А. Воробьева и др. [1989] предлагают принципиальную схему работы ГИС по сбору, обработке, анализу и передаче информации о состоянии территории сельскохозяйственного производства. В качестве промежуточного звена между системой и

пользователем предлагается создание блока управления, анализируются возможные пользователи аграрной ГИС – государственные, хозрасчетные, кооперативные сельскохозяйственные объединения, предполагается создание систем двух типов – низовых для решения преимущественно оперативных задач и региональных с преобладанием стратегических задач.

Госцентром «Природа» рассматриваются организационные аспекты системы управления природопользованием (АИСУП). Организация региональных систем планируется на основе межотраслевых центров коллективного пользования; координация информационных потоков между ними и отраслевыми ГИС должна будет осуществляться во всероссийском центре. Среди основных проблем отмечается разработка долговременной государственной программы, определение основных потребителей, источников финансирования, необходимой технической и кадровой базы, оценки экономической эффективности [Использование космической информации..., 1989].

Таким образом, бывшая основная тенденция – долговременные государственные проекты и программы – трансформировалась в небольшие инициативы. В то же время реальное проектирование конкретных ГИС намного чаще стало осуществляться на основе финансирования разработчиков будущими пользователями системы, когда они оценили эффективность и прибыльность их применения. Такие небольшие специализированные заказные системы могут рассматриваться как опытные модели будущих крупных систем. В целом это положительная тенденция, так как она позволяет учесть накопившийся опыт и приспособить разрабатываемые ГИС для будущей их интеграции в более крупные системы, с учетом возможностей интеграции в международные геоинформационные системы.

Следует также обратить внимание на плохое знание основного «движителя» – человека. В качестве одной из немногих работ в этом направлении можно указать [Тікунов, Berdnikov, 1997]. Это вообще большое место естественнонаучных и технических дисциплин. Из одних и тех же наблюдений, даже оформленных математически, люди разных характеров, психологических типов, темпераментов, сделают разные выводы. На сегодняшний день, например, совершенно не известно ни каким именно образом работает сознание картографа,

составляющего карту, ни то, как мыслит пользователь ГИС. Знания психологов еще очень слабо привлекаются исследователями карт, но именно это направление, на наш взгляд, будет значительно усиливаться в теоретических и прикладных работах, касающихся ГИС.

*Постановка задачи.* Геоинформационные технологии призваны автоматизировать многие трудоемкие операции, ранее требовавшие больших временных, энергетических, психологических и др. затрат от человека. Однако разные этапы технологической цепочки поддаются большей или меньшей автоматизации. Наиболее велика роль интеллектуальных способностей человека на этапе постановки задачи. Даже определяя конечную цель всей работы, она во многих случаях формулируется «размыто», неоднозначно. Специалисты по геоинформатике знают, как непросто получить от заказчика геоинформационной системы ясную формулировку – что он хочет получить в результате всей работы, и весьма часто разработчик ГИС помогает заказчику в этом. Разработчик ГИС не только должен показать преимущества той или иной технологии, проиллюстрировать их ранее выполненными работами, но и постараться понять конечную и сопутствующие цели заказчика. Здесь роль психологии может проявляться в определении семантического пространства заказчика и пользователя. Под семантическим пространством мы понимаем с определенной точностью установленные отношения (близость – удаленность, иерархия и т. д.) между понятиями, терминами, постулатами, научными пристрастиями и т. п. Семантическое пространство может быть определено как у отдельного субъекта, так и у коллектива. Возможности работать в области «нечеткой логики», разрабатываемой в сфере искусственного интеллекта, и ее применение на этапе постановки задачи оказываются очень целесообразными.

*Сбор, хранение и защита данных.* Из реальной жизни мы знаем, что при реализации конкретных проектов выделяется как минимум два подхода – собирать все более или менее пригодные данные, в надежде, что когда-нибудь они могут пригодиться, и второй, базирующийся на принципе жесткого отбора, по принципу чем меньше «мусора» в базах данных, тем лучше. У каждого из подходов есть свои ясные плюсы и минусы, а задача состоит в их оптимизации. Любопытно, что разные типы людей предпочитают и



разные подходы к сбору данных; так, более замкнутые в себе интраверты предпочитают второй путь, а экстраверты – первый. Многообразны аспекты, связанные с процессами цифрования различных картографических материалов. Несмотря на все большее распространение технологий сканирования с последующей векторизацией изображений, доля ручного человеческого труда на этом этапе, самая существенная. Помимо аспектов, связанных с изучением появления ошибок при цифровании, что исследовано достаточно хорошо, важны также оценки психологической предрасположенности людей к монотонным рутинным операциям, и эта сфера исследована гораздо меньше.

Примерно то же можно сказать об аспектах поведения людей, отвечающих за хранение, обновление, пополнение и защиту баз данных. Так, в одних организациях предпочитают как можно надежнее охранять «свои» данные, уделяя максимум внимания всевозможным защитам от несанкционированного доступа. Другие, наоборот, стараются распространить свои данные. Здесь можно заметить некоторые аналогии с ГИС-пакетами – одни фирмы делают самые хитроумные защиты, а другие не заботятся об этом вовсе (укажем для примера Norton Commander). Но еще неизвестно, кто же получит в результате большую прибыль, возможно тот, чья продукция широко копируется (а тем самым и пропагандируется), и за счет широты охвата пользователей (часть из которых все же предпочитает покупать математическое обеспечение) достигает лучшего финансового эффекта.

*Выбор или создание аппаратного и программного обеспечения.* Имеется множество публикаций с оценками применяемых технических средств и ГИС-пакетов для разнообразных проектов и задач. Однако психологические аспекты их выбора рассматриваются гораздо реже. Так, формальные модели процесса закупки ГИС освещены в работах [Goodchild, Rizzo, 1987; Goodchild, 1987]. Кроме того, советуем вспомнить, чем вы руководствовались, закупая технику и программное обеспечение. Видимо, определяющим является преимущество и элементы известности. Так, вряд ли кто закупит оборудование, не совместимое с тем, что использовалось ранее, и начнет работу как бы заново, не используя ничего из того, что было уже наработано. Ориентируемся мы и на то, что уже используется в аналогичных организациях. Реклама, да, конечно, играет роль, но вот какова ее доля в процессе принятия решений?

При создании оригинального программного обеспечения любопытны рекомендации по организации работы программистов, заимствованные нами из книги [Konesny, Rais, 1985]. Так, организация работы должна отвечать не только размерам поставленной задачи, но и возможностям участников работы; при этом следует помнить, что так называемый метод «монгольской орды» не может быть использован; иначе говоря, каждому проекту, каждому этапу отвечает некоторое оптимальное число людей, с толком участвующих в работе. Превышение этого оптимального числа может быть лишь помехой. Организация работы бригад по созданию программного обеспечения современных географических информационных систем должна исходить из следующих главных принципов: 1. Задание распределяется таким образом, чтобы над относительно самостоятельными его разделами работали небольшие группы людей. 2. Во главе проекта и каждой крупной группы стоит руководитель, который принимает участие во всех этапах реализации. Обычно у него есть заместитель, работающий с ним в течение всего периода реализации и являющийся соучастником всех решений; в случае необходимости он заменяет руководителя в решении вопросов, касающихся отдельных частей проекта. 3. Остальные члены бригады совместно действуют в качестве программистов либо обеспечивают разного рода службы при компьютере в качестве составителя документации, контролера, зав. библиотекой программ, секретаря, следят за выполнением проекта, а в случае необходимости исполняют обязанности системного аналитика, представителя заказчика и т. д.

*Подсистема вывода информации.* От того, как человек воспринимает результат работы, зависит очень многое. Даже один и тот же результат разными людьми оценивается по-разному в зависимости от их предыдущего опыта, требовательности, мнения окружающих и т. д. Прежде всего это относится к визуализации результата, поскольку ГИС имеют дело прежде всего с пространственно распределенными данными. С нашей точки зрения, очень важна комплексность представлений, и здесь в первую очередь следует вспомнить о системах мультимедиа.

*Средства связи пользователя со средой ГИС (интерфейс пользователя)* являются очень важным элементом функционирования всей системы. Пользователь может непосредственно или с помощью оператора взаимодействовать с

ГИС, например обращаясь к базе данных, а может в качестве конечного пользователя использовать материалы в своей работе, допустим, принимая архитектурные решения на основе ряда предложенных вариантов, даже не представляя каким же путем эти варианты были созданы. Запросы подразделяют на явные и неявные: например, двойной щелчок «мыши» на объекте задает неявным образом вывод на экран содержательных сведений о нем, что заранее запрограммировано производителем программного обеспечения. Для явных запросов используются диалоговые окна или какой-либо специальный язык запросов, например SQL. Принято выделять несколько типов интерфейсов:

- команды – специальные записи, которые оператор должен набрать в командной строке, например сору (копировать файл), print (распечатать файл), sort (сортировать файлы) и т. д. Для этих целей ранее в подавляющем числе случаев использовались английские слова, но сейчас почти весь программный продукт предлагается пользователю русифицированным. Для не владеющих английским языком представляло сложность, соблюдая все правила орфографии и пунктуации, правильно набирать разнообразные команды, учитывая еще и то, что число команд может приближаться к тысяче;
- меню – текстовые или пиктографические, позволяющие выбрать какую-либо команду из возможного в данное время их перечня, задаваемого словесно (текстовые меню) или в виде схематизированной или символической фигурки, например изображения принтера (пиктографические меню);
- окна – одновременный или последовательный вывод на экран изображений или текста (в том числе и гиперизображений и гипертекста, когда отдельные выделенные объекты или слова как бы переводят пользователя на другой уровень и дают более детальное изображение, объяснение термина и др.). Причем в разных окнах может демонстрироваться один и тот же объект, допустим при разных углах его наклона, с изменением масштаба, с его «разрезом» по профилям и т. д.;
- комбинированные способы – иногда сочетающие сразу все ранее упомянутые типы интерфейсов. Эффективны диалоговые подходы, позволяющие путем выбора ответов на вопросы достигать требуемого результата.

Активно развиваются сенсорные (осязательные) методы интерфейса, когда пользователь прикосновением пальца к

высвечиваемому на экране меню управляет работой компьютера.

*Психологические аспекты комплексного воздействия на пользователя* также еще ждут своего освещения. Один из конкретных экспериментов по изучению восприятия пространства географами посредством карт как одного из основных продуктов ГИС-технологий приведены в работе [Tikunov, Berdnikov, 1997]. Привлечение и использование знаний из области психологии в картографии обычно ограничивается психофизическими данными о восприятии цвета и формы. К сожалению, при этом конечные пользователи мониторинговой системы, как правило, не знакомы с устройством и функционированием органов зрения, то есть тех органов, которые делают возможным создание и использование карты. Проблемы же изучения сознания только лишь начинают ставиться. Большой, экспериментально полученный потенциал, накопленный психологами в сфере изучения субъективного и общественного сознания, никак не используется ни для анализа, ни для синтеза карт. Знание структуры систем значений человеком, читающим или составляющим карту, позволит перейти от вопроса к глаз – «что он видит?» к вопросам к мозгу – «что он понимает?» и «как мыслит?». Многогранность карты не терпит одностороннего подхода; усовершенствование формы (дизайна) должно сочетаться усовершенствованием содержания, а улучшение последнего невозможно без изучения процесса мышления конечного пользователя (пользователя мониторинговой системы).

## Литература

1. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 504 с.
2. Биоиндикация радиоактивных загрязнений / Отв. ред. Д.А. Криволуцкий. М.: Наука, 1999. 384 с.
3. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. Редкол.: А.А. Баев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. 2-е изд., исправл. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 864 с.
4. Бугмырин С.В. Паразиты как интегрированный показатель биоразнообразия экосистемы // Тезисы докладов первой молодежной школы и конференции «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов» (Москва, 27–30 сентября 2000). М.: Изд. СМИ МГУ,

200. С. 19.
5. Бурдин К.С. Основы биомониторинга. М., 1985. 185 с.
6. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, УИФ «Наука», 1994. 280 с.
7. Воробьева Т.А., Поливанов В.С., Спектор И.Р. Проблемы геоинформационного обеспечения управления сельским хозяйством // Природно-антропогенные системы. М.: МФГО, 1989. С. 41–54.
8. Горшков В.Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды. Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Серия «Теоретические и общие вопросы географии». М.: ВИНТИ, 1990. Т. 7. 338 с.
9. Гусейн-Заде С.М., Тикунов В.С. Анаморфозы: что это такое? М.: Эдиториал УРСС, 1999. 168 с.
10. Гук М. Аппаратные средства IBM PC. СПб.: Изд-во Питер, 1997.
11. Данилов В.С., Егоров Н.С. Бактериальная биолюминесценция. М.: Изд-во МГУ, 1985. 298 с.
12. Диоксины – супертоксиканты XXI века. Медико-биологические проблемы. Инф. вып. № 4. М.: Российско-Вьетнамский тропический центр – ВИНТИ – Гос. ком. РФ по охране окружающей среды, 1998. 111 с.
13. Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Изд. ЛГУ, 1962. 542 с.
14. Дрейпер, Смит. Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1986. 352 с.
15. Дьяконов К.Н., Касимов Н.С., Тикунов В.С. Современные методы географических исследований. М.: Просвещение, 1996. 207 с.
16. Жуков В.Т., Сербенюк С.Н., Тикунов В.С. Математико-картографическое моделирование в географии. М.: Мысль, 1980. 224 с.
17. Ивлев А.М. Биогеохимия. М.: Высшая школа, 1986. 126 с.
18. Использование космической информации при изучении природно-экономического потенциала и условий формирования территориально-производственных комплексов. Обзорная информация. М.: ЦНИИГАиК ГУГК СССР, 1989. 58 с.
19. Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 232 с.
20. Кондратьева И.А., Киташова А.А., Ланге М.А. Современные представления об иммунитете рыб. Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 2001. № 4. С. 45–76.
21. Кондратьева И.А., Киташов А.В., Рокк Ф. Применение иммунологических методов при изучении иммунорезистентных реакций у рыб и беспозвоночных животных // Практикум по иммунологии. Учебное пособие / Под ред. И.А. Кондратьевой, В.Д. Самуилова. М.: Изд-во МГУ, 2001. 224 с.
22. Котелевцев С.В., Стволинский С.Л., Бейм А.М. Экологотоксикологический анализ на основе биологических мембран. М.: Изд. Моск. ун-та, 1986. 106 с.
23. Кошкарев А.В., Каракин В.П. Региональные геоинформационные системы. М.: Наука, 1987. 128 с.
24. Кошкарев А.В., Тикунов В.С. Геоинформатика. М.: Картгеоцентр-Геодезиздат, 1993. 213 с.
25. Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона. Управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд. НИЛ, 1997. 184 с.
26. Левич А.П. Научные доклады высшей школы // Биол. науки. 1977. С. 63.
27. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: МГУ, 1980. 120 с.
28. Лыскин С.А., Бритаев Т.А., Смулов А.В. Симбиотические организмы в оценке биоразнообразия на примере симбионтов голотуров залива Нячанг Южного Вьетнама // Тезисы докладов первой молодежной школы и конференции «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов» (Москва, 27–30 сентября 2000 г.). М.: Изд. СМИ МГУ, 2000. С. 59.
29. Маторин Д.Н., Венедиктов П.С., Конев Ю.Н., Казимирко Ю.В., Рубин А.Б. Использование двухвспышечного импульсного погружного флуориметра для определения фотосинтетической активности природного фитопланктона // Докл. РАН. 1996. Т. 350. № 2. С. 256–258.
30. Методические рекомендации. Определение общей токсичности почв по интенсивности биолюминесценции бактерий. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2000. 21 с.
31. Методические рекомендации. Определение токсичности воды и водных экстрактов из объектов окружающей среды по интенсивности биолюминесценции бактерий. М.: Федеральный

- центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 1996. 9 с.
32. Мониторинг биоразнообразия / Под общ. ред. В.Е. Соколова, Ю.С. Решетникова и М.И. Шатуновского. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 368 с.
  33. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
  34. Национальная Стратегия сохранения биоразнообразия России. М., 2001. 76 с.
  35. Одум Ю. Экология. В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
  36. Пельгунов А.Н., Ларченко Т.Т. Изменение зараженности гельминтами мышевидных грызунов в местах радиоактивного загрязнения в Брянской области // Биоиндикация радиоактивных загрязнений / Отв. ред. Д.А. Криволуцкий. М.: Наука, 1999. С. 339–346.
  37. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
  38. Пространственно-временная организация онтогенеза / Под ред. Ю.А. Ро-манова, В.А. Голиченкова. М.: Изд. МГУ, 1998. 288 с.
  39. Практикум по иммунологии. Учебное пособие / Под ред. И.А. Кондратьевой, В.Д. Самуилова. М.: Изд. МГУ, 2001. 224 с.
  40. Симонов Ю.Г. Банки данных центров приема и обработки космической информации и автоматическое картографирование // Тематическое системное картографирование с использованием автоматики и дистанционных методов. М.: МФГО, 1986. С. 24–32.
  41. Смуров А.В. Проблемы оценки качества среды обитания и экодиагностика // Докл. 5-й Международной научно-практической конференции «Проблемы управления качеством окружающей среды» М.: Изд. Прима-Пресс-М, 2001. С. 63–66.
  42. Смуров А.В. Биологические методы диагностики среды обитания // Экологическая диагностика (серия «Безопасность России») / Под ред. В.В. Ключева. М.: МГФ «Знание» – «Машиностроение», 2000. С. 391–404.
  43. Смуров А.В., Полищук Л.В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статический и динамический аспекты. М.: Изд. МГУ, 1989. 208 с.
  44. Смуров А.В., Криволуцкий Д., Снетков М. Влияние радиоактивного загрязнения почвы стронцием-90 на изменчивость некоторых организмов // Ж.О.Б. 1972. № 5. С. 587–591.
  45. Коллектив авторов. В.Е. Соколов – главный редактор, А.В. Смуров – зам. главного редактора, А.В. Зуев – ответственный редактор. CD-ROM «Красная книга России (животные)». Научные сведения о редких и исчезающих видах животных России. Более 300 уникальных слайдов, снятых в природе, голоса животных, видеоклипы и путеводитель по всем заповедникам страны. М.: Изд. Экоцентра МГУ, 1995. 650 Мб.
  46. Софронов Е.А., Румак П.С., Поздняков С.П., Умнова Н.В., Бовтюшенко В.Г. Медико-биологические основы оценки опасности экотоксикантов. СПб.: ВмедА, 1999. 47 с.
  47. Стабильность развития природных популяций (тр. межд. симп. «Популяционная феногенетика: анализ стабильности развития в природных популяциях». Май 1989 г., Москва) / Ред. В.Захаров и Дж.Грээм // Acta Zoologica Fennica. 1992. No 191. 200 p.
  48. Словарь иностранных слов. 18-е изд., стер. М.: Рус. яз., 1989. 624 с.
  49. Тикунов В.С. Современные средства исследования системы «общество – природная среда» // Известия Всесоюзн. географич. общества. 1989. Т. 121. Вып. 4. С. 299–306.
  50. Тикунов В.С. Средства географических исследований // Вестн. Моск. ун-та, сер. геогр. 1990. № 4. С. 41–46.
  51. Тикунов В.С. Мультимедиа в географии // Вестн. Моск. ун-та, сер. геогр. 1995 № 5. С. 23–27.
  52. Тикунов В.С. Классификации в географии: ренессанс или увядание? (Опыт формальных классификаций). Москва – Смоленск: Изд. СГУ, 1997. 367 с.
  53. Тикунов В.С. Моделирование в картографии. М.: Изд. Моск. ун-та, 1997. 405 с.
  54. Тикунов В.С., Цапук Д.А. Устойчивое развитие территорий: картографо-геоинформационное обеспечение. Москва – Смоленск: Изд. СГУ, 1999. 176 с.
  55. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 337 с.
  56. Федоров В.Д., Капков В.Н. Руководство по гидробиологическому контролю качества природных вод. М.: Христианское изд-во, 2000. 120 с.
  57. Фигурнов В.Э. IBM PC для пользователя. 7-е издание. М.: Инфра, 2001. 480 с.

58. Филенко О.Ф. Водная токсикология. М.: МГУ – Черноголовка, 1988, 156 с.
59. Фонталин Л.Н. Проблема происхождения иммунной системы позвоночных животных // Иммунология. 1988. № 3. С. 5–12.
60. Фонштейн Л.М. Тест-системы для оценки мутагенной активности загрязнений среды на *Salmonella typhimurium*. М., 1977. 126 с.
61. Хаитов Р.М., Пинегин Б.В., Истамов Х.И. Экологическая иммунология. М.: Изд. ВНИРО, 1995. 237 с.
62. Хаитов Р.М., Игнатъева Г.А., Сидорович И.Г. Иммунология. М.: Медицина, 2000. 365 с.
63. Шилов И.А. Экология. Учебник. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
64. Экологическая диагностика: Энциклопедия (серия «Безопасность России») / Ред. В.В. Клюев. М.: МГФ «Знание» – «Машиностроение», 2000. 496 с.
65. Экологический энциклопедический словарь. М.: Издательский дом «Ноосфера», 1999. 930 с.
66. Экология, охрана природы и экологическая безопасность. Учебное пособие в 2-х т. / Под общ. ред. В.И. Данилова-Данильяна. М.: Изд. МНЭПУ, 1997. Т. 1. 424 с.; Т. 2. 412 с.
67. Ядерная энциклопедия. М.: Благотворительный фонд Ярошинской, 1996. 656 с.
68. Anderson J.R. (ed.). Muir's Textbook of Pathology. Edward Arnold (Publishers) Ltd, London, 1980. 1112 p.
69. Berger W.H., Parker F.L. Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep Sea Sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345, цит. по: Мэгарран, 1992.
70. Burrough P.A. Principles of Geographical Information Systems for Land Resources Assessment. Oxford: Clarendon press, 1986. 193 p.
71. Chaudhry G.R. (ed.). Biological Degradation and Bioremediation of Toxic Chemicals. L.: Chapman & Hall, 1994. 515 p.
72. Depledge M.H., Recovery of Ecosystems and their Components Following Exposure to Pollution. J. of Aquatic Ecosystem Stress and recovery, 1999, 6, 199–206.
73. Goodchild M.F. Applications of a GIS Benchmarking and Workload Estimation Model // Papers and Proceedings of Applied Geography Conferences. 1987. V.10. P. 1–6.
74. Goodchild M.F., Rizzo B.R. Performance Evaluation and Workload Estimation for Geographic Information systems // International Journal of Geographic Information Systems. 1987. V. 1. P. 67–76.
75. Konecny M., Rais K. Geograficke informacni systemy // Folia prirodoved. fak. UJEP. 1985. V. 26. No 13. 196 p.
76. Lehrer R.I., Harwig S.S., Ganz T. Defensins and protegrins. Vertebrate Analogs of Arthropod Antimicrobial Peptides // Phylogenetic Perspectives in Immunity: The Insect-Host Defense. Austin, 1994. P. 19–30.
77. Levin S.A., Harwell M.A., Kelly J.R. & Kimball (eds.). Ecotoxicology: Problems and Approaches. N.Y.: Springer-Verlag, 1988. 430 p.
78. McArthur R. On the Relative Abundance of Birds Species // Proc. Nat. Acad.Sci. USA. 1957. V. 43. P. 293.
79. Margalef R. Diversidad de Especies en las Comunidades Naturales // Publ. Inst. Biol. Appl. Barcelona, 1951. V. 9. No 5., цит. по: Левич, 1980.
80. Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago: University of Chicago press, 1968. 112 p.
81. Menhinick E.F. A Comparison of Some Species-individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects // Ecology. 1964. V.45. P. 859., цит. по: Левич, 1980.
82. Morin P.J. Community Ecology. Blackwell Science Inc., 1999. 424 p.
83. Motomura I. Japan J. Zool. 1932. 379 p.
84. Underwood A.J. Detection, Interpretation, Prediction and Management of Environmental Disturbances: Some Role for Experimental Marine Ecology // J. of Experimental Biology and Marine Ecology. 1996. V. 200. P. 1–27.
85. Roch Ph. Defense Mechanisms and Disease Prevention in Farmed Marine Invertebrates // Aquaculture. 1999. V. 172. P. 125–145.
86. Rylsky I.A., Tikunov V.S., Yanvareva L.F. Animated Maps of the Forest and Field Dynamics in European Russia for the Last 300 Years // Proceedings of the 20th International Cartographic Conference ICC 2001. Beijing, China, August 6–10. 2001. V. 2. P. 1011–1021.
87. Shannon C.E., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: University of Illinois Press, 1949. 117 p., цит. по: Одум, 1986.
88. Simpson E.H. Measurement of Diversity // Nature. 1949. V. 163. P. 688., цит. по: Мэгарран, 1992.
89. Tikunov V.S., Berdnikov K.V. Humanware in Geographic

- Information Science // Geographical Information'97: From Research to Application Through Cooperation / Hodgson S., Rumor M. And Harts J.J, eds. Amsterdam: IOS Press, 1997. P. 271–276.
90. Warwick R.M. Mar. Biol. 1986. V. 92. 557 p.; 1987. V. 95. 193 p.

## Раздел IV. Картографирование биоразнообразия

### Введение

#### [Обратно в содержание](#)

Представление о биологическом разнообразии как уникальном свойстве живой природы и его роли в сохранении жизни на Земле стало неотъемлемой частью современных воззрений на взаимоотношения природы и общества. Впервые словосочетание «биологическое разнообразие» применил Г. Бэйтс [1892] в работе «Натуралист на Амазонке», который за время часовой экскурсии наблюдал около 700 видов бабочек. Понятие «биоразнообразия» окончательно утвердилось со времени проведения форума по биоразнообразию в США [1986], а затем и подготовки Международной конвенции о сохранении биологического разнообразия [1992].

При том что до сих пор не существует общепринятого определения биоразнообразия, признается, что оно охватывает все разнообразие проявлений и отправлений жизни на разных уровнях ее организации. Биоразнообразие является предметом изучения многих областей знаний с присущими им методами исследования (биологии, географии, информатики и др.). В этом ряду картографирование и картографический метод исследования занимают значительное место. Многовековой опыт познания выделил карту в качестве эффективного инструмента исследования пространственно-временных явлений и процессов и незаменимого средства представления пространственно распределенной информации.

Картографический метод для изучения биоразнообразия на видовом и ценотическом уровнях стал использоваться задолго до того, как была сформулирована проблема биоразнообразия и осознана его роль как одного из важнейших компонентов устойчивого развития планеты. Первые попытки оценить и представить в визуально обозримой форме биоразнообразие Земли предпринимаются в XVIII–XIX веках на схемах ботанико-географического и зоогеографического разделения поверхности планеты по степени своеобразия флоры и фауны. Среди них выделяется исследование Д. Скоу [1823], который, используя метод статистического изучения видового состава флор, предложенный Р.

Броуном и А. Гумбольдтом [1807], одним из первых выделил естественные флористические подразделения на основе количественных характеристик флор и с учетом природных особенностей территории.

Очевидные успехи в изучении живого покрова Земли в XX веке, во многом обязаны все более широкому внедрению картографического метода в исследовательскую и практическую сферы деятельности. Немаловажно и формирование взаимообогащающих отраслей картографирования (геоботанического, зоогеографического, лесного и др.) со специализацией по основным объектам биоразнообразия. Результатом явились огромные массивы картографических материалов по инвентаризации биоразнообразия (карты ареалов видов и других таксонов живых организмов; биоценотического разнообразия лесов, болот, природных кормовых угодий; дикорастущих полезных растений, охотничье-промысловых животных и др.) на основе различных классификационных признаков (флористических, структурных, динамических, хозяйственных и др.). Они отобразили качественную структуру биоразнообразия и послужили базой для перехода на новую ступень в картографическом изучении биоразнообразия – подготовке карт количественной и сравнительной оценки. Одна из первых среди них – карта оценки богатства флор различных территорий земного шара Е. В. Вульфа [1934].

Повышение интереса к проблемам сохранения биоразнообразия, оценке его состояния, инвентаризации, мониторингу и устойчивому использованию отдельных его компонентов способствует формированию особого проблемного направления тематического картографирования – *картографирование биоразнообразия*. В рамках этого направления ведутся поиски новых картографических подходов к оценке биоразнообразия сообразно целям исследования, степени изученности, а также уровням биологической и пространственной организации. Намечается тенденция использования карт биоразнообразия не только в науке и в образовании, но и в прикладных областях при проектно-исследовательских работах и планировании комплексного развития территорий. Постепенно расширяется тематический спектр карт и их масштабный диапазон. Наряду с аналитическими и комплексными

появились первые синтетические карты. Карты биоразнообразия все чаще включаются в биогеографические разделы атласов или блоки ГИС в виде единичных сюжетов и даже серии карт. Известны примеры опубликованных атласов биоразнообразия [Атлас биоразнообразия лесов..., 1996]. Однако в целом можно отметить, что картографирование биоразнообразия на новом этапе удовлетворения информационных потребностей общества делает первые шаги в направлении разработки научно-методических принципов, а картографическая изученность биоразнообразия на уровне познания и представления пространственно-временных закономерностей пока еще довольно фрагментарна.

Научно-методические принципы и достижения инвентаризационного этапа картографирования биоразнообразия достаточно полно освещены в многочисленных работах по отдельным отраслевым направлениям – геоботаническом [Карамышева, Федорова, 1990; Сочава, 1979; Ежегодники «Геоботаническое картографирование», 1963–2000 и др.], зоогеографическом [Тупикова и Комарова, 1979], лесном [Исаев, 1997] и другим [Картографическая изученность России, 1999].

Задача настоящего раздела – ознакомить читателей с современным состоянием картографирования биоразнообразия на примере некоторых отечественных и зарубежных разработок. Мы сочли целесообразным анализировать его по трем основным направлениям, соответствующим биологическим уровням разнообразия: генетическому, разнообразию организмов и экологическому.

К настоящему времени накоплен определенный опыт оценки видового разнообразия (богатства) на разных уровнях организации биоты от конкретных флор и фаун до флористических царств и фаунистических областей. Первые шаги в разработке оригинальных подходов делает картографирование экологического разнообразия на уровне отдельных локальных экспериментов, а также в региональном и глобальном масштабах. Интересны примеры обращения к картографированию в исследовании проблем, замкнутых на генетический уровень разнообразия.

Перспективность картографирования и привлекательность картографических методов в исследовании биоразнообразия предопределяется их современным методологическим (концепция



геоинформационного картографирования) и технологическим (геоинформационные и телекоммуникационные технологии) переоснащением. Возможности современной картографии, безусловно, будут способствовать интенсификации исследований по биоразнообразию с целью удовлетворения современных научных, образовательных и практических запросов.

## **Глава 1. Биogeографические основы картографирования биоразнообразия**

Картографирование биоразнообразия как особое направление биогеографического картографирования со своими целями и задачами делает первые шаги, опираясь на научно-методические достижения и понятийный аппарат целого ряда смежных отраслей – флористического, геоботанического, зоогеографического, ландшафтного, экологического картографирования и др. Понятно, что его понятийная и терминологическая базы находятся на этапе становления. В процессе быстрого развития теоретических положений, исследования структуры разнообразия, накопления огромного фактического материала в рамках концепции биологического разнообразия постоянно выдвигаются новые задачи и корректируется понятийный аппарат. Отсюда разноречивость и неоднозначность многих определений. Обсуждение этой проблемы не входит в задачи раздела. Мы делаем попытку определиться в отношении некоторых понятий, с тем чтобы обеспечить адекватность подходов при анализе карт. В настоящую главу вынесены только самые общие из них, на основе которых формируются современные принципы и методы картографирования биоразнообразия. Более частные определения рассматриваются в соответствующих главах по мере обсуждения тех или иных проблем.

Согласно Конвенции о сохранении биоразнообразия, под *«биологическим разнообразием»* понимается *«вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает*

*в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем»*. Существуют и другие определения. Воспользуемся определением Б. А. Юрцева [1991, 1992], который различает разнообразие организмов (собственно биоразнообразие) и природные сочетания организмов (экологическое, или биохорологическое, разнообразие). Сюда же следует добавить и уровень генетического разнообразия, к исследованию которого все активнее подключаются картографические методы.

Важным аспектом географии биоразнообразия и его картографирования является представление об уровнях пространственной размерности геосистем [Сочава, 1979]: планетарный, региональный, топологический (локальный). Представление о размерности относится к фундаментальным свойствам организации биосферы. Уровни размерности взаимосвязаны, при этом на каждом уровне экосистемы характеризуются своими временными и пространственными закономерностями, экологическими, динамическими и прочими связями. Поэтому учет размерностей необходим при классификации биосистем и к каждому порядку размерности требуется свой подход. В настоящее время в концепции биологического разнообразия отрабатываются принципы установления уровней размерности разнообразия и поиски в этом направлении ведутся постоянно.

Категории размерности биосферы тесно связаны с масштабами картографирования. Они помогают системно выстроить содержание карт в масштабном ряду и логично организовать структуру легенд в виде иерархически соподчиненных подразделений. Примером реализации этих представлений может быть серия карт растительности мира и материков в Физико-географическом атласе мира [ФГАМ, 1964].

Имеется опыт привязки уровней биологического разнообразия к пространственным масштабам исследований [Виноградов, 1998; Whittaker et al., 2001].

География биоразнообразия в пространстве складывается из основных составляющих – видовой и ценотической, которые отражаются на оценочных картах специального содержания. Картографирование растительности и животного населения, в свою очередь, рассматривается как возможный путь оценки флористического и фаунистического разнообразия в пространстве.

**Разнообразие организмов.** В изучении и картографировании

разнообразия организмов в качестве базовой единицы оценки разнообразия большинством исследователей принимается биологический вид. В связи с этим термин «биоразнообразие» часто ассоциируется с видовым разнообразием, или богатством видов. Внутри вида выделяется популяционно-генетический уровень разнообразия.

Различают *таксономическое* и *типологическое* разнообразия организмов [Юрцев, 1992]. Надвидовой уровень таксономического разнообразия (по родственным связям) включает систематическую иерархию таксонов от рода до царства. *Типологическое* разнообразие организмов (по любой категории признаков, не сводимых к родству) рассматривается, например, на уровне структурно-функциональных, географических, экологических и прочих групп организмов. Круг признаков при анализе типологического разнообразия может быть неограниченно широк и зависит от задач исследования. Например, жизненные формы, сукцессионный статус видов, ценотипы и т. д. Типологическое разнообразие, подразделяемое по категориям признаков (или комплексам признаков), служит основанием для конкретных классификаций.

Оценки таксономического и типологического разнообразия дополняют друг друга. Сопряженная информация о таксономическом и типологическом составе биоты используется при анализе и картографировании компонентов биоразнообразия, закладывается в основу организации баз и банков данных об организмах и биотических подразделениях биосферы.

Видовое богатство может определяться на локальном уровне в рамках сообществ, элементарных биохорий типа конкретных или локальных флор. В качестве единицы оценки может выступать природно-территориальный комплекс на уровне фаций и ландшафта в целом. На региональном и глобальном уровнях наиболее часто видовое богатство оценивается в границах биотических подразделений от района до областей и царств.

Р. Уиттекер и др. [2001], развивая концепцию биологического разнообразия, подчеркивают, что она основана на признании не только экологического феномена богатства видов, но также и биогеографических причин, его обуславливающих, в том числе большое значение придается историческому фактору и пространству, в котором формируется разнообразие. В процессе разработки этой теории сложилось представление о базовых

единицах биоразнообразия, которые соотнесены с пространственными уровнями.

*Локальный уровень – Альфа-разнообразие* – разнообразие видов (видовое богатство), которое обычно выражается числом видов животных или растений на единицу площади в определенной стандартной выборке, часто внутри одного сообщества или местообитания.

*Ландшафтный уровень – Бета-разнообразие* – разнообразие видов в сообществах по градиентам факторов среды (по катене) или *бета-гамма-разнообразие* в пределах ландшафта; это определенная степень различия в видовом составе между различными типами сообществ или местообитаний.

*Региональный уровень – Гамма (эпсилон)-разнообразие* – разнообразие видов в пределах крупных регионов в соответствии с дифференциацией условий по градиентам широты или высоты.

*Континентальный уровень* – разнообразие видов обычно таксонов высокого ранга.

Для учета разнообразия на видовом уровне очень важно отразить также трансформацию естественной биоты под влиянием антропогенных факторов, особенно за счет изменения ее состава при интродукции и инвазии сорных видов. В связи с этим в оценке видового разнообразия вводится ряд понятий о статусе растений в соответствии со способом и временем первого обнаружения вида на изучаемой площади [Barthlott et al., 1999]. Для отображения современного состояния разнообразия на основе положений «*биологической глобализации*» приходится по-разному подходить к оценке разнообразия девственных экосистем тропических лесов, сильно измененных лесных экосистем Европы или полностью измененных распаханной степных экосистем Евразии. Культурные виды являются часто самостоятельным объектом картографирования.

По мере накопления фактического материала и методических разработок выяснилась необходимость различать понятия *потенциального* и *реального* биоразнообразия. Первое определяется как сумма местообитаний, подходящих для вида по экологическим условиям, второе выделяется в пределах потенциальных местообитаний по фактическим находкам вида.

Накоплен определенный картографический опыт оценки видового богатства на разных уровнях организации биоты, начиная

от конкретных флор и фаун до флористических царств и фаунистических областей.

**Экологическое разнообразие.** Среди географических аспектов изучения биоразнообразия самостоятельное направление представляет *экологическое, или биохорологическое, разнообразие*, которое часто определяется как разнообразие сочетаний организмов тех или иных территориальных выделов, объединенных единством экотопов. Опорной единицей экологического разнообразия является экосистема, или биогеоценоз, включающий экотоп (фация ландшафта) и ценопопуляции видов. Оценка экотопического и биоценотического разнообразия производится по различным территориальным подразделениям, начиная от урочищ и местностей ландшафтов, самих ландшафтов, до природных районов, провинций, областей. В качестве структурной единицы экологического разнообразия могут выступать экорегионы, биомы и другие подразделения биосферы как компоненты экосистем соответствующего ранга.

Для картографирования экологического разнообразия важны представления о временных координатах модели. Как известно, на многих картах растительность отображается в различных временных срезах как современная, восстановленная, потенциальная, естественная, антропогенная. Аналогичные категории встречаются и в других направлениях биогеографического картографирования. Например, на карте Северо-Восточной Палеарктики показано население грызунов сельскохозяйственных полей [Тупикова и др., 2000].

## Глава 2. Картографирование разнообразия организмов

При картографировании разнообразия организмов может учитываться общее количество видов в пределах изучаемой территории, или объектом картографирования может быть конкретная систематическая группа (высшие сосудистые растения, млекопитающие животные и т. д.). За меру разнообразия в большинстве случаев принимается число видов. Оно может оцениваться в абсолютных и в относительных (в процентах, значениях индексов разнообразия) величинах по отдельным таксонам (число видов семейства сложноцветных) и в целом для различных таксономических групп как общее видовое разнообразие

(число видов покрытосеменных растений).

Традиционно при флористических исследованиях карты использовались как способ представления результатов анализа количественных изменений зависимости биотических показателей от географического положения флор и фаун. Постепенно трудами многих ученых [Мальшев, 1975; Толмачев, 1941; Шмидт, 1977, 1979; Юрцев, 1992; Gaston, 1998, 2000; Whittaker et al., 2001 и др.] формируются теоретико-методические принципы картографирования биоразнообразия. В практической сфере накопленные массивы данных позволили отобразить с разной степенью достоверности в крупных, средних и мелких масштабах видовое разнообразие отдельных территорий. Важным шагом в изучении биологического разнообразия стали обзорные карты мира, показывающие сравнительные характеристики биоразнообразия, полученные в первом приближении [Мальшев, 1975; Barthlott et al., 1996]. После утверждения Конвенции о биологическом разнообразии [1992] интерес к картографированию биоразнообразия значительно повысился.

К настоящему времени подготовлены сотни карт, отражающих разнообразие организмов на основе разных подходов и методических разработок. Среди них наиболее часто используется отображение биоразнообразия с помощью растрового метода (сеточные карты), картодиаграмм и изолиний.

**Обзорные карты биоразнообразия мира.** При анализе и систематизации данных с целью создания карты биоразнообразия мира выяснилось, что научные знания, касающиеся числа видов и их распространения оказались на неожиданно низком уровне. К настоящему времени описано всего 1,7 млн. видов, тогда как по некоторым оценкам глобальное число видов составляет от 5 до более чем 360 млн. видов [Barthlott et al., 1999]. Если исходить из реальной оценки в 20 млн. видов, можно отметить, что в настоящее время известно менее 8,5% всех видов. Последовал вывод о том, что знания о распространении видов чрезвычайно малы и картографирование биоразнообразия может быть осуществлено лишь в очень далеком будущем. Вместе с тем, как пишет Дэвис и др. [Davis et al., 1990]: «Многие эксперты считают, что угрозы биологическому разнообразию достигли кризисной стадии. Наше мнение состоит в том, что нереально откладывать действия по сохранению биоразнообразия до того, когда «полная» информация

будет собрана. Скорее мы должны эффективно использовать то, что уже знаем, систематически организуя и расширяя нашу базу знаний».

Наиболее изученными в глобальном масштабе оказались высшие сосудистые растения, включающие в настоящее время около 350 000 видов [Barthlott et al., 1999]. Как известно, сосудистые растения – первичные производители биомассы и являются основой общего биоразнообразия всех наземных экосистем. На карте-схеме Л. И. Малышева [1975] богатство сосудистых растений мира показано изолиниями, полученными при обработке статистических данных, рассчитанных на площади в 100 000 км<sup>2</sup>. В 1996 году публикуется первая версия карты потенциального разнообразия сосудистых растений мира (м. 1: 85 000 000) [Barthlott et al., 1999]. База данных подготовлена на основе анализа приблизительно 1400 источников о флоре на континентальном и региональном уровнях, материалов флористических и геоботанических исследований, биогеографических описаний. Число видов рассчитано для стандартных площадей в 10 000 км<sup>2</sup> посредством уравнения [Evans et al., 1955]. На карте способом количественных ареалов выделено 10 зон фиторазнообразия (в диапазоне от < 500 до > 5 000 видов). Интервал в шкале увеличивается в более высоких категориях из-за большого видового разнообразия, главным образом в тропиках. Так как данные о числе видов относятся к территориям определенных стран и меньше привязаны к природным границам, зоны биоразнообразия были скорректированы посредством оверлея по картам растительности и климата. Кроме того, на карте показаны границы флористических царств. Новая электронная версия карты, подготовленная с привлечением ряда экспертов и обновленная по последним данным, появилась в 1998 году (рис. 1 Приложения).

Видовое разнообразие наземной фауны мира нашло отражение на карте м-ба 1:150 000 000 [Resources and Environment, 1998]. На ней показано число видов животных суши и прибрежных вод в пересчете на 100 км<sup>2</sup> (в границах элементарных фаун) с выделением 7 зон зооразнообразия (рис. 2 Приложения).

**Карты видового разнообразия регионов.** Аналогично картам мира количество видов в пересчете на единицу площади для разных групп животных показано для многих крупных регионов мира. Например, количество видов млекопитающих в относительных показателях (в процентах от общего числа видов в пересчете на 360

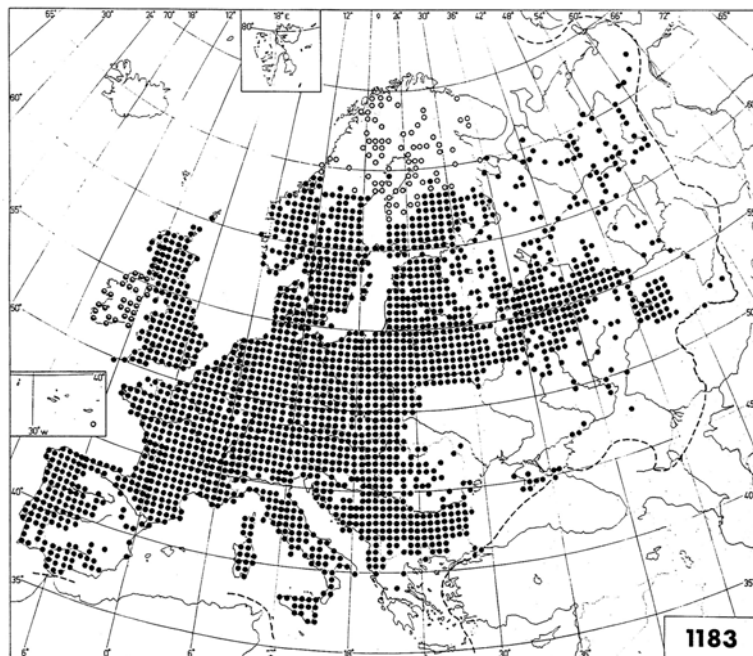
км<sup>2</sup> территории) показано на Карте видового богатства млекопитающих Монголии м-ба 1:9 000 000 [Видовое..., 1990]. Видовое разнообразие амфибий и рептилий Европы отражено в специальном тематическом атласе, посвященном этим группам животных [Atlas of Amphibians..., 1997].



Рис. 3. Встречаемость видов высших сосудистых растений в скандинавской флоре

Карты видового разнообразия, отображающие число видов в абсолютных значениях на стандартную площадь, составлены также для отдельных регионов с достаточной степенью изученности биотического покрова. В качестве примера приведем карту числа видов сосудистых растений на район Скандинавии (рис. 3). Для создания карты территория была разбита на площади размером 40 \* 40 км, в пределах которых подсчитано число видов сосудистых растений. С помощью статистических данных получены линии, ограничивающие территории с различным числом видов. Для площадей менее исследованных привлекались экспертные оценки специалистов [Atlas over Sverige, 1971]. Вышеописанная методика картографирования путем расчета числа видов на стандартные

площади с последующей корректировкой на основе анализа ряда других природных и социально-экономических карт (ландшафтов, геоботанической, рельефа, экологической, населения и др.) используется в основном при разработке обзорных сверхмелкомасштабных и мелкомасштабных карт. Применяются и другие подходы в зависимости от степени изученности территории.



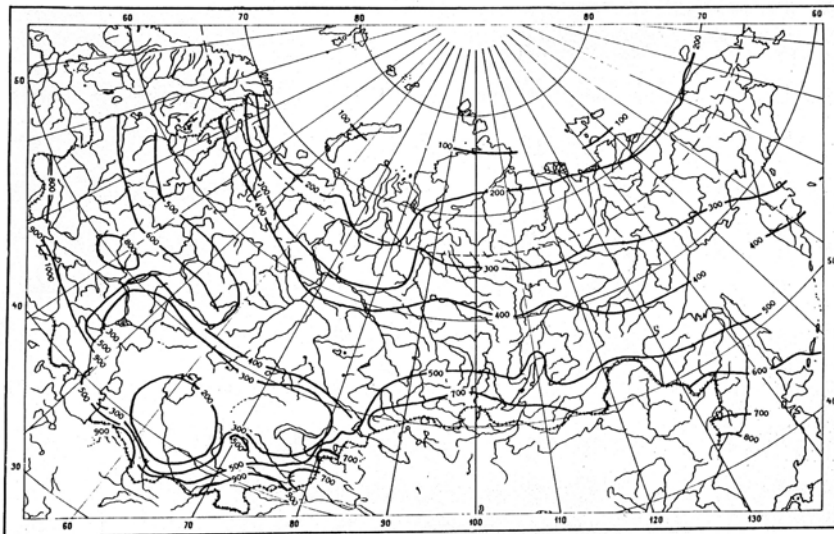
*Silene latifolia*

Рис. 4. Распространение *Silene latifolia*

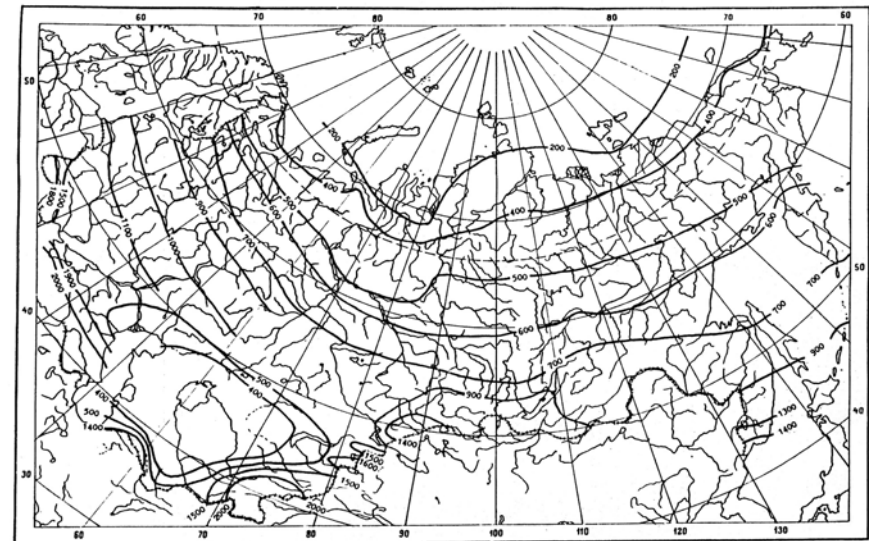
Наиболее достоверный метод оценки состоит в точной картографической регистрации видов. Этот метод применялся на протяжении нескольких десятилетий для картографирования сосудистых растений Европы в целом [Atlas Florae Europaeae, 1972–1996] и других групп растений и животных отдельных государств (Британии, Польши, Чехии, Испании и др.). К настоящему времени издано 11 выпусков «Атласа флоры Европы». Картографирование проводится на основе бинарных (наличие – отсутствие видов) сеточных карт. Пример такой карты приведен на рис. 4. Этот метод достаточно трудоемкий и даже для хорошо изученных площадей создание подобных карт требует много времени. Так, по замечанию

Lahti и Lampinen [1999], Атлас Европы потребовал бы для своего составления более 150 лет, если бы продолжал составляться по этой схеме. Однако эта методика сеточных квадратов достаточно часто применяется для отражения распространения отдельных таксонов (например, редких видов) на относительно небольших территориях или для атласов отдельных регионов.

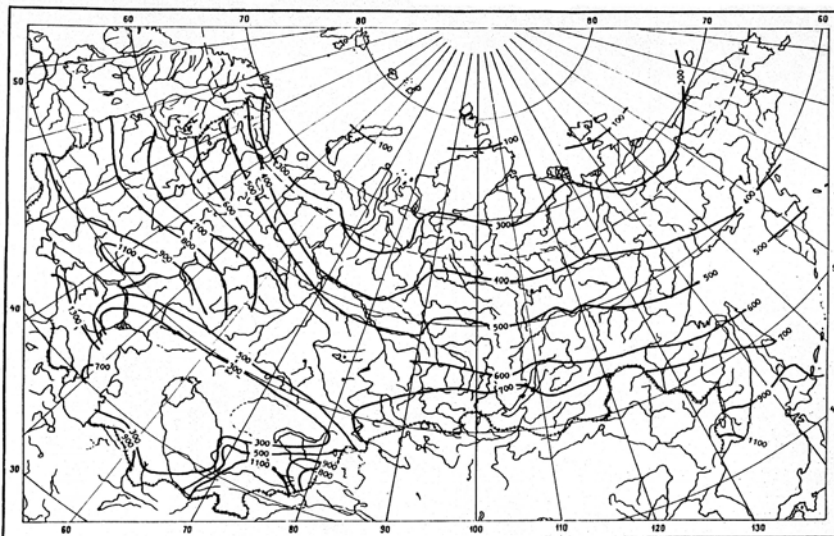
Для получения информации о биоразнообразии используются и другие методы. Один из наиболее широко применяемых подходов основывается на моделировании числа таксонов непосредственно по экологическим параметрам [Мальшев, 1975; 1992; O'Brien 1993; Malyshev et al., 1994; Chapman et al., 1994; Wohlgemut, 1996]. На основе его Л. И. Мальшевым [1992] составлены карты - схемы флорного разнообразия территории бывшего СССР масштаба 1:85 000 000. В качестве исходной посылки используется положение, согласно которому видовое богатство определяется внешними факторами на 80–90%, а исторические условия ответственны, главным образом, за конкретный видовой состав. Для проверки этой гипотезы было определено число видов сосудистых растений для 51 флористического региона по материалам сводки «Флора СССР». Полученные данные обработаны с помощью регрессионно-дисперсионного и корреляционного анализов. Кроме размера территории (операционной единицы картографирования) и свойственного ей числа видов растений, учтены экологические параметры: продолжительность периода вегетации как годовая сумма суток с положительной температурой; влажность, определяемая по отношению потенциальной испаряемости и реального испарения; разнообразие экологических условий в горных районах, оцениваемое по числу поясов растительного покрова. В результате получена серия карт-схем (рис. 5), отображающих число видов сосудистых растений, отнесенных к площадям в 100, 1000 (что соответствует элементарным флорам и отражает удельный уровень богатства), 10 000 и 100 000 км<sup>2</sup> (соответствует сборным флорам, богатство которых определяется совместно удельным уровнем и пространственным разнообразием).



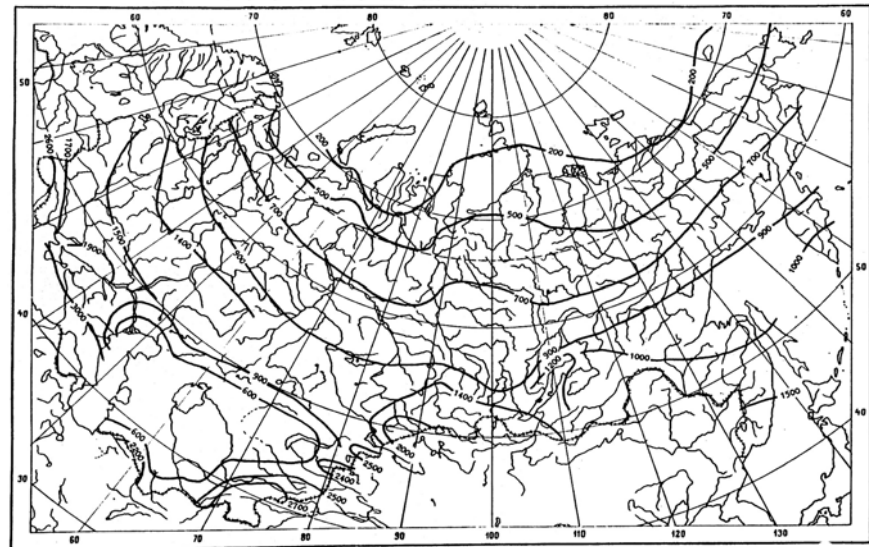
Картограмма уровней флористического богатства СССР в пересчете на 100 км<sup>2</sup>



Картограмма уровней флористического богатства СССР в пересчете на 10 000 км<sup>2</sup>



Картограмма уровней флористического богатства СССР в пересчете на 1000 км<sup>2</sup>



Картограмма уровней флористического богатства СССР в пересчете на 100 000 км<sup>2</sup>

Рис. 5. Картограммы уровней флористического богатства СССР

Метод моделирования по экологическим параметрам находит все большее применение в связи с возможностями компьютерных

технологий, особенно ГИС. Например, в Австралии с 1989 года реализуется проект ERIN (Environmental Resources Information Network). Наиболее распространенные модели учитывают экологические совокупности видов и их жизненные формы, соответствующие определенным параметрам местообитаний (климатическим, почвенным, гидрологическим и др.). По этим данным составляются карты потенциального распространения видов, которые затем могут быть трансформированы до карт фактического распространения видов [Barthlott et al., 1999].

Для получения более быстрых результатов используются и другие подходы. Так, например, использовался метод отображения разнообразия высших сосудистых растений, исходя из разнообразия видов более высоких систематических таксонов [Woodward, Rochefort, 1991; Williams et al., 1994]. Богатство видов по отдельным систематическим таксонам (роды, семейства) показаны на аналитических картах Л. И. Малышева [1992].

Еще один подход состоит в отображении разнообразия на основе картографирования меньших по объему, хорошо известных индикаторных групп видов, в сравнении с общим разнообразием [Pearson, Cassola, 1992].

Для сохранения биоразнообразия очень важно выявление очагов видового разнообразия и определение их ранга. Карты оценки разнообразия видов дают возможность выделить территории с высоким видовым разнообразием – *«центров разнообразия»*, как на глобальном, так и на региональном уровнях. Центры играют большую роль при выделении *«Hot Spots»*, или приоритетных площадей, подлежащих охране [Bibby et al., 1992; Medail et al., 1994]. При наличии карт видового богатства они выявляются по изотаксам (линиям с равным таксономическим богатством) с учетом качественных критериев оценки. Выделяя районы с высоким видовым разнообразием, определяя участие в них реликтовых и эндемичных видов, можно выявить центры видообразования и возможные пути расселения многих групп растений и животных. На этой основе разрабатывается стратегия сохранения биоразнообразия в крупных географических регионах. Так на карте фиторазнообразия мира хорошо видны центры с экстремальным количеством видов на единицу площади. Максимально высокое разнообразие зарегистрировано в тропических зонах Земли. Всемирный фонд дикой природы и Международный союз охраны природы

определили 6 главных центров максимального видового разнообразия глобального значения: тропические Восточные Анды; атлантическое побережье Бразилии; Восточные Гималаи – район Юньнань; Чоко в Коста - Рике, Северное Борнео; Папуа – Новая Гвинея. Определены и региональные очаги высокого разнообразия (Средиземноморье, Кавказ, Скалистые горы, горы Средней и Центральной Азии и др.).

Для территории Восточной Европы области наибольшего видового богатства показаны на основе анализа флоры с использованием индекса разнообразия на уровне видов, родов и семейств [Кожаринов, Морозова, 1997]. Наибольшие величины видового богатства отмечены в зоне широколиственных лесов и лесостепи. Карты дают возможность выявить флористически уникальные территории для организации мониторинга и охраны (рис. 6).



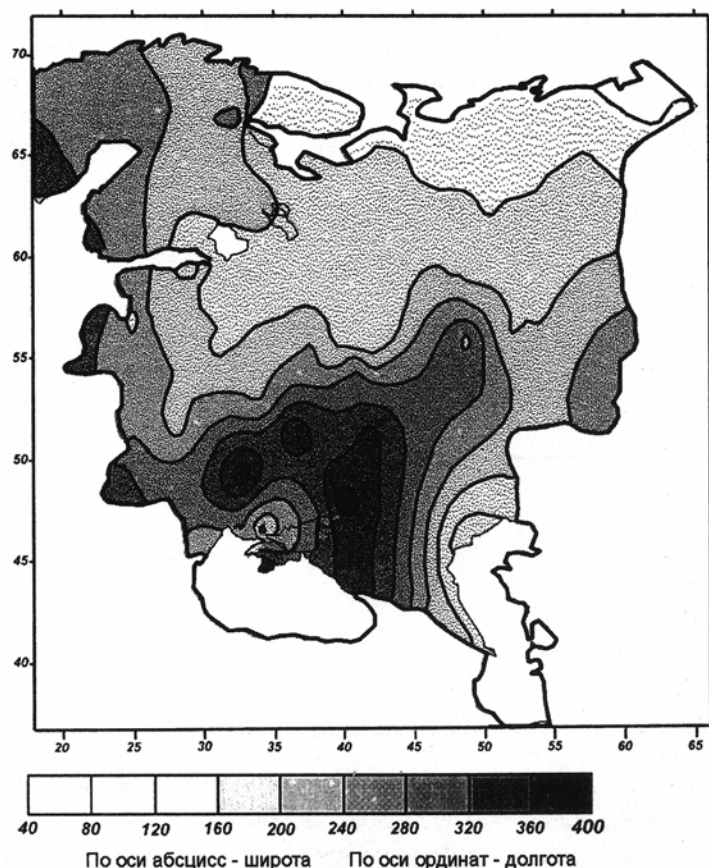


Рис. 6. Видовое богатство флоры территории Восточной Европы по индексу биоразнообразия ( $H$ )

В концепции картографирования биоразнообразия важное место отводится выбору операционных (территориальных) единиц оценки биоразнообразия на каждом пространственном (и, следовательно, масштабном) уровне организации биотического покрова. В качестве таковых в практике отечественного и зарубежного картографирования используются: 1) регулярные территориальные единицы (ячейки регулярных сетей, или растры); 2) политико-административные единицы; 3) естественные границы биотического покрова разного уровня (конкретные флоры и фауны, биохории

разного уровня и т. д.). Размеры ячеек регулярных сетей различаются по способу локализации и размерам. Растровые изображения, как показано выше, часто трансформируются в изолинейные. Карты оценки биоразнообразия по политико-административным единицам необходимы при решении меж- и внутригосударственных вопросов, нуждающихся в информации, привязанной к политическим границам. Оценки биоразнообразия организмов проводятся как по количественным, так и качественным показателям.

Ведутся поиски различного рода индексов оценки видового разнообразия и разрабатываются методы отражения их на картах. При этом во многих индексах учитываются ранг и объем таксонов, что необходимо для обеспечения сопоставимости флористических данных при картографировании. Это один из важнейших исходных принципов картографирования видового разнообразия. Оценки видового богатства не ограничиваются только количественными показателями – числом видов или более продвинутым приемом определения разнообразия с использованием элементов теории информации, в частности коэффициентов Симпсона или известной формулы для информационной энтропии Шеннона, ряд модификаций которой нашел довольно широкое применение в качестве информационной меры разнообразия. Наличие компьютерных баз данных о распространении видов дает возможность применять более сложные алгоритмы анализа, чем простая оценка региональных различий в количестве и обилии видов.

Прослеживается тенденция к увеличению числа критериев оценки, и в том числе за счет качественных показателей. В. М. Шмидт [1977] использовал 10 флористических показателей (параметров конкретных флор) для выяснения закономерностей географической изменчивости флористических показателей в пределах Европейской части СССР (рис. 7).



информацию о географии видов и биоценозах различных рангов с выявлением фоновых, редких и уникальных биологических объектов в пределах региональных подразделений в целом для разработки стратегии их охраны.

Одна из ключевых задач анализа биоразнообразия и исследования его эколого - географической структуры в этом плане связана с выбором опорных единиц его учета и сохранения, которое должно осуществляться по естественным биохорологическим единицам – биогеографическим и экологическим подразделениям биосферы.

**Карты ценотического разнообразия.** Эколого-географическая основа охраны биоразнообразия непосредственно связана с природной дифференциацией территории. Среди опорных единиц учета ценотического разнообразия могут выступать подразделения ландшафтной структуры территории, биогеографического районирования и экосистем разного уровня.

Ландшафтный уровень исследований биоразнообразия предопределяет выявление закономерностей формирования богатства и разнообразия биоты и сообществ, определяемых процессами и факторами, действующими в границах морфологических частей ландшафтов. Оценка ценотического разнообразия успешно ведется на уровне отдельных ландшафтов и до крупных физико-географических регионов. Методически подходы к картографической оценке ценотического разнообразия разработаны пока слабо в силу трудности классификационных построений и выбора базовых единиц такой оценки. В настоящее время решаются задачи разработки методологии, подбора критериев, методов анализа карт и картографических приемов составления оценочных карт ценотического разнообразия [Назимова, 1995; Новикова, 1997; Огуреева, Котова, 2000].

Хорошей опорной территориальной единицей сохранения биоразнообразия в последнее время все больше признается природный ландшафт, в пределах которого удобно к тому же проводить выявление и оценку видового разнообразия. Именно в ландшафте обеспечивается сохранение биоты как жизнеспособных популяций видов при сохранении экотопов внутри ландшафта. Растительный покров каждого ландшафта отличается структурой и специфическим набором сообществ, приуроченных к определенным экотопам, их количественным соотношением и размещением относительно друг друга [Ильинская, 1980]. Однако подходы к

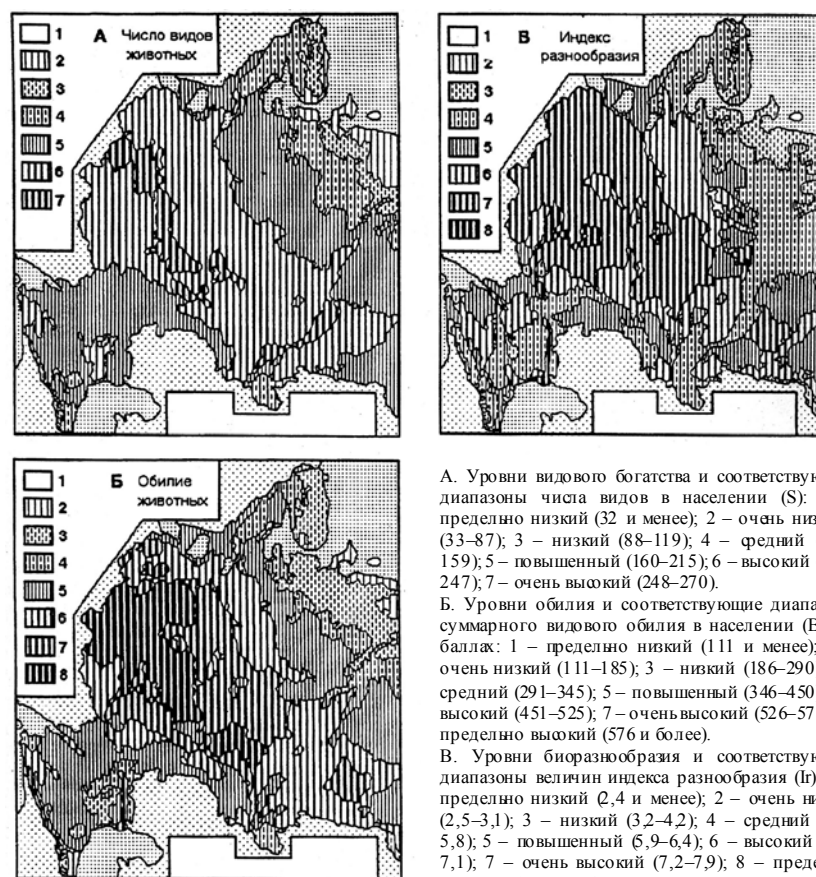
оценке и картографированию ценотического разнообразия ландшафта разработаны очень слабо.

Информацию о ценотическом разнообразии на качественном уровне традиционно содержат карты растительности разного масштаба, дающие представление о типологическом разнообразии как коренных, так и производных сообществ различных в природном отношении регионов. В качестве примера можно привести среднемасштабную карту растительности Московской области [Огуреева и др., 1996], составленную на эколого-динамической основе с учетом ландшафтной структуры территории. Она дает информацию о сложном фитоценотическом разнообразии региона, сложившемся в процессе длительного антропогенного воздействия, и современном состоянии его растительного покрова.

В пределах свойственных ландшафту эпиассоциаций [Сочава, 1979] выявлены коренные типы сообществ, приуроченные к структурным элементам ландшафтов, и ряды их производных сообществ с учетом эколого-географических особенностей природных комплексов. В различных ландшафтных условиях антропогенная трансформация растительных сообществ и процессы их восстановления протекают по-разному, и выявление ландшафтных связей растительности делает возможным проследить все стадии динамического ряда и оценить фитоценотическое разнообразие региона наиболее полно. На карте растительности впервые показан, например, ценотический состав лесных сообществ Московской области, представленных условно-коренными (61 подразделение) и производными (89 коротко- и 132 – длительнопроизводных) сообществами, дифференцированными в соответствии с ландшафтной структурой территории региона. Таким образом, эта карта может быть использована как фундаментальная основа для оценки фитоценотического разнообразия на разных уровнях его организации. Используя анализ видового разнообразия растительных сообществ (видовое богатство и видовая насыщенность), можно перейти к комплексной оценке видового и ценотического разнообразия ландшафта или речного бассейна как элементарного катенного комплекса [Заугольнова, 1997].

Карта «Население наземных позвоночных России» [Даниленко, Румянцев, 1999; 2000] отражает закономерности потенциального распределения пространственных сочетаний типов территориальных группировок животного населения наземных позвоночных на

региональном уровне. В легенде карты наземные позвоночные животные характеризуются по видовому составу и количественными показателями обилия на основе типологии экотопов. Для карты разработана система балльных оценок обилия видов, исходя из биологических особенностей их популяций в границах ареала (условные баллы). На основе этих оценок территориальные группировки населения животных характеризуются многочисленными и обычными видами. Далее использованы показатели: суммарное число видов и общее обилие населения животных. Экологическая информация дополняется указанием классов наземных позвоночных, имеющих представителей в животном населении (рис. 8).



А. Уровни видового богатства и соответствующие диапазоны числа видов в населении (S): 1 – предельно низкий (32 и менее); 2 – очень низкий (33–87); 3 – низкий (88–119); 4 – средний (120–159); 5 – повышенный (160–215); 6 – высокий (216–247); 7 – очень высокий (248–270).  
Б. Уровни обилия и соответствующие диапазоны суммарного видового обилия в населении (BN) в баллах: 1 – предельно низкий (111 и менее); 2 – очень низкий (111–185); 3 – низкий (186–290); 4 – средний (291–345); 5 – повышенный (346–450); 6 – высокий (451–525); 7 – очень высокий (526–575); 8 – предельно высокий (576 и более).  
В. Уровни биоразнообразия и соответствующие диапазоны величин индекса разнообразия (Ir): 1 – предельно низкий (2,4 и менее); 2 – очень низкий (2,5–3,1); 3 – низкий (3,2–4,2); 4 – средний (4,3–5,8); 5 – повышенный (5,9–6,4); 6 – высокий (6,5–7,1); 7 – очень высокий (7,2–7,9); 8 – предельно высокий (более 7,9).

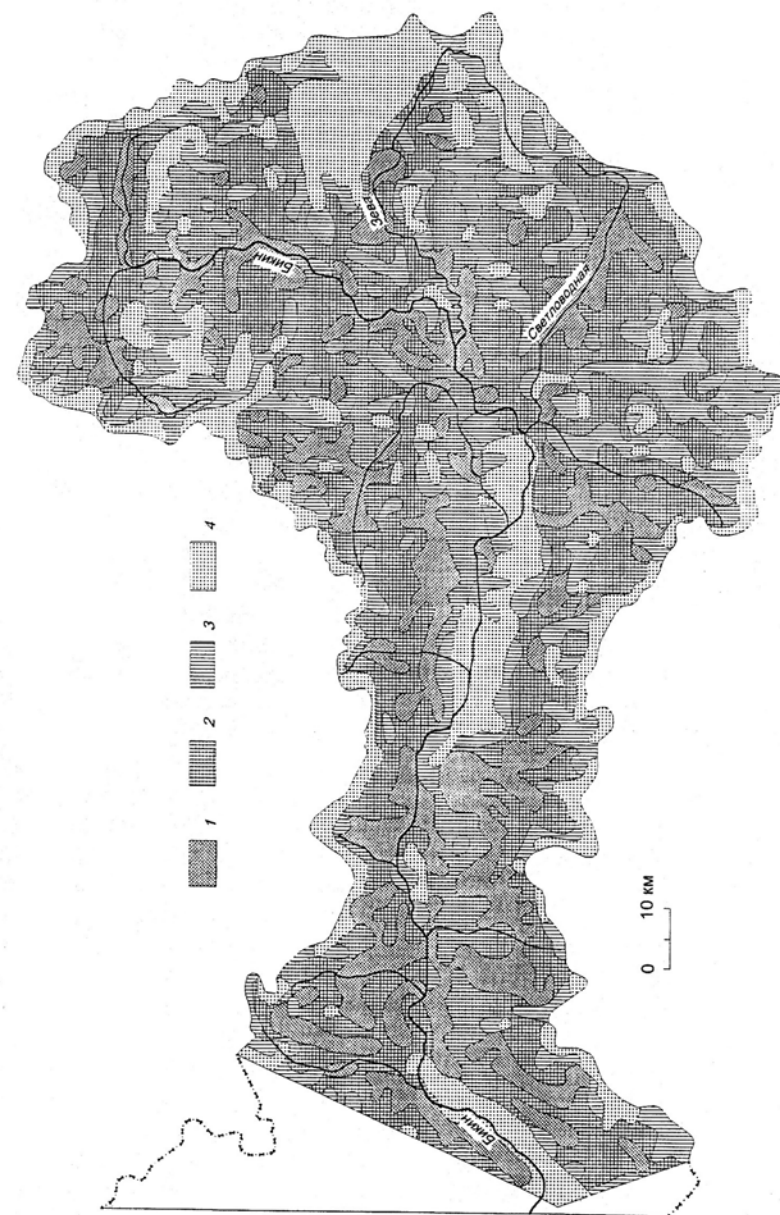
Рис. 8. Биоразнообразие населения позвоночных России и его составляющие (уменьшенные и схематизированные фрагменты карты М 1:4 000 000)

**Карты экосистемного разнообразия.** Во многих работах опорной единицей нижнего уровня биохронологических подразделений при оценке биоразнообразия рассматриваются экосистемы. На планете существует огромное разнообразие наземных и водных экосистем от относительно простых субнивальных и пустынных до богатейших и сложных экосистем тропических лесов с огромным видовым богатством. Для водных экосистем также можно проследить увеличение видового богатства от вод открытого океана до богатейших сообществ коралловых рифов. Экосистемное разнообразие часто оценивается через разнообразие видового компонента или биотопов, их составляющих. В качестве примера можно отметить карты «Современное состояние экосистем Монголии» [1996] и «Водно-болотные угодья» [2000].

В серии карт «Атласа биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий» [1996] среди многочисленных карт современного состояния лесных экосистем, построенных по соотношению площадей, показаны площади болот и водоемов от общей площади территории как важнейших экосистем гидросерии растительного покрова.

Свою методику оценки биоразнообразия с экосистемных позиций предложил А. Н. Киселев [1997]. В результате обработки серии цифровых карт и математического моделирования были получены карты экотопического, геоботанического и зоологического разнообразия Приморского края. Первая карта дает представление о разнообразии и контрастности состояний экотопов; вторая – отражает оптимум произрастания и устойчивость для выбранной совокупности видов – эдификаторов, выявляя относительный максимум разнообразия создаваемых ими растительных сообществ; зоогеографическая карта составлена по 4 группам животного населения: млекопитающим, птицам, мышевидным грызунам и иксодовым клещам, демонстрируя местоположение участков с различным числом видов и плотностью их популяций. Синтез по трем блокам – экотопическому, геоботаническому и зоогеографическому дал возможность комплексной оценки биологического разнообразия (приоритетно экотопического разнообразия) для территории Приморья на примере бассейна р. Бикин (рис. 9).

**Карты биомного разнообразия.** В последнее время все отчетливее прослеживается стремление к более глубокому познанию природы и закономерностей развития биотического покрова посредством интегрального рассмотрения обоих его компонентов – растительности и животного населения. Оно направлено на раскрытие их системообразующих связей и выявление всей иерархии современного биотического покрова, так как именно глобальная биотическая структура является гарантом устойчивости и подвижной равновесности биосферы. Перспективными представляются также работы по оценке биоразнообразия на биомной основе. Ключевым понятием в концепции биомного разнообразия является *биом*.



Биологическое разнообразие бассейна р. Бикин (приоритетно экологическое разнообразие).  
Степень биоразнообразия: 1 — очень высокое, 2 — высокое, 3 — среднее, 4 — низкое и очень низкое.

Рис. 9.

Представление о биомах как основных подразделениях биосферы начало разрабатываться в отечественной и зарубежной биогеографии более 20 лет назад и первоначально ограничивалось показом, на картах, в основном на планетарном уровне, крупных подразделений типа зональных биомов [Одум, 1986; Walter and Vox, 1976; Б. Небел, 1993; А. Кюхлер, цит. по Рейвн и др., 1990; Панфилов, 1998]. Вместе с тем во многих работах [Второв, Дроздов, 1978; Уиттекер, 1981; Воронов и др., 1985; Бигон и др., 1989; Огуреева, Котова, 1996 и др.] развивается представление о биомах как крупных региональных экосистемах, включающих целый ряд взаимосвязанных, меньших по размеру экосистем, отражающих взаимодействие климата с региональной биотой и субстратом.

Биом представляет собой сочетание конкретных экосистем разного уровня, биота которых наиболее эффективно использует абиотические компоненты среды вследствие определенной, исторически обусловленной адаптации к этим условиям. Биом: 1) включает растительные сообщества и животное население, неразрывно связанные друг с другом; 2) связан с зональными и высотно-поясными климатическими условиями, т. е. существует при определенном соотношении тепла и влаги; 3) как экологическая единица подразделения биосферы, в свою очередь, может быть подразделен на более мелкие подсистемы, вплоть до элементарных экосистем, или биогеоценозов, на локальном уровне.

Использование биомов в качестве опорных единиц учета биоразнообразия дает возможность интегрального анализа ботанической и зоогеографической составляющих биотического покрова, а также сопряженного изучения биотических и абиотических компонентов экосистем.

*Типы биомов.* При анализе биоразнообразия биомов, их классификации и картографировании можно исходить из *типологического представления о биомах* [Дроздов, 1994]. Сходные адаптации растений и животных к жизни, например в условиях крайне засушливых районов мира – в пустынях, привели к тому, что экологические типы пустынь в различных регионах мира характеризуются сообществами, аналогичными по облику и приспособлению компонентов, сходными по реакции и связи с динамикой условий природной среды и к антропогенным воздействиям, но весьма своеобразными в флористическом и фаунистическом отношении. Анализ биоценозов в очагах аридности в разных регионах мира показал, что при глубине различий в их

фаунистическом составе отмечается исключительное физиономическое и, структурно, биоценотическое сходство. Внимательное изучение параллельных адаптаций показало, что при резких различиях фаунистических комплексов экологические группировки животных сложены из аналогичных структурных блоков, выполняющих идентичные функции в биоценозах [Дроздов, 1994].

Адаптивная эволюция способствует также возникновению и сохранению экологического разнообразия в виде набора жизненных форм и экологических групп организмов, максимально заполняющих все доступные экологические ниши. Процесс конвергентной адаптации благоприятствует сохранению биотического и экологического разнообразия на глобальном и региональном уровнях. Исходя из этого анализа, *типы биомов* выделяются по набору жизненных форм, характеру растительного покрова и животного населения с учетом ландшафтных особенностей территории.

Для каждого типа биома характерны различные варианты структуры сообществ, из которых создается индивидуальный для каждого биома набор сообществ, определяющий особый, специфический уровень разнообразия, который можно назвать *биомным*. Биомное разнообразие является интегральным, а его оценка проводится по физиономическим признакам живых организмов, по спектрам их жизненных форм, по числу сообществ и биомных уровней, по характеру их насыщенности и связей между ними. Выделенные по этим критериям биомы можно рассматривать как хорологические единицы биоразнообразия на глобальном и региональном уровнях.

В качестве примера можно привести типы пустынных биомов Центрально-Австралийского очага аридности [Дроздов, Мяло, 1997] (рис. 10). Пустыни: склерофильно-древесно-кустарниковые щебнистые в сочетании с дерновинно-злаковыми сообществами из триодии в межрядовых понижениях песчаных равнин; злаково-кустарниковые (триодии, акации, эвкалипты) песчаные; древесно-кустарниковые с преобладанием колючих филлодийных акаций; древесно-кустарниковые в сочетании со злаковниками и эвкалиптовыми редколесьями; разреженные злаковники с преобладанием триодии в сочетании со склерофильными редколесьями и кустарниками; солянково-кустарниковые в сочетании со склерофильными редколесьями и злаковниками; кустарниково-злаковые песчаные с преобладанием триодий, акаций,

хакеи, гравиллеи; щебнисто-каменистые с разреженным кустарниковым покровом. Каждому типу пустынь соответствует определенный тип животного населения, для которого приводятся списки характерных видов животных (на примере обозначения 1).

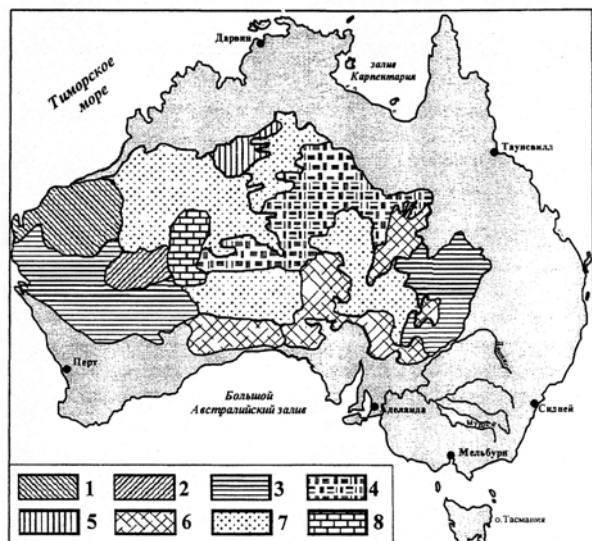


Рис. 10. Животное население Центрально-Австралийского очага аридности: 1 – Питон ковровый (*Morellia spilotes*), денисония полосатая (*Denisonia fasciata*), медонос серый (*Conoporphila cuneata*), горлица бриллиантовая (*Geopelia cuneata*), крапивник бирюзовый (*Malurus callarinus*), страус эму (*Dromaius novaehollandiae*), землеройка сумчатая длиннохвостая (*Sminthopsis longicaudata*), куница сумчатая (*Dasyurus geoffroi*), кенгуру горный (*Macropus robustus*), валлаби скальный (*Petrogale lateralis*), мышь толстохвостая (*Zyzomys pedunculatus*), в склерофильных древесно-кустарниковых щебнистых пустынях в сочетании с дерновинно-злаковыми сообществами в триподии в ментгрядовых понижениях песчаных равнин

**Региональные биомы.** В картографировании биоразнообразия появился опыт отражения региональных биомов как крупных экосистем регионального уровня. Региональные биомы как подразделения биосферы рассматриваются в пределах зон на равнинах (зонобиомы) и в соответствии с типами высотной поясности в горах (оробиомы). Они с соответствующими климаксовыми сообществами отражают биоэкологический потенциал равнинных и горных территорий на региональном уровне лучше, чем их биотические компоненты (растительные и животные сообщества) каждый в отдельности.

Региональный биом как средний уровень деления биосферы

занимает центральное место в исследовании и картографическом отображении биоклиматического потенциала территории, являясь связующим звеном между элементарными экосистемами, с одной стороны, и зонобиомы и оробиомы I порядка – с другой. Региональный биом формируется в определенных зональных и высотно-поясных климатических условиях, т. е. существует при определенном соотношении тепла и влаги. Его специфика определяется доминированием таких жизненных форм, которые в наибольшей степени адаптированы к неповторимым в пространстве комбинациям климатических и ландшафтных условий как исторически сложившихся, так и трансформированных деятельностью человека. Последнее особенно важно, поскольку растительные сообщества более инертны в этом отношении и длительное время сохраняют элементы структуры и видового состава исходных сообществ. Напротив, животное население (и его элементы) быстро реагирует на изменяющуюся экологическую ситуацию, и поэтому часто его экологическая структура не в полной мере соответствует биоклиматическому потенциалу территории. Как экологическая единица подразделения биосферы региональный биом, в свою очередь, может быть подразделен на более мелкие подсистемы элементарных экосистем, или биоценозов, на локальном уровне [Огуреева, Котова, 1996].

Г. Вальтер и С. Брекл [1991] предложили схему уровней биомной организации биосферы, в которой зонобиомы и оробиомы, рассматриваемые как составляющие экологического подразделения биосферы, включают более мелкие подсистемы – биомы регионального уровня. Эта схема принята за основу при разработке содержательной части карты «Биомы России» м-ба 1: 8 000 000 [Огуреева и др., 2001]. Классификация биомов построена в соответствии с рубрикацией трех иерархических уровней: зоно- и оробиомы, субзонобиомы и оробиомы 2-го порядка, географические группы региональных биомов и региональные биомы. В настоящее время подготовлен электронный вариант этой карты, которая представляет собой первый опыт комплексного отображения закономерностей пространственной дифференциации биотического покрова территории России на уровне региональных биомов (рис. 11). Характеристика каждого регионального биома включает: а) показатели биоклиматической ситуации в регионе по отдельным экосистемам и для биома в целом; б) фитоценоотическое разнообразие на уровне групп ассоциаций и формаций; в) флористическое богатство по отдельным экосистемам и



интегральные оценки биомов в целом; г) фаунистическое разнообразие разных таксономических групп наземных позвоночных животных, характеризующееся качественными (видовой состав) и количественными показателями (обилие); д) разнообразие типов территориальных группировок животного населения (биотопическое разнообразие); е) характеристику территориальных группировок населения животных с выделением многочисленных и обычных видов.

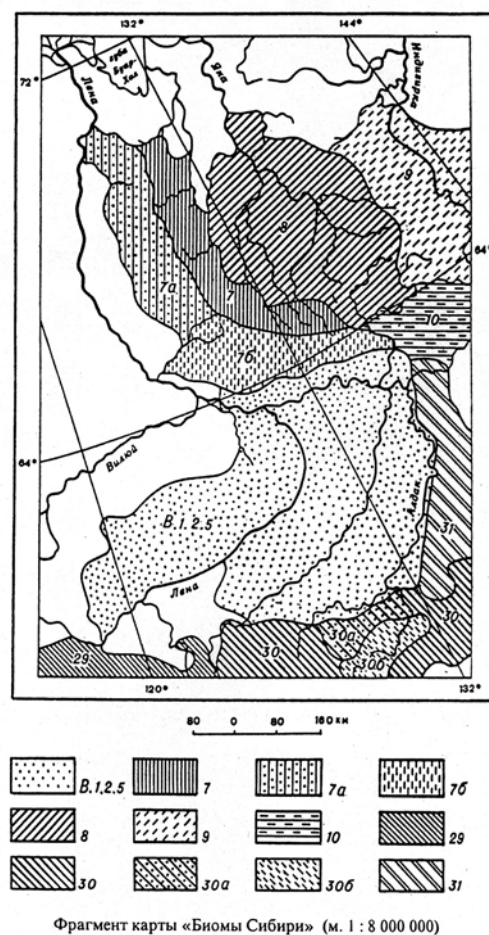


Рис. 11.

Равнинные биомы: В.1 – Среднетаежные; В.1.2 – Восточносибирские; В.1.2.5 – атласно-таежный;

Горные биомы: II – Гипоарктические: II.2 – Верхояно-колымские: 7 – кольцово-

горнотундрово-ерниково (*Betula exilis*)-редколесно-таежный (*Larix cajanderi*) (Верхоянский: а – западноверхоянский; б – южноверхоянский; 8 – горнотундрово-стланиково (*Pinus pumila*)-редколесно-таежный (*Larix cajanderi*)-лесостепной (Янский); 9 – гольцово-стланиково-редколесно-таежно (*Larix cajanderi*)-лесостепной (Индигирский); 10 – нивально-гольцово-горнотундрово-стланиково (*Pinus pumila*)-редколесно-таежный (*Larix cajanderi*) (Оймяконский); III – Бореальные: III.4 – Ангарида: 29 – гольцово-горнотундрово-стланиково (*Pinus pumila*)-редколесно-таежный (*Larix gmelinii*, *Betula cajanderi*) (Патомский; 30 – гольцово-горнотундрово-стланиково (*Pinus pumila*)-редколесно (*Betula lapponica*)-таежный (*Larix gmelinii*, *L. sibirica*, *Pinus silvestris*) (Верхнеалданский: а – Суннагинский; б – Гынам-учурский (на известняках); 31 – гольцово-горнотундрово-стланиково (*Pinus pumila*)-редколесно-таежный (*Larix gmelinii*, *Pinus silvestris*) (Юдомский).

Только совместное рассмотрение этих данных наиболее полно раскрывает экологическую составляющую регионального биома. Региональные биомы имеют географическое название (например, Якутский таежно-аласный, Янский горный тундрово-редколесно-таежно-лесостепной и др.).

Региональный биом все больше признается в качестве узловой единицы сохранения биоразнообразия, представляющей оптимальную территорию для выявления и оценки биоразнообразия на видовом и экосистемном уровнях. Поэтому карта региональных биомов может быть идеальной основой для проведения инвентаризационных работ по учету единиц биоразнообразия и созданию баз данных по видовому и ценозическому разнообразию в пределах региональных биомов и составляющих их экосистем. Региональные биомы как природные подразделения среднего уровня (между глобальным и локальным уровнями) чрезвычайно важны для изучения антропогенного воздействия на экосистемы и охраны биологического разнообразия.

В качестве примера можно привести опыт оценки ботанического разнообразия в горах Байкальского региона как одного из участков мирового природного назначения, достаточно хорошо обеспеченного фактическим материалом [Огуреева, Котова, Крайнов, 2000]. Сведения о флористическом и ценозическом разнообразии в горах приводятся в пределах высотно-поясных подразделений и затем дается комплексная оценка фитоценозического разнообразия для типа поясности в целом. Фитоценозическое разнообразие четко отражает природно-климатическую высотную поясность в горах и рассматривается как разнообразие сообществ в пределах географически определенного природного комплекса [Юрцев, 1992; Василевич, 1992]. Его оценка проводится на уровне спектров сообществ отдельных формаций в пределах поясов и в целом по всему высотно-поясному спектру (рис. 12).

Картографический метод исследования позволяет получить новую информацию о богатстве спектров ценотического разнообразия в сравнительно-географическом плане. В качестве модели для составления карты оценки ботанического разнообразия прибайкальских типов поясности на ценотическом уровне за основу была принята карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1: 8 000 000) [1999] и был использован кадастр ценотического разнообразия, составленный В. Н. Моложниковым [1986], в котором дается описание и распространение 677 типов подразделений растительного покрова в районе Байкала. Это послужило основой для картографической оценки биоразнообразия этого региона. В качестве аналитического подхода был использован качественный набор фитоценотических подразделений растительности (ценотические спектры) в пределах поясов с выделением фоновых (3), сопутствующих (2) и редких (1) сообществ (по 3-балльной шкале оценки). Через них возможен выход на оценку всей поясной системы типа поясности. Критерием для установления учетных единиц были избраны формации и подразделения на уровне субформаций, классов и групп ассоциаций. Использована также концепция разнообразия на уровне эпитаконов по учету коренных сообществ, включая их производные.

В процессе работы была создана база данных по каждому типу поясности, в которую вошли следующие показатели: а) характеристики биоклиматической ситуации в регионе по поясам и для типа поясности в целом; б) фитоценотическая характеристика на уровне групп ассоциаций в пределах формаций пояса; в) флористическое богатство по отдельным формациям растительности пояса и интегральные оценки поясов в целом; г) филогенетическая характеристика флористических и ценотических комплексов. На основе полученных оценок составлена карта ботанического разнообразия Байкальских гор [Криволуцкий и др., 1998; Огуреева и др., 2001] (рис. 12).

На основе биомного подхода может быть критически оценена существующая глобальная сеть охраняемых территорий и, в первую очередь, биосферных резерватов, с целью ее дальнейшего развития и оптимизации. Каждый тип биомов должен быть представлен в системе охраняемых территорий, так как именно совокупность эталонов всех сообществ в данном типе биома обеспечивает сохранение биомного (экологического) разнообразия.

Для территории России проведен анализ зональной репрезентативности системы государственных природных заповедников, используя в качестве количественного критерия площадь заповедников относительно площади зообиомов и оробиомов страны. За основу принята карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» [отв. ред. Г.Н. Огуреева, М., 1999]. Анализ карты позволил сделать вывод о том, что система государственных природных заповедников Российской Федерации зонально нерепрезентативна и в дальнейшем эта система заповедников нуждается в серьезной коррекции. Карта репрезентативности заповедников позволила дать и практические рекомендации по распределению новых заповедных территорий [Никольский, Румянцев, 2001].

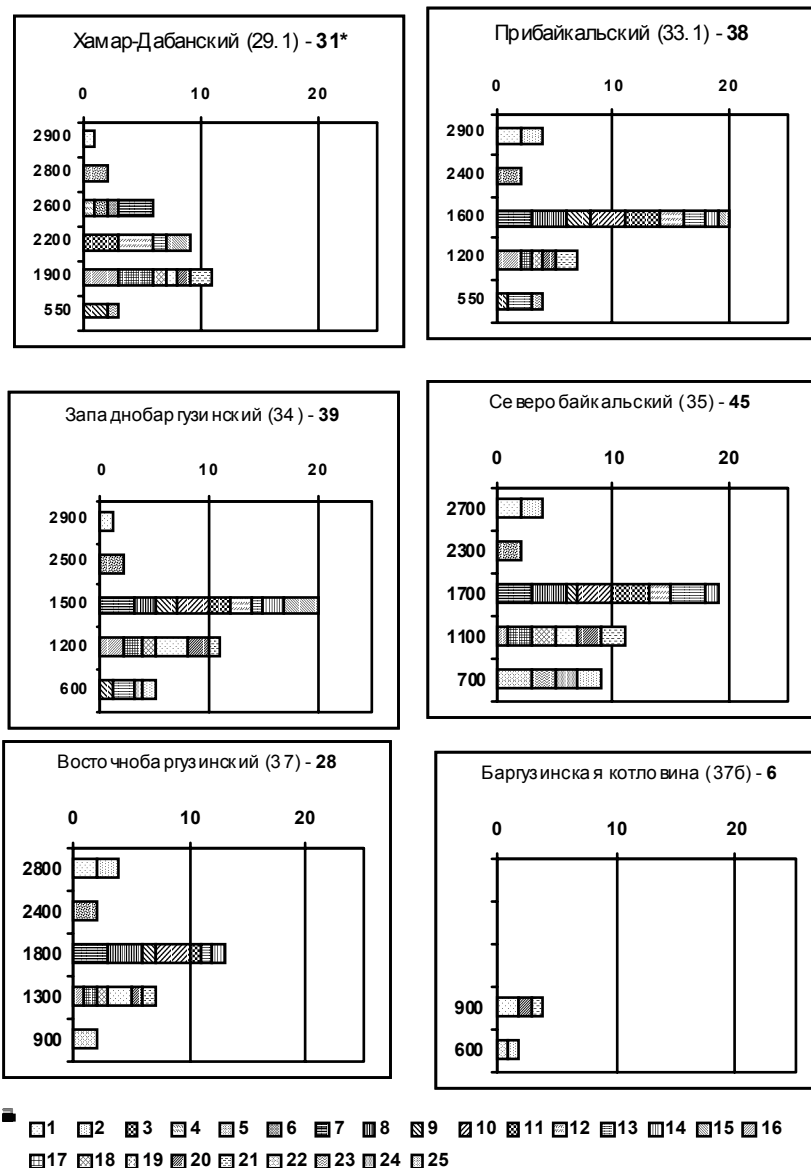
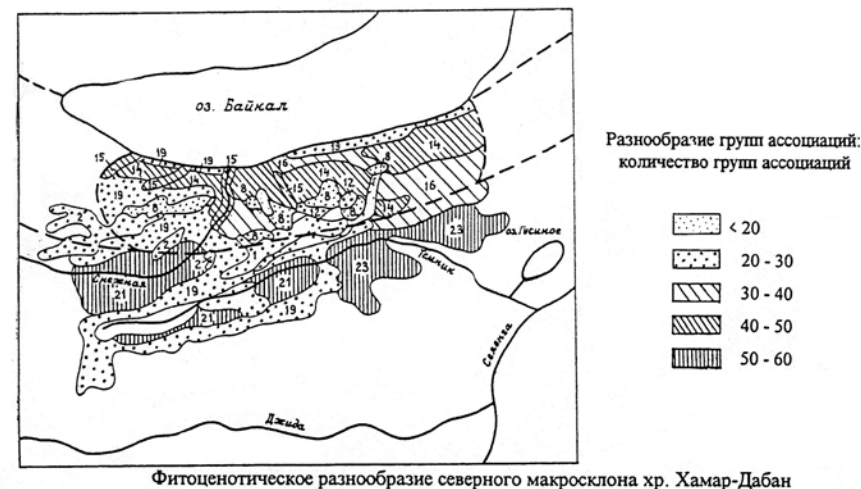


Рис. 12. Фитоценоотическое разнообразие прибайкальских типов пояности



Условные обозначения к рис. 12. Пояса растительности: гольцово-тундровый: 1 – пустоши, кобрезиевники (22), 2 – высокогорные болота (8), 3 – горные тундры (32); субальпийский: 4 – папоротниковые субальпийские луга (7), 5 – высокотравные субальпийские луга (16), 6 – разнотравные субальпийские луга (60); подгольцовый подпояс кустарниковых сообществ: 7 – высокогорные виды ив (3), 8 – золотистый рододендрон (7), 9 – кедровый стланик (15), 10 – береза распластанная (13), 11 – береза тощая и круглолистная (3), 12 – ольха кустарниковая (1); подпояс редколесий: 13 – лиственничные редины с кедровым стлаником (17), 14 – березовые (*Betula lanata*) с пихтой (11), 15 – пихтовые парки и стланики (19); горнотоежный лес – 16 – пихтовые (32), 17 – кедровые (55), 18 – еловые (12), 19 – сосновые (46), 20 – лиственничные (77), 21 – производные сообщества на месте лесов (19); степи: 22 – дерновинно-злаковые (45), полынно-злаковые (6), петрофитные (11), галофитные (1); 23 – пойменные сообщества (54); 24 – моховые болота (32); 25 – водные гигрофиты (5). В скобках указано количество фитоценоотических подразделений. (29.1) – индексы типов пояности на карте; 31 – индекс ценоотического разнообразия (в баллах).

#### Глава 4. Картографирование генетического разнообразия

Современное представление о биологическом разнообразии базируется на исследованиях популяционных генетиков середины XX века. Они показали, как создается генетическое разнообразие организмов во внешнеоднородной популяции и разработали

математический аппарат для его объективного описания. Генетическое разнообразие внутри популяций и видов определяется по таким показателям как гетерозиготность, хромосомный полиморфизм, наследуемость признаков и коэффициент инбридинга, характеризующий степень родства между особями, участвующими в размножении [Соколов и др., 1995].

Только небольшая часть (около 1%) генетического материала высших организмов изучена в достаточной мере, когда мы знаем, какие гены за какие определенные проявления фенотипа организмов отвечают. Вымирание всего лишь одного дикого вида означает безвозвратную потерю от тысячи до сотен тысяч генов с неизвестными потенциальными свойствами.

В настоящее время основной резервуар генетических ресурсов – природные экосистемы – оказался значительно измененным или разрушенным вследствие неблагоприятных антропогенных воздействий. Следствием этого стало уменьшение генотипического разнообразия, что ставит на грань риска возможность будущих адаптаций в экосистемах [Лебедева и др., 1999].

В изучении генетического разнообразия все шире начинают применяться картографические методы. Они применяются как при изучении конкретных генов в популяциях, так и исследовании генофонда в целом. С помощью карт проводится выявление, инвентаризация и исследование динамики тех или иных показателей генного разнообразия, анализируется их взаимосвязь с экологическими, демографическими, историческими и др. факторами. Имеется несколько примеров использования картографических приемов в целях выявления, инвентаризации и динамики тех или иных показателей генного разнообразия. Существенно отметить, что при этом активно используются методы геоинформационного моделирования ситуаций в целях прогнозирования состояния исследуемых биообъектов. Остановимся на наиболее интересных из них.

Благодаря накоплению по всему миру обширных данных о различных генах в популяциях человека и внедрению геоинформационных технологий хранения и обработки популяционно-генетической информации понятие «генофонд» перешло из категории научной абстракции в реальный биогеографический объект исследования. Незаменимым инструментом исследования генофонда стал метод компьютерного

генетического картографирования, разработанный в трех научных центрах – в Стэнфордском и Римском университетах и в Институте общей генетики РАН им. Н. И. Вавилова [Рычков, 1998; Gene Pool ..., 2000].

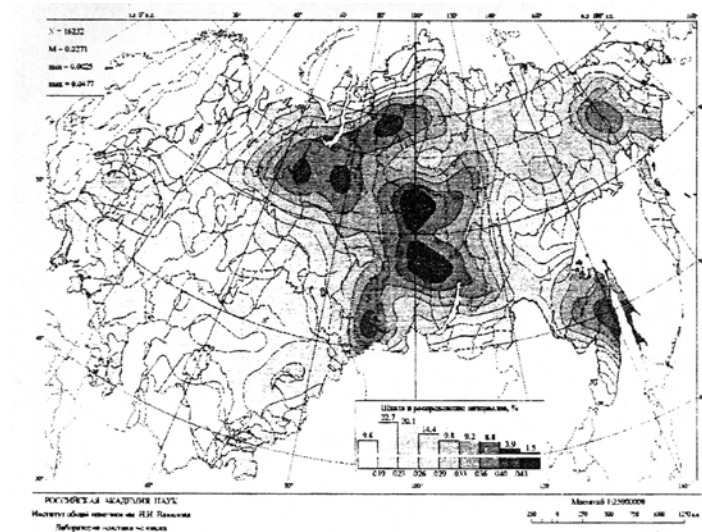
Компьютерное географическое картографирование позволяет построить карты не только отдельных генов, но и всего генофонда, который, эволюционируя как целостная система, обладает специфическими свойствами, доступными картографированию. С помощью компьютерных карт исследуются закономерности географической изменчивости генофонда. Установлено, что подобные изменения отражают как географическую эволюцию генофонда, так и историю народов – его хранителей.

При сопряженном исследовании генофонда и заболеваемости населения разных регионов России картографическими методами стало возможным показать, что географические изменения генофонда, лишь в незначительной степени отражая естественную дифференциацию природной среды на уровне зон, вызывают мощные изменения здоровья населения. Генофонд выступает как доминирующий фактор в этиологии практически всех известных болезней [Рычков, 1998].

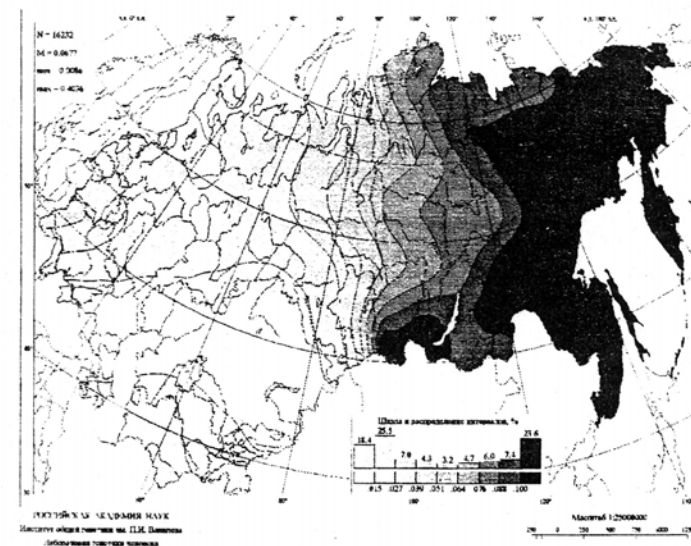
Другое направление исследования связано с изучением генетического разнообразия на базе генно-демографических характеристик, полученных на основе обширной демографической информации, накопленной в последние десятилетия, и ее преобразования. Появилась возможность провести оценку ожидаемого генетического разнообразия и его анализ в сравнении с наблюдаемым разнообразием, т. е. определить главные направления географической изменчивости отдельных генов, общую генетическую изменчивость генной частоты и митохондриальных ДНК-полиморфных маркеров.

В последние годы в Институте общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН изучаются генетические резервы населения Северной Евразии. Созданы серии карт географической изменчивости характеристик генетического разнообразия. Материалами для их составления послужили популяционно-генетические и генетико-демографические данные по иерархическим уровням популяционной структуры. Генетическое разнообразие популяционных систем, описываемое единым геном, оценивается тремя индексами. Определение этих индексов для каждого гена и

среднего по всем генам позволяет получать интегральную характеристику генного резерва. В исследовании применялись математический и генетико-статистический анализы данных (рис. 13).



Map of average on locus observed interpopulation diversity  $F_{ST}$  in Northern Eurasian population.



Map of expected interpopulation diversity  $f_{ST}$  in Northern Eurasian population.

Рис. 13.

Подход основывается на процедурах интерполяции и построения изолинейных карт, используемых для визуального анализа и для прогноза. Для пространственного представления распространения индексов генетического разнообразия ( $H_b$ ,  $F_{st}$ ,  $H_s$ ) используются методы «скользящего окна», взвешенной регрессии и др.

На основе привлечения географо-ориентированных данных по оценке заболеваемости населения Северной Евразии и по характеристикам культурных особенностей прослежено влияние экологических и культурных факторов на формирование структуры генного резерва и оценен вес этих факторов в наблюдаемой картине генного разнообразия. Проведено сравнение пространственного распространения наблюдаемого индикатора разнообразия, подсчитанного на основе популяционно-генетических данных, и ожидаемого индикатора, подсчитанного по генетико-демографическим данным. На рис. 13 приведены две из серии карт – карта средних по локусам наблюдаемых значений индексов межпопуляционного разнообразия  $F_{st}$  и карта ожидаемых значений индексов  $F_{st}$  межпопуляционного разнообразия.

Различие в двух типах оценки предполагает выявление главных тенденций и локальных особенностей в динамической эволюции генного резерва. Привлечение дополнительных социальных и экологических данных может помочь выяснить источники точечных воздействий. Рассматриваемый подход открывает перспективы пространственно-временного анализа состояния систем населения при привлечении разновременных данных.

Намечается особое направление *генетического картографирования*. Оно связано с известным опытом сравнительного сверхкрупномасштабного картографирования геномов злаков, проводимым в Институте генетики и цитологии Белоруссии [Biodiversity and Dynamics..., 2001]. На основе современных методов генетического картографирования создаются так называемые генетические карты геномов злаков и различных морфологических и породоценных генов. Сравнение локализаций различных генов и молекулярных маркеров по хромосомам, например для злаковых культур, показывает, что присутствие генов и порядок хромосом сохраняется между видами в границах семейства. Сопоставление генетических карт связей для растений,

принадлежащих к разным популяциям, используется для анализа гомеологических местоположений в геномах ряда культур с целью прочной локализации и закрепления генов в геномах менее исследованных видов.

## **Глава 5. Комплексное картографирование биоразнообразия**

Картографическое обеспечение такой сложной и многоплановой проблемы, как сохранение биоразнообразия, должно создаваться на основе комплексного подхода. Оно формируется из карт разной тематики и степени пространственно-временной интеграции информации, разного масштаба и назначения. В него, кроме карт собственно биоразнообразия, включаются также карты землепользования и землевладений, расположения особо охраняемых природных территорий, разных по статусу охраны, карты экологически важных параметров среды (климата, рельефа, литологии и др.). При этом необходимо использовать карты физико-географического, природно-экологического (почвенно-экологического, эколого-геохимического и др.), биогеографического и других видов районирования.

Как правило, система таких карт входит в состав комплексных атласов мира и крупных регионов [Atlas of Environment, 1990]. Остановимся только на одном примере. Атлас природных ресурсов мира [Resources and Environment. World Atlas, 1998], состоящий из 4 крупных разделов, включает целую серию карт по биоразнообразию – Биомы мира; Флористическое и фаунистическое районирование суши; Ареалы эндемичных и субэндемичных позвоночных животных; Растительность; Запасы фитомассы; Первичная продукция фитомассы и др.

В настоящее время, кроме аналитических карт биоразнообразия, уже достаточно распространенных, появились картографические произведения в виде отдельных карт и атласов, представляющих проблему отображения биоразнообразия на основе комплексного системного подхода. Обратимся к некоторым из них как примерам реализации этих принципов в картографическом изучении биоразнообразия на федеральном уровне. Ограничимся их кратким обзором, не ставя задачу критического анализа этих произведений.

Большим достижением в картографировании биоразнообразия является первый атлас по биоразнообразию – «Атлас

биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных стран», тиражированный в полиграфической версии Всемирным союзом охраны природы [1996]. Атлас подготовлен в рамках проекта «Оценка потребностей по сохранению и поддержанию биологического разнообразия в лесах Европейской части России», в задачи которого входила отработка новой стратегии устойчивого развития и сохранения разнообразия лесных экосистем. Несмотря на сверхмелкий масштаб карт, Атлас представляет большой интерес с точки зрения разработки новых концептуальных подходов, оригинальных сюжетов, попытки обоснования новых интегральных показателей оценки биоразнообразия, связанных с устойчивым развитием территории. В подготовке Атласа использовались компьютерные способы обработки данных с привлечением материалов дистанционного зондирования. Атлас включает более 130 аналитических и синтетических (на разных уровнях интеграции информации) карт в основном м-ба 1:40 000 000, сгруппированных в 10 разделов и 18 подразделов. Структура Атласа реализует комплексный подход к изучению биоразнообразия в системе карт, представляющих динамику и современное состояние разнообразия лесов, количественные и качественные характеристики видового разнообразия, роль разнообразия в обеспечении устойчивости лесных систем, влияние деятельности человека на леса, охрану и управление лесами и биологическим разнообразием. Наличие компьютерных баз данных в распространении разных видов сделало доступными более сложные алгоритмы анализа, чем простая оценка региональных различий в видовом обилии. При том что пространственное разрешение карт невелико, Атлас дает целостное наглядное представление по географии биоразнообразия лесов Европейской России в контексте их устойчивого развития.

Аналогичные принципы картографирования при участии тех же авторов реализованы в «Систематизированном каталоге информационных ресурсов национальной стратегии и плана действий по сохранению биоразнообразия России». Он включает более 320 карт, сгруппированных в 8 разделов: Живая природа и биоразнообразие России; Природные факторы формирования биоразнообразия; Социальные факторы воздействия на живую природу и биоразнообразие; Хозяйственные факторы воздействия на живую природу и биоразнообразие (Ресурсопользование и

трансформация природных экосистем); Загрязнение; Общая социально-экономическая ситуация в России и возможности управления развитием страны; Управление природоохранной деятельностью в России. Карты собственно биоразнообразия содержат интегральную оценку видового обилия флоры и фауны (13 карт). Серия карт показывает среднее число видов, занесенных в списки Красной книги России (по 6 таксонам). Карта интегральной оценки таксономической уникальности показывает процент монотипичных форм во флоре и фауне, карта интегральной оценки узкоареальности отображает преобладание в фауне и флоре локально распространенных таксонов. Серия морфометрических карт отражает биогеографические границы, интегральную оценку густоты границ ареалов растений и животных. Завершается раздел картами сбалансированности структуры биоразнообразия и картой интегральной оценки устойчивости коренных типов экосистем (в % от максимума на территории России).

Карты по биоразнообразию России включены и в Веб-атлас «Окружающая среда и здоровье народа России» [1998]. Особо следует выделить Веб-атлас «Биоразнообразие» (пособие по биоразнообразию для детей и министров), рассматривая его как важный вклад в экологическое образование, реализацию планов по сохранению биологического разнообразия и пропаганду идей гармонизации взаимоотношений природы и общества.

Воздействие человека на биосферу приобрело глобальный характер, а его масштабы и темп продолжают возрастать. В результате как прямого, так и косвенного антропогенного воздействия многие биологические виды исчезают или их популяции находятся на критическом пределе численности, ставящем под угрозу возможность воспроизводства вида. Воздействие человека на сообщества живых организмов стало настолько мощным, что они уже не в состоянии противостоять процессам антропогенной трансформации и утрачивают важнейшее свойство природных сообществ – способность к самовосстановлению. Постоянно идет сокращение площади, занятой естественной растительностью, и прежде всего сокращение площади тропических и бореальных лесов; идет расширение пустынных территорий за счет сокращения площади сообществ саванн, степей, где происходят процессы так называемого антропогенного опустынивания [Субрегиональная национальная программа., 1999].



В Экологический атлас России (полиграфическая и электронная версии) [2002] включены две карты, посвященные современному состоянию биотического покрова территории – «Обеднение растительного мира» и «Обеднение животного мира» м-ба 1: 20 000 000. Обеднение растительного мира рассматривается как снижение естественного разнообразия видов растений и растительных сообществ под влиянием хозяйственной деятельности человека [Микляева, Котова, 2000]. Для конкретных территорий оно выражается суммарным показателем снижения естественного разнообразия видов растений и растительных сообществ. Обеднение оценивается посредством косвенной качественной оценки степени нарушенности современного растительного покрова, которая определяется по следующим критериям: соотношению видов коренных сообществ с учетом их современного состояния и синантропных видов, степени трансформации сообществ в результате антропогенных воздействий и соотношением площадей коренных сообществ и разных стадий производности, а также территорий, лишенных растительного покрова. Суммарная оценка нарушенности растительности с учетом всех параметров проводится по 5-и ступеням обеднения растительного мира (от очень сильного до незначительного) (рис. 14 Приложения).

Вторая карта «Обеднение животного мира» является первой попыткой целостного отображения изменений животного мира России, которое при всем разнообразии и разнонаправленности трансформаций можно определить как обеднение естественного потенциала животного мира. Оно раскрывается через тенденции его изменения, прослеженные на примере наиболее хорошо изученных классов животных – млекопитающих и птиц. Тенденции изменения выявляются на двух уровнях организации: популяционно-видовом (генофонд) и экосистемном (ценофонд). Основными критериями оценки послужили: сокращение видового разнообразия, синантропизация, упрощение структуры животного населения, смена видов доминантов и т. д. Широко использовались также косвенные показатели, характеризующие степень нарушенности естественных местообитаний животных. В соответствии с этими показателями выделено три тенденции изменения животного мира.

Ближайшей перспективой развития картографического обеспечения проблем сохранения биоразнообразия будет «Атлас биоразнообразия Северной Евразии», планируемый как целостная

система с целью обобщения имеющейся в стране информации о состоянии различных объектов биоразнообразия. Атлас должен стать необходимой базой для создания постоянно действующей информационной системы о биологическом разнообразии, основой будущей сетевой информационной системы. Вместе с тем это будет самостоятельное произведение, которое может быть использовано для информационной поддержки принятия решений в области охраны и использования биоразнообразия, быть ценным пособием для образовательных целей.

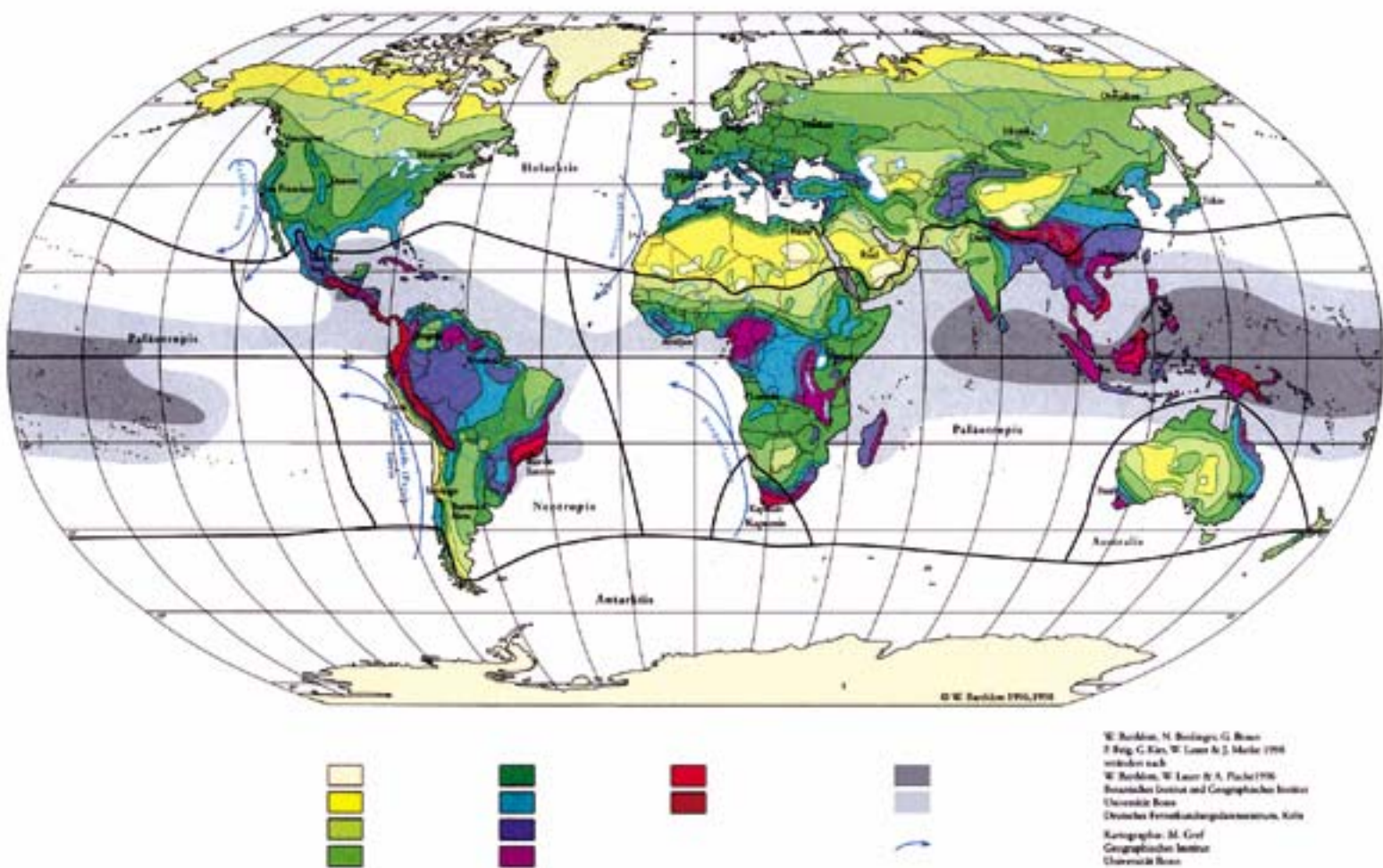
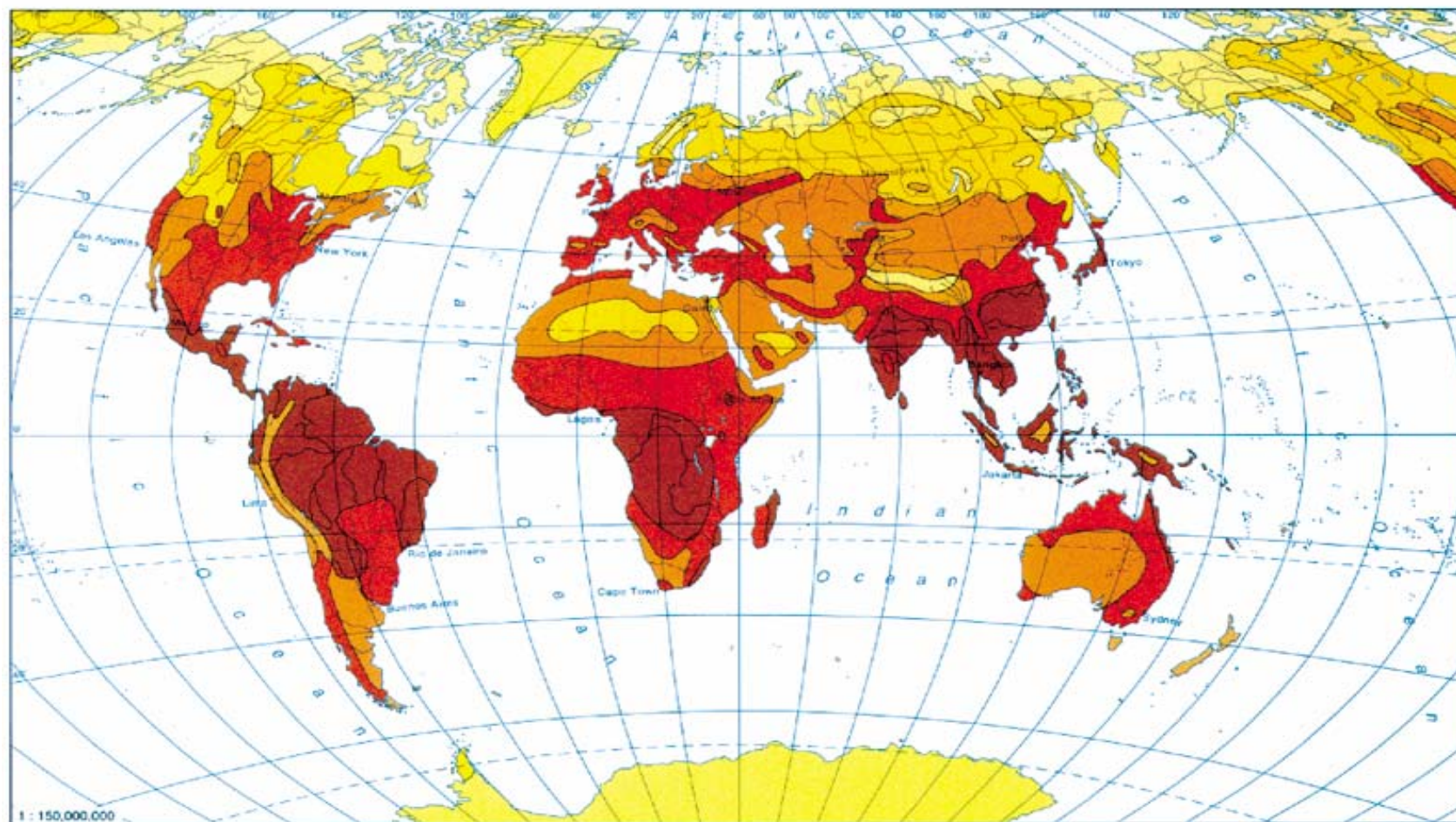


Рис.1. Глобальное биоразнообразие: число видов сосудистых растений

Рис.2. Видовое разнообразие животных суши

Число видовое животных (на  $100\text{км}^2$  суши)







# **СНИЖЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И ВИДОВ РАСТЕНИЙ**

- Очень сильное, вследствие уничтожения коренной растительности и ее местообитаний; только на 20% площадей сохраняются отдельные виды и структурные элементы естественных сообществ
- Сильное, на 30-50% площадей сохраняется естественное разнообразие растительности; преобладание вторичных сообществ и синантропных видов
- Значительное, на 50-70% площадей сохраняется естественное разнообразие растительности; отмечается выпадение структурных сообществ, замещение до 30% исходных видов синантропными
- Среднее, на 70-80% площадей сохраняется естественное разнообразие растительности; отмечается внедрение до 10-20% синантропных видов и изменение структурных элементов сообществ
- В пределах незаштрихованных территорий изменения растительности незначительны; на 90-95% площадей сохраняется разнообразие исходных видов, сообществ и структурных элементов сообществ

# **БИОМЫ** подзональные подразделения и высотно-поясные варианты

- |                          |   |
|--------------------------|---|
| полярных пустынь         | луговых степей и остепненных лугов              |
| арктических тундр        | настоящих степей                                |
| северных тундр           | опустыненных степей                             |
| южных тундр              | северных пустынь                                |
| предтундровых редколесий | гольцов, горных тундр и подгольцовых редколесий |
| северной тайги           | горных лугов                                    |
| средней тайги            | горной тайги                                    |
| южной тайги              | горных широколиственных и темнохвойных лесов    |
| подтаежных лесов         | горных степей                                   |
| широколиственных лесов   |   |

51 72 Заповедники и их номера по списку (см. стр....)

## Глава 6. Новые технологии в картографировании биоразнообразия

Перспективы изучения и картографирования биологического разнообразия тесно связаны с использованием геоинформационных и телекоммуникационных технологий и материалов космического зондирования.

Возможности и преимущества ГИС перед традиционными методами картографирования достаточно полно и всесторонне освещены в литературе. Биогеографическое картографирование, опираясь на концепцию геоинформационного картографирования [Берлянт, 1997] и практические достижения в смежных отраслях тематического картографирования, постепенно осваивает новые компьютерные приемы создания и использования карт. В настоящее время картографирование биоразнообразия реализует такие возможности новых технологий, как: 1) систематизация и обработка огромных накопленных массивов информации, трудоемких и даже невыполнимых при применении традиционных приемов; 2) оперативность и обновление информации; 3) обмен информацией с целью ревизии и заполнения лакун; 4) увеличение приемов информационно-картографического анализа и моделирования, в том числе с применением новых алгоритмов; 5) разработка синтетических и оценочных карт биоразнообразия; 6) подготовка и тиражирование оригинальных картографических произведений по географии биоразнообразия в полиграфической и компьютерных версиях.

Геоинформационные технологии используются в изучении и картографировании всех биологических уровней биоразнообразия: генетического, разнообразия организмов и экологического [Biodiversity and Dynamics..., 2000; ГИС для..., 2001]. Степень освоения и использования новых технологий различна. Для большей части исследований она пока ограничивается созданием баз данных, что способствует ревизии и мобилизации информационных ресурсов. Есть примеры создания проблемно-ориентированных ГИС-систем по биоразнообразию. Гораздо чаще биоразнообразие включается в виде отдельных тематических блоков в региональные ГИС. Появились первые атласы по биоразнообразию, созданные с помощью компьютерных технологий. Среди них Генетический атлас России и сопредельных стран [Gene..., 2000], подготовленный

в Институте общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, уже упоминавшийся Атлас биоразнообразия лесов Европейской России.

Использование компьютерных технологий дает возможность существенно расширить тематический спектр карт и повысить их достоверность. В прикладных исследованиях это достигается, в первую очередь, за счет постановки четких задач изучения и картографирования, разработки показателей и приемов картографирования для их конкретного разрешения [Соколов и др., 1995].

Современное геоинформационное картографирование представляет собой единый процесс создания – использования карт. Таким образом, наиболее полно раскрываются возможности картографического метода, а карта выступает как инструмент исследования, в данном случае биоразнообразия [Юрковская, 2001]. Результаты получают при анализе и сопоставлении различных тематических слоев информации посредством подготовки аналитических и синтетических карт на основе всевозможной числовой, текстовой и аэрокосмической информации, извлекаемой из базы данных с использованием методов математико-картографического моделирования.

С помощью геоинформационных методов решаются разнообразные научные и производственные задачи, такие как выделение территорий наибольшего и наименьшего биоразнообразия, проведение анализа биоразнообразия по ряду показателей – видовому, ценотическому, структурному [Королук, 1999]. При сопоставлении разновременных данных выявляются динамические тенденции изменения биоразнообразия [Междунар. конф. «Биоразнообразие...», 2001]. Можно с полным основанием отметить решающую роль геоинформационного картографирования в разработке новых научных направлений, таких, например, как геногеография [Рычков, 1998; Балановская, Рычков, 1990].

Процесс геоинформационного картографирования биоразнообразия получает все большее распространение, и в перспективе можно ждать новых успехов на пути изучения географии биоразнообразия. В настоящее время мы не имеем полной информации о его картографической изученности. Публикуемые материалы научных конференций и полиграфические версии карт составляют лишь небольшую часть геоинформационных исследований. Необходима инвентаризация информационных картографических ресурсов. Отчасти эту функцию

предполагается возложить на Веб-атлас «Биологическое разнообразие Северной Евразии».

В последние годы активизируется использование достижений телекоммуникационных средств в картографировании биоразнообразия. Следует ожидать, что информационные ресурсы по биоразнообразию России (Систематизированный каталог информационных ресурсов по биоразнообразию, Атлас «Биоразнообразия» и др.) в Интернете будет прирастать за счет вновь подготовленных карт для различных регионов России.

Большое место в геоинформационном картографировании биоразнообразия по-прежнему отводится материалам дистанционного и, особенно, космического зондирования. Они являются, по общему признанию исследователей, незаменимым источником содержательной информации, основой для реализации принципов комплексного и системного подходов. При этом возможности их использования в исследовании биоты пока еще не раскрыты в полной мере [Виноградов, 1998].

## Литература

### Основная

1. Даниленко А.К., Румянцев В.Ю. Биологическое разнообразие населения наземных позвоночных и его отражение на карте // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1999. № 5. С. 20–24.
2. Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Экосистемы мира. М.: АБФ, 1997. 238 с.
3. Исаев А.С. Мониторинг биоразнообразия лесов России // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 33–43.
4. Картографическая изученность России (топографические и тематические карты). М., 1999. 320 с.
5. Киселев А.Н. Оценка и картографирование биологического разнообразия (на примере Приморья) // Геоботаническое картографирование. 1998–2000. СПб., 2000. С. 3–15.
6. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999. С. 94.
7. Малышев Л.И. Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 41–52.
8. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России. М., 2001. 76 с.

9. Огуреева Г.Н., Котова Т.В. Картографические подходы к оценке биоразнообразия // Биogeография. Вып. 8. География биоразнообразия. М., 2000. С. 25–30.
10. Систематизированный каталог информационных ресурсов Национальной стратегии и плана действий по сохранению биоразнообразия России. <http://www.sci.aha.ru/biodiv/index/npd/htm>.
11. Соколов В.Е., Букварева Е.Н., Алещенко Г.М., Чабовский А.В. Принципы разработки программ сохранения биологического разнообразия // Вестн. Рос. Акад. наук. 1995. Т. 65. № 7. С. 631–638.
12. Сохранение биологического разнообразия в России. Первый национальный доклад Российской Федерации (Приложение: 31 карта). М.: Центр охраны дикой природы СоЭс, 1997. 170 с.
13. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7–21.
14. Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. Scale and Species Richness: Towards a General, Hierarchical Theory of Species Diversity // J. of Biogeogr. 2001. V. 28. P. 453–470.

### Дополнительная

1. Балановская Е.В., Рычков Ю. Г. Геногеография. Знание. Биология. 12. 1990. 60 с.
2. Бигон М., Харнер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М., 1989. 478 с.
3. Берлянт А.М. Геоинформационное картографирование. М., 1997. 64 с.
4. Василевич В. И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 34–40.
5. Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии. М.: ГЕОС, 1998. 418 с.
6. Водно-болотные угодья России. Т. 1–3. М., 1998–2000. 490 с.
7. Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии. М.: ГЕОС, 1998. 418 с.
8. Вульф Е.В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного разделения видов. Л., 1934. 66 с.
9. Геоботаническое картографирование. Бот. ин-т РАН. Ежегодники Л.–СПб, 1963–2000.
10. ГИС для устойчивого развития территорий. Материалы Международной конференции. Петропавловск-Камчатский, 2001.
11. Даниленко А.К., Румянцев В.Ю. Роль карт местообитаний животных при картографировании их биологического разнообразия // Биogeография. Вып. 8. География биоразнообразия. М., 2000. С. 31–35.
12. Заугольнова Л.Б. Малый речной бассейн как ландшафтная единица для мониторинга биоразнообразия растительных сообществ // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 133–136.



13. Ильинская С.А. Ландшафтные комплексы типов леса // Лесоведение. 1980. № 4. С. 20–29.
14. Карамышева З.В., Федорова И.Т. Современное состояние геоботанического картографирования в СССР и за рубежом // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 10. М., 1990. 174 с.
15. Кожаринов А.В., Морозова О.В. Система локальных территорий Восточной Европы для организации мониторинга разнообразия флоры // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 94–99.
16. Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. География биологического разнообразия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1998. № 4. С. 81–86.
17. Кюхлер А. Карта «Распределение биомов по земному шару // Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М., 1990. 345 с.
18. Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537–1550.
19. Матюшкин Е. Н. География биоразнообразия: к уточнению подходов // Биогеография. Вып. 8. География биоразнообразия. М., 2000. С. 8–11.
20. Методология оценки состояния и картографирования экосистем в экстремальных условиях // Совместная российско-монгольская комплексная биологическая экспедиция. Т. 38. Пущино, 1993. 202 с.
21. Микляева И.М., Котова Т.В. Картографический подход к оценке изменения видового и ценотического разнообразия растительности России // Биогеография. Вып. 8. География биоразнообразия. М., 2000. С. 35–37.
22. Назимова Д.И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 14–26.
23. Национальный Атлас Монголии. М.–Улан-Батор, 1990.
24. Никольский А.А., Румянцев В.Ю. Зональная репрезентативность системы природных заповедников Российской Федерации // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Сб. научн. тр. М.: Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, 2001. Вып. 2. С. 73–82.
25. Новикова Н. М. Динамика экосистем дельтовых равнин Турана // Экосистемы речных пойм: структура, динамика, ресурсный потенциал, проблемы охраны. М.: РАСХМ, 1997. С. 197–266.
26. Огуреева Г.Н., Котова Т. В. Классификация и картографирование биомов Сибири // Геоботаническое картографирование 1996. СПб., 1997. С. 22–30.
27. Огуреева Г.Н., Даниленко А. К., Котова Т.В., Румянцев В. Ю. Картографирование биомов России // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2001. № 5. С. 31–36.
28. Рычков Ю.Г. Взаимосвязь природных зон, генофонда и здоровья населения России // Вестник РАН. 1998. Т. 68. № 12. С. 1086–1095.
29. Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. М.: Наука, 1979. 190 с.
30. Толмачев А.И. О количественной характеристике флористических областей. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 40 с.
31. Тупикова Н. В., Комарова Л. В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во МГУ, 1979. 190 с.
32. Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Экологический журнал. 2000. Т. 79. № 4. С. 480–494.
33. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
34. Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор Европейской части СССР от географической широты // Ботан. журн. 1979. Т. 62. Вып. 2. С. 172–183.
35. Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305–313.
36. Юрцев Б.А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука, 1994. С. 15–33.
37. Barthlott W., Biedinger N., Braun G., Feig F., Kier G., Mutke J. Terminological and Methodological Aspects of the Mapping and Analysis of the Global Biodiversity // Acta Bot. Fennica. 1999. V. 162. P. 103–110.
38. Bibby C.J., Collar N.J., Crosby M.J., Heath M.F., Imboden C., Johnson T.H., Long A.J., Stattersfield A.J., Thirgood S.L. Putting Biodiversity on the Map; 6 Priority Areas for a Global Conservation // ICBP. Cambridge, 1992. 90 p.
39. Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in Northern Eurasia. V. 1–5. Novosibirsk, Russia. IC & G. – Novosibirsk, 2000.
40. Bolos O., Font X., Pons X. et al. Atlas corologic de la flora del Paisos Catalans. Vol. 1–7. Institut d' Estudis Catalans. Barselona, 1987–1997.
41. Chapman A.D., Busby J.R. Linking Plant Species Information to Continental Biodiversity Inventory, Climate Modeling and Environmental Monitoring // Mapping the Diversity of Nature. L.: Chapman Hall, 1994. P. 179–195.
42. Csuti B., Harmon R.C., Stoms D. Mapping Biodiversity for Conservation Planning // ARC News. Winter, 1993. P. 22–23.
43. Davis F.W., Stoms D.M., Estes J.E., Scean J. An Information Systems Approach to the Preservation of Biological Diversity // Int. J. Geogr. Inf Systems. 1990. V. 4. P. 55– 78.
44. Evans F.C., Clark P.J., Brandt R.H. Estimation of the Number of Species Present in a Given Area // Ecology. 1955. V. 36. P. 342–343.
45. Gaston K.J. Biodiversity – the Road to an Atlas // Progress in Physical Geography. 1998. V. 22. P. 269–281.
46. Gaston K.J. Global Patterns in Biodiversity // Nature. 2000. V. 405. P. 220–227.
47. Lahti T., Lampinen R. From Dot Maps to Bitmaps: *Atlas Florae Europae*



- Goes Digital* // Acta Bot. Fennica. 1999. V. 162. P. 5–9.
48. Malyshev L.I., Nimis P.L., Bolognini G. Essays on the Modelling of Spatial Floristic Diversity in Europe // British Isles, West Germany and East Europe // Flora. 1994. 189. P. 79–88.
  49. Medail F., Quezel P. Hot-Spots Analysis for Conservation of Plant Biodiversity in the Mediterranean Basin // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. V. 84. P. 112–127.
  50. O'Brien E. M. Climatic Gradients in Woody Plant Species Richness: Towards an Explanation Based on an Analysis of Southern Africa's Woody Flora // J. of Biogeogr. 1993. 20. P. 181–198.
  51. Pearson D.L., Cassola F. World-Wide Species Richness Patterns of Tiger Beetles (*Coleoptera; Cicindelidae*): Indicator Taxon for Biodiversity and Conservation Studies // Conservation Biology. 1992. V. 6. P. 376–391.
  52. Walter H. and Breckle S.-W. Ökologische Grundlagen in global Sicht. Stuttgart, 1991. 586 p.
  53. Williams P.H., Humphries C.J., Gaston K.J. Centres of Seed-Plant Diversity: the Family Way // Proc. R. Soc. Lond. 1994. B. 256. P. 67–70.
  54. Woodward F.I., Rochefort L. Sensitivity Analysis of Vegetation Diversity to Environmental Change // Global Ecol. Biogeogr. Lett. 1991. V. 1. P. 7–23.

#### Атласы и карты

1. Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. М.: ПАИМС, 1996. 144 с.
2. Атлас «Биоразнообразие» (пособие по биоразнообразию для детей и министров) <http://www.sci.aha.ru/biodiv/index/htm>
3. Атлас «Окружающая среда и здоровье народа России». 1998. <http://www.sci.aha.ru/RUS/htm>
4. Видовое богатство млекопитающих. М.: 1: 9 000 000 (В.С. Скулкин) // Национальный атлас Монголии. Улан-Батор–М., 1990. С. 80.
5. Карта «Биомы». М.: 1:80 000 000 (Д.В. Панфилов) // Resources and Environment. World Atlas. V. II / Ed. Holsel. 1998. Pl. 105.
6. Карта растительности Московской области. М.: 1: 200 000 / Отв. ред. Г.Н. Огуреева. М.: Экор, 1996.
7. Современное состояние экосистем Монголии. М.: 1:1 000 000 (коллектив авторов). М.: Экор, 1996.
8. Физико-географический атлас мира. М.: ГУГК, 1964.
9. Atlas Florae Europe. Distribution of Vascular Plants in Europe // Publ. By Comm. for Mapping the Flora of Europa. A. Soc. Biologica Fennica Vanamo, Helsinki, 1937–1980.
10. Atlas corologic de la flora del Paisos Catalans (Bolos O., Font X., Pons X. Et al.) V. 1–7. Institut d'Estudis Catalans. Barselona, 1987–1997.
11. Atlas flory polskie i ziem osciennyen // Madalski Juzef // Warszawa etc. PWN, 1976–1979.
12. Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe (Gase J. P., Cabela A.,

- Crnobrnja-Isaibovic J. E al.). P.: Soc. Europ. Herpetal, 1997. 496 p.
13. Atlas of the British Flora / Ed. by F.H. Derring and S.M. Walters. Lond. Botan. Soc. of the British Isles by Thomas Nelson and Sons, 1963.
14. Atlas over Sverige. Stockholm, 1953–1971. Pl. 47.
15. Biological Diversity and Genetic Resources // Atlas of the Environment. 1 ed. N.Y., 1990. P. 128–129.
16. Gene Pool and Genegeography of Population. V. 2. Genegeography Atlas of Russia and Contiguous Countries / Ed. By Yu. G. Rychkov. SPb.: Nauka, 2000.
17. Atlas of British Isles. Lond. (Perring F.H., Walters S.M.). 1962. 432 p.
18. Resources and Environment. World Atlas V. I–II. 1998.
19. Ein floristischer Ansatz zur biogeographischen Gliederung der Schweiz (Wohlgemüt T.) // Bot. Helv. 106. 1996. P. 227–260.

## ГЛОССАРИЙ

### Обратно содержание

**Автотрофы** Организмы, синтезирующие органическое вещество, используя CO<sub>2</sub> как основной источник углерода; к автотрофам относятся зеленые растения, способные к фотосинтезу, и некоторые бактерии, способные к хемо- или фотосинтезу.

**Агонистическое поведение.** Формы поведения, связанные с конфликтами между живыми организмами. Включает агрессию, изоляцию (избегание), подчинение.

**Агрессия.** Приближение к противнику и нанесение какого-либо вреда, или, по крайней мере, генерация стимулов, побуждающих противника подчиниться (Н. Тинберген). Адресованное другой особи поведение, которое может привести к нанесению повреждений и часто связано с установлением превосходства, получением доступа к определенным объектам или права на какую-то территорию (Р. Хайнд).

**Адаптация.** Механизмы приспособления биологических систем к изменениям среды, обеспечивающие сохранность и целостность системы.

**Альтруизм взаимный** (реципрокный). Самопожертвование ради родственного или неродственного индивида, если только последний готов к аналогичной жертве.

**Альтруизм родственный.** Самопожертвование особи ради близкого родича. Тем самым индивид способствует сохранению в популяции генов, общих для него и для этого родича, повышая совокупную приспособленность.

**Альфа-разнообразие** (alpha diversity). Богатство видами конкретных сообществ. Показатели альфа-разнообразия: видовое богатство – общее число видов в сообществе; и видовая насыщенность – среднее число видов на единицу площади [Whittaker 1960, 1972, 1977].

**Анализ пропусков (дыр)** (gap analysis). Анализ распределения элементов биологического разнообразия для обеспечения долговременного управления через выявление и сохранение чувствительных и репрезентативных его составляющих.

**Аффiliation.** Взаимное притяжение особей одного вида, группы, семьи друг к другу.

**Бета-разнообразие** (beta diversity). Индекс разнообразия между местообитаниями [Whittaker 1960, 1977], изменчивость альфа-разнообразия при переходе от одного типа сообщества к другому. Бета-разнообразие оценивается индексами сходства и гетерогенности [Мэгарран, 1992].

**Биноминальная система номенклатуры.** Система, согласно которой каждый индивидуум имеет двойное название, состоящее из названия рода и названия вида, к которому он принадлежит.

**Биогенные элементы.** Химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и необходимые им для жизнедеятельности. В живых клетках обычно обнаруживаются следы почти всех химических элементов, присутствующих в окружающей среде, однако для жизни необходимы около 20 [Ивлев, 1986]. Важнейшие биогенные элементы – кислород (составляет около 70% массы организмов), углерод (18%), водород (10%), азот, кальций, калий, фосфор, магний, сера, хлор, натрий. Эти так называемые универсальные биогенные элементы присутствуют в клетках всех видов организмов. Некоторые биогенные элементы имеют важное значение только для определенных групп живых существ (например, бор необходим для растений, ванадий для асцидий и т.п.). В.И. Вернадский считал, что все химические элементы, постоянно присутствующие в клетках и тканях организмов, вероятно, играют определенную физиологическую роль. Такие биогенные элементы, как H, C, N, O, P, S, входят в состав органических соединений клетки. Другие биогенные элементы играют роль катализаторов в различных реакциях организма, регулируют осмотические процессы, являются составными частями буферных систем и регуляторами проницаемости биологических мембран. Содержание тех или иных элементов в организме зависит не только от его особенностей, но и от состава среды, пищи (в частности, для растений – от концентрации и растворимости солей в почвенной воде), экологических особенностей организма и других факторов.

**Биогеохимические провинции.** Различия в ходе геологической истории и почвообразовательных процессов в отдельных областях Земли привели к формированию биогеохимических провинций – областей на поверхности Земли, различающихся по содержанию химических элементов. Резкая недостаточность или избыточность содержания каких-либо химических элементов в среде, которая может быть обусловлена деятельностью человека, вызывает в пределах данной биогеохимической провинции биогеохимические эпидемии – заболевания растений, животных и человека.

**Биогеохимические циклы.** Круговороты биогенов в биосфере на основе обменных процессов между живым и косным веществом, обусловленные жизнедеятельностью организмов.

**Биогеоценоз** (от био, греч. гео – земля и koînos – сообщество). Однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценозов) и косных (приземной слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. Термин предложен В.Н. Сукачевым. Совокупность биогеоценозов образует биогеоценотический покров земли, т.е. всю биосферу, а отдельный биогеоценоз представляет собой ее элементарную единицу.

**Биокультура.** Термин употреблен в смысле: весь важный для современного человека и общества багаж связанных с биологией знаний и ценностей (А. Влэвиано с-Арванитис).

**Биологическая эволюция.** Процесс накопления изменений в организмах и увеличение их разнообразия во времени.

**Биологические системы.** Целостные объекты разных уровней сложности (клетки, организмы, биоценозы, экосистемы, биосфера), имеющие закономерную структурно-функциональную организацию, обладающие свойствами самовоспроизведения, адаптации и саморегуляции.

**Биологическое разнообразие.** Вариативность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются. Это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем. (Конвенция о биологическом разнообразии от 05.06.92. Статья 2. Использование терминов). В широком смысле этот термин охватывает множество различных параметров и является синонимом понятия «жизнь на Земле».

**Биообразование.** Система мер по преодолению биологической неграмотности. Преподавание основ биологии и ее важных для социума приложений, в перспективе необходимое для всего населения в масштабах планеты.

**Биополитика.** Вся совокупность социально-политических наук о живом, в плане как политической теории, так и практической политики. В более узком понимании – применение подходов, теорий и методов биологических наук в политологии.

**Биоразнообразие.** Сокращение сочетания слов «биологическое разнообразие».

**Биосенсоры** (лат. sensus – чувство). Отдельные виды организмов, комплексы организмов, а также приготовленные на основе организмов, их мутантов или выделенных из них ферментных систем или специальных биологических веществ реагенты, чувствительные к конкретным токсикантам или к комплексу токсикантов.

**Биосоциальная система.** Биосоциальные системы – объединения

особей, характеризующиеся афiliation и кооперацией. Гамма взаимодействий между особями в такой системе может быть описана с позиций «биосоциального архетипа» (Ю.М. Плюснин), включающего отношения по поводу индивидуального существования, воспроизводства, упорядочивания биосоциальной системы и ее консолидации.

**Биотехнология.** Промышленное использование биологических процессов и агентов на основе получения форм микроорганизмов, культур клеток и тканей растений и животных с заданными свойствами, т.е. применение микробных, животных или растительных клеток или ферментов для производства, расщепления или преобразования материалов.

**Биотоп.** Участок суши или водоема с однотипными условиями, занятый определенным биоценозом.

**Биоэкологическое разнообразие.** Разнообразие сочетаний организмов тех или иных территориальных выделов, частей биосферы.

**Биоценоз.** Сообщество разнообразных видов микроорганизмов, растений и животных, заселяющее определенную территорию и устойчиво поддерживающее биогенный круговорот вещества.

**Биоцентризм.** Установка на абсолютную ценность живого во всех его формах, на этическое восприятие живого, на понимание человека и человечества как части планетарного биоса (жизни).

**Биоэтика.** Философски прикладная область знания, охватывающая отношение человека к животным, а также проблемы, возникшие недавно в связи с бурным развитием биотехнологии и биомедицинских исследований (А.С. Лукьянов). В глобальном понимании включает принципы отношения ко всему живому и его среде обитания (экологическая этика).

**Богатство (richness).** Число классов элементарных территориальных единиц.

**Бюрократия.** Организация (или система организаций), построенная на базе принципов единоначалия и жесткой иерархии, узкой специализации и формализации отношений между членами организации.

**Ветровально-почвенный комплекс.** Группа пространственно совмещенных микроместообитаний (валежина, западина, бугор), возникающих при падении крупного дерева, сопровождающегося педотурбацией.

**Вид.** 1) в общем смысле – таксономическое обозначение различных организмов, которые экологически объединены, а морфологически различаются (в том числе и бесполом); 2) в специфическом смысле – для обозначения репродуктивных изолятов, каждый из которых состоит из популяций фактически или потенциально скрещивающихся организмов.

**Видовое богатство.** Число видов, отнесенное к определенной площади или объему.

**Возрастная парцелла.** Участок лесного сообщества, где господствуют особи деревьев одного или близких онтогенетических (возрастных)

состояний.

**Выдел, пятно (patch).** Территориальная единица, выделяемая по классу покрытия (состояния) земной поверхности (класс состояния).

**Выравненность (evenness).** Мера распределения классов в выборке; равномерность распределения видов по их обилию в сообществе.

**Гамма-разнообразие (gamma diversity).** Разнообразие видов ландшафтов, образованных больше чем одним типом естественных сообществ с охватом площади обычно от 1 000 до 1 000 000 га и оценивается по общему числу видов на исследуемой территории [Whittaker, 1977].

**Генетический груз.** Постоянное давление мутаций и миграции генов, а также выплывание биологически менее приспособленных генотипов по сбалансированным полиморфным локусам. Понятие генетического груза ввел Г. Мёллер в 1950 г. в работе «Наш груз мутаций». Средняя величина генетического груза у человека равна 3–5 летальным эквивалентам.

**Генетическое разнообразие.** Поддержание генотипических гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, которая вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях, представлено наследуемым разнообразием внутри и между популяциями организмов.

**Геном.** Совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом любого организма. Этот термин впервые был предложен Г. Винклером в 1920 г. Это функциональная единица, своего рода программа, необходимая для нормального развития и воспроизводства организмов в ряду поколений.

**Геносистематика.** Отрасль систематики, предметом анализа которой являются геномы организмов. Два основных ее раздела используют для изучения геномов разные методы: цитологические (кариосистематика) и молекулярно-биологические, биохимические и разнообразные физико-химические методы (генохемосистематика).

**Генотаксономия.** Составная часть геносистематики, теория и практика классификации организмов, основанной на результатах изучения их генного материала.

**Георазнообразие (geodiversity).** Диапазон или разнообразие геологических пород и строения, геоморфологии, почв, геосистем и процессов

**Гетерогенность (heterogeneity).** Сочетание разнообразных различимых классов. Индикатор: наблюдаемый уровень признака, обладающего большой информацией о состоянии большой совокупности других признаков.

**Гетеротрофы.** Организмы, использующие экзогенное органическое вещество (животные, грибы, многие бактерии).

**Гидробионты.** Водные организмы.

**График ранг/обилие.** Один из способов представления данных по

обилию видов. Ось абсцисс – ранг вида (порядковый номер ранжированного по обилию вида). Виды располагаются в упорядоченном ряду данных в порядке возрастания обилий. Ось ординат – обилие вида (число особей). Этот график используют при анализе геометрических рядов.

**Гуманистика.** Понимается как подход к исследованию восприятия, мышления, поведения живых существ, основанный на допущении о близком сходстве, родстве, сопоставимости этих существ и человека, что позволяет исследователю вопрошать «как вел бы себя я, будь я этим бонобо (котом, муравьем и др.) ?».

**Гэп-мозаика** (gap mosaic) – мозаика «окон» возобновления. Мозаика лесного сообщества, сформированная в результате процесса постоянного выпадения из древесного полога одного или небольшого числа крупных деревьев вследствие смерти по естественным причинам.

**Дельта-разнообразие** (delta diversity). Изменение разнообразия видов между ландшафтами, главным образом по большим климатическим и физико-географическим градиентам [Whittaker, 1977].

**Диаспорический субклимакс.** Состояние растительного сообщества, в котором оно способно к длительному спонтанному существованию вследствие устойчивого потока поколений в популяциях всех образующих его видов. Это состояние сходно с состоянием климаксового сообщества, но отличается от него отсутствием части потенциальных ценообразователей.

**Диверситас.** Международная исследовательская программа для изучения биологического разнообразия, утвержденная на 24-й Генеральной ассамблее Международного союза биологических наук (Амстердам, сентябрь 1991 г.).

**Диоксин.** Название 2,3,7,8-тетрахлорбензопарадиоксина (сокр. 2,3,7,8-ТХДД). Это наиболее токсичное и хорошо изученное соединение, относящееся к классу полихлорированных дибензодиоксинов – ПХДД (весь класс иногда называют диоксины). Вместе с близкими к ним полихлорированными дибензофуранами – ПХДФ они содержат более 200 соединений, свойства большинства которых изучены недостаточно. Вместе с диоксином еще 11 ПХДД и ПХДФ относятся к сверхтоксичным и наиболее опасным органическим веществам. Время распада диоксинов в почве 10–20 лет, а в человеческом организме не менее нескольких месяцев. Диоксины хорошо растворяются в жирах и накапливаются в пищевых цепях. Диоксины и другие ПХДД и ПХДФ образуются при производстве, обработке и сжигании любых хлорированных углеводородов, а также при сжигании бытовых и некоторых промышленных отходов, при лесных пожарах в лесах, обработанных хлорсодержащими пестицидами и т.д. Диоксины оказывают на человека канцерогенное воздействие и вызывают врожденные аномалии.

**Дифференцирующее разнообразие.** Оценка разнообразия между

экосистемами.

**Доминирование.** Количественное преобладание какого-либо вида в сообществе. Преимущественный доступ к ресурсам в биосоциальной системе. Право действовать, не считаясь с поведением других (подчиненных) индивидов.

**Единица картографирования** (mapping unit). Наименьший объект, измеримый на карте. Его размер определяет требования пользователя и картографическими возможностями точности отображения объекта.

**Жизненная форма.** Морфологически сходные группы разного систематического положения, приспособленные к одинаковым условиям среды.

**Зоогенная мозаичность.** Мозаичность растительного сообщества, вызванная трофической и топической деятельностью животных.

**Инвентаризационное разнообразие.** Оценка разнообразия экосистем разного масштаба как единого целого.

**Интегративная биология.** Совокупность всех приложений биологии к социальным и гуманитарным наукам. Включает биополитику, биоэтику, биообразование и ряд других областей. Термин отчасти синонимичен слову «биокультура».

**Использование земли** (land use). Социально-экономическое описание (функциональное измерение) кластеров (групп) территорий: земли, используемые для жилых, промышленных или коммерческих целей, для сельского хозяйства или лесоводства, для целей сохранения и т.д.

**Классификация** (classify). Отнесение объектов или территорий на изображении к спектральным классам на основе подобия их сочетаний.

**Классификация растительности доминантная.** Основана на выделении видов или групп видов – доминантов основных ярусов. Подразделяется на собственно доминантную, когда сообщества характеризуется по доминантам ярусов и доминантно-эколого-ценотическую, когда сообщество характеризуется как по доминирующим видам (обычно по доминирующей древесной породе в лесном сообществе), так и по доминирующей эколого-ценотической группе видов (обычно в травяном покрове).

**Классификация растительности флористическая.** Основана на выявлении видов-детерминантов путем сравнения постоянства (встречаемости) видов на площадках [Миркин, Наумова, 1999]. Наименования типов сообществ (синтаксонов) устанавливаются согласно принятому кодексу [Veber et al., 2000]. Перечень номенклатурных типов (опубликованных по правилам кодекса) носит название продромуса (например, [Korotkov et al., 1991]).

**Кластеры (Группы) (CLUSTERS).** Классификация для статистической оценки состояния и использования территории.

**Климакс.** Динамически равновесное состояние сообщества, постоянство видового состава и устойчивое структурное разнообразие

элементов которого поддерживается устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории.

**Коммуникация.** Обмен информацией между индивидами (клетками, многоклеточными организмами) и (или) группами. Существенный компонент социального поведения. В человеческом обществе различают вербальную (словесную) и невербальную (жесты, позы, интонации, запахи и др.) коммуникацию.

**Компоненты биоразнообразия.** Число видов, относительное обилие видов, разнообразие биотопов и др.

**Конвергенция.** Появление сходных признаков у неродственных животных.

**Консументы.** Организмы, потребляющие готовое органическое вещество и использующие для своей жизнедеятельности пищу как источник энергии.

**Кооперация.** Объединение и взаимодействие двух или более особей ради выполнения той или иной задачи.

**Координация.** Взаимное согласование поведения особей в биосоциальной системе.

**Козволюция.** Согласованное, «взаимно пригнанное» развитие частей одного целого, например разных компонентов экосистемы, разных уровней человека, человечества и его биологического окружения и др.

**Ксенобиотики** (греч. *xenox* – чуждый и *bios* – жизнь). Чужеродные для данного организма или экосистемы вещества, вызывающие нарушения биологических процессов, включая заболевание и деградацию или гибель отдельных организмов, групп организмов или экосистем.

**Ландсат** (LANDSAT). Спутниковая система слежения за состоянием поверхности земли США.

**Ландшафт** (landscape). Сложное понятие, допускающее различные определения. В общем случае это пространственно обусловленное сочетание различных классов территорий (типов мозаик).

**Ландшафтные метрики** (landscape metrics). Различные индексы, характеризующие разнообразие состава, распределение, пространственную конфигурацию, фрагментированность и другие свойства ландшафта.

**Ландшафтное планирование управления** (Land and Resource Management Plan – LRMP). Стратегический мультидисциплинарный, интегрирующий план использования ресурсов, опирающийся на принцип публичности, учета ценности всех ресурсов, соответствия принимаемого решения требованиям устойчивого развития.

**Ландшафтный покров** (land cover). Связывается с системным описанием земной поверхности. Подразумевает пространственные вариации свойств, отражаемых, в частности, в кластерах (классах состояний). Например, леса, поля, болота и т.п.

**Ландшафтный уровень** (landscape level). Бассейны, или ряд взаимодействующих бассейнов или других естественных экологических единиц, в пределах больших территорий управления ресурсами.

**Лояльное поведение.** Неагонистические, «дружественные», спланивающие биосоциальную системы взаимодействия между индивидами (группами). Важные формы лояльного поведения – афилиация и кооперация.

**Макроэволюция.** Эволюция на уровнях выше видового, когда нет скрещивания особей и обмена генетическим материалом между особями, но четко проявляются тенденции адаптации животных и растений к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды.

**Местообитание** (habitat). Физическая структура, растительность и физиономические свойства территории которой определяют ее пригодность для существования специфических животных и растений. Термин часто употребляется как синоним понятия биотоп.

**Микогенная мозаичность.** Мозаичность растительного сообщества, вызванная трофической деятельностью древоразрушающих грибов.

**Микроорганизмы.** Бактерии, простейшие, микроскопические грибы.

**Микроэволюция.** Эволюция в популяциях под влиянием ненаправленной мутационной изменчивости на подвидовом уровне, когда особи способны скрещиваться и давать плодовитое потомство. Термин «микроэволюция» ввел в науку генетик Ю.А. Филипченко в 1927 г., чтобы разграничить два принципиально важных эволюционных явления: микро- и макроэволюцию.

**Мониторинг биологического разнообразия.** Система регулярных длительных наблюдений в пространстве и времени, дающая информацию о состоянии биоразнообразия во всех его проявлениях с целью оценки прошлого, настоящего и прогноза в будущем параметров биоразнообразия, поддерживающих естественный гомеостаз экосистем, а также имеющих значение для жизнедеятельности человека. Основной функцией является контроль за состоянием биоразнообразия на различных уровнях организации биологических систем: на субклеточном (генетические, биохимические и биофизические аспекты), клеточном и тканевом (иммунологические, эмбриологические, гистологические и органые аспекты), организменном (физиологические аспекты), видовом, популяционном и экосистемном (многообразие организмов, популяций, сообществ, ландшафтов) уровнях. Важным компонентом является мониторинг качества атмосферного воздуха, воды, почвы и других компонентов ландшафта; определение основных источников загрязнения; прогнозирование состояния основных компонентов ландшафта, а также региональных и глобальных тенденций развития хозяйственной деятельности.

**Нумерическое видовое богатство.** Число видов на строго оговоренное число особей или на определенную биомассу.

**Омега-разнообразие.** Разнообразие биомов на территории эпсилон-пространства. Для его анализа используются географические карты разного масштаба и методология их изучения с помощью геоинформационных

систем.

**Онтогенез.** Процесс индивидуального развития особи от рождения до смерти.

**Онтогенетический (возрастной) спектр.** Распределение особей в популяциях по онтогенетическим состояниям.

**Онтогенетическое (возрастное) состояние.** Этап развития особи в онтогенезе, структурно и функционально отличающийся от предшествующих и последующих этапов.

**Пантеизм.** Философское течение, отождествляющее Природу и Бога, наделяющее Природу божественными (сакральными) свойствами (Спиноза, натурфилософия).

**Параллелизм.** Появление сходных признаков у родственных групп животных.

**Пассионарность** (лат. *passio* – страсть). Энергетический и инновационный потенциал общества, характерный для наиболее деятельной его части (Л.Н. Гумилев).

**Пестициды** (лат. *pestis* – зараза и *caedo* – убиваю). Общее наименование всех химических соединений или их сочетаний, которые используют для защиты культурных растений от вредителей, сорняков и болезней.

**Пиксел** (pixel). Элемент (далее неделимый) изображения

**Пищевая цепь** (синоним – трофическая цепь, цепь питания).

Последовательность групп организмов (трофических уровней) каждая из которых служит пищей для организмов последующей группы (более высокого трофического уровня). При переходе с одного уровня на другой в экосистеме происходит трансформация и разложение органических веществ и рассеяние (диссипация) энергии.

**Поллютанты** (англ. *pollution* – загрязнение). Синоним русского слова загрязнители – химические, физические или биологические агенты привнесенные или образовавшиеся в среде, воздействие которых нарушает естественное развитие экосистемных процессов или оказывает вредное воздействие на человека.

**Полоса (спектральная)** (band, spectral). Часть электромагнитного спектра, определенного диапазоном длин волны (например, синий, зеленый, красный, ближний инфракрасный, дальний инфракрасный)

**Популяционная стратегия или популяционное поведение.** Совокупность биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровне, определяющая способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществах в целом или в его структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах, микрогруппировках. Представления о популяционных стратегиях основываются на представлениях Л.Г. Раменского (1935) о фитоцено типах и о г- и К-отборе [Пианка, 1981]. Популяционная стратегия отражает фитоценотически значимое поведение вида или его фитоценотические

потенции. Она может быть охарактеризована большим набором частных признаков, различающихся у растений разных жизненных форм, и наиболее общими интегральными признаками: конкурентоспособностью, фитоценотической толерантностью и реактивностью.

**Популяция** (лат. *populus* – народ, население). Совокупность особей одного вида, населяющая определенную территорию и в большей или меньшей степени изолированная от других таких же совокупностей. Как элементарная единица эволюционного процесса, популяция способна длительно существовать во времени и пространстве, самовоспроизводиться и трансформироваться вследствие преимущественного размножения тех или иных групп, различающихся в генетическом отношении. В случае, когда реальные границы популяции распознать трудно или невозможно, популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства, ясно ограниченного границами некоторого природного объекта. Так, совокупность особей вида в границах фитоценоза, принято называть «ценопопуляцией», а в границах одного экотопа – экотопической популяцией.

**Потенциальная флора территории.** Список видов региональной флоры, которые по своим экологическим свойствам могут произрастать на рассматриваемой территории.

**Потенциальная флора экотопа.** Список видов, которые по своим экологическим свойствам соответствуют тем экологическим режимам, которые способен поддерживать соответствующий экотоп.

**Потенциальные естественные сообщества** (potential natural community). Сообщество растений, которое возникло бы после снятия хозяйственного воздействия.

**Продуценты** – организмы, синтезирующие органическое вещество из неорганических компонентов, используя внешние источники энергии (энергию Солнца или – реже – химических реакций окисления неорганических веществ).

**Пространственная структура** (spatial structure). Систематическое, достаточно постоянное сочетание типов территориальных единиц в географическом пространстве и в определенном отношении друг к другу.

**Радионуклиды.** Нестабильные, изотопы химических элементов, у которых атомные ядра самопроизвольно распадаются с постоянной скоростью, характерной для каждого изотопа. Например, изотоп цезия – <sup>137</sup>Cs имеет период полураспада 30,2 года, изотоп стронция <sup>90</sup>Sr – 28,5 лет а у изотопа радона <sup>222</sup>Rn период полураспада равен всего 3,8 суток.

**Разнообразие** (diversity). Размах изменчивости или различий между некоторыми множествами или группами объектов. Число и доля участия различных объектов.

**Растер** (raster). Один из двух главных типов внутренней организации данных, используемой в геоинформационных системах (ГИС). Растровые системы образуют регулярную сетку по области интереса и связывают их через пикселы, с одним или большим количеством данных.

**Расы или подвиды.** Внутривидовые группы, возникающие вследствие сходства и различия между популяциями. Деление на расы – сугубо субъективная процедура, основанная на существовании двух или большего числа групп популяций, различия между которыми достигли такой величины, которая оправдывает формальное признание этого факта.

**Редуценты** (деструкторы). Организмы, разлагающие мертвое органическое вещество до неорганических составляющих.

**Рудеральные растения.** Растения, произрастающие на свалках, пустырях, около строений, вдоль дорог.

**Саморегуляция.** Свойство биологических систем «автоматически» поддерживать на постоянном уровне основные показатели, обеспечивающие их устойчивость; осуществляется на основе обратных связей.

**Сетевая структура.** Организация, построенная на принципах децентрализованной иерархии и частичного лидерства, широкой специализации членов этой организации и стимулирования личных, неформальных отношений между ними.

**Синантропные виды.** Растения и животные, образ жизни которых связан с человеком, его жильем или видоизмененным ландшафтом.

**Система.** Это комплекс элементов, находящихся во взаимодействии, при этом степень их взаимодействия такова, что делает неправомерным аналитический подход как метод изучения системы. В то же время целое, не может быть описано теми же зависимостями, какими могут быть описаны процессы в элементах системы.

**Систематика** (таксономия). Наука, занимающаяся изучением множества организмов, их отличительных признаков, их классификацией, основанной на изучении всех и каждой связи между разными организмами.

**Совокупная приспособленность.** Суммарные шансы индивида передать свои гены потомству, зависящие как от его собственной приспособленности, так и от таковой ближайших родственников, имеющих общие гены с этим индивидом.

**Сообщество** (community). Группа взаимосвязанных растений и животных.

**Сопряженное развитие.** Концепция, позволяющая соотнести процессы эволюции биосферы и возможности общества по управлению собственной адаптацией к этим изменениям, развитие по совпадающим множествам фазового состояния, общим точкам развития [Брудный, Лавтардзе, 1981].

**Социальное поведение.** Вся совокупность поведенческих взаимодействий индивидов в биосоциальной системе.

**Социальные технологии.** Разработки по улучшению взаимоотношений между индивидами и группами в социуме, а также по усовершенствованию различных социальных структур.

**Социобиология.** Систематическое изучение социального поведения у животных и человека на базе данных этологии, экологии, генетики и др. В

классическом варианте основана на модернизированной дарвиновской теории эволюции.

**СПОТ (SPOT).** Спутниковая система слежения за состоянием земной поверхности (Франция).

**Средопреобразователи** (эдификаторы, ключевые виды). Виды, имеющие наиболее крупные и длительно существующие внутрипопуляционные мозаики, включающие в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества и производящие наибольшие преобразования в экотопе в результате своей жизнедеятельности.

**Стохастические процессы.** Случайные процессы с неоднозначным исходом.

**Структурное разнообразие.** Следствие зональности, стратифицированности, периодичности, пятнистости, наличия пищевых сетей и других способов ранжирования компонентов местообитаний.

**Сукцессия.** Однонаправленный процесс развития сообществ, вызываемый как внешними, так и внутренними причинами. С популяционных позиций сукцессия – это процесс формирования (первичные и вторичные, демулационные сукцессии) или разрушения (дигрессионные сукцессии) устойчивых потоков поколений в популяциях ценозообразователей.

**Типологическое разнообразие.** Группировки по тем или иным категориям признаков, не сводимых к родству, например структурным, функциональным, структурно-функциональным, географическим, экологическим, синэкологическим и т.д.

**Токсиканты** Вещества, ядовитые для организмов.

**Трансект** (transect). Воображаемая или реально нанесенная на исследуемую территорию линия, на которой проводят биологические и физические наблюдения.

**Трофические цепи** (См. пищевая цепь).

**Умwelt.** Непосредственное окружение биологического объекта, уникальный мир, который воспринимает и осваивает данное живое существо.

**Уровни биоразнообразия.** Молекулярный, генетический, клеточный, таксономический, экологический и др.

**Устойчивость.** Способность биологических систем противостоять воздействиям (внутренним и внешним), сохраняя свою целостность и основные свойства.

**Фитогенная мозаичность.** Мозаичность растительного сообщества, возникающая в результате жизни и смерти растений-средопреобразователей.

**Фрагментация (ландшафта)** (fragmentation (of landscape). Степень мозаичности территории, число различных классов, расчленение единой территории линейными структурами, например дорогами.

**Ценозообразователь.** Вид, экологические свойства и особенности географического распространения которого определяют его возможность существовать в рассматриваемом сообществе. В климаксовом сообществе существуют все потенциальные ценозообразователи, в сукцессивных



сообществах часть из них отсутствует и/или заменена видами несвойственными для климаксового сообщества.

**Эвритопные (эврибионтные) виды.** Растения и животные, способные существовать в разнообразных условиях среды.

**Эдафобионты (педобионты).** Обитатели почвы.

**Экологическая ниша.** Совокупность всех факторов, в пределах которых возможно существование вида в природе.

**Экологическое пространство сообщества.** Набор балльных экологических оценок выбранных факторов, рассчитанный на основе геоботанических описаний.

**Эколого-ценотическая группа видов.** Группа экологически близких видов, в своем генезисе (происхождении) связанная с тем или иным типом сообществ.

**Эколого-ценотическая структура сообществ.** Набор и количественное соотношение видов, относящихся к разным эколого-ценотическим группам.

**Экорегион** (ecoregion). Большой регион обычно с площадью более миллиона гектаров, характеризующейся подобной биотой, климатом, топографией, гидрологией и т.п.

**Экосистема** (от греч. oikos – жилище, место пребывания и systema – сочетание, объединение). Совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических явлений и процессов. Термин экосистема предложен А.Тенсли (1935). Понятие экосистема приложимо к объектам разной сложности и размеров. Можно выделить экосистемы пруда или озера в целом и в то же время различать экосистемы прибрежных зарослей водных растений или донной области. Массив леса – экосистема, в пределах которой находятся экосистемы почв разного типа, экосистема гниющего пня и т.д. Чаще под экосистемой понимают совокупность организмов и неживых компонентов среды их обитания, при взаимодействии которых происходит более или менее полный биотический круговорот (с участием продуцентов, консументов и редуцентов). Термин «экосистема» приложим и к искусственной экосистеме (сельскохозяйственные угодья, сады, парки, сооружения биологической очистки сточных вод и пр.). Экосистемы могут быть высоко устойчивыми, сохраняющими свои характерные особенности на протяжении длительного времени, или кратковременными (например, экосистема эфемерных водоемов). Независимо от степени сложности, экосистема характеризуется видовым составом, численностью входящих в нее организмов, биомассой, соотношением отдельных трофических групп, интенсивностью процессов продуцирования и деструкции органического вещества. В настоящее время термин «экосистема» часто употребляется как синоним термина «биогеоценоз».

**Элементарная территориальная единица** (reference (landscape) unit).

Территориальная единица, в которой отражаются различные состояния свойств поверхности. Выделение территории основывается на гомогенности ее состояния с биофизической, хозяйственной или географической точки зрения. Выделение зависит также от масштаба или единицы картографирования.

**Эмпатия.** Способность вчувствоваться в другого индивида, иное живое существо, видеть мир его глазами, изнутри понимая его поведение. Предпосылка гуманистики как научного подхода.

**Эпсилон-разнообразие.** Разнообразие биомов, географического региона, включающего различные ландшафты.

**Этология.** Область биологии, ведающая поведением живых организмов. В классическом варианте упор делается на врожденное (инстинктивное) поведение в естественных условиях.

Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия»  
Научный руководитель серии *Николай Сергеевич Касимов*  
ГЕОГРАФИЯ И МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Авторы книги:

*Лебедева Наталья Викторовна, Криволицкий Дмитрий  
Александрович, Пузаченко Юрий Георгиевич, Дьяконов Кирилл  
Николаевич, Алещенко Глеб Михайлович, Смуров Андрей Валерьевич,  
Максимов Виктор Николаевич, Тикунов Владимир Сергеевич,  
Огуреева Галина Николаевна, Котова Татьяна Викторовна*

Редактор *С.Б. Шапошникова*  
Корректор *Н.Н. Сидоркина*  
Дизайн обложки *И.Н. Касимова*  
Верстка и дизайн *О.Ф. Корсунский, С.Г. Некрасов*

Подписано в печать 14.06.02. Формат бумаги 60х90 1/16  
Бумага офсетная № 1  
Усл. печ. л. 21,6. Уч.-изд. л. 27,0  
Тираж 1000 экз.

Издательство Научного и учебно-методического центра  
117218, Москва, Б. Черемушкинская ул., 34  
Лицензия ИД № 03683

Отпечатано с готового оригинал-макета в  
типографии «ГИССО-ПОЛИГРАФ»  
109088, Москва, Шарикоподшипниковская ул., 4  
Заказ типографии № 347

Место хранение книги: <http://nature.ok.ru/>



## *Редкие и исчезающие животные России*

English

О проекте

Новости

Классификация  
животных

Голоса  
животных

Библиотека

Видео сюжеты



Поиск

Ссылки

Подпишись  
на новости!

Вебмастеру!

Форум

Гостевая  
книга

*Проект Экологического центра МГУ им М.В. Ломоносова  
к 250-летию Московского Университета*

В соответствии с российским и международным авторским правом запрещается перемещение на данном сайте материалов, а также их использование без цитирования источника. Запрещается использование данных материалов в издательской или коммерческой деятельности без согласования с Экоцентром МГУ (095)-932-89-82.