



Андреев А.В.

**Оценка биоразнообразия,
мониторинг и экосети**

**BIOTICA
Кишинев - 2002**

УДК: 574.4:504.7
А65

Descrierea CIP a Camerei Naționale a Cărții

Андреев А.В.

Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети / А.В.Андреев; Под ред. П.Н.Горбуненко - Ch.: BIOTICA, 2002. - 168 p.

Bibliogr. p. 143

ISBN 9975-9724-1-1

500 ex.

574.4:504.7

Предпечатная подготовка - Н.Н. Горбуненко

Издание посвящено способам оценки биоразнообразия при определении значения территорий-ядер экологической сети и при мониторинговых обследованиях, а также разделам экологии сообществ и методическим проблемам, связанным с получением, обработкой и интерпретацией данных, в первую очередь энтомологических. Предназначается специалистам в области охраны природы, экологии животных и растений, а также преподавателям и студентам высших учебных заведений.

Настоящее издание осуществлено в рамках гранта, предоставленного Фондом Джона Д. и Кэтрин МакАртуров.

This publication was supported by the John D. and Catherine MacArthur Foundation.

ISBN 9975-9724-1-1

© Экологическое общество «BIOTICA», 2002

© Андреев А.В., 2002

При перепечатке ссылка на первоисточник обязательна

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
1. Вместо введения (основные понятия)	
1.1. Мониторинг и ресурсный таксон	7
1.2. Взвешивание природной территории	9
1.3. Пересечение задач мониторинга и оценки территории (общий характер и различие материалов, используемых для суждения об оцениваемой территории и при разовой оценке в ходе программы мониторинга)	10
2. Классификация подходов к планированию экосети	14
3. Оценка территорий-ядер	
3.1. Ранжирование территорий-ядер	21
3.1.1. Критерии выделения ценных местообитаний и их ранжирования	21
3.1.2. Шкалы	26
3.2. Система объединения разнородных данных (существующие схемы, их частичная применимость, предложенная схема)	35
3.3. Оценка состояния сообщества: проблема конечности набора ресурсных таксонов	47
3.4. Несистемная оценка территорий (сравнения во времени и сравнения в пространстве)	47
4. Показатели и индикаторы биологического разнообразия	
4.1. Определения и классификации индикаторов	49
4.2. Индикаторные таксоны и их свойства	53
4.3. Интегральные индикаторы	57
4.4. Индикаторы и измерение дикости	55
4.5. Биоразнообразие, эндемики и редкие виды	62
4.6. Конкуренция и индикаторные таксоны	64
4.7. Генералисты и специалисты	64
5. Меры биологического разнообразия	
5.1. Видовое богатство и определяющие факторы	66
5.2. Определение конечного числа видов по выборке - тупик	68
5.3. Индексы видового богатства и индекс концентрации видового богатства	70
5.4. Численность	72
5.5. Относительное видовое разнообразие	
5.5.1. Индексы работают	75
5.5.2. Основные показатели, их свойства и выбор	77

5.5.3. Неправильное применение индексов	82
5.5.4. Сезонность и мониторинг	83
6. Факторы, определяющие структуру биоты, толкование результатов мониторинга и оценки местообитани	84
6.1. Видовое богатство, разнообразие и сукцессия	84
6.2. О феноменологии сукцессионных изменений	89
6.3. Дигрессия	91
6.4. Разнообразии растения и насекомых: зависимость уровней	93
6.5. Фракталы реальные и виртуальные	97
7. Система оценки разнообразия	
7.1. Модели видового разнообразия, применимость и смысл	
7.1.1. Что мы анализируем? - Проблема целостности материалов.	101
7.1.2. Основные модели и их пригодность для задач оценки и мониторинга	104
7.1.3. Геометрические серии и оценка состояния структуры локальной ассоциации	108
7.1.4. Модель Ципфа - Мандельброта - в поисках универсальной модели	118
7.2. Динамика численности и видовое разнообразие (еще одно доказательство целостности гильдии)	120
7.3. Соотношение индексов и структурных состояний, совместное применение индексов и модели.	126
7.4. Объединенное использование индексов разнообразия	130
7.5. Любительская оценка, или распознавание разнообразия без идентификации	134
7.6. Система территориального мониторинга и террито- риальные уровни оценки (<i>основные положения</i>)	135
8. О методах обследования	
8.1. Общие принципы обследования	137
8.2. Репрезентативность и целостность выборки (<i>практические рекомендации</i>)	137
Заключение	142
Литература	143
SUMMARY	162

ПРЕДИСЛОВИЕ

Несмотря на огромное значение беспозвоночных, особенно насекомых, в континентальных экосистемах, им уделяют незаслуженно мало внимания в схемах биологического мониторинга. Так, просматривая современные публикации, посвященные мониторингу, мы находим достаточно ограниченное число работ, касающихся насекомых, составляющих основную часть видового богатства вообще, и играющих разнообразные, зачастую ключевые роли в экосистемах. Очевидно, что исследования и другие данные подразделяются на три основные категории разного смысла, связанные с весьма отличающимися интересами общества.

Главное внимание уделяется различным вредителям и переносчикам болезней человека, животных и растений (первая группа). В целом, мониторинг данной группы может быть обозначен как *наблюдение за видами в отдельности*, но с другой стороны, это - *единственный реальный мониторинг* насекомых в основной части мира.

Вторая целевая группа - основные ресурсные таксоны. Внимание к ним привлекается в основном в узком фокусе биологической борьбы с вредителями (скорее при исследованиях, чем в обычной практике), а также среди пресноводных гидробиологических объектов, где насекомые бывают очень многочисленны, но составляют малую часть своего видового богатства.

Третья группа, потенциально рассматриваемая при мониторинге, включает угрожаемые виды и виды "эстетического использования", как дневные бабочки в некоторых странах; это коллекционный набор. Естественно, каждый вид может быть отнесен ко второй категории, однако это слишком широкая точка зрения, чтобы ее можно было применять на практике.

Весьма схожая ситуация и в заповедном деле. Хотя за последние годы появились специальные микрорезерваты для насекомых, выбор и решение о создании крупных особо охраняемых природных территорий (ООПТ), как правило, осуществляется на основании материалов только о высшей растительности и позвоночных. Отчасти подобное положение дел связано с недостаточным уровнем осведомленности общества и лиц, принимающих решения, но, в значительной степени, это происходит и вследствие методического дефицита.

Осознание необходимости совместить территориальное планирование землепользования с нуждами сохранения биоразнообразия вызвало к жизни представление об экологической сети. Потребность создания Панъевро-

пейской экосети определена в качестве одной из главных тем Панъевропейской стратегии сохранения биологического и ландшафтного разнообразия. В свою очередь, это устанавливает необходимость построения ее подразделений регионального и местного уровня. Неминуемо возникает задача определения относительной ценности ООПТ - их реального значения, а значит и соответствующего уровня защиты, и так далее. В то же время, потребность в планировании экосетей, в совмещении их межгосударственных звеньев, создании локальных экосетей на общей осмысленной основе требует перевода работы на уровень технологии.

Данная работа посвящена развитию близких или совмещающихся разделов оценки биологического разнообразия, в рамках мониторинга и развития экологических сетей. Ее подготовка - подведение итогов сделанного ранее, достраивание представлений с помощью новых исследований, само написание и издание стали возможны благодаря поддержке Фонда Кэтрин и Джона Макартуров. Выражаю признательность также коллегам, способствовавшим этой работе.

С благодарностью, - автор.

1. ВМЕСТО ВВЕДЕНИЯ

(основные понятия)

1.1. Мониторинг и ресурсный таксон

Богата ли фауна насекомых Молдовы? Стоит ли о ней заботиться? Чем она ценна? Что она потеряла?

По данным Миноранского (1996), на обширной территории понтийских степей России, в наземных и пресноводных биоценозах, выявлено 13215 видов членистоногих, среди которых первое место принадлежит насекомым.

На меньшей площади Молдовы выявлено более 15000 беспозвоночных, из которых 12000 - виды класса насекомых! В некоторых группах насекомых потери фауны в результате вымирания на территории страны составляют около 20-25% (Andreev et al., 1993; Андреев & Верещагин, 1993). Сколько из них находится под угрозой исчезновения - неизвестно. По последней оценке (Андреев и др., 2001), в этой категории не менее 128 видов. Можно ожидать, что последняя цифра далеко не полна, что связано со слабой изученностью территории и совсем слабым уровнем организации существующих данных. В такой хорошо изученной стране, как Великобритания, под угрозой исчезновения в той или иной мере находится 1800 видов, причем есть точные сведения о состоянии только небольшой их части (Drewett, 1988).

В той же Великобритании мониторинг в некой степени осуществляется за 16 тысячами видов различных организмов, и опубликованы карты распространения более чем 6 тысяч видов (Harding, 1996). Да, в этом государстве старые натуралистические традиции и высок уровень развития, но трудно представить, чтобы все эти усилия осуществлялись из одной любви к природе. Мониторинг в отношении многих видов и групп имеет экономический смысл, и в тоже время чаще всего его оценка не поддается прямому расчету. Определение стоимости биологического разнообразия и его компонентов - одна из сложных, пока не решенных тем экономической науки, хотя ясно, что традиционные способы измерения неадекватны даже в отношении такого важного и традиционного объекта экономических отношений, как земля, покрытая почвой. Ее рыночная стоимость достаточно примитивно определяется ситуацией сегодняшнего дня, хотя понятно, что мониторинг биоразнообразия - огромная проблема с различных точек зрения: экономической, охраны природы и методической.

Вкратце, несколько вопросов являются основными: "Для кого?" "Почему?" и "Как?" Чрезмерно общий ответ на первый вопрос подрывает основа-

ния для исполнения, так как мониторинг биоразнообразия не создает материальных благ непосредственно. Слишком специализированный ответ создает представление необходимости, которая лимитируется некоторыми узкими экономическими нуждами. Существуют две основные идеи: (а) для сохранения, которое имеет экономическое значение; (б) для сохранения, как самоцели с отдаленными общественно важными последствиями. Соответственно, ответ на второй вопрос имеет два варианта: (1) мониторинг для принятия решения; (2) мониторинг для изучения явления.

Вероятно, это гротескное представление. Однако именно эти позиции имеют реальные воплощения. Например, подход к мониторингу для принятия решения был представлено теоретически (Hellawell, 1996) в 5-м издании книги "Мониторинг для сохранения и экологии" (Chapman & Hall, 1996); постановочная статья первого национального доклада Российской Федерации "Сохранение биологического разнообразия в России" (1997) имеет тот же уклон, и т.д.

Второй подход (мониторинг для научных целей) можно найти в материалах Всесоюзных конференций по биологическим кадастрам, во многих статьях книги "Мониторинг биологического разнообразия" (Москва, 1997). С точки зрения программы мониторинга, первая позиция направлена на кратко- и среднесрочный мониторинг, а вторая - на средне- и долгосрочное выполнение.

Есть много причин, по которым следует скомбинировать эти подходы. Сейчас, в распространенной схеме, мониторинг биоразнообразия охватывает лесные ресурсы (насколько это важно лесным ведомствам), охотничьи и рыбные ресурсы (то есть позвоночных), которые логически сводятся главным образом к видам.

Представление "ресурсный таксон" может быть использовано в качестве основы нахождения экономического смысла, для того, чтобы совмещая как узко прикладной, так и избыточно академический подходы, создать что-либо резонное с точки зрения оценки биоразнообразия, его сохранения и экономики. Что такое ресурсный таксон? Со строго теоретической позиции - это неопределимое понятие, поскольку любой таксон имеет свое место в пищевых цепях и потоке биологической материи (энергии), но такая позиция близка к схоластике. **Ресурсный таксон может быть определен как систематическая группа организмов, которая занимает отличимое место в стабилизации экосистемных процессов или формировании биологических ресурсов.** Разница этого и более "экономического" определения (раздел 3.2.) имеет значение именно в силу неразвитых экономических

представлений. В данном случае речь идет не просто о более гибкой формулировке, а об ином походе. Важность ресурсного таксона оценивается таким образом, что цена мониторинга является минимальной ценой за контроль и управление критически значимым и почти бесплатным ресурсом. Это цена эффективности прогноза и управления.

Хорошими примерами традиционно ресурсных таксонов являются утиные (основные охотничьи птицы) и копытные (основные охотничьи млекопитающие). Но среди ресурсных таксонов - и дикие пчелиные - основные опылители, без которых невозможен приемлемый и тем более высокий урожай некоторых культур, а многие виды высшей флоры обречены на вымирание. Среди них дневные бабочки (объекты эстетического пользования и коллекционного бизнеса), так же как и жужелицы (насекомые-энтомофаги, ограничивающие численность полевых вредителей), дождевые черви и ствольные детритофаги, без которых замедлен процесс почвообразования, и так далее. Вероятно, особая черта ресурсного таксона - применимость в мониторинге (с различных позиций). Набор ресурсных таксонов должен быть разным для некоторых типовых экосистем. Например, стрекозы подходят для водно-болотных угодий, а дикие пчелиные - для не вымокающих травяных ценозов.

1.2. Взвешивание значимости природной территории

Планирование экологических сетей, как и создание псевдосетей охраняемых территорий неминуемо приводит к проблеме классификации. Это происходит, когда процесс приобретает в той или иной мере осмысленный характер, а не только сводится к ограничению или изъятию из пользования мест существования ценных природных объектов - тех, какие удалось защитить. Именно поэтому классификации Международного Союза Охраны Природы - МСОП, как и государственные группирования ООПТ, основаны на оценке степени (а) ограничения или изменения пользования и (б) характере управления. Признаком следующего этапа развития стало введение в классификацию тематических ООПТ, например заказников, где охраняются те или иные животные или растения. Скрытым мотивом для такого ветвления стало осознание неадекватности мер, принятых для охраны разных компонентов природы. Логическим последствием этого становится попытка либо компенсировать неравновесие, либо использовать идею компенсации, мотивируя взятие территории под охрану.

Развитие международных мер по охране местообитаний (например, наиболее известная у нас программа Бернской конвенции "Сеть Изумруд") послужит

ло причиной для простейшей классификации другого типа: (1) объекты достойные международного признания, или (2) все остальные объекты - имеющие с международных позиций главным образом национальное значение.

Можно ли, планируя экологическую сеть для некоего территориального уровня, отказаться от трех вопросов.

Следует ли включать объект в сеть в силу его значимости и, соответственно, необходимости охраны?

Счесть ли, что таких объектов много, и они подлежат рассмотрению на более низком уровне планирования?

Как их сравнить?

Сам по себе ответ на вопросы возможен лишь при наличии логичных оснований, а не просто обоснования необходимости защитить какие-то виды, или экосистемы и ландшафты.

Таким образом, взвешивание - относительную оценку природных территорий по степени их значения - можно рассматривать как неотъемлемый признак планирования экологических сетей.

Насколько это необходимо для развития системы управления ООПТ, национальными и региональными экологическими сетями? В Молдове официально существуют 282 природные и субприродные (полуприродные) охраняемые территории, занимающие около 66 тыс. га. В процессе оценки территорий-ядер, при разработке Концепции экологической сети Молдовы (Андреев и др., 2001; Andreev et al., 2002) проведена оценка биологического разнообразия 80 (не считая некоторых, рассмотренных как физическая часть единого комплекса), из них 19 - почти 25% не были признаны ядрами. То, что в некоторых случаях это связано с дефицитом данных, а собственно их не оказалось почти по 200 ООПТ, не меняет вывода - закрепленный законом статус ООПТ разных категорий мало связан с уровнем их ценности, за исключением научных резерватов. Вывод подкрепляется и тем, что среди ООПТ самого низкого уровня присутствуют наиболее ценные.

1.3. Пересечение задач мониторинга и оценки территории

(общий характер и различие материалов, используемых для суждения об оцениваемой территории и при разовой оценке в ходе программы мониторинга)

1. Оценка местобитания в процессе создания экосети или при мониторинге должна опираться на принципы отбора участков для территориальной охраны, для того чтобы были отобраны наиболее важные места, с точки зрения:

- (a) поддержания уже находящихся в опасности видов (и дискретных популяций, если такие выделены) и экосистем;
- (b) стабильности существования флоры и фауны в целом, то есть и предотвращения опасных тенденций изменения численности, в том числе роста списка видов, находящихся под угрозой;
- (c) создания условий для размножения и распространения ресурсных таксонов;
- (d) сохранения эталонных объектов;
- (e) мониторинга всех этих категорий (a-d) объектов для принятия решений в случае необходимости, а также существующих в тех же условиях объектов отраслевого контроля.

2. При этом оценка местообитания должна соответствовать критериям биологического анализа, выделенным на основе принципов отбора, для того чтобы поддерживать:

- сравнимость результатов с методической точки зрения,
- возможность объективной текущей оценки,
- преемственность временного ряда данных при мониторинге,
- возможность корректного трансформирования прежних данных при появлении новых показателей, имеющих характер производных.

Исходными данными для оценивания служат следующие сведения.

I. Какие именно виды обитают, - это позволяет выделить информацию о редких или ресурсных видах, а также о каких-либо других группах разного рода (дальние мигранты, энтомофаги, переносчики опасных инфекций, лекарственные, декоративные, и так далее). При необходимости это позволяет связать с данными другого характера, и на их основе судить об удовлетворении потребностей присутствующих видов, постоянстве присутствия тех или иных видов, вероятности долгого существования, и так далее.

II. Как много присутствует видов, относящихся к крупному таксону, экологической или иной группе, - это дает возможность взвесить значение местообитания с точки зрения видового богатства.

III. Данные о численности или о соотношениях численностей, которые позволяют судить о тенденциях в популяциях, значении местообитания для какого-либо отдельного вида, а также о структуре местной фауны и флоры, то есть о структуре экосистемы или ее части. Последнее обстоятельство имеет специальное значение, так как структура экосистемы отражает ее состояние; особенно это касается структуры гильдии - группы организмов, одинаковым образом использующих единый ресурс.

В связи со всем этим, оценка местообитания в процессе создания экосети или при мониторинге имеют параллельные задачи и проблемы.

Практически единственное, но важное методологическое различие есть только в одном аспекте- использования накопительных данных о видах, что мало применимо при мониторинге.

В настоящее время, для выделения важного местообитания, прежде всего используют накопительные данные, соответствующие пунктам I и II. На практике это диктуется отсутствием общей системы флористических и фаунистических исследований: когда-то такое-то место обследовали ботаники, в таком-то году здесь работал орнитолог, или специалист по жужелицам, позже - специалист по бабочкам. Данные группы III в таких обстоятельствах несопоставимы, даже если представляют ценность с методической точки зрения (фаунисты нередко пренебрегают качеством выборки).

Теоретическая причина накопительного характера данных - невозможность зарегистрировать все виды сразу. Чем обширнее таксон, тем ниже вероятность отметить все виды или их большинство в краткий срок, тем больше нужно времени на таксономическую обработку уже полученных материалов. Чем более скрытно обитает вид, и чем более он редок, тем сложнее его встретить.

Только оценка видового богатства имеет аккумулятивный компонент, который содержится в создании списка видов на основе долговременных данных. Именно составление списка многочисленных таксонов создает проблему высокой стоимости оценки. Следовательно, этого следует по возможности избегать при текущих оценках.

Главной сложностью в отношении редкого вида, как правило, является подтверждение его обитания. Именно поэтому вид считается вымершим регионально или полностью, если нет подтверждения встречи за 25-30-50 (в разных случаях) лет.

Главной же сложностью при использовании накопительных данных по таксону надвидового ранга становится динамика фауны и флоры. Особенно это касается групп видов, способных к быстрому или дальнему перемещению. Например, по некоторым данным (Boer, 1985, 1990), в каждом данном месте популяции многих видов жужелиц (Coleoptera: Carabidae) исчезают с периодичностью около 30 лет, и локальная фауна испытывает потери и пополнения среди присутствующих видов. По-видимому, то же касается тлей (Homoptera: Aphidoidea), во всяком случае, - видов с узкой пищевой специализацией, питающихся на травах. С одной стороны, мне приходилось в одних и тех же местах заповедника "Кодры" многие годы безрезультатно обследовать некоторые виды растений, например, *Cerinth minor* в поисках

Brachycaudus cerinthis Vozhko, затем эти тли появились и наблюдались подряд не менее четырех лет подряд. Еще более интересны данные об их микропопуляциях - группах колоний на одной группе растений или даже одном растении. Такая микропопуляция *B. lychnidis* (L.) (надземная, посещаемая муравьями - то есть в какой-то мере защищенная) оставалась на куртине травянистого многолетника *Melandrium album* не менее 5 лет. *B. lamii* (Koch) присутствовала (на корнях, посещаемая муравьями) в пределах нескольких квадратных метров на группе однолетника с нефиксированным временем прорастания - *Lamium purpureum* - не менее 13 лет; *Brachycolus asparagi* (Mordv.) (надземные, не посещаемые муравьями) существовали более 5 лет на изолированном многолетнике *Asparagus officinalis*. В то же время, подавляющее большинство растений этих видов, как правило, не заселено.

С другой стороны, есть данные о существенной смене в определенном месте состава пчелиных (Hymenoptera: Apoidea) за 60 лет (Greber, 1989), или чешукрылых (Lepidoptera) - за 50 лет (Стекольников, 1992).

Можно предполагать, что динамический процесс локального вымирания популяций одних видов и обоснования других на той же территории, без существенного изменения условий, достаточно распространен. Но это очень мало изученное явление.

Поразительный обратный пример дают стрекозы: несмотря на мобильность этих быстрых насекомых и массовые миграции части видов, по некоторым данным (Kondratieff & Pyott, 1987), они с трудом осваивают новые водоемы.

Сукцессии растительности на небольших площадках свидетельствуют о тех же процессах заселения и вымирания микропопуляций, а локальные (в масштабе местности или станции) сукцессии, изменяющие экосистему, вносят свой вклад в динамику населения сообщества. Поэтому есть вероятность, что через период меньше 30 лет одни виды потеряют возможность обитать на некой территории, зато другие - получают такую возможность. Соответственно, исчезнувшие виды в накопленном списке будут лишними, а появившиеся заново будут увеличивать список. Чем меньше и однороднее территория, тем вероятнее такое псевдонакопление, чем она разнообразнее и больше, тем вероятнее, что локальные вселения и вымирания затронут ее части, не меняя видовой состав территории в целом.

Концепция создания Экологической сети Республики Молдова (проект) оговаривает связанность биологического мониторинга и экологической сети (раздел "Экологическая сеть как информационная система").

Поиск решения лежит в методической сфере. Минуя здесь идею индикаторов (ее достоинства и явные затруднения - в разделе 3), как и оценку местооби-

тания в поддержке уязвимых видов, методический набор можно разделить на четыре части.

I. Оценка разнообразия и видового богатства ресурсного таксона в местообитании .

II. Оценка местообитания по значимости в поддержании разнообразия и видового богатства различных ресурсных таксонов и находящихся под угрозой компонентов биоразнообразия.

III. Оценка местообитания по значимости в поддержании разнообразия и видового богатства ресурсных таксонов и компонентов биоразнообразия находящихся под угрозой, в целом.

IV. Оценка местообитания по значимости в поддержании биологического разнообразия в целом в стране или регионе.

Задача I касается первичной информации по основным проблемным компонентам при разовых оценках и при мониторинге биоразнообразия. Задача II касается взвешивания этих первичных материалов - проблема, которая была частично разрешена по уязвимым видам в критериях концепции экосети Молдовы. Задача III связана с объединением результатов по разным группам и таксонам. Задача IV - это задача ранжирования этих материалов для определения относительной ценности местообитаний в пределах страны (региона), выполняемая с помощью системы критериев.

2. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОДХОДОВ К ПЛАНИРОВАНИЮ ЭКОСЕТИ

Известно, что идея создания экологических сетей рождалась в результате осознания: развития системы ООПТ недостаточно, чтобы остановить локальное (затем региональное и так далее) вымирание видов, деградацию экосистем и биологических ресурсов. Например, в Западной Европе это стало ясно на фоне существенных многолетних усилий по сохранению видов и местообитаний (Bennett et al., 1991), а в Молдове - в связи с оценкой уровня совершенного преобразования территории людьми.

Согласно сформировавшемуся представлению, экосеть состоит из четырех элементов. Используем определения, сформулированные при создании Концепции экологической сети Молдовы. Они не самостоятельны, но имеют некоторые особенности:

Узловая территория - особо ценная территория с точки зрения сохранения экосистем, местообитаний, видов и ландшафтов.

Биологический коридор - линейный или линейно-диффузный компонент

экосети, обеспечивающий территориальные или функциональные связи других ее компонентов, или их объединение в крупном масштабе.

Буферная зона - территория, которая выполняет функции поддержки и защиты узловой территории, или имеет особое значение для поддержания геосистемного баланса.

Рестаурационная территория - территория, подлежащая биологической и/или геоморфологической реставрации в качестве будущей узловой или буферной территории, или биологического коридора.

Очевидно, что лишь две первые категории являются обязательными, так как буферные зоны и рестаурационные территории в каждом случае создаются в зависимости от возможности и потребности. Существенная особенность - соединение в понятии буферной зоны узкого понимания промежуточной зоны и представления о геосистемной роли природных и полуприродных объектов. Защитная зона защищает (а) отдельные природные объекты от рядовой человеческой деятельности, или (б) невыделенные территории от источников жесткого воздействия, окружая их. Геосистемный буфер¹ имеет значение для поддержания природных процессов по отношению к району, региону, стране и так далее, в зависимости от уровня экосети, подобно тому, как амазонские и сибирские леса важны для всей планеты.

Сеть же не может состоять из одних узлов (ядер, особо охраняемых или нет), по крайней мере, необходим связующий компонент, причем в данном случае главное - не его образ, а функция - обеспечение миграций, распространения, статистически-вероятностной непрерывной связи популяций. Поэтому определения экологической сети, игнорирующие это различие, бессмысленны.

Тем не менее, замещение понятий происходит постоянно, иногда не то с целью приблизить существующую программу к современным веяниям, не то в силу семантических причин (Сети "Изумруд" и "Natura-2000"). Нетрудно увидеть, что такое же замещение происходит в тематических публикациях. Примером этого его послужила электронная конференция "Экологический каркас России" (2001-2002).

Приведенная далее аргументация относится, в первую очередь, к узловым территориям (ядрам) и подчеркивает их информационное значение в общем смысле. Оно становится видно только после необходимой процедуры (раздел 1.2) взвешивания на основе системы критериев.

¹ Геосистемный буфер - ранжированный элемент, предназначенный для усиления эффективности экосети с точки зрения поддержания и улучшения геосистемного баланса; определен как вид буферной зоны, имеющий защитное значение по отношению к территории страны (региона) в целом.

О наименованиях, касающихся экологической сети

Мультируются главным образом три варианта: природный каркас, экологический каркас и экологическая сеть в разных комбинациях вкладываемого смысла. Однако, очевидно, что во всем этом есть только одно противопоставление. Есть то, что несет природа (сохранившаяся в разной степени биотическая компонента на мало измененной физико-географической основе) и то, что создает (обозначая, взвешивая, и/или восстанавливая, связывая информационно и материально, вводя некий режим охраны) человек. Явное понятийное перекрывание сочетаний слов "природный каркас" и "экологический каркас" (в сложившемся отрыве слова "экологический" от первоначального научного значения) делает неудобным противопоставление. Поэтому предпочтительней использование терминов "экологическая сеть" и "природный каркас".

Формирование подходов и результаты

Размер страны или региона определяет (вместе с плотностью популяции), с одной стороны, объем соответствующих исследований для получения адекватных знаний, а с другой стороны, - степень ландшафтной трансформации и пространство для сохранения биологического разнообразия. Эти факторы, и в то же время уровень социального и экономического развития, создают уровень знаний, который является основанием для любого планирования, включая экологические сети. Все эти условия трудно разделить, их проявления перекрываются сложным образом. Всем известно нынешнее разделение на экономически благополучные, в разной степени, страны Западной Европы (в политическом понимании, включающем страны также Скандинавии, юга, и так далее) и страны с "переходной экономикой" Восточной Европы. Это деление в немалой степени соответствует и разделению на страны с парковыми лесами и лесами, сохраняющими дикий облик. В пределах обоих макрорегионов выделяются территории с особенно сильно измененными ландшафтами и особой плотностью населения. В пределах Западной Европы есть существенная разница в уровне развития науки и в уровне ее текущей поддержки, в степени общественного и политического понимания зависимости судьбы общества от сохранения биологического и ландшафтного разнообразия. В этом отношении не однородна и Восточная Европа. Страны, находящиеся в промежуточном положении, например Румыния, Чехия и Польша, усложняют картину и также весьма различаются по перечисленным позициям.

Сумма доступных знаний (существующих и освоенных), косвенно связанная с экономическим развитием, определяет технологические подходы.

В свою очередь, упомянутые региональные условия порождают мотивации и, соответственно, мотивационные подходы и результаты. В таблицу 1 сведены результаты анализа существующих сегодня данных (разумеется, они несколько условны).

Это - общая схема, которая может уточняться в компонентах. Так, Кулешова (1999) выделяет в географическом подходе три варианта, в зависимости от использования дополнительной информации, соединенной с собственно географической. На выходе оказываются три несколько различающихся результата.

Нетрудно увидеть тенденцию: от преимущественно географического к комплексному биолого-географическому подходу, в зависимости от степени привлечения данных о биологическом богатстве и разнообразии.

В целом, географический подход дает выявление так называемого природного (или экологического) каркаса рассматриваемой территории.

Биолого-географический подход (частично реализованный в программе CORINE BIOTOPS) позволяет выделить экологическую сеть или ее элементы. Однако идея равенства этих понятий очень распространена.

Определения и подходы - есть ли разница в результатах?

Сравнение результатов подходов в крайних вариантах (с точки зрения технологии) может быть сделано на основе опыта Молдовы

Концепция экологического каркаса Молдовы была сформулирована на стандартной географической основе в государственных рамках "Территориальной комплексной программы охраны природы" (ТЕРКСОП) в 1991 году и исходит из представлений геосистемного баланса. В этом смысле она шире, чем концепция экологической сети, хотя содержит элементы последней. Использование концепции баланса, связанной с интегральными показателями биосферы, - причина того, что подход, основанный на прямой оценке местообитаний с точки зрения собственно компонентов биоразнообразия, не может быть главным в рамках концепции природного каркаса, как и задача их сохранения.

Поэтому упор был сделан на распределении по стране суммарной площади лесов и других зеленых зон, например рекреационных, которые имеют общее стабилизирующее влияние на состояние окружающей среды.

Могут быть даны такие определения (Андреев, Горбуненко, Казанцева и др., 2001):

Экологический каркас - это система участков природы, взаимосвязь которых на уровне экосистем создает предпосылки для формирования естественно-

Условия, подходы и мотивации при планировании экологических сетей.

Ландшафтные условия	Состояние знаний о видовом богатстве и разнообразии	Основной подход	Основная идея подхода (мотивация)	Примеры (страны)
А. Слабо измененные ландшафты	I. Отсутствие или чрезмерно общие данные о разных территориях-ядрах, включая потенциальные	1. Географический анализ, используя обычные карты и схемы землепользования	А. Выявление особенно ценных ресурсов, имея в виду сохранение	Россия
А.	I. Отсутствие или чрезмерно общие данные о разных территориях-ядрах, включая потенциальные	1. Географический анализ, используя обычные карты и схемы землепользования	В. Выявление "диких" районов вне крупных экономических интересов, для сохранения	Россия
В. Умеренно измененные ландшафты	I. Отсутствие или чрезмерно общие данные о разных территориях-ядрах, включая потенциальные	1. Географический анализ, используя обычные карты и схемы землепользования	С. Выявление "диких" районов и крупномасштабное планирование территории для охраны природы	Россия, Украина, Литва (первая версия)
В.	II. Данные охватывают богатство (#) растительности, в основном лесов, и (b) позвоночных	2. Географический анализ, соединенный с анализом биологического богатства	Д. Выявление центров биоразнообразия, планирование территории, аранжировка для сохранения	Словакия и Чешская Республика, вероятно Литва (вторая версия), Латвия, Эстония, Польша, Швеция, и т.д.

Ландшафтные условия	Состояние знаний о видовом богатстве и разнообразии	Основной подход	Основная идея подхода (мотивация)	Примеры (страны)
В.	III. Относительно полные данные охватывают богатство растений (а), позвоночных (b) и беспозвоночных (с)	3. Анализ биологического богатства, с учетом типов ландшафтов	Е. Выявление особенно ценных мест биоразнообразия в административных пределах для сохранения	Страны Европейского Союза, участники программы CORINE BIOTOPES
С. Сильно измененные ландшафты	III. Относительно полные данные охватывают богатство растений (а), позвоночных (b) и беспозвоночных (с)	3. Анализ биологического богатства, с учетом типов ландшафтов	Е. Выявление особенно ценных мест биоразнообразия в административных пределах для сохранения	Страны ЕС, участники программы CORINE BIOTOPES
С.	I. Отсутствие или чрезмерно общие данные о разных территориях-ядрах, включая потенциальные	1. Географический анализ, используя обычные карты и схемы землепользования	Ф. Выявление "диких" районов и приобитательное планирование территории для сохранения	Молдова, конец 90-х 20 столетия
С.	IV. Неполные данные охватывают богатство (#) растительности, (а) растений, (b) позвоночных, (с) беспозвоночных и частично (d) разнообразие растений	4. Анализ биологического богатства, с учетом видового разнообразия (концентрации) и географических данных geographical issues	Г. Выявление особенно ценных мест биоразнообразия, ранжирование по значению и планирование территории для сохранения	Молдова, 2000

го экологического равновесия, способного противостоять антропогенным воздействиям (основано на дефинициях Н.Ф. Реймерса).

Экологическая сеть - сформированная система территорий, которые физически и функционально связаны и ранжированы по значению для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия и поддержания экологического равновесия.

На практике разница заключается в том, что территории, имеющие значительный вес с геосистемной точки зрения, могут не входить в число особо ценных местообитаний, а многие из последних, несомненно, не имеют заметного веса в геосистемном балансе.

Таким образом, экологический каркас и экологическая сеть - пересекающиеся концепции. Это может казаться несущественным, но фактические результаты подчеркивают разницу.

Совокупная определенная площадь лесов в Природном каркасе Молдовы была 207000 га - 6.1% территории страны (Republica Moldova. Primul Raport național..., 2000). В ходе разработки концепции Национальной Экологической Сети (Андреев, Горбуненко, Казанцева и др., 2001) были сделаны оценки на основе тех же картографических материалов, но с использованием критериальной системы, оценивающей вклад территорий в сохранение биологического разнообразия, а также естественноисторических и археологических памятников. Они показали, что общая площадь территорий-ядер и геосистемных буферов (леса более 50 га в данном случае) составляет 100226 га, то есть в 2 раза меньше.

Другое практическое различие наблюдается в мотивациях, но касается явного скорее условий территорий, чем двух основных подходов. Это огромное различие между, во-первых, определенными крупными центрами биоразнообразия, во-вторых, - выделенными конкретными местообитаниями. Тем не менее, географический подход может выявить только первое. Анализ биологического богатства может давать оба результата, в зависимости от цели и системы критериев.

Другими словами, существуют возможности обозначить наиболее ценные районы на фоне относительно благоприятных ландшафтных условий и выбрать любое ценное местообитание, с ранжированием по параметрам. Последняя возможность особенно подходит для очень трансформированных регионов, как Молдова и юг Восточной Европы в целом. Можно предположить, что различие результатов оценки становится меньше в направлении девственных регионов. Однако это противоречит хорошо известному опыту: наиболее дикие области - не самые богатые видами и видовым разнообразием. С другой стороны, дикая природа создает особые экосистемные условия для животного мира и растительности, как и черты ландшафтов, которые находятся под угрозой "окультуривания". Вероятно, природная дикость может быть измерена на особой оси при

оценке биоразнообразия, но она уменьшает свой относительный вес в девственных районах. К сожалению, измерение дикости не является развитой темой, чаще это область рассуждений. Отдельные касающиеся ее разработки цитированы в разделах 3.2 и 4.4.

3. ОЦЕНКА ТЕРРИТОРИЙ-ЯДЕР

3.1. Ранжирование территорий-ядер

3.1.1. Критерии выделения ценных местообитаний и их ранжирования

Итак, развитие системы ООПТ, тем более формирование экологической сети нуждается в сравнительных оценках, чтобы ранжировать узловые территории по значению и, соответственно, требуемой охране. В Молдавии (вероятно, как и во всем СССР) это прежде не делалось, что свидетельствует о дефиците соблюдения научных принципов в заповедном деле.

Существует несколько международных (и в частности европейских) документов, содержащих критерии для оценки местообитаний. Это - Конвенция о всемирном наследии (1972), Программа "Человек и Биосфера" - Критерии биосферных резерватов (1971), Программы Совета Европы "Европейская сеть биогенетических резерватов" (1976) и "Европейский Диплом" (1988 - 89), Директива по охране естественных местообитаний флоры и фауны (1992 - Европейская экономическая комиссия), Сеть "Эмеральд" (Изумруд) территорий особого значения для сохранения флоры и фауны (1997 - программа Бернской конвенции), Конвенция об охране водно-болотных угодий (Рамсар, 1971, ревизованные критерии - 2000).

По существу, приводимые в перечисленных документах критерии являются общими принципами отбора участков для территориальной охраны (применимы к территориям - ядрам экологической сети), за исключением некоторых критериев Рамсарской конвенции. Эти принципы частично дополняют и повторяют друг друга. Они могут быть объединены в две группы.

1. Принципы, отражающие ценность местообитания, учитывая его вклад в:
 - 1.1 поддержание в целом фауны, флоры и других компонентов биологического разнообразия страны (биогеографических регионов или др. территориальных единиц), находящихся на данной территории условия для сохранения и выживания в критические для существования периоды, для стабилизации популяций и экосистем, размножения и распространения;
 - 1.2 сохранение видов и других таксономических единиц, находящихся под угрозой исчезновения в стране и/или за ее пределами;

1.3 сохранение ландшафтного разнообразия, а также геологических и физико-географических формаций и связанных с ними памятников истории и культуры.

2. Принципы, учитывающие в отношении компонентов биологического и ландшафтного разнообразия, существующих на территориях экологической сети:

- 2.1 уникальность, в том числе отраженную в понятии эндемизма;
- 2.2 значение для стабильности экологических систем - как природных, так и антропогенных;
- 2.3 ценность компонентов биологического и ландшафтного разнообразия, существующих на территориях экологической сети, с экономической, социальной, научной и эстетической точек зрения;
- 2.4 их важность в терминах экологической безопасности, как в целом, так и в таких проявлениях, как противодействие потере компонентов биоразнообразия и эффективности экосистем, эрозии почв, изменениям климата, ухудшению режима увлажнения и опустыниванию в целом.

Характерная особенность этих критериев - невозможность численного измерения. Исключение составляют лишь два из Рамсарских критериев - численность регулярно присутствующих водно-болотных птиц, и поддерживаемая регулярно доля совокупного населения видов и подвидов).

Программа CORINE BIOTOPES (вторая половина 1980-х гг.) была, вероятно, первой программой, использовавшей в явной форме критерий присутствия уязвимых видов в международном контексте. Это представляется чем-то обычным, поскольку наличие таких видов, как правило, является главным для любой охраняемой территории. Но, в данном случае, в субрегионах проекта был проведен отбор 50 наиболее ценных мест со многими редкими видами. На предшествующем этапе было проведено комбинирование международных и национальных списков охраняемых видов для субрегионов, чтобы создать общую ссылочную основу. Однако явным несовершенством программы стало это священное число "50", которое не может быть резонно обосновано. Непонятно и применение этого числа для любого субрегиона, независимо от его условий, и само субрегиональное деление по административным границам, хотя некое совпадение с физико-географическим делением было, или, по крайней мере, заявлялось. Кроме того, если такое (произвольное) число выбрано для местообитаний европейского значения, то возникают два вопроса. Сколько участков нужно для национального или местного уровня? Где различие между локально значимыми и не значимыми местообитаниями?

Международной организацией Birdlife International в рамках инициативы Important Bird Areas (обычно переводится как ключевые орнитологические тер-

ритории - КОТР) создана наиболее прогрессивная (из мне известных) система собственно критериев. Ранжирование местообитаний порождается пересечением 14 групп видов и их конгрегаций с 20 критериями. Из них 12 - действительно численные, а 3 можно назвать псевдо-численными, так как они связаны с произвольным числом местообитаний европейского значения, или с неким числом местообитаний национального значения.

Критерии распределяются по категориям, как относящиеся (1) к видам и (2) к фаунистическим ассоциациям, и соответственно направлены на поддержку (i) угрожаемых и потенциально угрожаемых таксонов и/или (ii) фауны птиц в целом. Обе категории касаются уникальности, выделяя географически или экологически ограниченные виды и группы. Все численные критерии основаны на оценке поддерживаемой на данной территории доли глобальных и/или региональных популяций, либо от числа особей в конгрегациях.

Такой параметр, как число видов по какой-то причине игнорируется. Он, видимо, сознательно пропущен для многих случаев, так как есть специальное замечание, что присутствие любого глобально угрожаемого вида "в существенной численности" есть основание, чтобы обозначить глобальное значение места.

Возвращаясь к общим принципам отбора, можно заключить, что принципы 1.2 и частично 2.1 - 2.3 соблюдены. Явно видна ограниченность критериев относительно принципов, поскольку критерии касаются только птиц. Косвенно это отражает скорее экономические аспекты, чем идею индикаторной группы, ибо именно птицы являются объектами различных любительских интересов и рекреационного бизнеса. Это ясно, в частности, из хорошо известного названия Рамсарской конвенции ("Конвенция об охране водно-болотных угодий, главным образом в качестве местообитаний околоводных птиц").

Главная черта критериев ИВА - то, что они основаны на громадном фонде орнитологических данных, которые получены целой армией профессионалов и компетентных любителей. Это - сильное и слабое место одновременно. Слабое - поскольку обуславливает веру в объективность этих данных. Однако объективность сомнительна, учитывая опыт любой визуальной количественной переписи (учета) очень подвижных животных.

Подготовленное в рамках программы Planta Europa британской организации PlantLife Руководство по отбору ключевых ботанических территорий (Important Plant Areas - IPA) Европы (Palmer & Smart, 1998) содержит собственно 6 критериев, 2 из которых численные (измеряемые) и 2 вполне формальные (отсылающие к международно утвержденным местообитаниям). Первые два абсолютно противоположны критериям ИВА по подходу. Они используют такие характеристики, как поддерживаемая местообитанием доля аборигенных видов растений и доля наиболее богатых видами территорий в стране или биогеогра-

фическом регионе. Таким образом, общие принципы 1.2 и частично 2.3, 2.4 соблюдаются. Неизмеряемые критерии опираются на пункты 1.2 и 2.1. Критерии популяционного характера представлены здесь общими словами относительно угрожаемых видов. Тема видového разнообразия пропущена так же, как и в критериях ИВА. Проблема различения местообитаний для национального и более низких уровней, по меньшей мере, не была в центре внимания. Руководство содержит специальное указание о необходимости развития на следующих этапах.

Во всех этих системах критериев традиционные зоологи и ботаники привычно избегают оценок видového разнообразия в терминах, принятых в экологии сообществ.

Учитывая все вышеизложенное, иные материалы, включая российские разработки по экосетям, где преобладает географический подход, а также разработанную нами критериальную систему Концепции экологической сети Молдовы, можно предложить следующий проект классификации критериев.

А. Критерии географического анализа.

- A.1. Географические параметры (используя определения Кулешовой, 1999)
 - A.1.I. Гидроморфные оси (линейные образования), образованные речными долинами и водоразделами.
 - A.1.II. Экоморфные оси, связанные с особенностями рельефа, литологическими и эдафическими факторами
 - A.1.III. Характеристики эрозии.
- A.2. Данные о выдающихся ландшафтах.
- A.3. Данные об естественноисторических и культурно-исторических памятниках.
- A.4. Общие данные о растительном покрове.

В. Критерии биологического анализа.

- V.4. Параметры, которые описывают вклад местообитания в сохранение угрожаемых видов (подвидов).
 - V.4.I. Данные, основанные на числе поддерживаемых таксонов.
 - V.4.II. Данные, основанные на ранжированном числе выделенных местообитаний.
 - V.4.III. Данные, основанные на доле поддерживаемой популяции какого-нибудь таксона.
- V.5. Параметры, которые описывают вклад местообитания в сохранение угрожаемых сообществ.
- V.6. Параметры вклада местообитания в сохранение крупных таксонов (в стране, и т.д.).
 - V.6.I. Данные, основанные на ранжированных фаунистических и (или) флористических оценках.

- В.6.П. Данные, основанные на ранжированном числе выделенных местообитаний.
- В.7. Параметры вклада местообитания в сохранение флоры и фауны в целом (в стране, и т.д.).
- В.7.И. Данные, основанные на ранжированных фаунистических и (или) флористических оценках.
- В.7.П. Данные, основанные на ранжированном числе выделенных местообитаний.
- В.8. Параметры вклада местообитания в сохранение конгрегаций (основанные на численностях целевых видов).
- В.8.И. Целевые угрожаемые виды, принимаемые во внимание.
- В.8.П. Фаунистические (флористические) группы, принимаемые во внимание (например, водно-болотные птицы).

Следует подчеркнуть, что параметры устойчивого долговременного существования вида в изолированном местообитании (численность популяции, занимаемая ею площадь) представляют огромный интерес при планировании мер по сохранению отдельных видов. Но критериями ценности узловой территории они быть не могут, как в связи с генными межпопуляционными потоками (и обеспечиваемыми экологической сетью, и дальними), так и в связи со значением территорий для многих разнообразных видов. Колоссальная разница между критическими параметрами для травянистых (да даже и древесных) видов растений и параметрами для крупных млекопитающих и птиц доказывает это неумолимо.

Следует также отметить *опасность эквилибристики* понятием "*репрезентативность*" при оценке территорий. Вряд ли удачно и предложение об учете "природности" территорий при планировании Панъевропейской сети (Smith, 1998). Статистического значения в обсуждаемом контексте оба понятия иметь не могут, а экологический смысл неясен, учитывая изменения растительного покрова в истории, - во всяком случае, до тех пор, пока у ботаников нет стройной классификации растительных ассоциаций нижнего таксономического ранга.

Об этом можно спорить, но особо важным для определения подхода является представление об элементарных демографических единицах (ЭДЕ). ЭДЕ - это множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории.

ЭДЕ любого вида растений характеризуется двумя показателями: размерами занимаемого пространства и длительностью оборота поколений. Размеры ЭДЕ у древесных видов составляют от 10 000 (100 × 100 м) до 1 000 000 м²,

у травянистых видов от 0,1 до 10 м², периодичность оборота поколений - соответственно от 100 до 1000 и от 1 до 100 лет (Попадюк, Коротков, Смирнова, Заугольнова, 1999). Это означает, что нижняя граница местообитания, устойчиво поддерживающего угрожаемый вид, может быть исчезающе мала. Можно также предполагать, что у мелких малоподвижных беспозвоночных ЭДЭ вполне укладываются в эти же пределы, а разбросанные в сильно трансформированном ландшафте, небольшие ядра служат оазами, обеспечивающими популяции многих подвижных видов. Значение небольших вкраплений природных местообитаний велико для сохранения антофилов и энтомофагов, редких и реликтовых видов (Медведев, Солодовникова, Грамма, 1977). Например, по статистически обоснованным данным, ширина меж и других травяных полос в 3 метра обеспечивает адекватное сохранение многих видов беспозвоночных (Link & Nagach, 1998). Конечно, это протяженные местообитания, но их площадь мала, а скорость линейного распространения многих видов, за исключением хороших летунов, незначительна. Поэтому если местообитание "непрезентативно", но поддерживает большое число видов, да еще находящихся под угрозой, - оно должно быть признано важным. Да, чем крупнее территория, тем больше видов она может поддержать, тем выше устойчивость экосистем, и так далее, но это иной вопрос, чем взвешивание территорий-ядер. Когда задача состоит в выборе лучшей местности (лучшего из хорошего) для создания ООПТ, можно применить, например, геоботанические критерии (Кучеров, Рывкин, Щербина, Веселова, Евстигнеев, 1999). Но это задача другого порядка.

3.1.2. Шкалы *(Инструкция по созданию и использованию первичной шкалы для оценки территорий-ядер)*

Критерий становится настоящим критерием, когда содержит ясные определения границы признаков. В противном случае он остается конкретизированным принципом, не несущим определенность в достаточной мере.

Существуют два основных способа оценок, которые применяются при определении ценности территории по какому-либо параметру или, другими словами, по значению в поддержании такой-то части биологического разнообразия, например видов пресмыкающихся, или редких насекомых, или флоры в данном регионе.

Первый из них - экспертная оценка - традиционно применялся и продолжает применяться. Экспертная оценка может быть интуитивной, основанной на опыте и впечатлениях, то есть произвольной в неопределенной степени. Она может быть также основана на богатом научном материале (например, о видовом составе птиц, использующих территорию, или о чис-

ленности особо уязвимого вида, и так далее), но оставаться экспертной оценкой, если нет ясных правил, на основе которых определяется, какая территория ценнее по такому-то параметру. Даже сравнительная оценка не обязательно перестает носить характер экспертной оценки, если нет единой для региона шкалы, с которой соотносятся данные сравнения.

Второй способ оценки - измерение ценности территории по доступным параметрам биологического разнообразия. В этом случае все данные могут быть соотнесены, и объективность будет зависеть только от качества данных и того, насколько полно совокупность параметров соответствует действительности, то есть от того, как полно они отражают принципы оценки.

Конечно, остается еще один фактор неопределенности, поскольку шкалу можно создать только для определенного региона, который должен быть корректно выделен. Однако соответствующие биогеографические регионы в Европе еще не выделены, во всяком случае, до сих пор нет общепризнанных. Есть лишь отдельные попытки (Соболев, Руссо, 1998). Поэтому оценка пока может быть проведена только на уровне государственно-административных образований, что в случае экологической сети имеет особое обоснование - государство должно обеспечить элементам экосети уровни защиты, соответствующие их ценности.

А. Использование абсолютных и относительных величин при создании шкалы

Шкала может быть создана на основе абсолютных величин, например, градации числа видов, присутствующих в местностях, которые можно признать претендентами на статус территории-ядра. Шкала может быть создана также на основе относительных величин - долевых индексов (процентов). Индекс в данном случае получается из деления числителя ("взвешиваемая" часть, например, число видов высших растений на оцениваемой территории) на знаменатель (основание, например, число видов аборигенной высшей флоры страны).

Решения о том, какой будет шкала для такого-то параметра, связано и с теоретическими представлениями, и с характером используемых данных. Принятие решения основывается на следующих соображениях.

1. Преимущества долевых шкал.

- I.1. Перевод в долю желателен, так как это способствует использованию единых шкал по разным параметрам, или другими словами, большинство шкал, используемых при совместной оценке, могут быть одинаковыми.
- I.2. Перевод в долю желателен, так как оценка в этом случае демонстрирует вклад одного объекта в сохранение всего богатства региона по данному параметру, а не только сравнивает с другими объектами. Напри-

мер, в случае оценки доли видов высшей флоры, сразу видно, что заповедник "Кодры" поддерживает 50% абoriginalных видов высших растений Молдовы.

- I.3. Перевод в долю желателен, так как способствует сравнению рядов чисел разного порядка, в дополнение к логарифмированию.

II. Ограничения для использования долевых шкал

- II.4. Перевод в проценты дает малозначимую оценку в случае, когда взвешиваемая часть далека от вероятного максимального значения основания (например, полного числа видов в стране), и определяется состоянием информации, например, когда можно предполагать, что видовой состав многих территорий известен далеко не полностью (обычный случай для насекомых).
- II.5. Перевод в проценты невозможен, когда основание показателя неопределенно далеко от конечного значения, а значение взвешиваемой части близко к реальности. Например, число видов таксона достаточно хорошо изучено на оцениваемых территориях, но есть основания считать, что общее количество известных видов в регионе может существенно возрасти за счет фаунистических открытий.
- II.6. Перевод в проценты нежелателен, когда уровень всех исходных чисел далек от максимума шкалы (все числа много меньше 100), так как в этом случае при переводе в проценты сильно увеличивается абсолютная разница между соседними значениями, и ошибка оценки существенно и систематически увеличивается.

III. Случай необходимости перехода к долевым шкалам.

- III.7. Перевод в проценты необходим, когда и взвешиваемая часть и основание явно являются выборочными показателями (и то и другое, видимо, результат недостаточной изученности).

V. Создание шкалы

Создание шкалы уровней необходимо для решения задачи распределения значений какого-либо параметра, характеризующего местообитание (территория-ядро) по значению для поддержания биоразнообразия. Существует три основных типа шага шкалы: с равномерным шагом, прогрессирующим и сужающимся (обратным прогрессирующему). При оценке территорий в условиях региона, где немногие из местообитаний сохранили высокий биотопический потенциал для существования значительного числа видов, особенно находящихся под угрозой, целесообразно применить шкалу с прогрессирующим шагом. В фаунистике обычно используется логарифмическая шкала, применимая и в данном случае.

I. Выбор количества уровней.

- I.1. В концепции экологической сети Молдовы для ядер предусмотрены три категории (локальные, национальные и международные), а четвертая выделяется лишь при необходимости, на основании выбора лучшей территории нижнего уровня. Однако категория "международные" по своей сути является наднациональной, и ее территории должны быть избраны среди территорий национального уровня. Поэтому выбор должен происходить в два этапа. Таким образом, для распределения на первом этапе остаются лишь две категории.
- I.2. Для распределения значений по двум категориям целесообразно выделение пяти градаций. 1. Значения, не соответствующие уровню локального ядра (незначимый уровень). 2. Ранг значений, которые приближаются по соответствию локальным ядрам. 3. Значения, соответствующие локальным ядрам. 4. Ранг, приближающийся к национальному уровню. 5. Ранг национального уровня. Такое деление позволяет учесть неизбежное присутствие промежуточных (между уровнями) состояний.
- I.3. Создание пятиуровневой шкалы особенно необходимо тогда, когда оценки неопредельны, то есть, основаны на данных, далеких от генеральной совокупности.
- I.4. Создание пятиуровневой шкалы становится невозможным, когда отсутствует незначимый уровень - это касается, например, случая с долей видов из Красной книги.
- I.5. Создание пятиуровневой шкалы становится невозможным при высокой выравненности оценок, например, когда речь идет о малочисленном таксоне (типичный случай - пресмыкающиеся, причем среди небольшого числа их видов много находящихся под угрозой, что не позволяет отвергнуть использование таксона для оценки); в этом случае единственное последовательное решение - удаление промежуточных оценок.
- I.6. В случае, когда совпадают условия I.4. и I.5. нижним рангом следует считать диапазон значений, приближающихся по соответствию к локальному уровню.

II. Выбор предела.

- II.7. В случае взвешенных чисел (долевой индекс) желателен отсчет от абсолютного максимума (100%), так как он способствует единой шкале по разным показателям.
- II.8. В случае невзвешенных значений единственным является решение о принятии за максимум самого большого имеющегося значения или суммы всех значений (раздел III).
- II.9. В случае большой зависимости от уровня доступной информации (оценки,

по существу, имеют характер выборки), при работе с долевыми индексами невозможно принять абсолютный максимум (100%), и за максимум также принимается наибольшее достигнутое значение.

III. Накопительные и доминантные шкалы

Накопительная шкала создается на основе суммы всех известных значений, и эта сумма становится максимумом.

По своей сути, оценки, берущие в качестве основания хорошо определенное число видов во флоре или фауне, являются одновременно долевыми и накопительными. Это - следствие того обстоятельства, что число видов в локальной флоре (фауне) практически является конечным, а суммирование чисел видов из разных мест было бы артефактом, складывающимся из суммы многократно засчитанных видов и видов, которые присутствуют только на одной территории. Назовем их предельно-накопительными.

Не все оценки, имеющие характер долевых, являются накопительными, например, если использовать для оценки некоторые индексы относительного видового разнообразия (индекс концентрации Симпсона, и др.).

В тех случаях, когда применение индекса (долевого показателя) с предопределенным максимумом (100%, или 1, если не делать перевод в проценты) невозможно либо нежелательно, используется реальная аккумулятивная (накопительная) шкала.

Доминантная шкала применяется в случаях, предопределенных особым соотношением ранжируемых значений. Она может быть основана и на долевых (верхним пределом является максимальная зафиксированная доля) и на прямых оценках (верхним пределом является максимальное значение, не переведенное в долю).

III.1. Предельно-накопительная шкала применяется во всех случаях, когда это возможно.

III.2. Накопительная (реальная аккумулятивная) шкала широко применяется для ранжирования данных, когда абсолютный максимум значений неизвестен (что бывает чаще всего), либо ненадежен, - дополнительное накопление данных о тех же самых территориях может известный максимум изменить, что заставит менять всю шкалу и, соответственно, все оценки. Это легко прогнозируемая ситуация, когда речь идет о крупном таксоне беспозвоночных; ведь только большой комплекс систематических исследований позволяет достаточно полно выявить локальную фауну таксона на оцениваемой территории, либо территория невелика и однообразна. В то же время, появление данных о новых территориях потребует менять шкалу, что нежелательно.

- III.3. Накопительная шкала, основанная на данных о многих территориях, устойчива: во-первых, если регион хорошо изучен, и большинство территорий охарактеризовано, то меньше вероятности появления таких данных; во-вторых, крупные территории с богатой флорой и фауной обычно изучаются в первую очередь, и добавленные числа будут иметь меньший вес, мало изменяя шкалу.
- III.4. Накопительная шкала достаточно устойчива, даже добавление данных о нескольких территориях такую шкалу не очень меняет, так как пороговые значения для территорий низших рангов мало изменяются, а территорий, достойных наиболее высокого ранга, обычно немного.
- III.5. Применение накопительной шкалы бывает невозможно при не очень высоком разбросе значений или их распределение бимодально. В этих случаях большинство значений оказывается в двух рангах, а остальные ранги остаются пустыми.
- III.6. Доминантную шкалу можно применить и в том случае, когда известно достаточно надежное предельное значение, а разброс всех имеющихся значений, подлежащих классификации, невелик, и не позволяет применить обычную накопительную шкалу.
- III.7. Доминантную шкалу следует применять, когда число оцененных территорий невелико.
- III.8. Доминантная шкала близка по смыслу шкале с абсолютным максимумом, так как легко сравнимы добавляющиеся новые значения.
- III.9. Доминантную шкалу нельзя применять, когда можно предположить, что максимум легко измениться.

С. Нерегулярные факторы, влияющие на выбор шкалы

Уровни присутствия угрожаемых видов из разных таксонов зависят от биологических черт таксонов, что снижает ценность сравнения взвешенных оценок разных таксонов по шкале с абсолютным максимумом. Это же делает невозможным применение абсолютного максимума для тех таксонов, в которых угрожаемые виды особенно редки не столько в силу состояния местной популяции, сколько из-за абсолютной редкости вообще, и где таких видов много (например, доля видов птиц, занесенных в Красную книгу Молдовы).

Уровни присутствия повсеместно живущих видов также зависят от биологических черт таксонов. Когда таких видов много (млекопитающие), снижается ценность (разрешающая сила) оценки по доле присутствия таксона, и повышается ценность невзвешенных чисел.

В случае объединительной процедуры (например, рассматривая вместе рептилий и амфибий), конечный список не может рассматриваться как объект,

имеющий правильное основание. Поэтому взвешивание в этом случае не проводится, а в качестве максимума рассматривается не максимально возможный результат объединения, а достигнутый максимум (с делением по 5-и категориям).

D. Рекомендации по применению шкал для оценки территорий в условиях Молдовы

Высшие растения

Ранжирование для выделения ядер локального и национального значения следует проводить следующим образом:

- параметр "число видов" - по 5-ранговой долевым предельно-накопительной шкале;
- параметр "число видов Красной книги" - долевым доминантная 3-ранговая шкала;
- параметр "число видов Операционного списка²" - в настоящее время неприменим в основной области шкалы в связи с крайним дефицитом данных по оцененным территориям;
- параметр "концентрация видового богатства" - реальная накопительная 3-ранговая шкала.

Для выделения ядер международного значения применимы:

- параметр "число видов Операционного списка" - долевым предельно-накопительная 5-ранговая шкала;
- параметр "концентрация видового богатства" - реальная накопительная 3-ранговая шкала, создаваемая в пределах интервала, определенного для ядер национального значения.

Оценка "международного значения" присваивается ядрам наиболее высокого ранга, а промежуточный ранг оценивается как ранг возможных кандидатов на перевод в более высокий ранг.

Насекомые

Ранжирование для выделения ядер локального и национального значения следует проводить следующим образом:

- параметр "число видов" применим только для различных крупных таксонов, с отдельной оценкой, - по 5-ранговой долевым предельно-накопительной шкале (*примечание*: высокое представительство одного таксона приемлемо оценивает местность лишь в случае, когда таксон - ин-

² Список целевых видов, на который опирается оценка, в данном случае - полный текущий список угрожаемых видов, включая виды, не вошедшие в Красную книгу ввиду ее инертности или по формальным причинам.

дикаторный для соответствующего типа местообитаний, например, стрекозы для водно-болотных местообитаний);

- параметр "число видов Красной книги" - оценка в настоящее время не показательна;
- параметр "число видов Операционного списка" - 5-ранговая доминантная шкала, основанная на невзвешенных значениях;
- параметр "концентрация видового богатства" - *требует разработки*.

Для выделения ядер международного значения применим параметр "число видов Красной книги" - долевая предельно-накопительная 5-ранговая шкала. 4-й ранг - территории национального значения, -кандидаты в более высокий ранг, 5-й ранг - территории международного значения.

Ограниченность средств оценки по насекомым связана с крайним дефицитом данных по большинству территорий.

Герпетофауна

Ранжирование для выделения ядер локального и национального значения можно проводить только по доминантным шкалам, основанным на невзвешенных значениях, следующим образом:

- параметр "число видов крупного таксона" (рептилии) - 5-ранговая шкала;
- параметр "число видов Красной книги" (холоднокровные, то есть, объединяя рептилий и амфибий) - 3-ранговая шкала;
- параметр "число видов Операционного списка" (холоднокровные, объединяя рептилий и амфибий) - 3-ранговая шкала.

Ранжирование для выделения территорий наднационального значения для этой категории биоты невозможно без данных вне пределов страны.

Млекопитающие

Ранжирование для выделения ядер локального и национального значения следует проводить следующим образом:

- параметр "число видов" - по 5-ранговой долевой предельно-накопительной шкале;
- параметр "число видов Красной книги" - доминантная 3-ранговая шкала, основанная на невзвешенных значениях;
- параметр "число видов Операционного списка" - доминантная 3-ранговая шкала, основанная на невзвешенных значениях;
- параметр "концентрация видового богатства" - *требует разработки*.

Для выделения ядер международного значения применимы:

- параметр "число видов Операционного списка" - долевая предельно-накопительная 5-ранговая шкала;

- параметр "число видов Красной книги" - долевая предельно-накопительная 5-ранговая шкала.

В обоих случаях 4-й ранг - территории национального значения, - кандидаты в более высокий ранг, 5-й ранг - территории международного значения.

Птицы

Ранжирование для выделения ядер локального и национального значения следует проводить следующим образом:

- параметр "число видов" - по 5-ранговой доленой предельно-накопительной шкале;
- параметр "число видов Красной книги" - доминантная 3-ранговая шкала, основанная на невзвешенных значениях;
- параметр "число видов Операционного списка" - доминантная 3-ранговая шкала, основанная на невзвешенных значениях;
- параметр "концентрация видового богатства" - *требует разработки*.

Для выделения ядер международного значения применимы:

- параметр "число видов Операционного списка" - долевая предельно-накопительная 5-ранговая шкала;
- параметр "число видов Красной книги" - долевая предельно-накопительная 5-ранговая шкала.

В обоих случаях 4-й ранг - территории национального значения, - кандидаты в более высокий ранг, 5-й ранг - территории международного значения.

Мигранты

Этот раздел оценки введен с точки зрения оценки роли территорий в поддержании видов, совершающих регулярные сезонные миграции, что имеет особое значение для состояния популяций многих, особенно угрожаемых, видов. Существование такого раздела отвечает международным документам, специально посвященным видам-мигрантам. Под эту категорию в условиях Молдовы попадают птицы (соответствующие данные крайне ограничены) и рукокрылые (данные о миграциях через территорию Молдовы, касающиеся значения отдельных мест обитания, отсутствуют).

Ранжирование можно проводить только по доминантным шкалам, основанным на невзвешенных значениях.

Для выделения территорий локального и национального значения ранжирование проводится следующим образом:

- параметр "мигранты, входящие в Красную книгу Молдовы" - 3-ранговая шкала;
- параметр "мигранты, входящие в списки Боннской конвенции" - 3-ранговая шкала.

Для выделения ядер международного значения применимы:

- параметр "мигранты, входящие в Красную книгу Молдовы" - 5-ранговая шкала;
- параметр "мигранты, входящие в списки Боннской конвенции" - 5-ранговая шкала.

При этом принимается, что территории, относящиеся к 4-му рангу, могут считаться кандидатами, а территории 5-го ранга - быть признанными местами обитания международного значения.

Следует отметить, что есть все основания полагать, что часть существующих оценок может существенно измениться при более полных данных, за исключением соответствующих наиболее высокому рангу.

В связи с невозможностью использовать шкалы при их постоянной переоценке, такую переоценку следует проводить раз в 5 лет, если существует система обследований природных территорий и тем более - мониторинга. В ином случае, видимо, интервал следует расширить. В любом случае более короткий цикл не несет существенных изменений при характерной для наших дней низкой интенсивности флористических и фаунистических исследований.

Пограничные значения шкал даны в Концепции создания экологической сети Молдовы (Андреев и др., 2001).

3.2. Уровень ценности местообитания: система объединения разнородных данных *(существующие схемы, их частичная применимость, предложенная схема)*

Существует единственная ситуация, когда можно ограничиться взвешиванием важности территории только по одной проекции биоразнообразия - данных по другим параметрам просто не существует. В этом случае действует принцип предосторожности, что может быть отражено в системе критериев оценки территорий, и уровень, достигнутый по этой проекции нельзя снижать до исключения из узловых территорий. В иной ситуации такие попытки неоправданны (раздел 4). Так, определение территорий международного значения по ИВА-критериям иногда дает неадекватные результаты. Следовательно, получая оценки территорий по разным параметрам, необходимо иметь процедуру объединения этих разнородных оценок в некий итоговый показатель.

Таких систем объединения немного, воспользуемся обзором Спелленберга (Spellenberg, 1992). В таблицах 2-3 дана система оценки, подготовленная для Северной Америки (Tan, 1974). Спелленберг отмечает, что метод не подходит для Европы, где влияние человека много выше. Тем не менее, есть смысл его рассмотреть. Процедура получения результирующей оценки состоит (1) из суммирования набранных баллов, затем (2) ранжирования полученных сумм на три категории.

Таблица 2.

Оценка природных местообитаний. А. Биологические критерии (Тан, 1974)

Признак	Оценка	Примечания
1. Качество. Основывается на богатстве видов, структуре растительных сообществ, целостности, степени нарушений и естественности.		Признаки хорошо описаны, логичны, но субъективны в применении.
Высшее - территория с сообществом идеального типа: не нарушенное, или нарушения не заметны.	10	
Высокое - свидетельства очень малого нарушения.	8	
Высокое - явное нарушение по крайней мере одного типа.	6	
Умеренное - явные нарушения одного типа или более, и целостность сообщества под угрозой	4	
Низкое - в результате нарушений потеряна структура сообщества; может сохраняться значение как места обитания видов.	2	
2. Обычность. Измерение значения, выводимое из оценки площади, истории воздействия, присутствия редких и угрожаемых видов.		Признаки очень субъективны
Очень необычное место - занимает низкую площадь по первичной и сегодняшней растительности, близка полная конверсия типа, ограниченное распространение присутствующих двух или более редких или угрожаемых видов, или единственно известное место по неботаническим чертам	6	
Необычное - умеренное число типов у первичной растительности и/или частичная конверсия типа	4	
Обычное - частое до обильного в прошлом ландшафте, тип распространяется вследствие наступления ненарушенного поселения, или адекватно представлен в научной системе территорий	2	
3. Разнообразие сообщества. Число типов растительных сообществ.		
Высокое - 4 или более типа сообществ или их черт	5	
Умеренное - 2 или 3 типа черт сообществ	3	
Низкое - 1 тип сообщества или особая черта	1	

Таблица 3.

Оценка природных местообитаний. В-В. Небиологические критерии (Тан, 1974)

Признак	Оценка	Примечания
В. Физические критерии - мера полезности		
1. Площадь. Минимальная площадь для растительных сообществ допускает адекватные буферные зоны, но варьирует в зависимости типа сообщества		Очень неясная формула, ее цена произвольна
2. Буферная зона. Она адекватна, если приносит защиту территории		Ранжирование, полезное с точки зрения логики охраны ООПТ
Значительно превышает минимальный размер, отвращает угрозы	8	
Адекватный размер и буфер.	6	
Адекватный размер, но защищает недостаточно	4	
Неадекватный размер, но защищает достаточно	2	
Неадекватны и размер и защита	0	
3. Ценность. Измеряется значением для обучения		Важная черта, но нет отношения к биоразнообразию
Выдающееся значение - ежегодно используется рядом школ или групп и для нерегулярной и для организованной деятельности; близко от центров; широкое или потенциальное использование для полевых исследований	4	
Высокое или среднее значение	3,2	
Умеренное значение	1	
С. Степень угрозы. Определяется в терминах безопасности территории относительно поддержания сообществ и их черт		Подход применим для регионов с низкой плотностью населения, и малой степенью освоения
Угроза близка; основные черты постоянно развиваются или разрушаются	10	
Угроза близка для части основных черт	8	
Угроза умеренна; возможно развитие в будущем	6	
Угроза территории подходит	4	
Мала угроза - разрушение маловероятно	2	
Д. Возможность охраны. Оценка потенциала для владения в природоохранных целях		Полезная оценка, но не имеет связи с биологической ценностью ООПТ
Доступна - предлагается как пожертвование или владеет кооперативного общественного агентства	5	
Доступна или близка к оценочной стоимости, в пределах утвержденной границы стоимости, или возможно пожертвование	5	
Вероятно доступна при высокой цене	5	
Доступность под сомнением - возможна в будущем	5	
Не доступна или доступна под принуждением	1	

Таблица 4.
Критерии для ранжирования лесов, с точки зрения дикой жизни (Ogle, 1981).

А. Репрезентативность				
Уровень	Потенциальная	Умеренная	Высокая	Выдающаяся
Местный	0	1	2	3
Региональный	3	4	5	6
Национальный	6	7	8	9
В. Площадь (включая небольшую буферную зону)				
> 10 000 га = 5	1000-9999 га = 4	250-999 га = 3	50-249 га = 2	10-49 га = 1
< 10 га = 0				
С. Количество леса вблизи местообитания. "Индекс изоляции": $\sum p$ - сумма долей лесных земель (измеряется в единицах, равных 1/64-ой от общей площади) внутри круга (а) радиусом 5 км, и в концентрических секторах внутри радиусов (b) 5-10 км, (с) 10-20 км, (d) 20-40 км и (е) 40-80 км от местообитания. Сумма ранжируется на 3 уровня				
$\sum p \geq 120$ - цена ранга = 2		$\sum p = 50-119$ - цена ранга = 1		$\sum p < 50$ - цена ранга = 0
D. Разнообразие местообитания. Оценки определяются на основе карт, аэрофотографий и государственных данных о земельных ресурсах.				
а. Внутри местообитания:				
i.	Относительно однообразно	= 0	Таблица для суммирования оценок внутри и вне местообитания:	
ii.	2 или 3 подтипа леса/высокого кустарника	= 1	Внутри	
iii.	>3 подтипов леса/высокого кустарника, или мелкие водно-болотные угодья, или крупный ручей в пределах станции	= 2	Вне	0 1 2
b. Вне местообитания - на смежной земле:				
i.	Нет смежных природных мест	= 0	0	0 1 2
ii.	Рядом нерегистрируемая или местного значения река, болото, берег и т.д.	= 1	1	1 2 3
iii.	Рядом высокого значения река, болото, берег и т.д.	= 2	2	2 3 4

Таблица 4.
(продолжение)

Е. Трансформация местообитания			
a	>50% лесной площади не изменены (все ярусы)		=4
b	<50% лесной площади не изменены (все ярусы), или полог не измененный со слабо модифицированными нижними ярусами, или не модифицированный спелый вторичный лес		=3
c	>50% полога не изменены, а нижние ярусы сильно изменены, или молодой неизмененный вторичный лес, или не измененный высокий кустарник по краям, не измененный лес в оврагах		=2
d	>50% полога не изменены, а нижние ярусы отсутствуют, или >50% полога не изменены, а нижние ярусы сильно трансформированы, или не измененный высокий кустарник с появившимися молодыми деревьями		=1
e	Сильно разрушенный полог и нижние ярусы		=0
F. Числоaborигенных видов птиц			
5-9 видов		>9 видов	<5 видов
= 2	= 1	= 0	
G. Редкостьaborигенных птиц			
Раритет национального уровня или хотя бы 2 раритета регионального уровня			
Региональный уровень			
Местный уровень			
Хороший ассортимент более обычных видов			
Бедный ассортимент обычных видов			
H. Редкость другой фауны			
Национальный уровень		= 2	
Региональный уровень		= 1	
Местный уровень		= 0	

Совершенно очевидно, что это достаточно односторонняя попытка оценки - принимает во внимание в основном ботанические характеристики (о недостатках такого подхода - в разделе 6.3). Спелленберг отмечает, что метод очень удобен и весьма обычен в применении, но, строго говоря, несостоятельно суммировать или перемножать частные оценки, поскольку каждый класс (А, В, С и D) счета представляет произвольно выбранный интервал. Другими словами, разница чисел в каждом из классов ничем не обоснована.

Другая черта - высокая субъективность оценки разными людьми, даже оценки одного человека могут сильно колебаться во времени.

Отметим, что размышления над второй части признаков полезны, так как вводят в несколько непривычные типы оценки для жителей Восточной Европы. В частности, избыточно утилитарный подход в классе "С" действительно непрактичен в Европе, но главное, он подчеркивает, что приоритеты оценки связаны собственно не с определением важности территории, а с приоритетами возможности расширения комплекса ООПТ.

Другая система была предложена в Новой Зеландии (Ogle, 1981). Оценка территории также достигается путем суммирования баллов из разных оценочных классов. По мнению Спелленберга, семь из выбранных критериев полностью субъективны, но некоторые легко используются (А, В, С, D, E, F, H) - таблица 4. К этому можно добавить, что к критериям оценки собственно биологического разнообразия территории добавлены критерии косвенные: устойчивости (В и С) и трансформации экосистем (E). Вес мира животных снижен относительно как остальных критериев, так и суммарной оценки.

Таким образом, обе эти системы оценки достаточно субъективны, но соединяют с критериями биологического разнообразия критерии иного рода. Хотя, последние и полезны с точки зрения организации системы ООПТ, само соединение представляется не вполне корректным. Встроить же оценки по беспозвоночным в обе схемы достаточно трудно.

Спелленберг приводит также ряд малоизвестных индексов, применяемых в основном для оценки растительности местообитаний.

1) Мера Дони-Денхольма (Dony & Denholm, 1985), которая включает три компонента:

- a. видовое богатство сосудистых растений;
- b. доля локально редких или необычных видов (рассчитывается на основании встречаемости в квадратах 2х2км;

- с. фактор редкости (plant rarity factor) рассчитывался из соотношения зафиксированного и ожидаемого числа видов для данной площади местообитания на основе общей совокупности данных.

Первый компонент прямо неприменим для беспозвоночных, но может быть заменен, например, - одним из индексов видового богатства. Второй компонент трудно применим для подвижных животных и вообще неприменим для насекомых, тогда, как третий - вряд ли корректен вообще (раздел 5.2).

2) Индекс экологической ценности (Index of Ecological Value - IEV, Goldsmith, 1975) рассчитывается для каждого квадратного километра территории (i):

$$IEV = \sum(E_i * R_i * S_i * V_i),$$

где E - площадь местообитания, R - редкость типа местообитания, $R = 100$ - % площади в системе земель района, S - число видов цветковых растений на участке в 400м², V - число ярусов растительности по вертикали, что характеризует разнообразие животных.

Очень трудоемкий показатель, разнообразие животных и редких видов вообще оценивается косвенно, что далеко не всегда корректно.

3) Индекс экологической оценки Пикеринга (Index of Ecological Value - IEV):

$$EV = \lg \sum(V^3 * E * r * s),$$

где V - число ярусов растительности по вертикали, E - площадь местообитания в га, s - общее число видов, $r = 100 - C$, а $C = E/A$ (площадь района, где расположен участок, в км²).

Индекс содержит показатель "s", с крайне высокой неопределенностью, за исключением очень бедных регионов; присутствие редких видов не учитывается.

4) Флористический индекс (Floristic Index - FI, Ward & Evans, 1976):

$$FI = 3\sum\alpha_A + \sum\alpha_B + \sum\alpha_C,$$

где α - число видов: А - редких на уровне страны, В - необычных или приуроченных к району, С - обычных в стране видов.

5) Индекс флористической структуры (Compound Floristic Index - CFI):

$$CFI = 3\sum c_A + \sum c_B + \sum c_C,$$

где c - среднее обилие в некой шкале, остальное - как в FI.

Оба индекса, FI и CFI, не относятся к интегральным для территорий, хотя

могли бы быть использованы в этих целях. Однако они содержат ничем не обоснованное соотношение "3:2:1" и явно неприменимы к беспозвоночным из-за слабой определенности параметров.

6) Совокупный счет сообщества (Community Aggregate Score - CAS, Peat, 1984):

$$CAS = A + S_{pl} + D_{inv} + R_{pc},$$

где A - площадь в км², S_{pl} - видовое богатство цветковых растений, α_{inv} - α -индекс Вильямса для (раздел 5.5.2) беспозвоночных, отобранных всасывающей ловушкой с площади 1м², $R_{pc} = 1 - P$, при P - доли сообщества в оцениваемом районе.

Показатель не отражает разнообразия животного мира (α_{inv} говорит о чем-то только в предельно выровненных условиях) и практически не учитывает редкие виды (есть только весьма неопределенная их связь с S_{pl}).

7) Индекс пригодности местообитания (Habitat Suitability Index - HIS) основан на оценке пригодности местообитания для отдельных видов:

$$HIS = \sum(HSI_i * a_i) / A,$$

где a_i - площадь i -го участка местообитания, A - совокупная площадь участков, $HSI_i = (V_1 * V_2 * V_3)^{1/3}$, V - важные для вида характеристики, выраженные в долях.

На основе HIS оценивается относительно однородный участок для отобранных видов, представляющих разные гильдии. Это очень интересный и полезный в некоторых случаях показатель, однако, он требует точного знания образа жизни видов. Процедура трудоемка, и может быть использована для оценки биологического разнообразия только при адекватном большом наборе индикаторных видов, что трудно обеспечить. На его основе невозможно сравнивать местообитания разного характера, невозможно определить вклад в поддержание редких видов, за исключением тех, что включены в набор.

8) Индекс, предложенный Соболевым (1999), может быть назван "индексом совокупной надежности местообитания" (Index of Rarity - IR):

$$IR = \sum(R_i * S_j),$$

где R_i - показатель редкости вида, S_j - класс территории, необходимой для существования жизнеспособной популяции вида, их вариации даны в таблице 5.

Таблица 5.

Ранги показателей индекса надежности, используемые для расчета.

R - показатель редкости	Ранг R
Вид обычен, численность стабильна или растет; факторы, оказывающие на его популяции существенное отрицательное воздействие, отсутствуют.	0
Вид обычен, численность стабильна или уменьшается незначительно, но имеются факторы, оказывающие на его популяции существенное отрицательное воздействие.	1
Вид обычен, но численность популяций сокращается под воздействием неблагоприятных факторов.	2
Редкий вид со стабильной численностью популяций.	3
Редкий вид с сокращающейся численностью популяций.	4
Вид находится на грани исчезновения.	5
S - - класс территории	Ранг S
Для существования вида* достаточно территории масштаба парцеллы (минимальной единицы горизонтального расчленения биогеоценоза).	1
Для существования вида необходима территория масштаба нескольких парцелл, нередко - наличие определенного их сочетания в пределах одного биогеоценоза или полосы экотона.	2
Для существования вида необходима территория масштаба биогеоценоза в целом.	3
Для существования вида необходимо несколько однородных местообитаний, каждое из которых имеет масштабы биогеоценоза.	4
Для существования вида требуется территория масштаба физико-географической провинции и более; при этом для существования одной особи (или группы особей) требуется несколько однородных местообитаний, каждое из которых имеет масштабы биогеоценоза.	5

* имеется в виду - жизнеспособной популяции вида.

Приведенные градации редкости вида и класса территории достаточно логичны. Отнесение к тому или иному рангу редкости представляются нетрудными, иногда даже на экспертной основе. Но все же использование в них тенденции изменения численности требуют реального мониторинга, с особенно капризными результатами по беспозвоночным (раздел 7.2), а таких данных, как правило, нет. Гораздо сложнее определение класса территории надежного существования, что особенно касается насекомых. Неясно также применимость этой

системы для птиц: сами стимулы для создания Панъевропейской экосети в этом убеждают, как и данные о распределении числа угрожаемых видов в Европе (Yablokov, 1993), соотносенные с долей территорий, занятых лесом, а тем более с наличием горных системам. Как и в других индексах, абсолютно произволен вес рангов.

9) Уровень биологического разнообразия (L_{bd}) - соответствует максимальному размерному классу сохранившихся (или охраняемых) редких видов. L_{bd} может принимать значения от 0 до 5. Наличие редких видов размерного класса $S_{(n)}$ в подавляющем большинстве случаев свидетельствует о наличии редких видов размерного класса $S_{(n-1)}$, поэтому L_{bd} оказывается наиболее простым и емким экспресс-показателем сохранности живой природы в целом (Соболев, 1999).

На самом деле, это утверждение некорректно по двум причинам:

- (1) зависимость присутствия видов класса $S_{(n-1)}$ от наличия видов класса $S_{(n)}$ может иметь только вероятностный характер и выявляется на статистическом материале, касающемся больших территорий;
- (2) зависимость имеет односторонний характер, и показатель L_{bd} вообще не применим там, где нет крупных редких видов;
- (3) показатель по-разному неправильно работает в разных географических условиях, гротескный пример - о каких редких видах говорит присутствие белого медведя?

Исключение ли этот гротеск? Крупные виды, как правило, нуждаются в значительных ресурсах, обеспечиваемых значительной площадью места обитания, что в неопределенной степени обеспечивает присутствие других редких видов. Другими словами, это зависимость от зависимости, что весьма увеличивает степень неопределенности.

10) Качественное разнообразие редких видов (Q) - число экологических групп, представленных хотя бы одним редким видом; обычно этот показатель хорошо дополняет показатель L_{bd} (Соболев, 1999).

Значение этого показателя также может иметь только вероятностный характер, причем ожидание ошибки крайне велико. Непонятно, также, чем местообитание, поддерживающее 5 видов редких насекомых-антофилов, ценнее биотопа с одним редким детритофагом и одним антофилом, если нередких и редких видов антофилов много, а детритофагов - мало.

Ряд мер ценности местообитания, используемых орнитологами, и основанных главным образом на вариациях преобразования данных о распространении и численности видов птиц (преимущественно из категорий находящихся под уг-

розой), приводит Шернер (Schermer E.R. 1995). В основном их трудно использовать применительно к насекомым, а само обилие этих мер наводит на мысль о непопулярности почти каждой. Шернер обращает также внимание на их противоречивость вследствие недостатка научно и "политически" принятых стандартов как предпосылок для оценивания.

Итак, все эти индексы либо не могут быть использованы, либо могут быть использованы только ограниченно для взвешивания значения территорий в процессе определения узловых территорий экологической сети.

Любая территория, однако, может быть оценена на основе критериев, описанных в разделе 3.1 и выраженных в числах, полученных с помощью шкал. Эти критерии были использованы для ранжирования территорий-ядер в Концепции создания Экологической сети Республики Молдова. Для комплексной оценки с помощью этих критериев необходима схема их объединения. Существует несколько схем объединения разнородных данных, но они не решают проблемы соотношения признаков с разным весом. Выходом из положения, по-видимому, стала простая схема, применяемая при мониторинге биологического разнообразия в Великобритании (Crawford, 1996). Здесь используется схема, взятая из экономики, - индекс розничных цен (Retail Price Index - RPI). Смысл ее заключается в переводе любых цен на процентную шкалу, когда за максимум и минимум приняты известные реальные экстремумы за некий период времени, или произвольная точка отсчета. Причем не страшно, если экстремумы устаревают, так как превышение старого максимума означает лишь, что показатель перешел границу в 100% (например, 123%). Так как экстремумы не всегда известны, удобнее применять любую точку начала наблюдений, приняв ее за 100%. (Особенно это касается наблюдений в природе.) Таким образом, любой товар оказывается с единой линейкой, а RPI выводится из суммы текущих оценок, допустим, для потребительской корзины.

Соответственно, при мониторинге численности бабочек, используется сумма показателей численности каждого вида, переведенных точно также в проценты от максимума, минимума или среднего. При постоянном наборе видов можно пользоваться этой суммой, но удобнее получить среднее число. Это позволяет сравнивать данные независимо от величины набора. Необходимо отметить, что применяется не арифметическая средняя, а геометрическая: $x_g = \sqrt[n]{(x_1 * x_2 * \dots * x_n)}$. Вследствие единства вида шкалы можно использовать любые наборы видов. В зависимости от нужды, в проценты переводятся и значения численности непосредственно и логарифмы этих значений.

Логарифмы применяются и во избежание работы с крупными цифрами и для сглаживания, когда взятая в основание расчетов точка (100%) далека от экстремальных значений.

Так как проценты являются безразмерной долевой величиной и не соотносятся с размерностями, можно сочетать любые достаточно крупные наборы данных, например данные о динамике популяций лосей, карасей, жуков-навозников и других обитателей территории.

Как это можно использовать для совокупной оценки, основанной на разных критериях? Процедурой, совершенно аналогичной переводу в проценты, является перевод в шкалу с меньшим числом делений. Это тем более верно, если для ранжирования использовалась логарифмическая шкала (раздел 3.1.2).

В результате этого ранжирования по каждому критерию-измерению территории получена шкала в 6 делений: ядро международного уровня, суб-международного, национального, супер-локального, локального, ниже локального. Соответственно им можно присвоить ранги от 6 до 1, а на их основе получить средний ранг, с округлением до единицы, где это надо.

Процедура состоит из трех этапов:

- 1) Получение среднего ранга для категории оценки (например, для данных по птицам или насекомым).

Примечание. На этом этапе действует принцип предосторожности - если территория получает признание в качестве ядра по одному критерию, а по остальным нет, то действует один этот критерий!

- 2) Получение среднего ранга на основании всех категорий, использованных при оценке территории (птицы, растения и так далее).
- 3) Применение повышающих или понижающих особых критериев для получения окончательной оценки.

Примечание. Преобладание степных или водно-болотных сообществ служит повышающим признаком в системе критериев Концепции создания Экологической сети Республики Молдова для получения итоговой оценки уровня узловой территории.

Концепция создания Экологической сети Республики Молдова содержит систему из 38 критериев, считая основные, которые повторяются с ранжированными параметрами для местообитаний различного значения. Ее существенное отличие - опора на измеримые показатели и использование показателей разнообразия (численные параметры пока даны только для индекса концентрации видового богатства высших растений). Любой параметр этой критериальной системы, или иной параметр, получивший численное или формализованное знаковое выражение, может быть интегрирован в реальную оценку с помощью описанной схемы.

3.3. Оценка состояния сообщества: проблема конечности набора ресурсных таксонов

Для адекватной оценки состояния сообщества следует иметь оценки, касающиеся основных осей гиперпространства ниши. Другими словами, чтобы правильно понять, что происходит с сообществом, необходимо оценить состояние групп организмов, которые составляют разнообразные звенья этого сообщества. Вместе с тем, в большинстве наземных сообществ этих звеньев очень много. Отслеживать их все весьма дорого и сложно. Как мы увидим дальше (раздел 4.3), надежда на некие единые индикаторы довольно призрачна. Это не столь страшно при оценке территорий-ядер экосети, так как решается первоочередная задача - определить их вклад в поддержание групп и видов, вызывающих особую тревогу, и биоты в целом. Смысл мониторинга - улавливать изменения, а в силу инерционности экосистемных процессов и их сложности, - обнаруживать возможные тенденции как можно раньше. Если это так, то важно обнаружить любое изменение в гиперпространстве ниши. Это можно сделать, только определив, что делать с многочисленными таксонами беспозвоночных. Мониторинг представителей основных гильдий не решает проблемы, и деление на гильдии может быть достаточно глубоким и дробным.

К сожалению, тема до сих пор вообще не находит отражения. Возможное решение проблемы связано, с одной стороны, с ограниченностью числа осей физического пространства в гиперпространстве ниш, а с другой, - с неравноценностью ролей и ниш видов, входящих в гильдию. Можно предположить, что на некоем уровне дополнения новых групп, используемых для характеристики сообщества, прирост информации прекращается, и что этот уровень не столь высок. К сожалению, трудно найти финансирование под проблему, требующую усилий адекватной группы специалистов

3.4. Несистемная оценка территорий *(сравнения во времени и сравнения в пространстве)*

Задача оценить территорию региона по какому-либо параметру вне системы данных возникает, когда этих данных по другим территориям нет вообще, или они слишком ограничены, чтобы допустить ранжирование.

Она возникает также, когда надо сопоставить территории разных регионов (разумеется, если они сравнимы вообще, поскольку нет смысла соотносить резерват из тундры и степной зоны). Для чего это необходимо? В одном случае, - чтобы доказать: эта территория не хуже других, имеющих особый статус. В другом - когда региональные условия не допускают ранжирования из-за очень ровного распределения числа видов в регионе.

Эта же задача появляется при переходе от высокого уровня планирования экологической сети на первичный уровень. Например, были выделены локальные территории-ядра на региональном уровне, в то время как какие-то территории были отвергнуты. Что делать при планировании на местном уровне? Ведь и здесь нужны узловые территории, несущие свойственные только им функции в системе сети. Для их ранга можно найти привлекательное наименование, но их трудно встроить в систему ранжирования.

Лучший путь - найти эталонные (опорные) материалы, близкие к полным.

В создаваемом в Молдове национальном парке "Нистру Инфериор" ("Нижний Днестр") обнаружено 34 вида стрекоз (*Odonata*), однако, много ли это? Так, в Каневском заповеднике на Днепре, Украина, обнаружено 28 видов (Gorb, 1991), в Жигулевском заповеднике на Волге, Россия - 26 видов (Дюжаева, 1995), в Каргальджийском заповеднике, Казахстан - 31 вид (Кукашев, 1990), в резервате близ Бремена, Германия - 30 видов (Hochkirch, 1999). Совершенно очевидно, что территория будущего национального парка уникальна в том, что касается стрекоз.

Второй путь - использовать опорные материалы, полноту которых трудно оценить, но можно сравнить объем усилий, потраченных на их получение, или площадь территории.

В списке насекомых территории "Нистру Инфериор" - 86 видов пчелиных (*Apoidea*) и 30 видов булавоусых бабочек (*Rhopalocera*). В украинской части Дунайского биосферного резервата отмечены 96 видов пчелиных (Килимник, 1999), к сожалению, объем материала из резервата неизвестен. Здесь же обнаружено также 30 видов булавоусых (Ермоленко 1999), а объем материала, на котором основаны его данные, в 1.7 раза больше чем наш. Это означает, что видовое богатство пчелиных двух ООПТ близко, а бабочек на территории "Нистру Инфериор" возможно больше.

Третий путь - оценить концентрацию видового богатства по каким-то таксонам. Воспользуемся тем же примером со стрекозами: на территории "Нистру Инфериор": присутствует 34 вида, то есть 64% ожидаемых в Молдове видов, что является выдающейся концентрацией видового богатства.

Одна из редких, но наиболее показательных оценок состояния фауны (региона или охраняемой территории) достигается путем ее сравнения спустя годы. Например, отмечалось, что на территории Великопольско-Куявской низменности за 50 лет видовой состав пчелиных не изменился (Banaszak, 1989); за 23 года мало изменилась фауна жужелиц в одной из местностей Бельгии (Lebrun, Baguette & Dufrene, 1987). Такие оценки по беспозвоночным крайне редки из-за отсутствия ретроспективных данных, особенно достаточно полных. Но они

должны появляться в ходе мониторинга биоразнообразия, в первую очередь в ООПТ. Необходимо отметить, что, применяя эти оценки, нельзя ориентироваться на сходство (различие) состава фауны в прошлом, возможно лишь сопоставление числа видов, и опасно делать выводы об изменении фауны. Так, Стекольников (1992) отмечает, что в ООПТ "Лес на Ворскле" за 50 лет исчезли несколько видов и появились другие, связывая это со сдвигом от степных в сторону луговых элементов фауны. За 55 лет в местообитании близ Карлсруэ мало изменилось число видов пчелиных (в 1919 отметили 299, а в 1988 году - 279 видов), зато примерно на треть сменился их состав (Greller, 1989). При организации и проведении мониторинга стоит помнить, что тоже самое может происходить и с редкими видами, а так как их в каждом конкретном месте обитает не столь много, ошибка сравнения может быть высока.

4. ПОКАЗАТЕЛИ И ИНДИКАТОРЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

4.1. Определения и классификации индикаторов

Что такое показатели биологического разнообразия? В научной и природоохранной литературе на русском языке (и других языках) присутствует набор понятий, сформированных на основе слов, имеющих одинаковое или близкое исходное значение: показатель, индекс, индикатор, признак, симптом, параметр. Во избежание путаницы, здесь эти слова употребляются в основном следующим образом:

- показатель - самое общее понятие, объединяющее перечисленные выше слова;
- параметр - первичный показатель, основанный на каком-либо измерении, метрические показатели, число видов и т.д.
- индекс - цифровой показатель, получаемый на основе хотя бы двух показателей;
- индикатор - показатель, имеющий однозначный смысл, то есть указывающий на вполне определенное явление;
- признак (симптом) - показатель того, что какое-либо явление есть, или, что оно возможно.

Выделяют различные уровни биологического разнообразия, от генетического, в пределах вида или популяции, до разнообразия экосистем и биогеоценозов, или биогеографических пространств. Но природное биоразнообразие рассматривают (в том числе оценивая его снижение) прежде всего, опираясь на вид

- основную таксономическую единицу. Разнообразие среды обитания, формируемое местом обитания и включающее экосистемы, оценивают именно с точки зрения качеств, которые обеспечивают существование видов (точнее, местных популяций видов). Место обитания можно рассматривать и как переходную единицу от биологических понятий к географическим - к ландшафту и так далее. Но и географические понятия неизменно приходят к биогеографической или административной территории (страна, регион), где обитают, процветают или снижают численность и вымирают виды.

На практике, генетическое разнообразие в дикой природе обычно также оценивают не столько с позиций генетического фонда, который может быть когда-нибудь использован человеком в производстве, сколько для определения устойчивости существования вида.

Наконец, биологические ресурсы рассматриваются в экономике, в конечном итоге, так же опираясь на понятие вида (породы, дающей определенную древесину, или рыбы, с ее промысловой ценностью, и так далее).

Таким образом, главные измерения при мониторинге биоразнообразия касаются именно видов.

Существует 3 возможных типа мер биоразнообразия, связанных с видами (Tucker, 2000):

- а) видовое богатство, определяемое как число видов, присутствующих на определенной территории (от небольшого местообитания до страны или биогеографического региона);
- б) видовое разнообразие, то есть соотношения числа видов и их численностей;
- в) численность вида (обычно какой-то его популяции).

Широко известно, в связи с мониторингом биоразнообразия и качества среды обитания, понятие вида-индикатора, применяющееся в весьма разных значениях. С точки зрения признака и цели индикации, их можно разделить следующим образом, развив классификацию Спелленберга (Spellenberg, 1991).

Группа А. Экосистемные индикаторы.

1. Индикаторы предупреждения (sentinels) - чувствительные виды, в нетипичных для себя условиях быстро реагирующие на изменения. В условиях Молдовы ими могут быть многие виды флоры, произрастающие на границе ботанико-географических зон.
2. Детекторы (detectors) - виды, обитающие в основном в типичных для себя местах, и проявляющие измеримый ответ на экосистемные изменения, -

снижение численности, изменение поведения или возрастной структуры. Например, это виды растений, характерные для некоего типа леса, а также виды насекомых, характерные для старых древостоев.

3. Ключевые индикаторы (key indicators) - виды и группы видов, положение которых в экосистеме предопределяет прогноз в отношении ее жизнеспособности, устойчивости и направления развития. Это, например, некоторые лесообразующие породы, некоторые симбионты, группы основных опылителей облигатно энтомофильных растений.
4. Индикаторы обширной деградации (indicators of large degradation) - угрожаемые виды различных категорий. Вид оказывается под угрозой, когда поддерживающая его экосистема (или тип местообитания) нарушается на обширной территории, а число угрожаемых видов растет вместе с числом таких экосистем.

Группа Б. Факторные индикаторы.

5. Индикаторы-пользователи (exploiters) - виды, поселяющиеся или увеличивающие присутствие при нарушении сообществ или загрязнении среды, как растения-рудералы или водные беспозвоночные, обильно развивающиеся при загрязнении.
6. Аккумуляторы (accumulators) - виды, накапливающие загрязнители в теле (шляпочные грибы, лишайники).
7. Индикаторы опытов (bioassay organisms) - виды, использующиеся в качестве лабораторных реагентов на загрязнение.

Группа С. Индикаторы здоровья (термин создателей метода асимметрии)

8. Объекты измерения асимметрии - виды, используемые для оценок уровня асимметрии морфологических признаков, связанного с уровнем воздействия комплекса неблагоприятных факторов, влияющих на фенотип и, возможно, на генотип.
9. Объекты измерения успешности роста - виды, размер (или вес) представителей которых отражает дефицит нормальных условий для развития, не связанный или мало связанный с колебаниями численности и внутривидовыми взаимодействиями.

Нетрудно заметить, что в группе "А" находятся собственно индикаторы биологического разнообразия, а в группе "Б" - биологические индикаторы, с помощью которых оценивают какие-либо воздействия на экосистемы. Пожалуй, индикаторы группы "С" занимают промежуточное положение: по характеру влияния среды на виды-объекты измерения эта группа ближе к биологическим индикаторам, однако среди этих видов есть представители 5-го типа, то есть

находящиеся под угрозой. В последнем случае результаты индикации, например по группе 9, могут служить симптомом генетической деградации находящегося под угрозой вида, либо признаком дефицита вполне пригодного субстрата, где происходит развитие, отчего особи мельчают.

В другом ракурсе классифицировал виды индикаторов Ровелл (Rowell, 1994, по Tucker, 2000), распределив их по цели индикации:

- I. Экологические индикаторы, обеспечивающие информацией об экологической среде по присутствию и/или численности видов и популяций.
- II. Оценочные индикаторы, используемые для определения ценности территории с точки зрения охраны природы, или качества местообитания, насколько с ним связана его природоохранная ценность.
- III. Индикаторы исполнения, - используемые для измерения, насколько выполняются цели стратегий, планов действия и проектов.

Наконец, все показатели, связанные с разнообразием, разделяются на две категории.

Первую можно охарактеризовать как показатели экологической политики, охраны окружающей среды и управления природопользованием. Это показатели, применимые к комплексу территорий, формирующих ландшафт или составляющих страну. Типичным примером является "Индикатор природного капитала" (Natural Capital Indicator) - произведение доли площади страны, занимаемой природными местообитаниями на долевую оценку их сохранности. Строго говоря, это не показатели мониторинга, так как подобные оценки меняются в течение очень долгого времени. Значение этих показателей состоит в том, чтобы оценить ситуацию и принять политическое решение о стратегии землепользования, охраны природы и так далее. Это всегда вторичные (производные) показатели, основанные на комплексе данных. Часто они не связаны с оценкой собственно биологического разнообразия.

Вторая категория - показатели биологического разнообразия и влияний на него. К ним относятся все 9 типов перечисленных выше индикаторов, а по целевой классификации - экологические и оценочные показатели. Часть индикаторов исполнения также можно причислить к этой группе, Такер (Tucker, 2000) иллюстрирует ее именно таким примером - Министерство сельского хозяйства, рыболовства и продовольствия Великобритании использует численность размножающихся болотных птиц как индикатор реализации планов в экологически чувствительных районах. Таким образом, среди всех групп целевой классификации присутствуют меры биологического разнообразия. Нетрудно также понять, что именно к ним относятся индикаторы групп "А" и "С". Таким образом, имен-

но меры биологического разнообразия являются субъектами в процессе оценки территорий и мониторинга биологического разнообразия.

4.2. Индикаторные таксоны и их свойства

Во многих случаях, при обсуждении биологического разнообразия, термин индикатор применяется не к видам, а к группам видов. В первую очередь это касается наиболее разнообразных организмов. Таксонов очень много, поэтому необходимо определиться, какие стоит использовать в качестве индикаторных, чтобы получать понятные, сравнимые и надежные оценки, экономя время в приемлемой степени.

Пирсон (Pearson, 1994) предложил следующие критерии для оценки пригодности таксонов:

- 1) хорошо изученная и стабильная таксономия;
- 2) хорошо изученный образ жизни;
- 3) легкость в исследовании и обращении с материалом;
- 4) таксон высокого ранга, должен быть широко распространенным географически и использовать широкий спектр местообитаний разного типа;
- 5) таксоны низкого ранга должны быть специализированными и чувствительны к изменению местообитаний;
- 6) характер (количество видов и соотношения их численностей, их колебания) разнообразия таксона должен отражаться в других родственных и не родственных таксонах;
- 7) потенциальная экономическая значимость.

Однако, не все эти критерии очевидны. Спейт с соавторами (Speight, Hunter & Watt, 1999) отмечают, что критерии 1 и 2 исключают большинство насекомых тропических лесов. Но, вероятно, для нас главное не это.

Во-первых, для измерения биразнообразия, в первую очередь, важны три уже упомянутые меры. Это значит, что таксономическая изученность важна лишь постольку, поскольку влияет на измерение видового богатства. Таким образом, важно, сколько видов зафиксировано, и не так уж важно, идентифицированы они или нет. Теряется возможность оценки разнообразия по градиенту, с использованием индексов сходства видового состава, - но это так называемое ?-разнообразие собственно не является точечной оценкой ни видового богатства, ни относительного видового разнообразия. Очень часто отсутствие таксономической стабильности слабо влияет на значения видового богатства. Во-вторых, как правило, для понимания фаунистической ситуации не имеет значения знание образа жизни конкретного вида. Вспомним, что речь не идет о достаточно

крупных представителях животного мира, таксоны которых невелики, а виды знают наперечет и часто учитывают в понятиях абсолютной численности. Функциональную роль вида многочисленного таксона в экосистеме чаще всего можно определить по принадлежности на уровне семейства и почти всегда - на уровне рода. Строго говоря, образ жизни далеко не всякого европейского вида известен больше чем приблизительно.

Эти же авторы критикуют критерий 7. Почему он важен, если цель - исследовать биоразнообразие в целом? В самом деле, термин *потенциально экономически значимый таксон* неудачен, так как обращается к прямой экономической стоимости, которая когда-нибудь будет оценена в рыночных понятиях. Зачем правительство или бизнес должны платить за мониторинг того, что может быть пригодиться с неопределенной вероятностью? Современный мир показывает, что этой вероятности далеко не достаточно. Но есть и другая сторона вопроса. Проблема экономической оценки биоразнообразия далека от решения, а рыночные цены на его продукты часто смешны. Этот вопрос возвращает нас к понятию *ресурсный таксон*, рассмотренному в разделе 1.1.

Более широкий набор признаков предложил Браун (Brown, 1991):

- 1) высокая таксономическая и экологическая диверсификация;
- 2) виды в значительной мере привязаны к определенным экологическим условиям;
- 3) относительная оседлость представителей таксона;
- 4) виды узко эндемичны, а если широко распространены, то хорошо дифференцированы [по ареалу];
- 5) таксономия ясна, и виды легко определять;
- 6) группа хорошо изучена;
- 7) группа обильна, не скрытна и легко обнаруживается в поле;
- 8) флуктуации численности невелики (так как они всегда присутствуют);
- 9) легко получить крупные случайным образом отобранные выборки представителей группы;
- 10) высокое функциональное значение в экосистеме;
- 11) реакция на нарушение среды обитания предсказуема, быстрая, осязаемая, доступная для анализа и линейная [в отношении зависимости от нарушения];
- 12) видовые ассоциации тесно связаны с другими видами и ресурсами видов и указывают на них.

Нетрудно заметить, что столь подробный учет идеальных черт таксона индикатора привел к некоторой комплиментарности характеристик, например характеристики 5 и 6 тесно связаны, также как 7 и 9. Но это не отражается на результатах применения системы признаков, в которой была использована трехбалльная шкалы для экспертной оценки некоторых групп насекомых.

Отметим, что четвертые критерии систем Пирсона и Брауна противоречат друг другу. Более того, оба варианта сомнительны. Формулировка Пирсона порождена стремлением иметь единый набор индикаторных таксонов для мониторинга в обширном регионе. Но, за немногими исключениями (например, Coleoptera: Carabidae), такой подход осуществим только в случае использования таксонов высокого ранга, причем внутри таксона должна происходить полная смена состава или приоритетной группы. Как правило, рекомендация применима только в пределах некоего широтного диапазона, но и здесь возникают трудности с трактовкой из-за правила смены стадий Бей-Биенко и достаточно разнообразных климатических условий. Диаметральна противоположная идея Брауна связана с желанием подчеркнуть особое значение эндемиков с точки зрения охраны природы, а также использовать их привязанность к четко ограниченному набору условий. Критерий явно противоречит, безусловно, важному первому критерию его же системы. Это противоречие снимается, если рассматривать эндемизм на макрорегиональном или континентальном уровне (например, на уровне Европы). Но тогда оказывается, что эндемична основная часть животного мира и сосудистых растений, и критерий становится избыточным. Проблемы использования эндемиков мы коснемся и далее.

Вряд ли исполнима первая половина одиннадцатого условия в данной формулировке, применительно к таксону выше уровня рода. В отношении линейности условие выполнимо редко, если не принять, что привычная для анализа такого типа линеаризация логарифмированием дает адекватный результат.

По результатам оценки Брауна, наиболее высокий рейтинг получили Formicidae и Isoptera, затем Collembola и различные семейства Coleoptera (Carabidae, Cicindellidae, Elateridae, Cerambycidae, Chrysomellidae, Curculionidae). Далее следуют Odonata и некоторые таксоны Hymenoptera (Apoidea, Vespidae, Sphecidae). Явными аутсайдерами оказались Hemiptera, некоторые Homoptera (Membracidae, Cercopidae) и Diptera. Отряд Lepidoptera был разбит автором на несколько групп (вряд ли удачно с точки зрения европейской фауны), что отразилось на рейтинге. В отношении остальных таксонов, отметим, что в Европе применение Isoptera, Cicindellidae и Vespidae, из-за их малочисленности, ограничено целевыми видами, а Cerambycidae и Sphecidae - из-за крайней проблематичности получения выборки; не исключено, что это касается Elateridae и даже Formicidae.

Предлагается следующая версия критериев:

- 1.1. Легкость в различении (не обязательно определении) видов и обращении с материалом.
- 1.2. Группа обильна, не скрытна и легко обнаруживается в поле (легко получить крупные случайным образом отобранные выборки).
2. Таксон включает достаточно много видов, чтобы выборки были хорошо структурированы (высокая таксономическая и экологическая диверсификация) и отражали комплекс экологических условий.
- 3.1. Относительная оседлость представителей таксона.
- 3.2. Высокое функциональное значение в экосистеме или в потреблении (ресурсный таксон).
- 3.3. Характер разнообразия таксона должен отражаться в других родственных и не родственных таксонах.
4. Критерии, связанные с экологией сообществ и таксонов.

Первая пара критериев - операционные качества, определяющие затраты труда, времени и средств, но критерий 1.2 указывает и на пригодность получаемых данных с точки зрения статистики.

Критерий 2 также связан со статистическими качествами получаемого материала, но имеет прямой экологический смысл, так как слишком малочисленный таксон дает такой материал, который невозможно без натяжки перевести в индексы и оценить с помощью моделей; сами полученные цифры хорошо определены статистически, но их слишком мало.

Соответствие критерию 3.1 означает, что представители таксона, скорее всего, находятся в конкурентных взаимоотношениях, которые выявлены, или их можно установить. Это важно, так как теория экологии сообществ в значительной степени построена на признании большого значения таких отношений. Смысл критерия 3.2 достаточно ясен, в него неразделимо вложен и экологический и экономический смысл.

Критерий 3.3 объясняется желанием ограничить количество отслеживаемых групп, что тоже связано с соображениями экономии.

Критерий четвертой группы связан с разделами 4.6, 4.7 и 7.1.1.

Кривошеина (Krivosheina, 1991) рассматривала выбор насекомых для биоиндикации с целью оценки степени загрязнения среды, поэтому, кроме таксономической изученности и простоты коллекционирования, она упоминает в качестве критерия массу тела. Но она приводит также следующие параметры: агрегационные тенденции, способность к миграции, размер территории, экологическая

пластичность и период развития. Это важные параметры, но они определяют не столько качества индикатора, сколько условия, которые необходимо учитывать при объяснении результатов именно мониторинга биологического разнообразия.

Иногда к индикаторам предлагают отнести виды с развитыми связями в биоценозе: крупных хищников, жуков, опылителей и др. (Soule, 1995). Насколько это верно?

4.3. Интегральные индикаторы

Идея использовать какой-то один таксон и даже один вид достаточно популярна. Спейт с соавторами (Speight et al., 1999) вполне резонно отмечают, что это заблуждение. Утверждая это, они опираются на слабую корреляцию между богатством различных таксонов на региональном уровне (Prendergast, 1997) а также на аналогичное показание Лотона и др. (Lawton et al., 1998) для локального уровня. Строго говоря, утверждение, касающееся слабой корреляции на региональном уровне, доказательством не является, поскольку по ряду причин возможно уменьшение корреляции в результате генерализации данных. Второе свидетельство действительно важно. Однако, использование для мониторинга одного таксона и большого количества таксонов - крайности, к чему мы возвращаемся постоянно.

Наибольшей популярностью в качестве интегральных индикаторов пользуются крупные животные. Белоновская (1997) составила следующий перечень аргументов в пользу их применения:

- I. Это, как правило, хорошо известные виды, легко определяемые не только зоологами, но и многими другими, от специалистов до студентов.
- II. Для использования материалов по таким видам вполне достаточны данные лесного и охотничьего хозяйства.
- III. Краткосрочные сезонные обследования популяций таких видов позволяют получить качественную информацию без долговременных стационарных полевых работ.
- IV. Большинство этих индикаторов - охраняемые или хозяйственно ценные виды, информация о которых ценна сама по себе.

Близкое знакомство с полевой работой коллег позволяет утверждать что, за немногими исключениями, первое утверждение верно далеко не всегда. Соответственно, второе - лишено основания, а третье - иногда верно, если речь не идет об оценках численности.

В ряду перечисленных индикаторов Белоновская приводит и пример неус-

тойчивой надежности: достаточно пластичный вид начинает осваивать сильно преобразованные местности. Ею перечислены некоторые виды, обитающие в Молдове. Это выдра (*Lutra lutra*) - "индикатор таежных массивов", - в Молдове, как известно, нет тайги, а последнее время вид отмечен в самых различных местностях. Часто это действительно ценные местообитания, но их ценность определяется многими факторами, в том числе не имеющими к выдре никакого отношения. Другой вид - европейская норка (*Mustela nutreola*) - "индикатор хорошего состояния пойменных экосистем малых рек". В Молдове норка действительно присутствует только в наиболее ценных местах - на крупных реках Прут и Днестр, однако было бы ошибкой думать, что эти места характеризуются хорошим состоянием поймы. Пункты II и III никак к этим видам не относятся. К индикаторам такого рода причислены также многие виды дневных хищных птиц. Однако на практике важным признаком, гораздо легче оцениваемым, чем численность или даже присутствие некоторых этих видов, является число видов дневных хищников. В то же время, Шернер (Scherner 1995) подвергает сомнению обоснованность использования птиц, как биоиндикаторов, вообще.

Идея использования интегральных индикаторов звучит в унисон с представлением, смешивающим биологический мониторинг с мониторингом объектов хозяйствования. В таком подходе видно стремление обеспечить мониторинг биологического разнообразия не просто меньшими средствами, но за счет уже существующей службы. Наумов (1995) просто предложил использовать в качестве биологических индикаторов охотничьих животных: как для контроля антропогенного воздействия, так и с точки зрения их хозяйственного значения. Система такого мониторинга позволит вести кадастр и экономический мониторинг ресурсов одновременно. Однако, интересно, что речь шла именно о мониторинге в национальном парке! В определенном смысле подобная тенденция просматривается даже в Первом Национальном докладе Российской Федерации "Сохранение биологического разнообразия (1997).

Насколько соответствует идея интегральных индикаторов теоретическим представлениям экологии сообществ? Как правило (это видно из упомянутых таксонов), в качестве таких индикаторов выступают виды, находящиеся на вершине пищевой пирамиды, или, во всяком случае, консументы второго и третьего порядков, если рассматривать экосистему с точки зрения потоков вещества и энергии. Они находятся по углам пищевых сетей, если рассматривать функциональные связи экосистемы. Это означает, что нет теоретических оснований, чтобы считать такие виды индикаторами состояния пирамиды или сети. Такие виды могут испытывать негативные популяционные процессы, вплоть до исчезновения, вне зависимости от состояния пирамиды (сети) в целом, хотя такая зависимость также может иметь место.

Гиперпространство ниш (то есть совокупность ниш, сформированная совмещением и дополнением осей, по которым происходит разделение ресурсов между видами) гильдии включает ограниченное число измерений, так как, по определению, здесь много общих осей. Однако это не означает, что даже такое заведомо суженное пространство может исчерпываться теми из них, которые определяют существование индикаторов.

И все же присутствие одних видов может сигнализировать о присутствии других. Когда это происходит? В средне- и северо-таежных лесах присутствие некоторых лишайников и древесных грибов достоверно свидетельствует о примерно 500-летнем периоде природного развития и хорошо коррелирует с произрастанием редких видов сосудистых растений (Karstrom, 1992). Но это индикация нетронутых сообществ, а не обязательно высокого разнообразия! Именно поэтому вслед за находкой таких видов предпринимают обследование и, на его основе, решение о взятии местности под охрану. Таких сообществ в Европе мало и становится все меньше, соответственно виды, связанные исключительно с ними, редки и неминуемо оказываются под угрозой исчезновения.

Оценка по лишайникам, некоторым рыбам и поденкам (Ephemeroptera) может также использоваться, например, для оценки нетронутости сообщества под влиянием загрязнения. Химическое загрязнение в этом случае является основным и единственным параметром изменения среды. Но это не обязательно означает, что в таких условиях другое разнообразие. Зато в случае, если загрязнение действует на основных продуцентов (лежащих в основе пирамиды сообщества), оно подрывает целую пищевую сеть. Большинство интегральных индикаторов находится на вершине пирамиды - в конце пищевой сети!

Некой вариацией на ту же тему является идея использовать в качестве супер-индикатора крупный таксон, в котором выделяются виды-индикаторы каких-то факторов среды (Stumpf, 1997). Идея сомнительна с точки зрения аутоэкологии. Например, ее применение осложняется Правилем смены стадий Бей-Биенко: предпочитаемые или единственно возможные типы стадий сменяются с изменением географически детерминируемых условий. Хорошо иллюстрируют ситуацию жуки жужелицы (Coleoptera: Carabidae), на засушливом юге тяготеющие к лесным, а севернее - к открытым местообитаниям. Осложняется идея и законом толерантности Шелфорда.

4.4.Индикаторы и измерение дикости

К косвенным индикаторам биоразнообразия можно отнести признаки нарушения экосистемы (Soule, 1995), например, фрагментацию природных био-

геоценозов из-за дорожной сети, сельскохозяйственного освоения, и так далее. Можно сказать, что среди косвенных индикаторов находятся не индикаторы биоразнообразия, а нечто более близкое к показателям политики и управления. Однако, это не совсем так.

Известный теоретик Пиелу, строго разделяя разнообразие, как предмет теории экологии сообществ, и биоразнообразие, как часть биосферы и предмет сохранения, высказалась в пользу отделения мониторинга биоразнообразия от проблемы его измерения (Pielou, 1994). Приводя в пример лес, она подчеркнула необходимость сохранения видов, связанных со старыми древостоями. Такие виды находятся во много большей опасности, чем виды, связанные с ранними стадиями сукцессии. Следовательно, мониторинг должен быть нацелен на оценку, в какой степени сохраняются атрибуты старого леса в эксплуатируемых лесах, а не на трудоемкие подсчеты числа видов, что рядовым исполнителям не под силу. Пиелу перечисляет объекты такого мониторинга: стоящие мертвые деревья, которые обеспечивают место обитания многих специализированных видов; бревна и колоды в разной стадии гниения; вывернутые корневые диски упавших деревьев (выворотни); потоки с глубокими затененными лужами и нависающими корнями деревьев; и т.д. Увы, их тоже придется измерять, чтобы ответить на вопрос, много ли их, достаточно (и что такое "достаточно") или мало!

Нетрудно увидеть аналогию "косвенных индикаторов биоразнообразия" с этими признаками. Назовем все вместе взятое показателями дикости местности. Это действительно то, что всегда в состоянии учитывать немногочисленные служащие. Такого же рода показатели можно подготовить для оценки открытых местообитаний, но их будет меньше, и они будут сложнее. Однако, возникает вопрос: - дают ли показатели дикости адекватную оценку, достаточную для суждения, или это вспомогательные показатели?

Да, они дают возможность понять, что здесь может быть богатая фауна и флора. Но они не дают возможность понять, (а) насколько она действительно богата. Такие показатели ничего не говорят (b) о видах с пищевой специализацией не по типу питания, а по объекту питания. Они не учитывают (c) положение местообитания в системе местообитаний и популяции, обитающие именно благодаря этому положению. Они не дают возможности сравнить, (d) реальное богатство одной местности относительно другой. Их прогнозная сила низка (e) в отношении многих организмов: во-первых, еще долго будет трудно сказать, почему здесь присутствуют или отсутствуют те или иные виды (e1), например, беспозвоночных; во-вторых, видимо, обитание многих видов зависит (e2) в существенной степени от истории местной фауны.

Итак, это вспомогательные показатели! Они полезны для оценки деятельности лесоводов с точки зрения сохранения многих видов. Вероятно, они особенно будут полезны при планировании локальных экологических сетей, так как облегчают работу при ограниченной возможности привлечь зоологов и ботани-

ков высокой научной квалификации. Но, к сожалению, это по-прежнему мало разработанная тема. В таблице 6 показана сводка таких признаков, сделанная в Дании, но во многом применимая в условиях всей Европы.

Таблица 6.

Категории ключевых элементов и ключевые признаки, используемые датским методом инвентаризации местообитаний (по Kint's & Forfang, 2001).

Крупные (старые) деревья	Валежник
Вяз <i>Ulmus</i> sp., ДНВ>70 см.	Поваленный бук
Ясень <i>Fraxinus excelsior</i> , ДНВ>70 см.	Поваленный дуб
Осина <i>Populus tremula</i> , ДНВ>70 см.	Поваленные лиственные деревья
Бук <i>Fagus silvatica</i> , ДНВ>80 см.	Поваленные хвойные деревья
Пихта/ель <i>Pinus/Abies</i> sp. ДНВ>70 см.	Упавшие крупные ветки
Лесной орех <i>Corylus avellana</i> , ДНВ>20 см.	лиственных, D>20 см.
Липа <i>Tilia</i> sp., ДНВ>40 см.	Упавшие крупные ветки хвойных,
Клен <i>Acer</i> sp., ДНВ>60 см.	D>20 см.
Дуб <i>Quercus</i> sp., ДНВ>80 см.	Высокие пни, Н>1.5 м, ДНВ>20 см.
Сосна <i>Pinus</i> sp., ДНВ>50 см.	Гигантские пни, ДНВ>80 см.
Другие старые лиственные	Пни-выворотни, или корчеванные
Другие старые хвойные	Места размножения
Особые деревья	Гадючьи места (солнечные склоны
Деревья с гнездом хищной птицы	холмов, укрытия)
Деревья с дятловыми отверстиями	Поселение барсука
Мертвые стоячие деревья	Лисья нора
Деревья, сформированные регулярной	Оленья лежка
стрижкой и использованием поросли	Муравьиная куча, Н≥1 м.
Одинокое хвойное в лиственном лесу	Особенности местности
Одинокое лиственное в хвойном лесу	Крупные, не полностью покрытые
Одинокое дуб со многими ветвями,	мхом каменные блоки, D>1 м.
отходящими от ствола	Куча камней, ≥1 м ³ .
Древостой	Канавы или насыпи из земли, либо
Древостой дикого облика	с торфом, растительными
Многоярусный древостой	остатками, гравием, галькой
Опушка с доминированием деревьев	Растения
лиственных пород	Плотное моховое покрытие в лесу
Опушка с ягодными деревьями и кустар-	Стволы, плотно заросшие
никами	кустистым лишайником
Участок (100-1000 м ²), иной по возрасту	Вода
или составу чем остальной древостой	Верховое болото
Ольха <i>Alnus glutinosa</i> с корневой по-	Мелкий водоем до 100 м ² ,
рослью в диаметре > 1 м.	постоянный или пересыхающий

D - диаметр, ДНВ - диаметр на высоте груди (1.3 м), Н - высота.

Затенены показатели, мало применимые на юге Восточной Европы.

Эти признаки можно дополнить, разработать систему признаков для травяных биоценозов. Некоторые из них можно попытаться нормировать, приводя к единице площади территории. Но в любом случае будет необходимо дать точки отсчета для каждого признака: что такое "мало", что такое "много" и что такое "достаточно".

4.5. Биоразнообразие, эндемики и редкие виды

Интегральные индикаторы, как правило, оказываются редкими или находящимися под угрозой видами. Является ли наличие редких видов и высокое видовое богатство связанными явлениями? Есть данные, что эта взаимосвязь не всегда прослеживается у водных растений на локальном уровне, а чтобы ее выявить, необходимы наборы четко очерченных и гомогенных наборов данных, то есть связь достаточно слаба (Welkinson, 1998). Исследование насекомых, проведенное в Британии (Eversman & Prendergast, 1994), показало, что корреляция видового богатства и присутствия редких видов весьма умеренная. В частности, антропогенная трансформация разрушает условия одних видов и способствует другим.

Соболев и др. (1995), обсуждая роль антропогенных субприродных микроместообитаний в сохранении видов, утверждают, что она существенна, когда такие места находятся в пределах природных экосистем; хотя отдельные редкие виды могут жить в рудеральных биотопах, последние нельзя считать адекватными задаче сохранения биоразнообразия насекомых, ибо в них отсутствует "комплекс эволюционно коадаптированных видов". Отметим, что в этом утверждении смешаны сразу три аспекта: (1) такие места плохи с точки зрения сохранения биоразнообразия в целом, но (2) могут быть важны для сохранения наиболее уязвимой его части, которой (3) коадаптированные виды "мешают", относясь обычно к следующему трофическому уровню, раз уж редкий вид здесь живет.

Чем определяется низкая или относительно низкая численность видов, находящихся под угрозой, в отличие от всех остальных в данном месте или регионе? Тем, что их ниши имеют особые оси измерения в гиперпространстве ниш, или нуждаются в их особых сочетаниях. Другими словами, "узкое место" редких видов связано не с характерными условиями региона, которые формируют множество осей гиперпространства ниши. Оно связано с особыми чертами этих видов (узкая пищевая специализация, потребность в больших пространствах, и так далее). Это означает, что высокое локальное и даже узко-региональное видовое богатство могут сочетаться, но они не обязательно связаны. Такая связь должна быть лучше видна на макрорегиональном уровне, когда зависимость между мно-

гомерностью гиперпространства ниши и числом особых осей (и их сочетаний) приобретает статистический характер.

На региональном уровне районы с максимальными значениями эндемизма и видового богатства насекомых обычно не перекрываются (Brown, 1996); предполагается, что в историческом плане непредсказуемые нарушения среды поддерживают высокое разнообразие сообществ (β -разнообразие), а стохастические процессы в небольших разбросанных местообитаниях способствуют "беспорядочному выживанию".

В самом деле, помимо случая эндемизма связанного с уникальными условиями, присутствие эндемиков внутри региона определено географической изолированностью ареалов, которая имеет два основных источника.

Один из них - изоляция, обусловленная, прежде всего, особыми геоморфологическими сдвигами, формирующими физическую изоляцию, часто на фоне особых климатических условий. Характерный пример последствий - многочисленные горные, островные и озерные эндемики. Этот тип эндемизма не слишком характерен для континентальной Европы.

Второй источник - изоляция, сформированная дизъюнкцией ареалов и их исчезновением на фоне масштабных исторических изменений климата. Характерный пример - послеледниковые эндемики Восточной Европы. В последнем случае эндемизм часто поддерживается широкой полосой с непригодными климатическими условиями, окружающей ареал. Обычно это крупномасштабный эндемизм, он мало касается задач оценки местообитаний и мониторинга на региональном уровне. С этими задачами связан эндемизм регионального и меньшего масштаба, который определяется особой совокупностью условий в локальных экосистемах. Это означает, что в гиперпространстве ниш у эндемиков есть оси измерения, которые не касаются основной региональной совокупности видов. Видовое богатство местообитания, ландшафта и региона определяется богатством осей в гипернишевом пространстве. Из этого следует, что хотя высокая степень эндемизма и уровня видового богатства могут сочетаться, с точки зрения теории экологии сообществ они мало связаны. Можно предположить, что они оказываются связанными только в особых условиях, когда видовое богатство в значительной степени формируется эндемиками, особенно когда образование видов связано с особыми измерениями гиперпространства ниши. Такие примеры подытожены Розенцвейгом (Rosenzweig, 2000).

Все это означает, что в обсуждаемом круге задач наличие и число редких видов, а также эндемиков, должны измеряться, вследствие их особого статуса. Но эти данные нельзя использовать как средство оценки видового богатства.

4.6. Конкуренция и индикаторные таксоны

Идея целостности ассоциаций видов, как звеньев взаимодействия в сообществах, связана с конкурентным взаимодействием в самом широком его понимании. Именно это придает особый смысл индексам разнообразия. Можно придать особое значение также внешним факторам среды, определяющим ряд измерений гиперпространства ниши. В особенности это справедливо, когда состояние гиперпространства определяется экстремальными явлениями (крайние физические и химические параметры среды, включая загрязнение, и пр.). Тем не менее, в большинстве случаев такие факторы не могут объяснить динамики видового разнообразия.

У насекомых конкуренция проявляется по-разному, от территориального поведения со всеми известными у позвоночных аспектами, до оценки доступных ресурсов и численности других их потребителей (Baker, 1983). Доказательств конкуренции среди представителей различных таксонов много, хотя есть и противоречащие аргументы. Вместе с тем, она необязательно должна присутствовать всегда. Этой теме посвящено множество публикаций и нет смысла останавливаться на ней здесь подробно. В разделе 7 обсуждаются возможности и доказательства существования конкуренции на информационном уровне.

И все же, главным признаком возможности применения индексов должен служить сам факт структурирования гильдии или ассоциации видов.

Таким образом, это самый важный критерий (раздел 4.2, группа "4", из связанных с экологией сообществ и групп видов), для определения индикаторного таксона.

Среди ресурсных таксонов с более или менее доказанными конкурентными отношениями необходимо упомянуть следующие:

- стрекозы - Odonata, в личиночной и стадии имаго (Baker, 1986; Харитонов, 1994; Рязанова, 1996);
- жужелицы - Carabidae (Andersen, 1988; Loreu, 1989; Popov & Krusteva, 1993; Niemela, 1993; и др.);
- пчелиные - Apoidea (Hanski, 1982; Wirtz et al., 1988; Andreev, Stratan & Patrashku. 1993);
- муравьи - Formicoidea (Резникова, 1999).

4.7. Генералисты и специалисты

Как правило, специализированные виды, имеющие узкие параметры какого-либо измерения ниши, оказываются наиболее уязвимы. Даже в такой группе генералистов, как пчелиные, большее участие в населении вторичных станций

принимают группы, наименее специализированные по питанию и гнездованию - представители родов *Halictus* (sensu lato) и *Andrena* (Песенко, 1974). Увеличение антропогенной нагрузки на сообщества в целом мало отражается на бабочках-генералистах, видовое богатство несет потери за счет остальных видов (Kitahara & Fujii, 1994). Интенсивная хозяйственная деятельность приводит к повышению доли коровок-эврибионтов (Пекин, 1996). Таким образом, показателем ухудшения условий следует считать соотношение генералистов и специализированных видов какого-либо таксона. Один из самых специализированных и довольно многочисленных в умеренной полосе таксонов высокого ранга - тли (Homoptera: Aphidoidea). Специализация проявляется по двум измерениям: питанию и репродуктивной стратегии. Среди тлей особенно много монофагов и полифагов, у них высокая скорость размножения, но полупассивный способ расселения. Это означает, что падение численности растения-хозяина до некоторого уровня критически снизит успех поиска пригодных растений. В Молдове, где природные и полуприродные местообитания занимают лишь около 10% территории, более трети высших травянистых растений редки, а популяции их часто изолированы, фауна тлей потеряла, вероятно около 20% видов (Андреев & Верещагин, 1993).

Было показано, что в фауне сильно измененных ландшафтов заметно выше доля находок представителей рода тлей, включающего двух из пяти видов, известных самой широкой полифагией среди тлей (Андреев, 1999). Фауна тлей небольших резерватов, как правило, очень небогата. В то же время, ее характерная черта - весьма ограниченное присутствие видов-полифагов, которые составляют основу населения вторичных стадий.

Таким образом, соотношение специалисты/генералисты среди тлей местообитания может быть хорошим показателем. Но тли - достаточно сложный объект для определения. Тем не менее, задача использования показателя может быть решена простым способом. Упомянутые 4-5 видов-полифагов могут быть с легкостью отличены от всех иных видов, за исключением немногих встречающихся изредка видов-двойников.

Специализированные таксоны не слишком пригодны для мониторинга, с точки зрения функциональной целостности их ассоциаций, моделирования и использования индексов относительного видового разнообразия (разделы 4.6 и 7.1.1). Но они дают особые возможности для мониторинга биологического разнообразия. Типичный прием ботанического анализа - оценка веса составляющей адвентивных видов в локальной флоре - абсолютно аналогичен анализу соотношения беспозвоночных генералистов и специалистов, но более сложен для специалиста.

5. МЕРЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Весь изложенный материал возвращает к схеме Такера (Tucker, 2000): биологический мониторинг основан на первичном материале о видовом богатстве, видовом разнообразии и численности биологических объектов. Эти показатели, в абсолютном или относительном выражении являются первичными и для оценки веса территорий-ядер.

5.1. Видовое богатство и определяющие его факторы

Использование видового богатства, как показателя видового разнообразия, исходит из следующего представления: чем большее число видов присутствует, тем, следовательно, выше биологическое разнообразие и ценность территории. Обычно при этом утверждении упоминают, что некоторые особо ценные местообитания, наоборот, поддерживают немного видов (Мэгарран, 1992; Tucker, 2000). По-видимому, это не совсем верное противопоставление, подобное идеи о том, что национальный парк в Африке ценнее заповедника на о. Врангеля. Видовое богатство - не единственный признак, и бессмысленно ждать универсальности от любого критерия.

С точки зрения обсуждаемых задач мониторинга и оценки ключевых территорий, факторы, определяющие видовое богатство, делятся на четыре группы.

Биоисторические - факторы, определившие развитие региона как биогеографической единицы, в основном они нашли выражение в присутствии видов с тем или иным типом распространения. Хотя эти факторы нередко определяют присутствие регионально-редких видов, а также эндемиков, они представляют собой данность, и в этом смысле не влияют на результаты.

Фоновые - факторы, остающиеся относительно стабильными в пределах текущего исторического периода: климат, сложившиеся геологические и географические условия. Они включают и ландшафтные характеристики, связанные с деятельностью человечества.

Факторы структуры сообществ, косвенно влияющие на видовое богатство через **организацию** многовидового населения (сукцессия, конкуренция) рассмотрены в разделах 6 и 7).

Факторы, влияющие на первичные данные или связанные с возможными изменениями локальной фауны и флоры. Среди этих факторов выделяются зависимость "число видов - площадь местообитания" и динамика видового состава. Последняя связана с локальным исчезновением и появлением видов и,

соответственно, с их территориальной мобильностью и консервативностью. Подвижность видового состава влияет на аккумулятивные данные (раздел 1.3). Коллекция отражает эту подвижность односторонне, что существенно при большом объеме материала и продолжительности исследования. Быстрое вымирание, спровоцированное резкими колебаниями условий обитания, особенно при низкой скорости выявления новых видов, преуменьшает оценку величины потерь.

Все население любого местообитания делится на две группы.

1. Растения, позвоночные животные и немногочисленные таксоны с очень подвижными видами, широко распространенными в пределах местообитания (некоторые почвенные беспозвоночные). Видовое богатство оценивается с небольшой ошибкой и аккумулятивная составляющая не играет особой роли.

2. Многочисленные, часто мобильные таксоны, особенно со скрытым образом жизни. В первую очередь - это насекомые. Несмотря на стремление исключить самые сложные для отбора проб таксоны (раздел 4.2), невозможно избежать использования представителей этой группы, включающей важные ресурсные таксоны.

В рамках стандартизации первичных данных, в принципе необходимой, можно предложить, чтобы каждое обследование некой территории, особенно мелкой, проводилось достаточно концентрированно, чтобы полнота оценки достигалась за относительно короткий срок.

Тем не менее, любая программа по выделению узловых территорий и их описанию лимитирована во времени. Поэтому аккумулятивные данные должны иметь пороги времени, чтобы учесть изменения ситуации и уменьшить влияние случайных событий.

Зависимость число видов - площадь местообитания особо важна для оценки видового богатства. Эта известная закономерность действует в двух ипостасях. В структуре природного или мало измененного ландшафта речь может идти о влиянии размеров и границ сообществ разного типа на территориальное распределение групп видов. В контексте экологической сети, ставшей необходимой именно тогда, когда природные территории (исключая искусственные пастбища и парковые леса) оказались в меньшинстве и в изоляции, закономерность приобрела абсолютное содержание, которое обычно связывают с островной теорией. Территории-ядра (узловые, ключевые) и есть те самые острова - оазисы.

Зависимость часто используется в логарифмированном виде:

$$\log(y) = b \cdot \log(x) + \log(a),$$

являющимся результатом преобразования функции вида

$$y = a \cdot x^b,$$

а еще точнее

$$y = c + a \cdot x^b,$$

где: y - число видов, x - площадь местообитания, a , b , c - коэффициенты.

Как подчеркивает Розенцвейг (Rosenzweig, 2000), - именно это выражение первично, так как надо определить число видов, а не логарифм этого числа. Коэффициент " c " определяет смещение кривой относительно нулевой точки и нас не интересует. Зато два других коэффициента определяют угол наклона кривой.

Розенцвейг также приводит доказательства относительно того, что коэффициент a зависит от масштаба, в котором измеряются единица площади, тогда как b - не зависит. Отметим также, что подобная зависимость от площади местообитания характерна и для скорости (вероятности) вымирания видов в данном месте и, как показывает острая теория, скорости заселения, (по Розенцвейгу).

Разумеется, в приложении к континентальным экосистемам, правило "виды - площадь" может быть менее заметно, так как даже в сильно трансформированном ландшафте природное местообитание не вполне представляет собой остров. Именно поэтому иногда выявляется лишь слабая зависимость, как в случае с Carabidae (Penev, 1991). Лишь для очень немобильных групп, подобных дождевым червям и растениям с тяжелыми семенами, она может проявляться в достаточно полной мере. Кроме того, степень изоляции каждого местообитания весьма различна, причем, если для птиц передвижение между разными местностями, как правило, не таит смертельной угрозы, то насекомые, даже крылатые, могут погибать в массе. Существуют и другие сложности, касающиеся проявления обсуждаемой зависимости, однако они не связаны с контекстом данной работы.

Все другие факторы, изменяющие число видов в местообитании можно рассматривать, как **факторы внешнего давления**. Это именно те факторы, которые должны подвергаться анализу, как предмет решения, на основе данных мониторинга биоразнообразия.

5.2. Определение конечного числа видов по выборке - тупик

Попытки определить конечное число видов в коллекции из местообитания или региона связаны с двумя методами. Наиболее популярно было использование логнормальной модели видового разнообразия, применимость которой в оценках локального разнообразия вообще сомнительна (раздел 7.1.2). Хьюз (Hughes, 1986) отмечает, что многие примеры такого ее использования были

неправомерны из-за отсутствия моды в вычисленных распределениях. Он показал, что данные должны содержать не менее 85% от окончательного числа видов для корректного расчета. Иллюстрацией могут послужить результаты Песенко (1974): можно ли допустить, что 25% видов, в основном из классов средних обилий, не попало в коллекцию, включающую свыше 22000 особей диких пчел, собранных в течение 7 лет?

В качестве альтернативы применялась также регрессия. Были тестированы (Soberon & Llorente, 1993): выражение Кленча (Clench's expression)

$$y=ax/(1+bx),$$

логарифмическая регрессия

$$y=1/z*\ln(1+zax), \text{ где } z=1 - e^{(-b)},$$

и экспонента

$$y=ab(1 - e^{(-bx)}).$$

где: y - число видов, x - продолжительность отбора проб или объем выборки, a и b - коэффициенты.

Предполагается, что адекватность модели зависит от однородности местообитания и особенностей фауны. Соответственно, модели подбираются для точной аппроксимации и прогноза на ее основе. При этом все четыре моделировавшиеся кривые не имели явного плато.

Зависимость "число видов - продолжительность сбора", или "число видов - число образцов", аналогична хорошо известной зависимости "число видов - площадь". Суханов и Немченко (1989) оценивали привычную мультипликативную зависимость в форме

$$y=a*x^b,$$

линейную логарифмическую

$$y=a+b*\ln(x),$$

нелинейную логарифмическую модель Фишера

$$y=b*\ln(1+x/a)$$

и гиперболу

$$y=abx/(1+bx)$$

(обозначения - прежние).

Гипербола идентична модели Кленча, так как любой коэффициент " a " последней модели может быть выведена путем подбора " a " гиперболы к любому значению " b ". Гипербола также известна, как логистическое выражение. Тестируя данные по растительности, Суханов и Немченко признали лучшей модель Фишера.

Заметим, что только исследование кривой с хорошо выраженным плато может выявить лучшую модель. Поэтому для тестирования использована кривая накопления видов малочисленного таксона - шмелей (Apidae: *Bombus*). Здесь прирост видов прекратился приблизительно к середине коллекции; для сравнения использовалась коллекция тлей, без плато (Andreev & Vereschiaghin 1997). Оказалось, что даже данные, где плато кривой уже появилось, не дают возможности определить лучшую модель; для этого необходимо достаточно длинное плечо плато по отношению ко всей кривой! Соответственно, прогноз оказывается весьма далеким от реальности.

Таким образом, оба метода не имеют приемлемой прогнозной силы. В то же время, абсолютным чемпионом по близости аппроксимации всех реальных использованных данных о кривых накопления видов (Суханов & Немченко 1989; Andreev & Vereschiaghin 1997) является степенная модель, - уровень объяснения кривой (R^2) редко бывает ниже 90%.

5.3. Индексы видового богатства и индекс концентрации видового богатства

Зависимость "виды - площадь" предоставляет две замечательные возможности для оценки видового богатства. Первая из них - *индекс концентрации видового богатства*:

$$I_{cr} = S / \lg(A),$$

где S - число видов, A - площадь местообитания.

Эта мера, адекватно отражающая повышенное видовое разнообразие, была использована для выделения центров флористического разнообразия Восточной Европы (Кожаринов & Морозова, 1997) и существенно подняла ранг степных резерватов Молдовы (таблица 7). Более высокая флористическая насыщенность степных резерватов очевидна по индексу (I_{cr}).

Известны два собственно индекса видового богатства:

Маргалефа -

$$D_{Mg} = (S - 1) / \ln(N)$$

и Менхиника -

$$D_{Mn} = S / \sqrt{N},$$

где S - число видов, а N - число особей в образце.

Нетрудно заметить, что они полностью зависимы от объема выборки, и потому в контексте условий мониторинга и быстрой оценки местообитаний мало пригодны, особенно при работе с насекомыми. В том, что касается других групп,

если видов немного и/или они хорошо обнаруживаются, то может быть быстро достигнута близкая к абсолютной оценка S , и вес N будет продолжать расти, несмотря на логарифмирование или извлечение из корня.

Таблица 7.

Показатели видового богатства и уровня защищенности наиболее флористически богатых резерватов Молдовы.

	Пэдуря Домнякэ	Плайул Фагулуй	Кодры	Прутул де Жос	Сутэ де Мовиле	Ягорлык	Андрия шевка Ноуэ	Чумай
A	6032	5642	5177	1691	1072	836	307	50
I_{cr}	169	217	249	49	174	277	224	248
Тип	ЛВ/НР	Л/НР	Л/НР	В/НР	С/НУ	СВ/НР	С/НУ	С/НУ

A - площадь (га), $I_{cr} = S / \lg(A)$ - индекс концентрации видового богатства, где S - число видов; Л - преобладают леса, В - водно-болотные экосистемы, С - степные; НР - научный резерват (заповедник), НУ - резерват иного ранга, без существенной защиты.

Как мы только что увидели (разделы 5.1 и 5.2), в качестве индекса видового богатства можно использовать параметр " b " степенной зависимости (таблица 8). Очевидно, что он менее зависим от объема выборки и не очень меняется от момента определения наклона кривой (обычно после отлова 40-50 особей) до появления плато кривой. В пределах разумного объема выборки (обычно около 100 особей - раздел 8.2) плато быстро выявляется при особо низком видовом богатстве.

Таблица 8.

Параметры аппроксимации кривых накопления видов в выборках стрекоз (Odonata), показатели видового богатства и разнообразия.

Индекс	1	2	3	4	5	6	7
$R^2, \%$	89.4	68.2	89.9	88.4	60.1	90.8	54.5
b	0.331	0.371	0.462	0.495	0.216	0.367	0.089
	55	105	104	106	29	102	125
S	5	6	7	6	4	7	3
I_s	0.335	0.410	0.648	0.257	0.633	0.387	0.738
I_{sh}	0.536	0.475	0.332	0.635	0.312	0.549	0.206
α	1.34	1.39	1.69	1.38	1.26	1.71	0.55

Местообитания. В планируемом национальном парке (1) и научных резерватах (2 и 3): 1 - оз. Адана, 2 - плавни "Моара Домнякэ", 3 - деградированные плавни между оз. Белеу и р. Прут. В природных резерватах: 4 - плавни р. Прут у г. Кантемир, 5 - урочище "Турецкий сад" у деградированной старицы. Неохраняемые местности: 6 - пруд у с. Грэтиешть, 7 - дренированный луг у г. Быковец, 8 - заболоченное место спущенного пригородного пруда "Чеукаръ" у г. Кишинев.

Обозначения: R^2 - уровень объяснения данных, b - параметр функции $y = a \cdot x^b$, S - число видов в выборке, I_s - мера концентрации Симпсона, I_{sh} - мера разнообразия Шеннона, α - индекс разнообразия Вильямса.

Тем не менее, совершенно очевидно, что видовое богатство - показатель, который трудно использовать в том, что касается беспозвоночных, в частности насекомых.

5.4. Численность

Тенденция снижения численности животных непосредственно указывает на угрозу существованию вида, оскудение биологических ресурсов и ухудшение качества среды обитания. Однако оценка численности животных почти всегда представляет немалую трудность. В случае, когда речь идет о организмах небольших размеров, например, насекомых и других беспозвоночных, как правило, используют показатели относительной численности. Это - количество особей, отловленных каким-либо способом за единицу времени, или на какой-то площади (реже, в некоем объеме), или каким-то прибором для отбора проб без учета времени (простейший и самый распространенный способ - кошение сачком).

Обычно, определение абсолютной численности невозможно. Существующий метод Лесли основан на отлове на исчерпание. Это последовательный отбор проб подвижных животных на одном и том же месте. Опыт его использования по рекомендованной методике для пчелиных (Песенко, 1974), при увеличенном числе проб по сравнению с рекомендацией и выровненных условиях отлова, давал ошибку, которая в полтора раза больше самой расчетной оценки численности.

Выявление тенденции у насекомых с неотчетливым циклом численности иногда занимает более 13 лет (раздел 7.2). Еще больше времени это может отнять при существовании явных циклов, когда каждый цикл следует рассматривать как единицу измерения.

Но есть и вторая сторона цикличности колебаний численности. Размер популяции может колебаться безотносительно к изменениям среды обитания. Это хорошо известно по насекомым с эруптивным (с резкими всплесками) типом динамики численности, связанным с физиологическим состоянием популяции. Но это подтверждается и при анализе совокупной численности популяций, например по бабочкам, отлавливаемым в светоловушки (Wolda, Spitzer & Seps, 1992). Это означает, что общая тенденция численности должна выявляться по компонентам фазового портрета численности, который включает неопределенное а priori число циклов.

Отметим также, что структура ассоциаций видов хищников (а, быть может, и фитофагов) может быть стабильной, хотя общая численность снижается в

результате увеличения изъятия растительных ресурсов (Шляхтенюк, 1991); не исключено, что это может свидетельствовать о допустимом уровне нагрузки на экосистему. Численность может также снижаться при вторичной сукцессии от искусственных экосистем к природным (Dijk, 1987). В обоих этих случаях речь идет о жужелицах, то есть отнюдь не о потребителях первичной продукции.

Дополнительные сложности при работе с беспозвоночными создает неравномерность распространения обычных видов не только в пределах микроместообитания, но и от одного места к другому. Третий уровень усложнения создает региональная волна численности (Taylor & Taylor, 1979) - передвижение зоны высокой численности в пределах региона.

Численность высших животных не столь сильно колеблется в зависимости от внешних факторов, не связанных с их непосредственным уничтожением или оскудением ресурсов. При учете птиц и млекопитающих часто дается оценка абсолютной численности в топографически очерченном районе, хотя обычно ее приводят к некоей площади. Если это крупные животные, то сделать оценку относительной численности, строго говоря, невозможно, так как есть ошибка оценки, но нет неопределенности в привязке к пространству. Вероятно, наиболее отработаны методы учета птиц, но и здесь оценки могут чрезвычайно отличаться. Например, Русев, Корзюков и Пилюга (2001) пишут о значительном превышении действительности (в несколько раз) в опубликованных оценках численности зимующих водно-болотных птиц Рамсарских угодий Одесской области. Авторы - известные одесские орнитологи, критикуют других известных одесских орнитологов. Нет разумных оснований для подозрений в представлении недобросовестных данных, или несоблюдении методик; но многократной разницей нельзя пренебречь. Зато можно предположить, что все основано на стандартном "среднезимнем учете", принятом "Wetlands International" (Международная организация по сохранению водно-болотных местообитаний). А "среднезимний учет" - практически одновременный подсчет абсолютной численности зимующих популяций в разных точках - один из важных компонентов оценки численности птиц водно-болотного комплекса.

Учеты птиц собирают в Западной Европе массу квалифицированных учетчиков, но, тем не менее, определение реальной плотности из данных переписи остается главной проблемой (Roberts, 1996).

Таким образом, изучение численности - важный компонент оценок местообитаний, но это все же один компонент. В отношении беспозвоночных он применим главным образом в отношении видов, несущих явную экономическую угрозу, или немногих видов из категорий угрожаемых.

Но есть еще один важный аспект - сколько видов, из разных таксономичес-

ких и экологических групп, можно отслеживать? Уже упоминалось, что в не слишком богатой биологически, но экономически состоятельной Великобритании под мониторингом в той или иной степени оказалось около 16 тысяч видов. Как поступить в странах Восточной Европы, где видов может быть на порядок больше, но на порядок меньше средств и специалистов? Может ли вообще "поштучный подход" стать основой мониторинга биологического разнообразия? Очевидно, что нет, хотя без его элементов не обойтись.

Индексы редкости основаны на оценке распространенности видов. В зависимости от целей исследования или мониторинга можно оценивать редкость отдельных видов или групп видов, или редкость одновременного присутствия в местообитании каких-либо видов. В любом случае, такая оценка основана на двух процедурах. Первая из них - подсчет присутствия (например, вида) в квадратах, равномерно покрывающих территорию, либо в отдельных местообитаниях или местностях, и так далее. Вторая - ранжирование результатов. Такое ранжирование может быть проведено в трех вариантах: (1) на линейной шкале; (2) на логарифмической или геометрической шкале с возрастанием ширины класса параллельно увеличению ранга редкости; (3) на логарифмической, геометрической, или подобной шкале с убыванием ширины класса параллельно увеличению ранга редкости.

Первый вариант был применен при определении приоритетов для взятия территорий под охрану, раздел 3.2.

Второй вариант обоснован тем, что редких событий (допустим, особо богатых местообитаний) встречается столь мало, что без увеличения ширины классов часть их останутся незаполненными, что сделает результаты ранжирования неприменимыми. Именно такой вариант использован в Концепции создания Экологической сети Молдовы.

Третий вариант обычно используют для выделения наиболее редких видов. Например, критерии МСОП для угрожаемых видов содержат следующую градацию размера ареалов: уязвимые виды (vulnerable) - менее 20000 км²; вымирающие (endangered) - менее 5000 км² и находящиеся в критическом состоянии (critically endangered) - менее 100 км². Нечто подобное применялось при подготовке Красной книги европейских бабочек, где использована следующая шкала "обилия", основанного на данных о распространении: <1%, 1-5%, 5-15% и >15% квадратов, где отмечен вид в стране (Swaay & Warren, 1998).

Размер квадратов определяется в зависимости от качества объектов. Чем больше квадратов, тем точнее оценки, но крупные квадраты увеличивают отношение площади к краевой линии и поэтому уменьшают ошибку, связанную с границами. В идеальном случае большинство отмеченных видов должны иметь

распространение на 20-70% квадратов. Если один или более видов отмечены в 100% квадратов, то это означает, что размер квадрата слишком велик (Goldsmith, 1996).

Использование индекса редкости сильно зависит от изученности фауны или флоры (Vaisanen & Heliövaara, 1992); редкими признаются виды ограниченного распространения, но не обязательно самой низкой численности, чаще всего это стенобионты (Thomas & Mallorie, 1985).

5.5. Относительное видовое разнообразие

Вышеизложенное демонстрирует, что оценки видового богатства, как и численности отдельных видов, несмотря на внешнюю простоту, весьма сложны и явно дорогостоящи. Альтернативой им, в существенной степени, могут служить оценки, основанные на индексах видового разнообразия. Их преимущество состоит в том, что они могут быть рассчитаны на основе выборки, и в той или иной степени не зависят от ее объема.

5.5.1. Индексы работают

О том, что индексы разнообразия хорошо отражают действительность, известно достаточно давно (Одум, 1975). Например, индексы разнообразия адекватно отражают состояние и изменения сообществ гидробионтов (Алимов, 1998) - а это немалое обобщение. Тем не менее, эти индексы не нашли широкого применения в практике (Tucker, 2000). По-видимому, тому есть три причины: (1) отсутствие правил применения и чтения результатов; (2) боязнь формул и расчетов у зоологов, ботаников и служащих органов охраны природы; (3) дефицит методик и отсутствие практики мониторинга биоразнообразия в большинстве стран. Первая проблема может быть решена, но связана со слабостью реальной связи между наукой и природоохранной деятельностью. Вторую проблему легко решить благодаря распространению пользования компьютерами. Третья проблема, прежде всего, - проблема развития общества и решается со временем.

Судя по энтомологическим публикациям, спектр реакций индексов, отражающих воздействие различных факторов и условий, и соответственно, возможностей применения достаточно широк:

- различие сходных местообитаний для определения лучшего участка, с точки зрения целесообразности его охраны, на примере жуужелиц (Maelfait & Desender, 1989);
- небольшие различия структуры фауны на полях (в упрощенных местообитаниях), связанные с различиями культур (Tonhasca, 1994);

- индикация тенденции увеличения антропогенной нагрузки в отношении компонентов ландшафта - от природных к искусственным, на примере бабочек (Kitahara & Fujii, 1994) и пчелиных (Andreev, Vereschagin & Stratan 1993);
- рост промышленного загрязнения, параллельно в охраняемой и рекреационной частях местности, на примере бабочек - (Емец & Емец, 1995);
- загрязнение пастбищ вследствие интенсификации сельского хозяйства (удобрения) и промышленных выбросов, жужелицы (Tiefze, 1987);
- химическое загрязнение водоемов, стрекозы (Lenz, 1991) и эвтрофикация водоемов, поденки (Landa & Soldan, 1989);
- прямое воздействие химической обработки, не отражающееся существенно на численности, пчелиные;
- снижение загрязнения пахотных земель благодаря переходу от интенсивного земледелия к земледелию с применением только органических удобрений и известкования (Streinborn & Meyer, 1994), жужелицы, пауки (Aranei), двукрылые (Diptera);
- массовые механические нарушения почвенного покрова в лесу под воздействием роющей деятельности животных, почвенная мезофауна (Емец, 1990);
- погодные экстремумы - засуха, пчелиные;
- сукцессионные изменения (разделы 6.1 и 6.2).

Основными причинами, осложняющими индексную оценку, связанными с феноменологией изменения разнообразия являются:

1. Отложенный эффект: в результате воздействия на экосистему некоего фактора, влияющего на все виды, реакция индексов проявляется на фоне компенсационных явлений. Например, происходит заполнение освободившегося пространства видами, способными на быстрый рост численности в данном месте в данный момент (вместо эмиграции), или быстрее размножающимися. Этот эффект отмечен после явлений катастрофического характера (разовое химическое отравление, засуха). Он может проявляться и исчезать в течение нескольких дней, либо сказываться с началом нового этапа, например, сезона (года).

2. Инверсия: в результате стрессового воздействия на всю ассоциацию увеличивается разнообразие и снижается доминирование, так как доминант прекращает рост численности, а другие члены ассоциации в этих условиях способны ее нарастить.

3. Влияние формы территории: в узких вытянутых (ленточных) местообитаниях видовое разнообразие и выравненность ниже, чем в компактных, вероятно из-за сложности с использованием линейно распределенных ресурсов. Эффект обнаружен у пчелиных (Andreev, Vereschagin & Stratan 1993), а затем у дневных бабочек (Baz & Garcia-Boyero, 1995).

Другой характер носят трудности с интерпретацией неоднозначных показаний индексов разного типа, что обсуждается в разделах 7.3 и 7.4.

5.5.2. Основные показатели, их свойства и выбор

Индексов относительного видового разнообразия существует немало, и проблема выбора решается исследователями по-разному. Он может быть сделан на основе доступного пониманию большинства читателей обзора Мэггаран (1992) и очень полезного, но отпугивающего многих обзора Песенко (1982). Хотя обе книги стали редкостью, на территориях пост-советского пространства они остаются главными справочниками. Критериями для оценки являются степень независимости индекса от объема выборки, разрешающая (дискриминантная) способность и соответствие требованиям, касающимся поведения этих индексов относительно числа видов (подробнее см. Песенко, 1982). Песенко также, в качестве требования, использовал возможность экологической интерпретации значений функции разнообразия. Однако экологическая интерпретация есть в любом случае, если мы считаем, что это индекс разнообразия. Можно переформулировать требование следующим образом: доступность смысла, например для фаунистов, и возможность наглядно или образно связать его с применяемой формулой. При этом, не следует отрывать разрешающую способность индекса от его смысла. Например, нет резона считать отрицательной чертой низкую разрешающую способность при изменении значений малочисленных видов, если индекс оценивает доминирование (мера концентрации Симпсона). В то же время, вряд ли стоит учитывать сложность вычисления (как делала Мэггаран, 1992, и др.) теперь, когда пользование компьютером вошло в обиход.

Индексы видового разнообразия (не видового богатства) оценивают разнообразие как зависимость числа видов от соотношения их численностей. При одних и тех же соотношениях численностей, чем больше видов, тем больше разнообразие. При одном и том же числе видов разнообразие тем выше, чем ровнее значения численностей.

Среди мало употребляемых показателей находятся индексы Макинтоша, Бриллоуэна и параметр логнормального распределения.

Индекс Макинтоша

$$Im = \sqrt{\sum n_i^2},$$

где n - численность i -го вида в выборке, плохо соответствует требованиям относительно числа видов и весьма зависит от объема выборки.

Индекс Бриллоуэна

$$Ibr = (\log N! - \sum \log n_i!) / N,$$

где N - число особей в выборке, а n - численность i -го вида в выборке, не

просто сильно зависит от объема выборки. Он описывает известную совокупность, и к выборкам, имеющим большую долю неопределенности, как у беспозвоночных, неприменим. Параметрический индекс логнормального распределения, имеющего сомнительную применимость (раздел 7.1.2) не определим для данных с умеренным числом видов.

Мэгарран призывает употреблять Q-статистику - характеристику межквартильного наклона кривой кумулятивного обилия видов. Эта мера оценивает общий наклон кривой, игнорируя наиболее многочисленные виды. Проверим ее чувствительность относительно двух довольно разных кривых. Для этого используем (1) распределение видов в реальной выборке пчел из ассоциации со сверхдоминированием и (2) геометрический ряд - результат попытки аппроксимации с округлением чисел до единицы, с вероятностью соответствия около 50% (таблица 9).

Таблица 9

Сравнение результативности применения Q-статистики и других мер.

Реальная выборка				Симулированный геометрический ряд			
Меры разнообразия	Sc	S	N	n	S	Sc	Меры разнообразия
$I_{sh} = 0.612 \pm 0.041$	4 (R1)	4	1	1	4	4 (R1)	$I_{sh} = 0.612 \pm 0.041$
$V = 0.077$	7 ($\sum s_r$)	3	2	2	3	7 ($\sum s_r$)	$V = 0.077$
$I_s = 0.432 \pm 0.004$	9 (R2)	2	3	3	2	9 (R2)	$I_s = 0.432 \pm 0.004$
$\alpha = 3.91 \pm 0.329$	10	1	5	5	1	10	$\alpha = 3.91 \pm 0.329$
$Q = 6/\ln 3 = 5.461$	11	1	7	15	1	11	$Q = 6/\ln 3 = 5.461$
	12	1	52	44	1	12	

Sc - кумулятивное число видов, S - число видов с числом особей n; I_{sh} - индекс Шеннона, V - мера выравненности, I_s - мера концентрации Симпсона, α - индекс Вильямса; Q-статистика: $Q = (0.5s_{R1} + sr + 0.5s_{R2})/\ln(R2/R1)$, где s_{R1} - число видов в классе, на который приходится нижний квартиль, s_{R2} - число видов в классе, на который приходится верхний квартиль, R1 - нижний квартиль (четверть числа видов), R2 - верхний квартиль (три четверти числа видов), $\sum s_r$ - число видов между верхним и нижним квартилями.

Итак, Q-статистика не разделила двух разных распределений с существенно отличающимися величинами численности самых многочисленных видов (как и α -индекс). Увеличьте, сколь угодно, их разницу, в Q-статистике ничего не изменится. Таким образом, она годится только для сравнения очень выровненных выборок.

Индекс полидоминантности Симпсона

$$I_p = (\sum p_i^2)^{-1},$$

где p - доля i -го вида в выборке, обладает хорошими свойствами

относительно числа видов, но нечувствителен по отношению к популяционным изменениям малочисленных видов. В интерпретации Песенко, индекс показывает, "*какое число видов присутствует в гипотетической коллекции, где все виды равнообильны, если она имеет такое же разнообразие, как данная коллекция*". Полагаю, что такое объяснение сложно для восприятия. Но главное неудобство - неопределенный рост значений, что затрудняет и интерпретацию оценок, и перевод в безразмерную шкалу (разделы 3.2 и 7.4).

Наиболее популярны α -индекс Вильямса (Фишера) и индекс Шеннона. Индекс Вильямса является параметром логарифмического распределения (раздел 7.1.2), и один из его недостатков показан выше. Считается, что если выборка ему соответствует, то индекс как бы независим от объема выборки (Песенко, 1982). Однако значение индекса единственно при каждом данном числе особей и видов в выборке. Это означает, что при одном и том же соотношении численностей и при одном и том же числе видов, но разным числе особей в выборке, вы можете получить совершенно разные значения индекса. Следовательно, для хорошей сравнимости надо стремиться к стандартному объему выборки, что плохо совместимо с реальностью многих полевых энтомологических исследований. Смысл индекса трудно определим.

Таким, образом, остается единственный индекс, индекс - Шеннона (известный также как Шеннона - Уивера, или Шеннога - Винера), с хорошей дискриминантной способностью и умеренной зависимостью от размера выборки, сохраняющий одно значение при одном и том же соотношении численностей того же числа видов, при каких угодно числах особей в пробе. Существует возможность его перевода в безразмерную шкалу. По определению, *индекс измеряет разнообразие многовидового сообщества в среднем на одну особь* (по Песенко, 1982) - идея, которая усваивается без специальных знаний.

По мнению Фронтье (Frontier, 1985), индекс Шеннона придает слишком большое значение редким видам. Основываясь на той же кривой Фронтье, другие авторы (Rosenzweig, 2000) подчеркивают наибольший вес видов средних рангов. В самом деле, плечо кривой, относящееся к доминантам, почти зеркально по отношению к плечу редких видов. Мнение Фронтье основано на том, что значения численности редких видов плохо определены в выборках, но зато и количество этих видов фиксируется с также плохо и всегда вероятно, что их должно быть больше в выборке.

Попытки последних десятилетий изобрести иной индекс разнообразия пока не привели к появлению чего-то лучшего и достаточно понятного.

Чаще всего используется основное выражение индекса

$$Ish' = - \sum p_i * \log(p_i),$$

где p_i - доля i -го вида в выборке, что не совсем корректно, так указанная формула относится к данным о генеральной совокупности (то есть к данным с полным числом видов) Поэтому, чем меньше видов оказалось в выборке по сравнению действительностью, тем сильнее оценка смещена.

Индекс Шеннона для выборочных данных имеет более сложную форму:

$$Ish = [\log(N!/n_1!*n_2!*...n_s!)]/N,$$

где N - число особей в выборке, а n - численность i -го вида в выборке, что сдерживало его применение ранее, но, теперь, с использованием компьютеров, потребность в упрощении отпала. При вычислении обычно используется натуральный логарифм, реже десятичный, иногда применяют также логарифм по основанию 2. К сожалению, в публикациях, как правило, не упоминают, какое основание применено, что затрудняет понимание, особенно когда не указано и число видов. Переход от одних значений к другим прост. Чтобы перейти от значения, полученного с использованием десятичного логарифма, к форме с натуральным логарифмом, надо имеющееся значение умножить на $e=2.302585$. Индекс Шеннона имеет оценку дисперсии и стандартной ошибки, что допускает основные статистические процедуры.

Индексы доминирования подчеркивают преимущество доминантов. Индекс Бергера - Паркера представляет собой просто долю самого массового вида в выборке. Это очень важный показатель структуры ассоциации видов (разделы 7.1.2 и 7.1.3), но его разрешающая способность мала. Как показатель доминирования, индекс иногда ведет себя бессмысленно, например, при оценке ассоциаций пауков в различных хвойных лесах (Мазура, 2000) максимальное значение этого индекса совпало с максимумом индекса Шеннона и выровненности. Такое положение противоречит исходной посылке: усиление доминирования снижает выровненность и разнообразие; если разнообразие растет несмотря на усиление доминирования, то это связано с появлением дополнительных малочисленных видов, а значит снижением выровненности.

Мэгарран (1992) причислила к мерам доминирования производную индекса Макинтоша

$$Imm = (N-Im)/(N-\sqrt{N}),$$

(где Im - индекс Макинтоша, N - число особей в выборке), считая ее умеренно зависимой от объема выборки. Это противоречит оценке Песенко в целом и вряд ли соответствует действительности. Во всяком случае, мера плохо соответ-

тствует критериям (по Песенко, 1882), связанным с числом видов, так как прирост числа видов в выборке прогрессивно снижается относительно дополнительно собранных особей.

Мера концентрации Симпсона

$$Ip' = (\sum p_i^2),$$

где p_i - доля i -го вида в выборке, отвечает всем необходимым условиям. Нетрудно понять, как она работает: при возведении в квадрат чисел немногим меньше единицы, полученные значения меняются незначительно (например, $0.92 = 0.81$), зато малые доли дают прогрессивно уменьшающиеся величины ($0.12 = 0.01$). Само название этого индекса прекрасно отражает суть - это мера концентрации главного ресурса в распоряжении немногих видов.

Ее тоже часто применяют в форме, приемлемой для генеральной совокупности, хотя существует форма для использования выборочных данных:

$$Ip = \sum [n*(n-1)/N*(N-1)].$$

где N - число особей в выборке, а n - численность i -го вида в выборке.

Мера концентрации имеет оценку дисперсии и стандартной ошибки.

Индексы выравнивости показывают обобщенное соотношение численностей видов. Не останавливаясь на показателях, выведенных из индексов Бриллоуэна и Макинтоша, сравним меры, связанные с индексами, менее зависимые от объема выборки. Наиболее распространен индекс, выведенный из индекса Шеннона:

$$E = Ish/\ln(S),$$

где S - число видов.

По сравнению с исходным индексом, данная мера, несмотря на логарифмирование, имеет повышенную зависимость от числа видов. Это будет особенно отражаться на результатах из бедных местообитаний, или при работе с небольшими по числу видов таксонами. Здесь вполне вероятны выборки с таким числом видов, что добавление любого нового заметно отразится на результате.

Индекс, основанный на мере Симпсона, выглядит следующим образом (по Песенко, 1982):

$$V = (Ip - Ip_{min}) / (Ip_{max} - Ip_{min}).$$

Здесь

$$Ip_{max} = N*(N-1)/[N/S] \{S[N/S] - S + 2r\},$$

а r - остаток от деления N на S .

$$Ip_{min} = N*(N-1)/(N-S)2 + N - S.$$

Таким образом, можно остановиться на индексе разнообразия Шеннона, мере концентрации Симпсона и выравнинности на основе индекса полидоминантности Симпсона. Первые два индекса используются чаще других и при сравнительной оценке обычно признаются лучшими; для оценки различий результатов, полученных с их использованием, применим критерий Стьюдента. Выравнинность V применялась гораздо реже выравнинности на основе индекса Шеннона, вероятно из-за простоты последней.

В разделе 7.1.1 обсуждается проблема целостности выборок с точки зрения применимости их анализа в терминах экологии сообществ, в связи с межвидовыми взаимодействиями. Применяя индекс Шеннона как меру разнообразия (разнообразие многовидового сообщества в среднем на одну особь), можно игнорировать смешанный характер выборок. Больше того, было показано, что показатели разнообразия разных компонентов сообществ можно суммировать, например, показатели разнообразия из разных гильдий:

$$Ish(1+2) = Ish1 + Ish2.$$

Такое же сложение применимо для объединения показателей разнообразия ассоциаций видов одной и той же гильдии или таксона из разных местообитаний (Allan, 1975). Однако следует помнить, что последний вариант суммирования применим только в том случае, когда ассоциации не включают общие виды.

Применяя меру концентрации и выравнинности, нельзя пренебречь целостностью выборки, поскольку бессмысленно оценивать доминирование каких-то видов, которые не доминируют над частью видов, или чьи соотношения численностей не имеют связи, основанной на взаимодействии.

5.5.3. Неправильное применение индексов

По-видимому, неадекватное употребление индексов относительного видового разнообразия послужило главной причиной недостатка интереса к ним.

1. Самый распространенный способ сделать неправильный вывод или употребить индекс относительного видового разнообразия впустую - использовать его без параллельных сведений о поведении второго индекса - другого типа, или без данных о числе видов, близком к генеральной совокупности, или их равенстве. Например, по двум выборкам, то ли из разных местообитаний, то ли из одного места в разное время, получены меньшее и большее значения индекса Шеннона. Индекс мог возрасти благодаря: (1) увеличению числа видов, или выравниванию соотношений за счет (2) снижения численности сверхдоминанта, или (3) роста численности видов среднего ранга. Отсутствие или игнорирование дополнительных сведений лишает индекс информационного содержания.

2. Объединение тенденций, связанных с разными стадиями сукцессии, и

сопровождающими эти стадии разными группировками видов, каждая из которых проходит свой цикл формирования, используя разные микроклиматы.

3. Расчет индексов по объединенным выборкам разного содержания (подробнее об этом в разделе 7.1.1).

4. Расчет индексов по частям целостной выборки, разбитой на таксономической основе, например, по родам. Случайным образом в одной части оказываются, допустим, все доминанты, а в другой части - виды низкого ранга. В результате из ассоциации видов с явно выраженным доминированием получаются два вполне выровненных искусственных конгломерата. Призывы использовать таксоны для анализа сообществ связаны с попыткой избежать неправомерных объединений, но, это не означает, что можно проводить редукцию до бесконечности.

5. Использование индексов для сравнения разных природных зон и других мало сравнимых вещей, особенно с использованием мер доминирования или выравненности.

6. Сравнение местообитаний разных сукцессионных стадий, если целью является не изучение сукцессии, а мониторинг состояния экосистем.

7. Использование материалов, относящихся к фенологически разному времени, для мониторинга состояния или сукцессионных изменений, если это не измерение сезонных тенденций, не имеющих отношения к обсуждаемым оценкам.

5.5.4. Сезонность и мониторинг

Нередко в ходе сезона вегетации и активности холоднокровных животных, видовые ассоциации проходят процесс формирования, поскольку не все население биоценоза появляется одновременно (независимо от причин). Эти взаимодействия осуществляются, с одной стороны, на основе положения, сложившегося на предшествующем этапе (например, в предыдущий год). С другой стороны, все проходит в соответствии с текущими условиями (например, затяжная весна), по-разному отражающимися на разных видах, либо присущими им самим (например, дружность прорастания, или выхода из куколки). Поэтому начало сезона может давать неожиданные отклонения случайного характера по отношению к структуре ассоциаций видов, так как взаимодействия еще не проявляются.

Конец сезона связан с распадом взаимодействий, когда часть видов просто исчезает, а другие уже не могут заполнить гиперпространство ниш. Соответственно, использование индексов в это время года малоинформативно. Дополнительные осложнения могут возникать в отдельных таксонах, где к концу лета происходит существенная смена видового состава.

Как правило, в умеренной зоне наибольшее число видов активно в середи-

не сезона, и показатели разнообразия возрастают к середине года, и затем снижаются до периода распада ассоциаций. Не всегда это время совпадает с максимальной численностью, например у жуужелиц (Душеников, 1986).

В южной полосе Восточной Европы в годы с ранней теплой весной пик достигается в конце июня - начале июля, а в годы с поздней весной он приходится на середину июля. Подобная ситуация наблюдается у пчелиных (Hymenoptera: Apoidea), стрекоз (Odonata) и, по-видимому, жуужелиц (Coleoptera: Carabidae), дневных бабочек (Lepidoptera: Rhopalocera) и полужесткокрылых (Hemiptera). Соответственно, именно это время должно быть использовано для обследований в целях мониторинга биоразнообразия и оценки территорий для определения их места в системе экосети и просто ООПТ. С практической точки зрения основная сложность состоит в том, чтобы избежать периода дождей перед пиком, и в то же время, - провести обследования до наступления засухи середины лета. И то и другое сильно снижает эффективность полевых обследований, а также показательность данных о численности. У некоторых таксонов (стрекозы, бабочки, жуужелицы) период высокого разнообразия при благоприятных условиях продлевается до августа.

6. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СТРУКТУРУ БИОТЫ И ТОЛКОВАНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ МОНИТОРИНГА/ОЦЕНКИ

6.1. Видовое богатство, разнообразие и сукцессия

Одно из важнейших в экологии, понятие сукцессии - закономерного процесса заселения биотопа и исторического развития биогеоценоза в этом биотопе - было привнесено геоботаниками (Клементс и др.) и развито теоретиками общей экологии Одумом и Маргалевым. На их представления, вошедшие в учебники, пытаются опираться и зоологи. Очевидно, что адекватная интерпретация результатов оценки (в процессе мониторинга) биотопа невозможна без понимания закономерностей изменения основных мер биоразнообразия. Эти закономерности в основном известны именно по геоботаническим представлениям (Маргалева, Уиттэкера), описанным в известных книгах по экологии. Они, прежде всего, касаются *первичной сукцессии* - в случае наземных экосистем от первичного биотопа с зачатками почвы и первичных растительных ассоциаций (на песках, скалах или на месте выродившегося водоема) до зрелого леса в так называемой стадии климакса. Образование и накопление почвенного слоя - характерная черта такой сукцессии. При этом считается, что климакс - равновесная стадия в соотношении образования и разрушения органического вещества биогеоценоза, когда чистая продукция сообщества приближена или равна нулю. Это означает, что процесс накопления почвы прекращается, что особенно быст-

происходит в тропическом лесу. Общеизвестная закономерность такой сукцессии, выделенная Маргалефом - рост видového богатства и разнообразия и затем его некоторое снижение, возникающее в связи с наступлением климакса и стабилизация в этой стадии.

Совершенно очевидно, что закономерности, связанные с оборотом органического вещества, должны выглядеть иначе там, где трансформация растительности завершается на стадии травяных экосистем, а почва накапливается тысячелетиями (например, в степи). Хотя понятие климакса рассматривалось и в их отношении (примеры, приведенные Одумом, 1975), последнее обстоятельство осталось незамеченным. Можно предположить, что в условиях, где образование леса невозможно, сукцессия просто замирает в масштабах биотопа и реализуется только в динамике развития и замещения пятен растительных ассоциаций. В таком случае можно представить, что динамика видového богатства заключается в достаточно быстром его росте с продолжительным периодом стабильности, бесконечном в масштабах исторического времени. При этом не так уж важно, достигнут ли климакс.

Понятие климакса вряд ли применимо к сезонным "сукцессиям" фитоценоза: соотношение продукции и деструкции не имеет определяющего значения в экосистемах, далеких от замкнутости. Тем не менее, сезонный цикл развития сообщества содержит все ту же последовательность, отраженную в ранговых кривых: рост относительного видového разнообразия, максимум и снижение, не достигающее уровня начального разнообразия (Frontier, 1985).

Исследования динамики населения наземных беспозвоночных при первичной сукцессии приводят к довольно беспорядочным результатам. Валицкий (Waliczky, 1991) сравнивал население жуков на трех стадиях сукцессии в горах (Венгрия): (1) одна из начальных фаз с 50 % почвенным покрытием скальной породы и травяными ассоциациями, (2) переходная фаза с 95 % покрытием и травяными ассоциациями, (3) климаксовая фаза дубового редколесья. В гильдиях фитофагов и разрушителей мертвой древесины видовое разнообразие и богатство были выше на промежуточной стадии, зато хищников - в климаксовой. По другим материалам (также по доломитовой сукцессии), видовое разнообразие (и выравненность) также было максимально на средней стадии, но видовое богатство - на последней (Baldi & Adam, 1991), но в этом случае гильдии не выделялись.

Попробуем систематизировать данные разных исследований.

Объект исследования - Staphilinidae (Coleoptera) (часть гильдии хищников), климаксовая стадия - ельник, максимальное видовое богатство и разнообразие - на климаксовой стадии (Кузнецова, 1989); автор отмечает самостоятельность

комплексов жуков на разных стадиях сукцессии, снижающуюся к финалу.

Объект исследования - Staphilinidae (часть гильдии хищников), климаксная стадия - дубрава, максимальное видовое богатство - на второй - четвертой из восьми стадий (Тихомирова, 1979); автор отмечает самостоятельность комплексов жуков на разных стадиях сукцессии, сниженную относительно соседних стадий.

Объект исследования - Carabidae (часть гильдии хищников), климаксная стадия - сосняк, максимальное видовое богатство - на промежуточной стадии (В. Емец & Н. Емец, 1999); авторы отмечают снижение изменений видового состава к финалу.

Объект исследования - мезофауна в целом (смесь гильдий), конечная (пятая) изученная стадия - молодая дубрава, видовое богатство росло до третьей стадии, затем снизилось, и на пятой - возросло вновь (Рыбалов, 1976); автор отмечает специфичность видового состава на каждой стадии.

Таким образом, динамика видового богатства и, возможно, разнообразия вполне неопределенна, при этом население на каждой стадии специфично.

Совершенно другого рода материалы приводят Гордеева и Рыбалов (1982). Объект исследования - Oribatidae (Acarini) (часть гильдии детритофагов), конечная (пятая) изученная стадия - молодая дубрава, а видовой состав близок на всех стадиях, причем сходство последовательно увеличивалось. Видовое богатство постоянно возрастало, но различие четвертой и пятой стадий несущественно. Видовое разнообразие явно увеличивалось по третьей стадии, а на третьей - пятой различия были несущественными. Таким образом, схема "рост-стабилизация" проявляется на фоне малых различий видого состава.

Особое значение для понимания ситуации играет работа Еремина (1989), где рассмотрены стадии сразу трех серий сукцессии. Объект исследования - Carabidae. Автор и в этом случае отмечает специфичность комплексов каждой стадии, их некую близость в соседних стадиях и снижение видового разнообразия к поздним стадиям. Однако приведенные данные о динамике видового состава с параллельными указаниями значений индекса Шеннона позволяют увидеть иное. В пределах близких стадий (группы болотных, луговых, переходных к лесным и лесных ассоциаций) возможно, существует цикличная динамика: увеличение и затем снижение значений индекса. Циклы можно объяснить полными сменами состава жуков. Снижение индекса связано с переходом от наиболее богатых промежуточных стадий, сочетающих виды и травяных и с лесных биотопов, - к сугубо лесным сообществам с исключительно лесными видами. К концу сукцессионного ряда оно бывает связано со снижением выравниваемости, когда происходит уменьшение индекса Шеннона, несмотря на рост видового богатства, тогда как климакс связывают с уменьшением последнего.

Итак, вся эта совокупность данных напоминает, что не стоит выводить закономерность из мало сравнимых вещей! Об этом не стоило бы говорить, но это достаточно распространенная ошибка. В рамках сукцессии биогеоценоза лежат сменяющие друг друга сукцессии гильдий, в узком понимании этого термина. Именно в их пределах надо искать закономерности. Но первичная сукцессия, возможно, никогда не рассматривалась с точки зрения динамики гильдии, хотя это понятие вполне применимо и к растениям.

В перечисленных работах обычно сообщается о росте численности к более поздним стадиям. В этом нет ничего неожиданного, так как речь идет о беспозвоночных, которые связаны с почвой и подстилкой, становящимися все толще. В этом последствия, но не характеристика сукцессии. Вряд ли вообще есть смысл связывать со стадиями сукцессии численность, когда она определяется доступностью определенных ресурсов, чаще всего - пищевых.

Собственно говоря, уроки, которые можно извлечь из исследований первичной сукцессии для мониторинга биоразнообразия, следующие: несравнимость материалов наблюдения, относящихся к разным стадиям сукцессии, если такая задача не ставится специально; последовательное возрастание видового богатства и видового разнообразия сменяется стадией плато, если среда гильдии существенно не меняется.

Известны три основные идеи, применяемые для объяснения механизма сукцессии сообществ.

- 1) Сукцессию определяет подготовка ресурса популяциями и комплексами одних видов для других. Несомненно, вариант реализуется, если вспомнить, что все начинается с зачатков почвы, где могут жить отдельные небольшие растения, а кончается лесом или степью с ее толстым черноземом. В пользу такого механизма говорят многочисленные исследования последовательной смены состава группировок видов, заселяющих трупы животных (Schoenly & Raid, 1987).
- 2) Одни виды вытесняются другими в результате конкурентных взаимодействий. Вариант хорошо известен, например, по порядку заселения наносов или нарушенной почвы: сначала первопоселенцы, плохо переносящие плотную дерновину или выделения, накапливающиеся в почве представителями популяции своего или иного вида.
- 3) Сукцессия, не определяемая взаимодействиями видов. Это - следование за изменениями среды в отсутствие специального механизма сукцессии: например, изменились условия влажности, выйдя более чем за рамки преферендума группы жужелиц, - происходит почти полная смена их комплекса. Короткая дискуссия насчет этой схемы привела

лишь к выводу о возможности действия этих факторов одновременно, а также зависимости от типа сукцессии (Walker & Chapin, 1987), а также утверждению (Connell et al., 1987), что существующий уровень знаний недостаточен для общей теории сукцессии.

Тем не менее, к детерминистской схеме следует добавить еще один фактор.

- 4) Сукцессия определяется случайными событиями, например, порядком заселения или сочетаниями видов при заселении. Это доказывают лабораторные опыты с водорослями и простейшими (Robinson & Dickerson, 1987), порядок заселения достоверно влиял на структуру сообщества и скорость его формирования. Разумеется, судьба сообщества здесь не может быть объяснена без конкуренции, но важен факт стохастической компоненты. При этом видовое богатство сначала возрастало, а затем выходило на плато во всех вариантах, что подтверждает один из упомянутых уроков. Одновременно, это аргумент в пользу того, что недостаточно слежения за видовым составом и численностью членов сообщества, необходим также учет относительного видового разнообразия.

Вторичная сукцессия происходит в природе на фоне сложившихся почв (или основного субстрата в водных экосистемах) и связана с историческими изменениями ландшафта. Обычно мы сталкиваемся с **восстановительной сукцессией**, чаще всего после антропогенного воздействия или его последствий, либо после природных явлений катастрофического характера. В таких случаях местообитания вновь заселяются или изменяют свой облик, пополняя видовой состав благодаря иммиграциям, сохранившемуся семенному запасу и так далее. Иногда эти перестройки незначительны или быстры, иногда - занимают многие годы и проходят различные стадии. Как это происходит?

Лучше всего вторичную сукцессию иллюстрирует опыт, поставленный в Англии (Southwood et al., 1979; Brown & Hyman, 1986). После вспашки достаточно долго использовавшихся полей и обработки гербицидами (чтобы удалить сохраняющиеся в поле однолетние сорняки) началось заново формирование растительных ассоциаций, прослеженное за 15 лет от луга до начала образования леса, и соответствующих комплексов насекомых. Это была обычная для местности сукцессия с известными стадиями, поэтому для сравнения в качестве поздней стадии изучали лес 65-летнего возраста.

В целом, видовое богатство и разнообразие (оцененное H' -индексом Фишера-Вильямса) растений и некоторых групп насекомых, взятых вместе, а также отдельно долгоносики (Coleoptera: Curculionidae), возрастало (стадия 1) по 5-й год включительно (пик - стадия 2), затем снижалось (стадия 3) и держалось на близ-

ком уровне ряд лет (стадия 4). Затем оно ненадолго несколько увеличилось, по-видимому, при появлении на лугу древесно-кустарниковой растительности (стадия 5), и далее вновь снизилось до уровня стадии 4, колеблясь (стадия 6) близ этого уровня. Этот уровень сохранился и на стадии леса, то есть на фоне почти полной смены растительности. Индекс доминирования (Бергера-Паркера) претерпевал зеркально обратные изменения, по крайней мере, очевидные на стадиях 1-4.

Отметим, что в такие схемы вполне может укладываться то, что происходит при первичных сукцессиях, но вполне ясно, что последовательные непосредственные наблюдения последних практически невозможны.

Авторы сделали естественный вывод, что видовое разнообразие насекомых следовало за видовым разнообразием растений. Так ли это? Насколько постоянны выявленные ими закономерности? На этот вопрос можно ответить многолетними многочисленными наблюдениями, чего практически трудно достичь. Но можно получить и более или менее доказательное объяснение (оно всегда недостаточно надежно несмотря на количество подтверждающих деталей) этих схем, укладываемая в общую логику.

6.2. О феноменологии сукцессионных изменений

Изменения населения местообитания в ходе сукцессии выражаются в изменениях видового состава и соотношений численности видов. Очевидно, что этот процесс происходит на фоне действия различных факторов. Обычно это выявляется, когда сравнивают местообитания различного размера, в разных климатических условиях, с различной сложностью рельефа и других характеристик, формирующих среду обитания.. Но в целом, всегда происходит главное - формирование структуры гильдий (животных) и формаций (растений), на основе которых складываются пищевые цепи и функциональные экологические системы. Современная экология сообществ исходит главным образом из того, что в основе их организации лежат конкурентные взаимодействия.

Существует замечательная повторяющаяся возможность проследить хотя бы часть сукцессии на поле многолетней полевой культуры. Это было сделано на примере *Apoidea* (Andreev et al., 1993), то есть при особых условиях.

1. Пчелиные составляют гильдию, другими представителями которой легко можно пренебречь, а возможности закладки их гнезд были практически не ограничены.

2. Их сукцессия на поле происходит практически без сукцессии растений, и поэтому перестройки структуры фауны не осложняются дрейфом трофических ресурсов.

3. Обитатели подразделяются на три группы:

- (а) виды-резиденты, чей период лёта значительно совпадает со временем цветения культуры, а популяции могут накапливаться на поле;
- (б) виды-колонисты, которые заселяются каждый раз заново, но участвуют в конкуренции;
- (в) виды-фуражеры, они не могут гнездиться на поле, но используют его ресурсы, участвуя в конкуренции (шмели *Vombus* spp.).

4. После достижения определенной плотности популяций, пчелиные существуют за счет ограниченных во времени трофических ресурсов. Эти ресурсы неисчерпаемы в том смысле, что появляются все новые цветки, а пыльцевая продукция, которая лимитирует воспроизводство пчелиных, независима от их численности (полное использование ресурсов, связанное с полным опылением, только сокращает до некоторой степени сроки цветения отдельных растений).

Эта характеристики параллельно формируют модельную ситуацию.

- 1. Наложение распределений численности видов, использующих единственный лимитирующий ресурс по-разному, практически отсутствует.
- 2. Пищевая специализация не высвобождает особую трофическую нишу какому-либо виду, что маскировало бы структуру доминирования.
- 3. Состав гильдии не только соответствует всем основным группам членов любого сообщества, но и легко на них делится.
- 4. Потребление не приводит к маскировке механизмов конкуренции из-за деструкции лимитирующего ресурса; поэтому вполне модельная ситуация соответствует картине биоценоза, где исчерпание ресурса одних видов не меняет среды для большинства других.

Результат исследования оказался тем же, что в английском опыте. Число видов на поле и значения индекса разнообразия (Шеннона) сначала возрастали и достигали пика, затем снижались, соответствуя стадиям 1-3, а мера концентрации (Симпсона) вела себя обратным образом. Заметим, что индекс выравненности (основанный на мере концентрации) чуть заметно снизился от первого года ко второму, несмотря на рост разнообразия и явно снижался от второго к третьему. Одум (1975) констатировал неясность поведения этой стороны разнообразия (см. раздел 7.4).

Разумеется, дальнейшее наблюдать было невозможно из-за распадки стареющих травостоев, но очевидно, что характер динамики относительного видового разнообразия сохранился, хотя сукцессии растений не было! И это означает, что эта динамика складывается самостоятельно, а не следует за разнообразием растительности.

Существенно, что она определялась взаимодействиями, которые привели сначала к определенности соотношений численности видов, потом к увеличению числа субдоминантов, затем к снижению этого числа и сверхдоминированию (Andreev et al., 1993; Andreev & Smirnov, 1997). Сверхдоминирование привело к сокращению видового состава на поле. Конечный этап также ознаменовался сокращением взаимообмена между популяциями поля и окружающих полуприродных стадий, вследствие переполнения гиперпространства ниш антофилов по лимитирующему фактору пищевых ресурсов, что согласуется с общими представлениями, включая влияние размерности потребителей (Andreev, 2002).

Связь разнообразия растений и насекомых (в данном случае), или разнообразия смежных трофических уровней, несомненна по многим причинам, но это - другая тема.

Исследование заселения жужелицами карьерных отвалов показало (Vogel & Dunger, 1991), что пик видового разнообразия обычно достигается через 3-4 года после начала рекультивации. Паттерн вновь тот же.

Это паттерн динамики видового разнообразия гильдии, определяемый межвидовыми взаимодействиями.

6.3. Дигрессия

Уменьшение видового богатства и видового разнообразия при мощном или длительном давлении на экосистему много раз описано в научной литературе, хотя чаще всего вне терминов экологии сообществ. Здесь нет смысла цитировать многочисленные работы о влиянии на дикую флору и фауну пестицидов, промышленного загрязнения, или сильной эфтрофикации водоема. Изменения в ходе деградации получили наименование дигрессии, что подчеркивает стадийность процесса.

Эта стадийность бывает хорошо видна при исследовании растительных формаций. Вот, например, основной ряд пастбищной дигрессии в Молдове (по Шабановой - Sabanova, 1999), характеризующейся снижением видового богатства. Типчаково-ковыльно-разнотравные степи - 70-90 видов высших растений/100 м², вторичные типчаково-разнотравные сообщества - 35-50 видов/100 м², бородачевые сообщества - 25-30 видов, мятликово-разнотравные и бурьянистые травостой - 10-15, сильно засоренные ассоциации со слабым травяным покрытием смывой почвы - 5-6 видов.

Гораздо сложнее структурировать деградацию гильдии насекомых, хотя стадии, видимо, существуют. Здесь следует остановиться на особой стадии, отчетливо выделяющейся в ряде случаев. Розенцвейг (Rosenzweig, 2000) утверж-

дает, что биоразнообразие достигает пика при "промежуточной" нарушенности, приводя ряд ссылок, преимущественно на работы, касающиеся водных экосистем. Блинов (1987) обнаружил, что на некоем фоне промышленного загрязнения елового и березового леса, по сравнению с контрольными участками, было выявлено больше видов муравьев, выше были показатели разнообразия и выравненности. Он объясняет это "ослаблением конкурентоспособности" и снижением численности фоновых видов, что допускает вселение дополнительных видов. Шляхтенко (1990) сообщает о том, что после снятия пастбищной нагрузки на суходольном лугу в заповеднике заметно снизилось число видов жужелиц (ушли обитатели открытых пространств) и разнообразие, повысилось доминирование, выявился сверхдоминант. Но при этом в три раза снизилась численность! Это означает, что при возврате от дигрессии уменьшилось не только разнообразие условий (число измерений гиперпространства), но и трофическая емкость среды для хищников. Проведенные в Австралии исследования (Abensperg-Trawn et al., 1996) влияния выпаса на членистоногих показали, что максимальное видовое разнообразие термитов и обилие мегаломорфных пауков, муравьев, изопод и некоторых других групп было при "промежуточной" нарушенности.

Итак, первый этап дигрессии, назовем его стадией релаксации, обеспечивает максимальное разнообразие, в подчас и численность, за счет увеличения гиперпространства, вероятно на многих трофических уровнях (что и вызывает не только рост разнообразия, но иногда и численности - при улучшениях на предыдущем трофическом уровне).

По-видимому, дальнейшее является собственно этапом деградации. Принципиально она делится на три основные стадии. В разделе 3.7. упоминается, что с точки зрения видового состава признаком первой из них является сокращение форм с разного рода специализацией. Не случайно значительная часть видов растений, находящихся под угрозой исчезновения, относится к эфемерам, среди насекомых - к таксонам со сложным жизненным циклом или узким трофическим диапазоном. Но это - следствие деградации типичных мест обитания в ареале. В разделе 3.7. приведены примеры локального исчезновения специализированных форм в такой ситуации. Видовое разнообразие сокращается более или менее за счет сокращения видового богатства, но выравненность существенно не меняется.

Второй стадией, вероятно, следует считать ситуацию, когда резко преобладают и даже увеличивают численность виды, чьи ниши остаются на фоне исчезновения или сокращения ниш многих других видов, в том числе частично использовавших то же гиперпространство. Хорошо известный пример - сады с интенсивными обработками пестицидами. Обычно из чешуекрылых в них остаются

ся почти исключительно листовертки и минирующие моли. Эта стадия характеризуется небольшим разнообразием и сверхдоминированием.

На последней стадии деградации обычно остаются только широкие генералисты, остающиеся виды, как правило, используют местообитание в течение сезона активности временно. Видовое богатство низкое, разнообразие невелико, и увеличена стандартная ошибка его оценки. Эта стадия часто характеризуется высокой выравненностью.

Разумеется, в каждой стадии можно выделить этапы, и все они необязательно параллельны для разных животных и растений.

6.4. Разнообразие растения и насекомых: зависимость уровней

Распространенный, даже среди специалистов по охране природы, взгляд заключается в том, что оценка местообитания по состоянию растительности и ее богатству обеспечивает адекватную оценку в том, что касается насекомых. Но есть и абсолютно противоположное мнение: экологическая специфика многих насекомых такова, что к ним неприменимы традиционные стратегии охраны птиц, млекопитающих и (даже! - прим. автора) дневных бабочек (Reavey & Fry, 1991). Отмечалось (Crossley, 1994), что для оценки местности, которую предлагается взять под охрану, обычно используются лишь ботанические данные, и лишь в последнее время стали использовать и сведения по авифауне. Именно так, как правило, действовали и действуют при создании большинства охраняемых природных территорий в Молдове, России, на Украине и др., если эти резерваты не создаются специально для других целей. Основное дополнение - особое отношение к крупным млекопитающим; это резонно, так как в восточной части Панъевропейского пространства гораздо больше таких видов, требующих охраны, однако присутствие вполне обычных охотничьих видов (например, европейского оленя) традиционно служит более серьезным аргументом, чем обитание редких видов беспозвоночных.

Спектр данных о зависимости растения/беспозвоночные достаточно разнообразен. Напомним о точке зрения Брауна и соавторов (1986). Видовое разнообразие (и обычно выравненность) параллельных выборок пчелиных прилегающих полуприродных станций было стабильно выше, чем у населения люцерновых полей на сравнимой стадии заселения (Andreev et al., 1993), причем площадь полей была существенно больше.

Установлена (Wright et al., 1994) положительная корреляция между богатством речных беспозвоночных на уровне подсемейств и семейств, с одной стороны, и видовым богатством макрофитов - с другой. Заянчкаускас и др. (1987)

сообщают, что чем разнообразнее растительность, тем богаче видовой состав паразитических перепончатокрылых (у которых есть специализация по дополнительному питанию, видимо, на уровне семейств).

По некоторым данным, состав и разнообразие клопов (Hemiptera) в садах Венгрии зависят от разнообразия растений в нижнем ярусе (Racz, 1986). Но исследование в Германии показало, что разнообразие клопов максимально в сухих злаковниках на бедных почвах (Bernhardt, 1990), то есть в местах, весьма бедных видами растений.

Сообщалось (Osborn et al., 1999), что разнообразие растительности связано с разнообразием бабочек (Lepidoptera в целом), но не муравьев (Hymenoptera: Formicoidea). Однако такая зависимость может быть вторичной: количество видов бабочек и прямокрылых (Orthoptera) положительно коррелировало с богатством растений, но одновременно - и с площадью участков, причем видовое богатство прямокрылых зависело от присутствия на участке разных стадий сукцессии кустарникового покрова (Demarmens, 1990). Больше того, есть данные, что число видов саранчовых выше на участках с низким разнообразием растений, за счет присутствия здесь ксерофильных видов (Szonyi & Kincsek, 1986).

Исследование территориальных группировок цикадок не выявило связи видового богатства, разнообразия и выравненности с разнообразием и биомассой и растений (Novotny, 1990); судя по приведенным данным, различия в видовом богатстве можно отнести в некоей степени за счет зависимости "площадь-виды".

Внешне парадоксальные данные были получены при исследовании тлей (Homoptera: Aphidoidea) травянистого яруса в садах. Серия сборов в садах, соседствующих с природными местообитаниями в лесистом районе, дала меньше видов, чем из садов агроландшафта, где состав растений был ограничен практически одними сорняками; однако здесь есть простое объяснение: преобладали тли-полифаги (Андреев, 1982), связанные с различными культурами. В то же время, не подлежит сомнению, что в группах беспозвоночных, таких как тли, специализированные в питании по отношению к определенным таксонам растений, видовое богатство не может не зависеть от богатства растений: нет подходящего субстрата - нет вида, питающегося только на нем.

Зависимость разнообразия растений - разнообразие питающихся на них животных может проявляться в трех ипостасях: (а) на уровне отдельного растения, (b) на уровне местообитания и (с) на уровне ландшафта.

Конечно, эта зависимость может существовать также на уровне региона (страны) и биогеографических единиц разного уровня. Она выявляется для таксонов высокого ранга - тлей, стрекоз (Odonata) и дневных бабочек (Lepidoptera: Rhopalocera), при этом у тлей и стрекоз с увеличением богатства растительнос-

ти происходит отставание видового богатства, а у бабочек - выравнивание (Gaston, 1992). Отметим, что тли - таксон фитофагов с наиболее высокой пищевой специализацией среди насекомых, стрекозы - хищники, использующие растения для откладывания яиц и в качестве укрытия, зато бабочки - фитофаги с умеренной пищевой специализацией. Все это подчеркивает сложность и неоднозначность корреляций такого рода. Особо высокое богатство растений может сдерживать видообразование и у трофических специалистов (Kouki et al., 1994) как тли и у генералистов (Roubik, 1990) как пчелиные (Apoidea).

Но это уже вопрос зоогеографии и географической эволюции таксонов высокого ранга. Тематика этой работы (оценка для охраны и мониторинга) всегда связана с местообитанием.

На уровне отдельного растения связь разнообразие - разнообразие отражена в соотношении числа видов, приуроченных к виду растения, с занимаемой им площадью. Конечно, это вопрос коэволюции, но это и вопрос, как много видов может обеспечить одно растение в местообитании. Оценка этой зависимости у листовых минеров древесных пород, сделанная в хорошо изученной Великобритании (Claridge & Wilson, 1982), продемонстрировала ее статистическую достоверность. Есть данные и об аналогичном влиянии архитектуры кормового растения (Hawkins, Askew & Shaw, 1990), работа касалась насекомых-фитофагов Британии. В общем, зависимость видового богатства насекомых от структурного разнообразия вида растения отмечалась и ранее (Southwood, 1986). Это особое приложение зависимости "площадь - виды" помещено именно здесь, так как зависимость проявляется не в динамике от местообитания к местообитанию, а внутри каждого местообитания.

Мне кажется, что формально разделить обсуждаемую зависимость по уровням местообитания и ландшафта нелегко, так как популяции из разных местообитаний взаимодействуют в ландшафте. Иногда это происходит необходимым образом, как у двудомных тлей, часть жизненного цикла проводящих на деревьях и кустарниках, а другую часть - на травах. Чаще это происходит вероятностным образом, формируя локальные вымирания и обоснования популяций, как это предполагают результаты изучения динамики населения жужелиц (Voeg, 1985, 1990). Наконец, это взаимодействие проявляется в пространственных волнах динамики численности (Taylor & Taylor, 1979).

Например, были выявлены значимые зависимости числа видов пчелиных от разнообразия, а также числа видов растений на уровне ландшафта (Banaszak, 1984). Позже этот результат был подтвержден (Pavlikowski, 1989). Интересно, что в данном случае речь идет о крупном таксоне генералистов, среди которых мало видов, специализированных по настоящему к питанию только на опреде-

ленных растениях. Зависимость поддерживается не только питанием, но и возможностью гнездования в полых стеблях, предоставляемой только некоторыми растениями, и т.д.

Достаточно хорошо известно, что богатство и разнообразие птиц обеспечивается архитектурой местообитания, также в значительной степени формируемой разными видами и ярусами растений (например, Zubcov, 2001). Подобную связь структурного разнообразия отмечали и у насекомых, например, разнообразие стрекоз в определенной степени зависит от водной растительности, формирующей структуру местообитания (Lenz, 1991).

Таким образом, зависимость "разнообразие растений - разнообразие животных" опосредуется рядом факторов, маскирующих, имитирующих и усиливающих ее. Существуют таксоны животных, безразличных к видовому богатству и разнообразию растений, или очень или очень зависимых от него. (Зависимости видового разнообразия в связи с характером размещения растений и пространственным распределением животных - особая тема.) Другая сторона вопроса о связи видового богатства растений и их потребителей - пересечение (наложение) двух статистических процессов противоположной направленности, упрощенно показанное на рисунок 1.

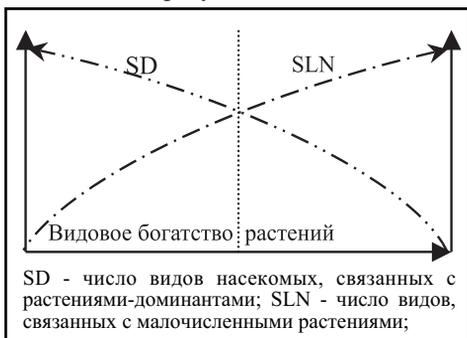


Рис. 1. Схема зависимости числа видов насекомых (ось ординат) от числа видов растений.

Допустим, что добавление новых видов растений дает появление новых видов фитофагов (процесс А), и тогда одновременно сокращает в этом месте среднюю площадь, занятую видом растения. Чем разнообразнее видовой состав растений, тем меньше степень доминирования, прежде всего - площадь, занятая доминантами высокого ранга.

Чем больше в местообитании площадь, занятая некой популяцией растения, тем больше вероятность, что это место заселится видами, использующими данный вид растения (процесс В). Соответственно повышение видового разнообразия и богатства растений препятствует этой тенденции.

Обе эти зависимости аналогичны связям типа "площадь - виды", и если они имеют одинаковую силу, то соотношение кривых будет примерно как на рисунке. Можно предположить, что в лесной и травянистой ассоциациях эти соотношения будут разными, так как с древесными видами связано гораздо больше

консументов; соответственно, кривая "SD" будет круче, чем кривая "SLN", и линия максимума сместится вправо.

Это означает, что привычный подход (описание разнообразия растений адекватно описанию разнообразию сообщества), описанный в начале раздела, не является обоснованным.

Обращаясь все же к биогеографическому уровню, заметим, что высокое богатство растений и степень эндемизма не всегда порождает высокое богатство насекомых, как было показано для Капской флористической области (Giliomee, 1996).

Кроме этого, необходимо отметить, что насекомые также оказывают влияние на разнообразие растений. Хотя измеримое влияние на плотность популяций растений насекомые оказывают по материалам приблизительно половины работ, однако в специальных опытах по химическому исключению фитофагов из сообществ почти всегда обнаруживается значимый эффект на популяционные характеристики растения (Crawley, 1989). Соответственно, существует воздействие фитофагов на структуру сообщества растений в процессе сукцессии, причем оно бывает весьма различным, как показано в сравнительном опыте проведенном в Старом и Новом свете (Brown, 1988; Brown, Jepsen & Gibson, 1988; Hendrix S, Brown & Gange, 1988).

Зависимость "растения - животные" (продуцент - консумент) не является единственной в терминах уровней потребления, любая другая пара (консумент i -го порядка - консумент порядка $i+1$), возможно, повторит те же зависимости.

6.5. Фракталы реальные и виртуальные

Широко известно правило Хатчинсона - некое соотношение размеров тела или его части, с помощью которой добывается пища, у видов, сосуществующих на одних ресурсах. Такое соотношение должно помогать разделению ресурсов во избежание полного вытеснения одного вида другим, и складывается в процессе эволюции. В частности, существует много работ по беспозвоночным, показывающих такое разделение, происходящее по одному критическому измерению ниши. Но оно может достигаться в n -мерном пространстве ниши только за счет размерных морфологических показателей. Так или иначе, такое разделение ниш определяется в процессе эволюции и может рассматриваться просто как данность в рамках поставленных здесь задач. В каждой данной местности фауна и флора формируются из видов, уже приспособленных к формированию структуры ассоциаций.

Но есть и вторая сторона вопроса. Было показано (Morse et al., 1985), что размерные характеристики частей растений подчиняются закономерностям

фракталов - геометрических и статистических объектов, имеющих нецелевую размерность; с этими характеристиками связано распределение численности членистоногих различных размерных групп. Фронтье (Frontier, 1987) обратил внимание на возможность учитывать фракталы при анализе распределений организмов в пространстве по размерам и потребляемой энергии. Распределение потребления пищи видами муравьев с разными размерами зависит от распределения по обилию семян разных размеров и других частиц пищи; соответственно, это распределение влияет на численность видов (по обзору Длусского, 1981). Размеры частиц пищи не зависят от потребляющих их муравьев, но их распределение по обилию влияет на численность муравьев. Понятно, что фрактальная структура местообитания будет также влиять на распределение видов по обилию. Но в какой мере?

Бохач и Ружичка (Bohac & Ruzicka, 1990) изучали состав размерных группировок стафилинид (Coleoptera: Staphilinidae) в выборках, и выделили 5 размерных групп. Проверим соответствие этих размерных классов распределению геометрических серий: удалив крайнюю группу с неизвестным пределом. В качестве точек расчета выберем верхние пределы, ограничивающие доступность поверхностей, входных отверстий и крупных жертв этих хищных жуков: таблица 10.

Таблица 10.

Соответствие размерных групп (мм) стафилинид распределению геометрических серий.

Наблюдаемые верхние пределы	3.0	4.5	7.0	11.0
Смоделированные значения	3.0	4.6	7.0	10.5

Совершенно очевидно, что наблюдается полное соответствие реальных и расчетных значений. Трудно ожидать, что такое распределение случайно. Можно полагать, что оно связано с геометрическими свойствами среды, которые не зависят от этих насекомых.

Исследуя размерные классы птиц в связи с обсуждением моделей конкуренции, описывающих соотношение видов-генералистов и специалистов, Фретвелл (Fretwell, 1978) показал, что бедные ресурсами регионы имеют тенденцию иметь особей птиц с экстремальными размерами, а в богатых регионах размерные классы более близки. Если принять, что ресурсы среды в основном не дискретны (общепринятая точка зрения) и если правило, выделенное Фретвеллом, универсально, то в связи с ним можно ожидать, что соответствие фракталам будет проявляться лучше там, где условия среды позволяют жить многим видам. (Иначе незаполненные фрактальные зависимости не дают увидеть закономерность в разрозненных событиях.)

При исследовании размерных классов членистоногих в травяных сообществах оказалось (Siemann et al., 1999), что число видов (S_i) в группе связано с числом особей (I) степенной зависимостью $S_i = I^a$. В этом нет ничего необычного, кроме того, что значения " a " оказались примерно одинаковы во всех размерных классах. ($a = const. = 0.5$). В любом сообществе число видов связано с числом особей зависимостью такого типа с неким коэффициентом " a ". Разделение видов, принадлежащих к разным ассоциациям и гильдиям сообщества, на размерные классы случайным образом перераспределяет виды и их численности. Иное перераспределение маловероятно. В таком случае нет оснований ожидать, что все " a " будут одинаковы. Следовательно, появление константы предполагает, что распределение видов по классам связано со свойствами среды. Так как виды сообщества подвержены влиянию разнообразных факторов, для них единственная общая характеристика среды - ее размерные характеристики. Именно они определили появление константы для видов разных размерных классов, хотя на редукционистской основе доказать это вряд ли возможно.

К сожалению, исследований фрактальных зависимостей очень мало, хотя некоторые достаточно привычные вещи могут их иллюстрировать. Так, достаточно много исследований (Ranta & Vepsäläinen, 1981, и др.) посвящено частичному разделению трофических ниш шмелей, на основании глубины венчиков цветков (величины, которые не зависят от шмелей) и морфологических типов, определяющих длину хоботка. У пчелиных разных таксономических групп с различными характерными параметрами тела вообще существуют явные запреты и предпочтения и по отношению к цветкам различной формы и размера, так или иначе отраженные в литературе (например, Монсевичус, 1989).

Фронте предлагал использовать это понятие и в экологических исследованиях, рассматривающих абстрактное пространство. Простейшим таким приложением может быть хорошо известный пример энергетических запретов потребителей по отношению к пище: крупные облигатные хищники не существуют там, где нет или мало крупных жертв.

Однако вопрос разделения ресурсов шире, так как конкуренция может осуществляться в трех различных качествах. Обычно рассматривают прямую и косвенную конкуренция. Первый тип - силовое вытеснение встречается достаточно редко. Второй тип связан с преимущественным потреблением ресурса за счет лучше приспособления к его использованию, в этом случае "жизненное пространство" проигравшего сжимается без столкновений, просто неуспех, например в добывании пищи, случается все чаще, и постепенно становится настолько частым, что уже не совместим с существованием вида в данном месте. Но есть и третий вариант.

Критика логнормального распределения содержит аргументацию (Harvey & Godfray 1987) того, что слишком мала вероятность соответствия распределения энергетических потребностей у различных видов распределению их обилий. Андреев и Смирнов (Andreev & Smirnov, 1997) отмечали, что это касается не только канонической логнормальной модели, но и любой иной, описывающей обилия. Тем не менее, почти всегда виды распределены в ассоциациях и гильдиях регулярным образом. Следовательно, должны существовать альтернативные механизмы формирования структуры гильдии, не детерминированные непосредственно уровнями потребления ресурсов. Выявление таких механизмов позволяет преодолеть следующий парадокс: ниши насекомых многомерны и хорошо дифференцированы (разнообразии внешних факторов вместе с основными морфофизиологическими альтернативами), явная конкуренция у них относительно редка, но все законы экологии, основанные на принципе конкуренции, соблюдаются (Lawton & Strong 1981).

Обнаружение избирательной агрегации (Андреев, 1991) означало, что гнопары тлей каким-то образом оценивают размер группы, в которую они попадают. Хорошо известно, что некоторые хищные насекомые, чьи личинки не очень подвижны, оценивают численность жертв, прежде чем отложить яйца. Богатырев (1987) обнаружил, что шмели (Apidae: *Bombus*) оценивают численность особей своего и другого вида при фуражировке; взаимное ориентирование на участке фуражировки у шмелей также известно (Богатырев, 1986). Поэтому было сделано предположение, что у пчелиных в основе такого альтернативного механизма лежит визуальная оценка численности потенциальных конкурентов. Следует заметить, что для "подсчетов" конкурентов и структурирования гильдии, по-видимому, не требуется различения видов конкурентов, а достаточно некоего "счетчика", фиксирующего встречи представителей своего вида и всех других видов. Поэтому число различаемых видов не имеет значения.

Предположение о структурировании гильдии на основе коммуникации (а точнее, получения и передачи информации) для мирмекологов выглядит банальным. В отношении пчелиных оно потребовало доказательств (Andreev, 1997). Структурирование гильдии таким образом (не важно, с помощью визуальных контактов, запахов, или оценки изменения качества пищи - см. раздел 3.6.), но не путем прямой или косвенной ресурсной конкуренции, было названо информационной конкуренцией. Однако, суть в том, что она предполагает наличие порогов восприятия. Например, при существовании визуального механизма можно прогнозировать "эффект слона и зайца", которые должны игнорировать друг друга в обычной жизни, хотя оба используют в пищу траву. Иными словами, существование порогов восприятия имело бы следствия в структурировании гильдии в случае, когда есть значительно различающиеся размерные классы особей (видов).

Эти следствия структурирования формируют суперпозицию (наложение) разных, иногда разнотипных распределений видов на ранговой шкале видового разнообразия. Рассечение выборки в соответствии с размерными классами не является случайным только в том смысле и в том случае, если классам соответствуют распределения, находящиеся в суперпозиции. Другими словами, если разделение по классам не обосновано неким правилом, то в его результате выборка окажется разделенной случайным образом. Поэтому соответствие полученных наборов цифр испытывавшейся модели будет изменяться в лучшую или худшую сторону случайным образом, либо скорее в сторону ухудшения, если мы разрушаем организованный набор цифр из распределения исходной выборки. Проверка последствий такого рассечения выборок (Andreev, 1997) дала явную асимметрию результатов! - резко увеличилось соответствие фактических данных и тестируемой модели геометрических серий.

В контексте оценок биоразнообразия все вышеизложенное имеет два следствия:

- a) неправомерно рассматривать в единой выборке игнорирующих друг друга видов;
- b) воспринимаемые животными диапазоны размерности имеют смысл фракталов, в данном случае - виртуальных фракталов.

Обязательна ли конкуренция на информационном уровне для проявления таких фракталов? Вероятно, нет. Больше того, две части гильдии (в расширительном понимании этого термина) могут быть организованы на основе разных механизмов.

7.СИСТЕМА ОЦЕНКИ РАЗНООБРАЗИЯ

7.1. Модели видового разнообразия, применимость и смысл

7.1.1. Что мы анализируем? - Проблема целостности материалов.

Экологические объяснения основных, и может быть большинства моделей, исходят из теории конкуренции, которая сейчас является центральной в представлениях об экологии сообществ. Смысл их состоит в том, чтобы описать последовательность цифр, отражающих соотношение численностей разных видов, и дать теоретическое объяснение этой последовательности. Без объяснения моделирование смысла не имеет. А все существующие объяснения (если есть) касаются раздела гиперпространства ниши (размещения в нем). Вопрос в том, что они описывают. Есть следующие основные варианты предмета описания:

- 1.1. представители таксона в биотопе; 2.1. таксон в биоценозе;
- 1.2. гильдия или ее часть в биотопе; 2.2. гильдия или ее часть в биоценозе;
- 1.3. совокупность таксонов в биотопе. 2.3. совокупность таксонов в ценозе.

Следует отметить, что обычно работают с систематической группой. Таксон, в том числе высокого ранга, несет определенный экологический смысл - это хорошо известное положение. В то же время, таксон - не всегда гильдия, причем его представители могут составлять часть гильдии, либо быть разделены на представителей разных гильдий. В особенности это касается, на мой взгляд, многих водных организмов.

Из насекомых, обсуждавшихся в разделе 3, много исследований посвящено жуужелицам (Coleoptera: Carabidae). Это семейство включает и хищников и фитофагов, но последних - немного. Жуужелицы - часть гильдий бродячих хищников, но в эту же категорию входят стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae). Однако, большинство стафилинид значительно мельче жуужелиц и, вполне вероятно, в основном отделены на основе фракталов среды обитания (раздел 5). В то же время, сами жуужелицы расчленены на группу видов, рыщущих на поверхности почвы, группу использующих ее скважины, и некоторые другие. Ниши этих групп существенно разделены, и анализ выборок, в которых присутствуют представители разных гильдий хищников, не вполне правилен. Абсолютно другими качествами обладают полужесткокрылые (Hemiptera, или Heteroptera). Их выборки включают не только фитофагов, но и существенную долю хищников, а иногда и зоофитофагов, то есть не только членов двух разных гильдий, но и переходную группу. Трудно измеримый эффект вносит пищевая специализация. Так, по некоторым данным между высоко и умеренно специализированными видами сирфид, возможно, нет конкуренции, как и между ними и генералистами, хотя последние между собой конкурируют (Gilbert & Owen, 1990).

Таким образом, моделирование видового разнообразия в варианте 1.1 корректно не всегда, ибо возможно смешение независимых распределений. В каждом из них действуют свои законы, а в лучшем случае к некому распределению примешиваются отдельные числа из другого распределения. Они ухудшают соответствие распределения и адекватной модели, сбивая с толку исследователя. Особенно сильно ухудшается это соответствие, когда "чужой" вид, на самом деле не участвующий в борьбе за ресурсы изучаемой группы, многочислен и оказывается "доминантом". Вариант 1.2. верен всегда. Зато вариант 1.3., как правило, - моделирование артефакта, если вместе взятые таксоны не составляют гильдию (например, стафилиниды вместе с очень мелкими жуужелицами).

По-другому выглядит ситуация, когда моделируются совокупности выборок из разных мест биогеоценоза; аналогичный вариант - организмы из

разных водных слоев (Frontier, 1985), или из разных ярусов растительности (вспомним сборы бабочек в ловушки). В случае 2.1. высок риск объединения выборок из совокупностей с разными свойствами в некую искусственную смесь.

Продемонстрируем это на простом примере. Из двух выборок одинакового состава, но с разным порядком доминирования, а также из третьей полностью выравненной выборки, при объединении получилась выборочная совокупность со свойствами третьей выборки (таблица 11А). В случаях 2.2. (объединяются различающиеся или разные наборы видов) или 2.3. (объединяются разные наборы видов) результат неправомерного объединения получается иным (таблица 11Б). В предложенном варианте - соединенная выборка из таксонов 1-3 - непомерно растянута средняя часть псевдосовокупности. При другом подборе чисел может оказаться растянутой головная или (как бывает обычно) хвостовая часть распределения (самые малочисленные виды). Разделение гильдии по фракталам порождает дополнительные сложности (раздел 7.1.3). Отметим, что такие искусственные повторы чисел очень плохо отражаются на моделях, не предусматривающих пошагового объединения чисел в группы, но мало отражаются на моделях, требующих этого!

Таблица 11.

Гипотетические выборки и результаты их объединения

А. Гильдия, ΣN - объем выборки					Б. Гильдия (разные наборы видов) или таксоны в биоценозе									
Выборки	I	II	III	ΣN	Таксоны	A ₁	B ₂	C ₁	D ₂	E ₃	F ₃	G ₃	H ₁	I ₂
Стация 1	1	3	5	9	1	5		3					1	
Стация 2	5	3	1	9	2		5		3					1
Стация 3	3	3	1	9	3					3	3	3		
Стации 1-3	3	3	3	9	1-3	5	5	3	3	3	3	3	1	1

Примечание: буквами А, В, С, D, E, F, G, H и I обозначены виды.

Лотон и Стронг (Lawton & Strong 1981) отметили, что большинство видов насекомых редки относительно их пищевых ресурсов, а специализация может быть совершенно независимой от конкуренции. Поэтому видов-участников реального взаимодействия (а не статистической химеры) на самом деле, как правило, немного.

Реальные межвидовые взаимодействия в основном ограничены определенным местом обитания. Больше того, если это большое относительно однородное местообитание, то оно распадается на мозаику более или менее связанных ассоциаций. Лучше всего это наблюдается в растительных ассоциациях. Но, по-видимому, аналогичная ситуация встречается и у насекомых. Например, такое вторичное разграничение биотопа на микростанции было выделено у цикадок (Homoptera: Auchenorrhyncha), связанных с растительными ассоциациями в пре-

делах луга (Novotny, 1990). Основу ассоциаций пчелиных составляют виды, у которых дальность лёта от места гнездования редко превышает 30-80 м (Tasei, 1976; по обзору Песенко, 1982а). При этом цветущие растения распределены в природных местообитаниях группами, и 73-83% общей дисперсии темпов посещения цветков определяется размерами этих групп (Sih & Baltus, 1977). Не только личинки, но и взрослые стрекозы, (Харитонов, 1994) ограничены участком, на котором они летают. Ограничения жизненного пространства касаются многих насекомых (раздел 3.6). Поэтому целостная крупная выборка редко включает больше 30-40 видов одного даже крупного таксона, составляющего основу гильдии.

Существенные ограничения вносят также временные пределы, так как в ходе сезона в крупных таксонах с видами, имеющими одну-две генерации в году, обычно одни виды сменяют других в активной фазе, которая регистрируется при фаунистических сборах. Лишь часть видов встречается в течение всего сезона активности. Это означает, что объединение материалов, разделенных всего одной неделей, иногда таит в себе риск искусственного увеличения числа видов и прочие искажения структуры выборки.

Все это означает, что для описания видового разнообразия в ситуации континентальных сообществ приемлемы модели, которые могут быть корректно оценены на соответствие реальности при ограниченном наборе цифрового ряда, представляющего оценки численности видов, расположенных в некоем порядке.

7.1.2. Основные модели и их пригодность для задач оценки и мониторинга

Мэгарран (1992) разделила все известные модели на "биологические" и "чисто статистические". Последние использовались крайне редко. Обычно доказательство их соответствия реальным данным затруднено в силу недостатка числа степеней свободы, прежде всего вследствие ограниченности набора видов. А трудности с толкованием лишают их целесообразности. Сам факт соответствия данных какой-то модели не дает ничего для понимания экологической реальности.

"Биологические" модели также имеют статистическую природу, но им удается придать экологический смысл. *Модель "разломанного стержня"*, очень ясная и хорошо обоснованная, присутствует во всех учебниках и обзорах, но она, как правило, не может быть использована. Это обусловлено, во-первых, основным условием "неперекрывания ниш" (весьма редкая ситуация), а во-вторых, она предполагает случайное распределение основного ресурса (измерения гиперниши). Заметим, что взятые вместе, эти условия могут быть соблюдены, когда виды, данные о которых включены в изучаемое распределение чисел, вообще никак не связаны. Джиллер (1988) дает короткий исчерпывающий очерк ограниченной применимости модели. Но главное его заключение состоит в том, что числа, удовлетворяющие этому распределению, указывают на довольно равномерное распределение основного ресурса между видами, и не обязательно слу-

жат подтверждению самой модели. Интересно, что в примере по птицам, использованном Мэггерран для иллюстрации распределения разломанного стержня, пришлось воспользоваться нуль-гипотезой, чтобы не отвергнуть модели. Моделирование тех же данных в соответствии с геометрической серией (см. ниже) дало вероятность соответствия более 97.5 %!

Наиболее популярна была *модель логарифмически нормального распределения*. Обычно ее существование связывают с многомерным пространством ниши (и включением дополнительных факторов, влияющих на соотношения видов) в "крупном равновесном сообществе". Джиллер (1988) резюмировал, что этой модели трудно дать какое-либо разумное биологическое объяснение. Поиски особого смысла, связанные с канонической гипотезой Престона, потеряли опору после работы (Harvey & Godfray 1987), показавшей, что распределение плотности заселения и распределение ресурсов не могут иметь одну и ту же форму из-за различий между потребностями в базальной индивидуальной энергии у животных с разными размерами тела, что на практике бывает всегда. Более того, утверждается, что гипотеза никогда не была проверена на простом статистически валидном ряду данных (Brian, 1990). Реализация модели может быть вызвана статистическими свойствами больших чисел (May, 1975 - по Мэггарран, 1992). Связанные с этим возможности появления распределения в качестве результата необоснованного объединения данных в один образец способствовали появлению целого направления критики модели, подытоженные Хьюзом (Hughes, 1986). Глассер (Glasser, 1989) обратил внимание, что математическое свойство распределения (выравненность снижается с ростом числа видов) противоречит наблюдениям в природе. Следовательно, настоящее "логнормальное сообщество" тем вероятнее, чем меньше в нем видов, что противоречит представлению о крупном равновесном сообществе. Все это вместе взятое означает, что распространенность, сукцессионное время и качество среды не определены для ассоциации реально взаимодействующих видов, если она соответствует логнормальной модели (Andreev & Smirnov, 1997), хотя ее и пытались связать с равновесием в сообществах.

При этом следует обратить внимание, что для доказательства соответствия логнормальной модели, анализируемая совокупность (выборка, группа образцов) должна обычно насчитывать более 100 видов (Джиллер, 1988) - гораздо больше, чем в любой настоящей ассоциации видов (гильдия или ее часть), взаимодействующих в реальном местообитании. Сам процесс расчета с разбиением на классы, особенно при наличии моды, предполагает большое число видов, скорее всего не связанных реальным взаимодействием.

Вся совокупность данных говорит о том, что распространенность, сукцессионное время и качество среды не определены для логнормальной ассоциации реально взаимодействующих видов.

Распределение логарифмического ряда имеет странную судьбу. Впервые эта модель была применена для описания распределения бабочек, попавших в светоловушки. Такой материал - заведомая мешанина с точки зрения целостности выборки: бабочки прилетают издалека из разных мест. В то же время, параметр этого распределения, известный как H' -индекс видового разнообразия (индекс Фишера, или индекс Вильямса) применялся достаточно широко (раздел 4). Джиллер утверждает, что теоретического обоснования такого ряда не существует. Мэгарран цитирует следующую гипотезу (Boswell & Patil, 1971; May, 1975): после первого захвата некой доли основного ограниченного ресурса виды захватывают оставшуюся часть ресурса случайным образом, поэтому им часто достаются близкие доли, особенно малочисленным видам. Итак, единственное логическое объяснение оказалось вторичным, по отношению к распределению геометрических серий.

Распределение геометрических рядов или серий (G-S) имеет следующее биологическое объяснение. Вид-доминант (или первый пришелец) захватывает долю k ограниченного ресурса, следующий по способности доминировать (или в порядке заселения) отбирает долю k оставшегося ресурса, и т.д. Обычно предполагают, что один фактор доминирует в гиперпространстве ниши, и конкуренция осуществляется за этот один дефицитный ресурс. Допущения: либо виды, имея равные реализации конкурентных потенциалов, появляются только по очереди (1), или независимо от очередности, но конкурентный потенциал каждого строго определен по отношению к следующему по рангу (2), т.е. $k = \text{const}$. (Whittaker, 1965; May, 1975 - цит. по: Джиллер, 1988; Мэгарран, 1992). Можно найти и другие комбинации допущений (Andreev & Smirnov, 1997).

Первичная гипотеза о том, что геометрический ряд соответствует ситуации, когда виды проникают в ненасыщенное местообитание через равные интервалы времени, захватывая части остающегося на их долю гиперпространства ниши (Boswell and Patil, 1971; May, 1975: следуя Мэгарран, 1992), не объясняет постоянство k , но побуждает предложить ответвление варианта (а): при равном (пока ниша не заполнена) конкурентном потенциале время, остающееся для последовательного проникновения каждого вида до заполнения ниши, убывает приблизительно следуя геометрическому ряду. Это соответствует по смыслу аллометрической функции "число видов - размер местообитания" (Andreev & Smirnov, 1997).

Считается, что это распределение присуще:

- самым ранним и поздним стадиям сукцессии в ненарушенной среде;
- стрессовым условиям, независимо от стадии сукцессии;

и что оно часто наблюдается в сообществах, которые бедны в связи с началом сукцессии и с нарушениями среды обитания (по обзорам Джиллера, 1988; Мэгарран, 1992).

Сегодняшний набор наблюдений над представителями гильдий опылите-

лей - пчелиных (Andreev & Smirnov, 1997; Andreev, 1997), хищников - жужелиц (Diefenbach & Becker, 1992) и стрекоз, сосущих фитофагов - полужесткокрылых (клопов), грызущих фитофагов - дневных бабочек заставляет утверждать:

- в природе распределение геометрических серий приходит на смену иным распределениям, в том числе в ситуации заполнения ниши, приближающегося к критическому, а иногда в ситуации ослабления конкуренции - на смену распределению, которое соответствует гипердоминированию;
- виды продвигаются в группу доминантов, и некоторые становятся главным доминантом на фоне геометрического распределения;
- при этом они не обязательно делят только один главный ресурс (например, стрекозы конкурируют за пищу и за территорию).

Таким образом, учитывая динамику расширения долей используемого ресурса и смену лидеров в ассоциациях, следует признать, что не столько порядок заселения, сколько именно конкурентоспособность формирует последовательность рангов в порядке доминирования.

Обязательно ли тогда условие борьбы за ресурсы по одному измерению гиперпространства, связываемое с $G-S$? Вспомним опять наблюдение Лотона и Стронга (Lawton & Strong, 1981). Действительно, весьма вероятно, что насекомые чаще всего конкурируют за один тип ресурса, а если более чем за один, то динамическое взаимодействие "выбирает" один лимитирующий фактор (по принципу узкого места). Но все же, что будет, если равноценных факторов больше? Каким будет распределение сил результирующих векторов, которые определяют один конечный параметр - численность? Вряд ли таких (равноценных по значению) факторов может быть более двух. Судя по обзору Шенера (Schoener, 1974), касающемуся различных беспозвоночных и позвоночных, перекрывание ресурсов (и значит конкуренция за них) происходит по одному-двум, гораздо реже по трем параметрам. Растения обычно соперничают за один-два ресурса (питание, получаемое в виде раствора и пространство, обеспечивающее освещенность и доступ к питанию); скорее всего, конкуренция за опылителей в природных сообществах в умеренном климате не слишком распространена.

Если все виды гильдии борются за два основных ресурса, то как будет распределена по видам сила результирующего вектора? Есть основания подозревать, что тоже в соответствии с $G-S$

Четыре перечисленные модели образуют *семейство кривых* на графике распределения обилий видов (Джиллер, 1988), а переход от кривых, принадлежащих одной модели, к кривым, подчиняющимся другой, рассматривался в контексте сукцессии.

Оценка разнообразия достигается непараметрическими индексами. Аппроксимация распределений - не самоцель, важно с помощью модели осознать,

что происходит. Более того, если переходить от одной модели к другой, то очень трудно понять, что совершается на самом деле, имея весьма общее толкование этих моделей.

Поэтому выбор наиболее подходящей модели для каждого случая не является необходимостью для понимания динамики структуры обилия видов, наблюдаемой нами. Мы можем рассматривать все кривые одного семейства как характерные отклонения (вызванные некими факторами, которые следует выявить) от одной хорошей модели (Andreev & Smirnov, 1997). Только так можно избежать сравнения кривых, детерминированных различными математическими выражениями и облегчить анализ последовательности типичных распределений видов по обилию.

Эта модель должна быть хорошо обоснована с точки зрения связи математического выражения и вкладываемого смысла, и иметь явные воплощения в реальности, соответствуя предполагаемой ситуации. Модель геометрических рядов наиболее удовлетворяет таким требованиям. В отличие от всех прочих она не встречала серьезных возражений, речь шла только об ограничениях применимости, явно переоцененных.

7.1.3. Геометрические серии и оценка состояния структуры локальной ассоциации

Множественно отмечалось, что иногда любая из четырех перечисленных моделей может подойти к реальному распределению, да так, что отличить лучшую из них можно только графически за счет хвостовой области распределения (Hughes, 1986). Сравнивая модели таким способом, исследователи придают повышенное значение редким видам, чьи показатели численности формируют хвост распределения. Это безосновательно (Andreev & Smirnov, 1997), ведь структура ассоциации формируется в первую очередь многочисленными видами! Редкие виды образуют хвосты распределений, и их числа плохо определимы статистически, на что указывал Фронтье (Frontier, 1985): на значения численности редких видов сильно влияют случайности, так как это малые числа. Такие виды нередко не попадают в выборки.

Более того, в сообществе всегда присутствует некий "шум", который формируется динамикой "нейтральных" параметров, даже если выполняется условие конкуренции только за один ресурс. Этот шум как бы создает краевое гиперпространство ниши, допускающее некие вероятности существования дополнительных видов (Andreev & Smirnov, 1997). Теоретически, усложнение условий во время сукцессии сообщества в целом и при конкуренции за комплекс факторов увеличивает краевое пространство, ведь, чем сложнее среда, тем больше шансов появления незанятых ниш. На практике обнаруживается, например, что флуктуации среды быстрее, чем реакция численности видов, имеющих 1-2 гене-

рации в год. Они не способны увеличить численность, как только перестает действовать губительный фактор. Поэтому иногда динамика временного ненасыщения вызывает "увеличение" краевого пространства. Идея о существовании такого пространства перекликается с представлением (Hanski, 1982) об основных видах и сателлитах. Большое число видов, представленных одной или немногими особями, может быть связано с большой долей временных иммигрантов, например, в горах (Макаркин, 1994).

В силу этого возникает задача отсечения хвостовой области распределения для правильного его описания. Фронтье (Frontier, 1985) обосновал отсечение малочисленных видов, плохо вписывающихся в модель Ципфа-Мандельброта, именно плохой определенностью значений их численности. На самом деле, как бы ни были точны числа малых видов, в распределениях с большим количеством цифр модель работает плохо в хвостовой области. Это характерное свойство модели, пришедшей из семантики (Орлов, 1980): числа в хвостовой области распределения, описывающего использование слов, определяются статистически очень точно. При этом, вопрос о необходимом уровне отсечения не имеет приемлемо точного и формализованного решения.

Совершенно по-другому обосновывается отсечение хвостовой области при использовании модели геометрических серий. Главная идея G-S - наиболее сильный конкурент захватывает свое пространство и детерминирует k -долю. Следовательно, наилучший вариант сближения модели и реальности выверяется таким значением ожидаемого обилия первого доминанта, которое наиболее близко к реальному значению. Используя это обстоятельство, была предложена методика последовательного отсечения хвостовой области (Andreev & Smimov, 1997). Очень важно, что в пределах серии отсечение не должно воздействовать на вероятность соответствия распределения геометрическому закону. Ему подчиняется любой остающийся отрезок кривой, а изменения в статистической оценке связаны только со случайными отклонениями реальных данных от теоретической кривой.

Два примера последовательного отсечения с двумя разными распределениями даны в таблице 12. Хорошо заметно, что в образце, соответствовавшем G-S, отсечение каждого следующего вида из хвостовой области приводило к приближению симулированного значения первого вида-доминанта к реальному значению. Обычно отсечение хвостовой области несколько приближает не только ожидаемую численность первого доминанта, но также значения соседних видов, в данном случае это третий и четвертый виды по рангу. У других видов в целом мало что менялось, близость моделированного к реальному значению колебалась весьма неопределенно.

Достигнув максимального приближения, вычисленное значение первого доминанта при следующем отсечении вновь отдалилось. Отсекая виды и далее, можно убедиться в том, что удаленность вычисленного и реального значений

колеблется на некоем уровне, отражая статистический процесс, но не возвращаясь к первоначальной разнице. Приближение может возрасти и еще больше. Но это уже игра цифр в пределах одного и того же распределения, не имеющая отношения к определению хвостовой области. Обычно сближение чисел первого доминанта происходит особенно быстро на первых шагах отсечения: удаляется всего одно малое число с внешне поразительным эффектом. Это подчеркивает необходимость процедуры отсечения хвостовой области.

Однако важно учесть, что кривая сохраняется лишь до тех пор, пока содержит не менее трех точек - **три остающихся вида из анализируемой выборки составляют допустимую границу отсечения!**

Таблица 12.

Идентификация группы основных конкурентов и хвостовой области распределения в выборке, соответствующей геометрической серии (G-S) и отклоняющемся от нее образце.

Выборка, соответствующая G-S							Выборка, не соответствующая G-S				
№	P	p'	p'	p'	p'	p'	p	P'	P'	p'	p'
1	36	26.9	29.3	32.1	35.3	32.2	197	138.8	148.1	173.5	172.5
2	18	20.5	21.5	22.7	23.8	22.8	21	59.1	55.9	44.9	45.2
3	16	15.5	15.8	16.0	16.0	16.1	12	26.2	21.1	11.6	12.0
4	11	11.8	11.7	11.3	10.8	11.4	3	11.6	8.0	3.0	
5	8	9.0	8.6	8.0	7.2	8.0	3	5.1	3.0		
6	7	6.8	6.3	5.7	4.9	5.7	2	2.3			
7	4	5.2	4.6	4.0	3.3	4.0	1	1.0			
8	3	3.9	3.4	2.8	2.2	2.8	1				
9	2	3.0	2.5	2.0	1.5	2.0	1				
10	1	2.3	1.8	1.4	1.0		1				
11	1	1.7	1.4	1.0			1				
12	1	1.3	1.0		+		1				
13	1	1.0									
P		>90	>99	>99	>95	>97,5	P	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05
k		0.24	0.26	0.29	0.33	0.29	K	0.558	0.623	0.741	0.736

Обозначения: p - реальные числа, p' - ожидаемые числа, K - коэффициент захвата, P - вероятность GM (%), + - оптимальный вариант отсечения хвостовой области.

Этот пример также иллюстрирует, что приближение моделированного и реального значений первого доминанта - наиболее важный признак. Статистическая оценка, определяемая по известному критерию χ^2 , даже несколько ухудшилась при оптимальном уровне отсечения (см. далее). Обычно после достижения почти полного соответствия оптимальный вариант отсечения имеет наибольшее k-значение.

Вспомним о фракталах, в том числе виртуальных. Суперпозиция распределений видов одной гильдии - в одной выборке (!), но относящихся к разным взаимодействующим группам, имеет точно такое же искажающее значение, как и смешение разных выборок. Таблица 13 демонстрирует результат успешного разделения единой формально, а по существу - смешанной выборки пчелиных. После разделения выполненная процедура отсечения ясно показала обоснованность этого деления. Подробнее об этом - в более специальной работе (Andreev, 1997).

Таблица 13.

Результат разделения выборки по предполагаемой границе размерных классов.

Вся выборка	p	52	7	5	3	3	2	2	2	1	1	1	1
	p'	44.1	9.5	5.0									P<2.5
Мелкие виды	p	52				3			2				1
	P'	45.5				9.5			2.0				P<2.5
Крупные виды	P		7	5	3		2	2		1	1	1	
	p'		7.2	4.8	3.3		2.2	1.5		1.0			P>99%

Обозначения: p - реальные числа, p' - ожидаемые числа, P - вероятность геометрической серии (%).

Оценка соответствия результатов моделирования реальным данным

Существует проблема оценки соответствия при анализе данных, полученных в опыте и расчетных распределений. Хьюз (Hughes, 1986) отбросил использование χ^2 -теста, так как он не дает возможности разделить близкие распределения. Мэгарран (1992) рекомендует применение регрессионного анализа (для спаренных образцов), но этот метод слишком груб и не разделяет иногда очень непохожие распределения. Тем не менее, он может быть использован, но следует учитывать, что разрешающая способность метода низка при $r^2 < 65\%$, а с дальнейшим ростом этого показателя (коэффициент смешанной корреляции, или, как принято говорить, уровень объяснения переменной моделью) быстро растет (Prairie, 1996).

Процедура последовательного отсечения хвостовой области распределения, как правило, дает возможность получить оценки вероятности соответствия данных геометрической серии [P(GS)] более 70%, чаще всего 80-90%, до 99.9%. Для сравнения: пример геометрической серии, использованный в Мэгарран, и надо думать не худший, дает соответствие модели с вероятностью около 30%.

С другой стороны, проверяемая гипотеза может быть отвергнута χ^2 -тестом, когда вы имеете очень ясную тенденцию в распределении, со случайным отклонением одного элемента (особенно в отдельной выборке, что характерно для проб насекомых).

Характерные примеры такого отклонения, или другими словами, ХАРАК-

ТЕРНЫЕ НАРУШЕНИЯ МОДЕЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ (см. следующий подраздел) часто касаются второго или третьего вида по порядку доминирования. Они связаны со сменой порядка доминирования. Такая смена вполне естественна, она может определяться характерной динамикой активности имаго, их массовым появлением и спадами численности. Она может быть вызвана и оттеснением соседей набирающим позиции видом, будущим сверхдоминантом! Важно отметить, что такие ситуации абсолютно неизбежны, и неизбежно они вызовут временные искажения по отношению к модели, не использующей процедуру группирования (как логарифмическая и логнормальная). В примере, использованном в таблице 12, это искажение было не столь велико, чтобы сильно отразиться на вероятности соответствия.

Проявляясь в группе доминантов, искажение правила, соподчиняющего численности видов, сильнее влияет на оценку соответствия!! Лог-модели просто не замечают этого искажения.

Кроме того, как уже упоминалось, в полевых образцах наиболее многочисленными видами имеют численные значения, которые определены статистически достаточно точно, в отличие от редких видов, у которых в значениях численности весьма вероятны выборочные смещения; χ^2 -тест не учитывает этого.

В упомянутом примере, в таблице 12, вариант отсечения хвостовой области с максимальным сближением вычисленной и реальной численности первого доминанта получил сниженную, хоть и высокую оценку вероятности. Так нужна ли эта оценка?

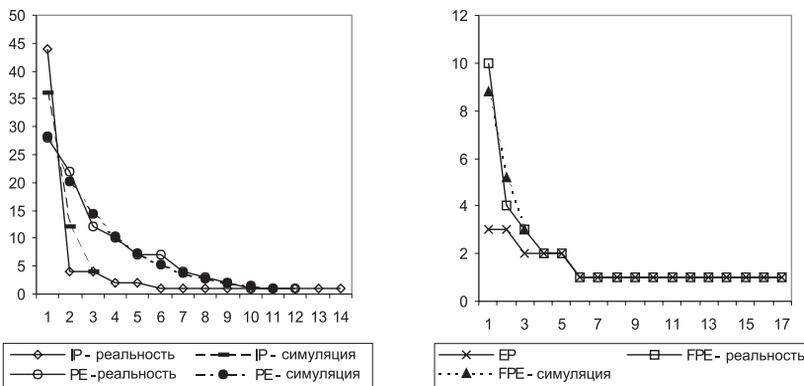
Она оказывается необходимой, в первую очередь - в случае, когда трудно выбрать между похожими вариантами отсечения хвостовой области.

Она оказывается также необходимой для того, чтобы признать - выборка не соответствует геометрической серии. Это особенно важно в тех редких случаях, когда удастся близко свести расчетное и реальное значения первого доминанта, несмотря на гипердоминирование, предполагающее появление соседнего распределения. Такие варианты рассмотрены в следующем подразделе.

Структурные состояния локальных ассоциаций видов

Итак, рассмотрим семейство кривых видовых обилий, создаваемое моделью геометрических серий и характерными отклонениями. Ее называют ***моделью преимущественного захвата*** (pre-emption - PE), подчеркивая основную идею - постоянства доли захвата, определенной видом первого ранга. Воспользуемся этим названием для такого же образного обозначения отклонений, ведь они не получают адекватное математическое описание, которому можно было бы дать соответствующее наименование.

1. Распределение наглого захвата (*impudent pre-emption* - IP) возникает при сверхдоминировании (рис. 2.А). В результате огромного превосходства немногих видов кривая резко изломана - имеет глубокий прогиб после точек первого или второго, очень редко после третьего вида (по числу сверхдоминантов). В семействе кривых, формируемых классической группой четырех "биологических" моделей, такой прогиб невозможен в распределениях ни логарифмического, ни логнормального, ни тем более распределения разломанного стержня. Самая прогнутая кривая относилась к PE. Но IP было выделено, когда оказалось, что это распределение трудно причислить к геометрической серии (Andreev & Smirnov, 1997). Процедура последовательного отсеечения приводит только к относительно-му приближению ожидаемых значений к фактическим. Обычно вероятность соответствия геометрической серии крайне низка [$P(GS) < 5\%$], а основная и хвостовая области четко определимы при использовании последовательного отсеечения. В очень редкой ситуации сверхдоминирования сразу трех видов (а также при двух, если видов немного), отсеечение не приближает, а иногда даже удаляет моделированные значения от реальных, включая и значения первого вида.



А. Распределения преимущественного (PE) и наглого захвата (IP)

Б. Распределения формирующегося захвата (FPE) и равных возможностей (EP)

Рис. 2. Реальные и смоделированные ранговые распределения численности видов (модальные варианты) в реальных выборках. На горизонтальной оси - ранг в порядке убывания, на вертикальной - значения относительной численности.

Тем не менее IP ближе всего именно к PE, из которого оно формируется в процессе развития видовой ассоциации.

2. Распределение преимущественного захвата (рис. 2.А). В основном PE выборки аппроксимированы с $P(GS) > 80\%$, в т.ч. большинство с $P(GS) > 90\%$, а

существенная часть - с $P(GS) > 99\%$. Наиболее существенное отличие от следующего распределения (**FPE**) - низкая доля особей из хвостовой области распределения [$T(N) = 0-10.3\%$], несмотря на то, что число видов в хвостовой области [$T(N)$] более 20% в большинстве случаев.

Существует проблема определимости хвостовой области для PE. Относительно высокое $P(GS)$ значение может быть достигнуто без близкого соответствия между реальным и ожидаемым числом видов наиболее многочисленных видов, при хорошей аппроксимации для остальной части распределения (таблица 12). Дальнейшее отсечение делает всю аппроксимацию более тесной без существенного роста $P(GS)$. Это может спровоцировать недостаточное отсечение, не обеспечивающее отсев чисел, которые не принадлежат к геометрической серии. Обычно оно незначительно изменяет хвостовую область, но такую возможность следует учитывать, особенно в коротких выборках с небольшими числами.

С другой стороны, известно, что GS можно фракционировать на GS-части, поэтому отсечение не должно изменять $P(GS)$ в "хороших" GS образцах - со строгим подчинением чисел модели, с тех пор как "хвост" удален. Однако, $P(GS)$ может колебаться при дальнейшем отсечении благодаря изменениям в соотношениях между случайными отклонениями различных остающихся видов. Если значения видов в выборке определены не вполне четко, и их аппроксимация в головной части распределения оказывается недостаточной или неясной, вы можете отсекайте больше и больше. Если оценить ситуацию, применяя χ^2 -тест, случайное увеличение $P(GS)$ может создать иллюзию улучшения аппроксимации и искажение структурных индексов при излишнем отсечении.

В таких сомнительных случаях лучше выполнить отсечение по всему распределению или его значительной части до принятия решения и, вероятно, удовлетвориться появлением уровня $P(GS)$ около 70 или 80% первый раз.

3. Формирующееся распределение преимущественного захвата (forming pre-emption - FPE) (рис. 2. Б). Оказалось необходимым выделить **FPE**, когда выяснилось, что во многих выборках отсечение хвостовой области приводит к хорошей аппроксимации головной части распределения к GS, $P(GS) > 80-90\%$ в большей части случаев, но количество особей в хвостовой области слишком велико.

Понятие краевой области гиперниши здесь неприменимо. Аргумент о том, что виды-доминанты определяют структуру гильдии, также теряет силу. Распределение обилий как бы разделено на 2 части, первую, где действует GS, и вторую, характеризующуюся сильной выравненностью. Это вызывает большее внешнее сходство кривой 3 (**FPE**) с кривой 1 (**IP**), а не с кривой 2 (рис. 2. А и Б).

Естественно, что выстраивание геометрической серии начинается среди наиболее многочисленных видов, когда нишевое пространство еще достаточно

свободно. Поэтому это распределение и названо распределением формирующегося захвата (Andreev, 1997).

4. Распределение равных возможностей (equal possibilities - EP) (рис. 2. Б). Выборки характеризуются очень высокой выравненностью и малым числом особей, несмотря на длительность сборов (для пчелиных - до 2 часов), а иногда и довольно большое число видов (до 21). Иногда их головная часть со 100% точностью может быть отнесена к GS, например, если численность первых трех видов 4 - 2 - 1, но это явная игра чисел. По существу, **EP** относится к равномерному распределению, но доказано это быть не может из-за недостатка числа степеней свободы. Наиболее впечатляющий образец включал 22 вида, из них 8 были представлены двумя особями диких пчелиных, а 14 - одной. Получить выборку такого типа, пригодную для статистических доказательств, практически невозможно.

Допустим, мы можем повторить сбор в таких условиях несколько раз. При низкой плотности особей каждый вид в каждой следующей выборке может быть представлен двумя или тремя особями, но скорее всего - одной. С другой стороны, низкая плотность населения допускает свободное размножение любого вида. Поэтому такое распределение обилий и было названо распределением равных возможностей.

Выделение основной и хвостовой областей распределения обилий здесь не оправдано. Однако типизация кривых требует выявления существующих объективных различий формального характера. В отличие от выборок **IP**, **PE** и **FPE**, в **EP** выборках ранжирование видов по численности бессмысленно. Прогрессивное ранжирование, проводимое при тестировании распределения логарифмических серий ("статистически реалистический вариант геометрических серий") оказывается невозможным. Поэтому главный формальный признак - необычайно большая стандартная ошибка α -индекса - параметра логарифмической модели, ошибка, какой не бывает при других распределениях.

Несомненно, выборки такого рода не раз отбрасывались, исходя из предположения, что он слишком малы или искажены. Однако, нельзя не признать, что наличие большого числа видов с приблизительно одинаковыми значениями численности:

- (а) либо противоречит общей закономерности, связывающей объем выборки с числом видов;
- (б) либо есть следствие особой ситуации.

Подобный числовой ряд в выборке, отбор которой занял длительное время или имеет другую измеримую характеристику приложенных усилий, должен означать особую реальность, связанную с низкой относительной численностью.

Итак, с одной стороны, крайние варианты распределений хорошо отделены особыми характеристиками от основной модели. С другой стороны, совершенно ясно, что должен существовать почти непрерывный переход от **EP** к **FPE**, затем от **FPE** к **PE**, а затем от **PE** к **IP**. Вместе с тем, формирующееся распределение преимущественного захвата достаточно обособлено от собственно геометрической серии, судя по имеющимся материалам, и этому есть объяснение (Andreev, 1997).

Подробнее переходные распределения и возможности их диагностики рассмотрены в разделе 6.2. Следует отметить, что чем меньше видов в ассоциациях, тем хуже возможности различения разных распределений. Распределение из обилий четырех видов представляет собой пограничный вариант, распределение из трех видов анализировать бессмысленно. И здесь мы возвращаемся к вопросу о свойствах индикаторных таксонов (раздел 3.2) для мониторинга биологического разнообразия. Таксон должен быть достаточно крупным, чтобы выборки включали число видов, допускающее моделирование.

С точки зрения анализа данных важно подчеркнуть, что **IP** и **EP** хорошо и формально отделены от других распределений и конечно друг от друга, а графически **IP** выглядит ближе к модальному **FPE**, благодаря резкому излому обеих кривых, тогда как **PE** и **EP** намного более сглажены.

Связь структурных состояний ассоциаций видов с качеством среды

Последовательность $EP \rightarrow FP \rightarrow PE \rightarrow IP$ естественно выстраивается вдоль градиента численности (может быть отслежено по минимумам и максимумам), и совершенно ясно, что **EP** встречается только при низкой плотности населения, а **IP** - при самой высокой относительно основного лимитирующего ресурса или вектора ресурсов. Именно зависимость относительно ресурса, а не только относительно числа конкурентов усложняет оценку ситуации. Поэтому в некоторых гильдиях прямая зависимость типа распределения от сезона или возраста местообитания отсутствует, если эти факторы не предопределяют динамику ресурса достаточно жестко. Соответственно прямой связи типа распределения со стадией сукцессии у мобильных животных быть не может.

Есть основания думать, что наиболее часто **EP** связано с освоением кратковременно появляющегося относительно обильного ресурса, что бывает в биотопах, регулярно испытывающих разрушительные воздействия, но вновь заселяемых. Разумеется, это распределение возможно в начале вторичной сукцессии, если ресурсы гильдии (таксона) не лимитированы. Однако надо учесть, что **EP** возможно в богатом и стабильном местообитании, например, при смене поколений, достаточно разделенных во времени, или в самом начале сезона активности таксона или гильдии. Обычно эти три разных ситуации легко различимы.

Очевидно, что частота встреч минимальна при ЕР, и межвидовой конкуренции нет, хотя возможно проявление двух тактик использования пространства:

1. Тактика дисперсии способствует быстрому освоению как можно большего места и поддерживает ЕР.

2. Тактика межвидового агрегирования, необходимого животным или растениям по той или иной причине, ускоряет переход к FPE на месте пятен, ограничивающих скопление, но за счет этого создает разрежение в остальной части пространства и в его пределах способствует ЕР.

FPE означает начало структурирования гильдии среди более многочисленных видов путем визуальной или иной коммуникации. Пока до конкурентного вытеснения еще далеко; не исключено, что на разных участках местообитания одни и те же виды могут принадлежать к головной или хвостовой области распределений. Трофическая или иная дифференциация ресурсов (разумеется, частичная, в противном случае у нас разные гильдии или фрактально разделенные части гильдии) способствует сохранению двух схем структурирования в одном распределении.

При высокой скорости размножения таксона, часто связанной с коротким жизненным циклом, FPE может быть не связана с состоянием биотопа или сукцессии. При продолжительности генерации около года, а особенно более, и низкой скорости размножения это распределение может означать некую удаленность от начала сукцессии, либо нарушения экосистемы.

PE сигнализирует об установлении взаимоотношений в гильдии в целом, но настоящей конкуренции еще нет. Такая конкуренция, в основном, есть конкуренция на информационном уровне. В таксонах, размножающихся с низкой скоростью, или медленно осваивающих ресурсы, это распределение может быть связано с пионерными стадиями сукцессии. Но в таких же таксонах оно будет свидетельствовать о первой стадии дигрессии. Оно может быть связано просто с нарушением среды, которое коснулось данного таксона и ослабило конкуренцию на период, определенный скоростью размножения.

IP сопряжена с гипердоминированием, и, по-видимому, с двумя диаметрально противоположными ситуациями. Основной случай - настоящее сверхдоминирование с конкурентным вытеснением, судя по стационарным наблюдениям (Andreev, Stratan & Patrashku, 1993; Andreev & Smimov, 1997). Дополнительно к высокой численности, все зафиксированные случаи связаны с упрощенной структурой стадии местообитания вне связи с сукцессией. Такая структура может ожидаться в стадии климакса, если допустима связь таксона с условиями среды, предопределяемыми растительной сукцессией. Но это только предположение.

Второй вариант, вероятно, может быть определен доступностью ресурса по важному особому измерению гиперпространства при жестком давлении на среду обитания в целом. Характерный, хотя и не измеренный пример - листогрызущие в садах, подвергавшихся постоянным обработкам пестицидами, в результате которых высокой численности достигают отдельные виды минирующих молей и листоверток (Lepidoptera), тогда как другие виды практически исчезают. Гидробиологи могут привести в пример крайне загрязненные водоемы, где среди донных беспозвоночных остаются отдельные виды (например, *Tubifex tubifex*), достигающие повышенной численности.

7.1.4. Модель Ципфа - Мандельброта - в поисках универсальной модели

Объяснение модели Ципфа-Мандельброта (МЦП) избыточно сложно: (1) она отражает сукцессионный процесс, при котором поздние поселенцы отличаются более специфическими требованиями к условиям среды и потому встречаются реже; (2) существует жесткая последовательность заселения, когда на одинаковой стадии сукцессии в сходных местообитаниях всегда присутствуют одни и те же виды (по обзору Magurran, 1988). Несмотря на это, модель представляется привлекательной.

Например, два распределения, аппроксимированные с помощью этой модели Орловым (1980) могут быть расценены: одно - как переходное от геометрической серии к распределению наглого захвата, а второе - как геометрическая серия. То, что МЦП обычно вынуждает пренебречь самыми малочисленными видами выборки, не должно смущать исследователя, т.к. необходимо помнить об идее краевого гиперпространства ниши. На самом деле, первое распределение, использованное Орловым, является явно неоднородной смесью (более 11 видов наездников, несомненно, трофически разделенных). Второе - то же самое распределение, которое было использовано Вилльямсом (Williams, 1964) применившим модель логарифмического ряда - искусственная совокупность чешуекрылых, отловленных в светоловушки.

МЦП можно назвать моделью двойного логарифмирования. А поскольку модель как бы спрямляет переменные по обеим осям, можно предположить, что она универсальна, при условии использования процедуры последовательного отсечения хвостовой области. Фронтье (Frontier, 1985) применил МЦП ко многим гидробиологическим выборкам.

Поэтому главные вопросы заключаются в следующем.

1. Действительно ли МЦП можно использовать как универсальную?
2. Что дают для понимания структуры ассоциации видов параметры МЦП?

У нас есть возможность взять настоящие выборки, а не искусственные совокупности, а также применить результаты работы с геометрической серией в качестве опоры для сравнения. Результаты моделирования показаны в таблице 14.

Таблица 14.

Результаты применения модели Ципфа-Мандельброта ($y=c+\exp(b_0+b_1*x_1+b_2*x_2 \dots)$) для описания типов распределения, определенных с помощью модели геометрических серий.

Тип распределения	Подтип	R	R ² , %	Коэффициент (b)
IP	IP	0.951-0.999	90.4-99.9	0.428976-3.006891
PE	PE→IP	0.93865	88.107	2.463041
	PEm	0.897-0.993	80.4-98.6	2.204882-3.081918
	PE→FP	0.796-0.965	63.4-93.2	2.375528-3.130494
FPE	FPEm	0.717-0.957	51.5-91.5	2.566877-3.567157
	FPE→EP	0.719-0.962	51.6-92.5	2.566877-2.945959
EP	EP→FPE	0.592	35.0	4.146757
	EPm	0.592-0.835	35.0-69.6	2.946824-4.045969

Обозначения: IP - распределение наглого захвата; PE_m - распределение преимущественного захвата (мода), PE→IP - PE, отклоняющееся к IP; FPE_m - распределение формирующегося захвата (мода), FPE→PE и FPE→EP - FPE, отклоняющиеся к PE и EP; EP_m - распределение равных возможностей (мода), EP→FPE - EP, отклоняющееся к FPE. S - число видов; N/t - показатель численности; R - коэффициент корреляции, R² - уровень объяснения переменной.

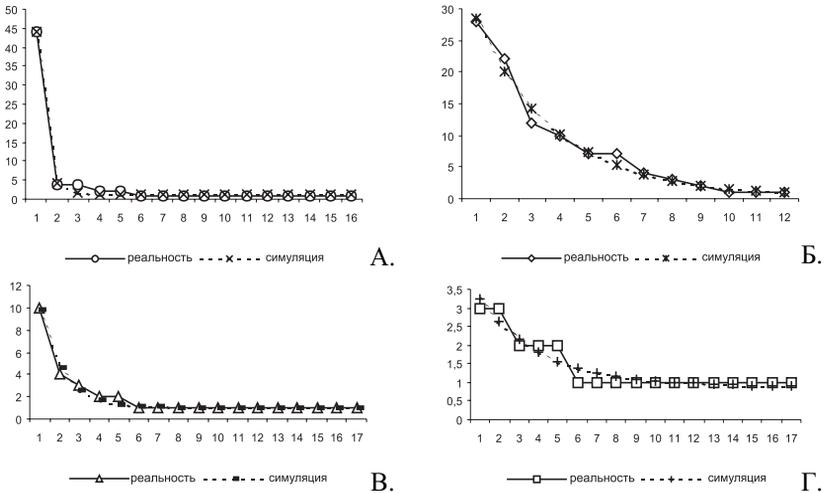
Судя по статистическим оценкам и графикам (примеры даны на рисунке 3), все варианты реальных распределений были аппроксимированы моделью почти одинаково с хорошей точностью (обычно R²>65 %), кроме EP - распределения равных возможностей (которое, по существу, не может считаться кривой), но даже последнее иногда описывалось неплохо.

В то же время, выяснилось, что коэффициент МЦП (**b**) ничего не дает для понимания ассоциации, не отличая даже совсем далекие распределения! Выделяется только диапазон **b**-коэффициента для EP.

Таким образом, можно сделать два вывода:

(1) хорошо описывая кривую доминирования, МЦП почти ничего не дает для оценки структуры выборки, то есть для целей мониторинга или разовой оценки видового разнообразия;

(2) существующая в литературе интерпретация ее экологического смысла (начало данного раздела) ничего не имеет общего с реальностью.



А - распределение наглого захвата (IP), Б - преимущественного захвата (PE), В - формирующегося захвата (FPE), Г - равных возможностей (PE): модальные примеры.

Рис. 3. Аппроксимация основных типов распределений моделью Ципфа-Мандельброта.

Канонический вариант (Кудрин и Якимов, 1987; Кудрин и др., 1989) этой модели может относиться к интегральным энергетическим характеристикам сообществ (что требует доказательств), но не применим к объединениям низкого ранга (ассоциация, гильдия).

7.2. Динамика численности и видовое разнообразие (еще одно доказательство целостности гильдии)

Как влияет динамика численности животных на показатели видового богатства и разнообразия? Это чрезвычайно важный вопрос, особенно в отношении насекомых, которые известны существенными колебаниями численности, как в течение сезона активности, так и от года к году. В умеренном климате в большинстве таксонов насекомых за год, включающий сезон активности и сезон покоя, развивается одно-два поколения, реже - три или более. В некоторых группах мелких видов успевает развиваться до 10-15 генераций. Циклы колебания численности несезонного характера чаще всего колеблются от двух до нескольких лет. Нетрудно понять, что вопрос о связи динамики численности с показателями разнообразия весьма существен для трактовки результатов мониторинга и теории экологии сообществ.

В том, что касается *видового богатства*, вопрос имеет отношение к двум аспектам: (1) колебания численности и результаты обследования местообитания; (2) колебания численности и суждение о состоянии популяций видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Очевидно, что представители популяций, находящихся в стадии депрессии, могут быть легко пропущены при обследовании, а если спад касается таксона надвидового ранга (например, вследствие климатического экстремума), то выборки будут скудными. При мониторинге сигналом такого положения будет синхронное получение обедненных выборок в пределах климатически однородного района, если это помнить проблема для понимания не создается.

Более сложно понять направление изменений состояния популяции. В этом отношении насекомые сложнее млекопитающих. Опыт мониторинга численности дневных бабочек (*Rhopalocera*) показывает, что существенные тенденции могут быть выявлены за 13 лет наблюдения, но кратковременные колебания затрудняют определение основного направления (Pollard, 1996). Опыт орнитологических наблюдений привел к использованию, в качестве пороговых, тенденций численности, сохраняющихся в течение 20 лет (Tucker & Heath, 1994).

Как ни странно, опубликованных исследований насчет влияния динамики численности на *относительное видовое разнообразие* практически нет. Немного и публикаций, которые дают ключ к пониманию проблемы.

Теоретически, ожидаемы два типа реакции.

1. Быстрый рост численности любого из видов группы доминантов должен приводить к увеличению показателей доминирования вплоть до появления сверхдоминирования и соответствующего распределения, к снижению выравненности, а при существенном росте - и к снижению индекса разнообразия в течение сезона. Повышение численности среди субдоминантов, или расширение их круга за счет популяционного роста малочисленных видов, должно иметь обратное действие. В литературе, где описывается изменение индексов в ответ на стрессирование ассоциаций видов, содержатся примеры: (а) подобных изменений, когда вслед за высвобождением ниши следует относительное увеличение (иногда без абсолютного) численности немногих видов; (б) совершенно обратных изменений.

2. Процесс существенной смены доминантов должен выражаться в разрушении распределения, так как этот процесс неминуемо разобьет регулярность соотношений чисел соподчиненных по рангу видов, вызовет выравнивание численности в группах видов.

Есть много примеров, говорящих о региональном постоянстве наборов до-

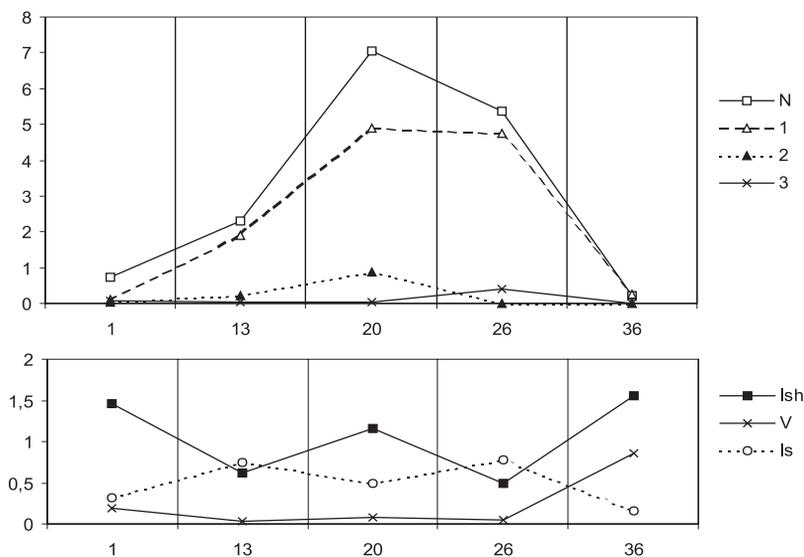
минирующих видов, например в определенном типе леса, или посева. Однако, это не означает, что в каждом данном месте стабилен комплекс доминантов. И все же, существуют данные о том, что их смена мало вероятна. Судя по многочисленным публикациям, в Восточной Европе одни и те же 5-6 видов пчелиных доминируют на полях люцерны. У муравьев степной и лесостепной зоны постоянен не только состав доминантов во главе с *Formica pratensis*, но и численные соотношения гнезд разных видов (Резникова, 1883)! Но муравьи - общественные насекомые с особенно развитой способностью к коммуникации и распознаванию. Исследования цикадок, клопов-слепняков и тлей на рисе показали, что не только видовой состав, но и структура доминирования были относительно стабильны в пределах 4 лет, как и у насекомых, паразитирующих на этих фитофагах (Bilewicz-Pawinska, 1987). Популяционные колебания 23 видов на золотарнике (*Solidago altissima*) на уровне сообщества оказались в некоторой степени интегрированы, вследствие чего на протяжении 6 лет была устойчива иерархия доминирования (Root & Carrusino, 1992). На локальном участке в течение 7 лет не отмечено превращения редких фитофагов на папоротнике (*Pteridium aquilinum*) в обычные виды, или наоборот (Gaston & Lawton, 1989). Таким образом, доступные данные противоречат предположению о возможности смен доминантов как рядового явления.

Прямые наблюдения за видовым разнообразием (с использованием индексов и кривых доминирования) также говорят в пользу его стабильности в отсутствие посторонних воздействий. За 5 лет в двух горных природных лесных (буковых) местообитаниях не было выявлено существенных изменений в структуре ассоциаций жесткокрылых (Durbesic, 1986). За 6 лет видовое разнообразие саранчовых (Orthoptera) в прерии существенно не изменялось, несмотря на прошедшие подъем и спад у 5 основных видов, причем эти колебания проходили синхронно (Capinera & Thompson 1987). Структура сообществ жуужелиц на сухих лугах тоже не менялась за 4 года (Preisner, 1987). Наконец, кривые доминирования коллембол в сосновом лесу были постоянны в течение 19 лет (Takeda, 1990)! В первом случае речь идет о смеси представителей разных гильдий, во втором - о фитофагах, в третьем, - о хищниках, в четвертом - преимущественно о почвенных сапрофагах. Итак, и эти свидетельства отрицают дестабилизирующее воздействие динамики численности на относительное видовое разнообразие.

Как обстоят дела, если колебания численности явно асинхронны?

Характерная черта сезонной динамики численности пчелиных - быстрые локальные всплески численности отдельных видов с модальной продолжительностью 2-2,5 недели от начала до окончания. Это слишком долго, чтобы объяснить изменение численности за счет паузы в лётной активности (ожидание в

гнезде) и слишком мало, чтобы связать со смертностью, так как срок жизни имаго около месяца (естественные враги не играют заметной роли на стадии имаго). Единственная реальная причина быстрого снижения численности - эмиграция. Тем не менее, как правило, такие флуктуации не влияют на значения индексов разнообразия. Подобная ситуация показана на рисунке 4. Два вида (оба - резиденты, накапливающиеся на поле люцерны) имели максимальную численность в начале периода цветения культуры, еще два - в конце (один из них резидент, второй - прилетающий извне фуражер), а третий имел резкий пик в середине (иммигрант, численность которого определяется до цветения люцерны). Из графика видно, что динамика индексов не может быть связана с пиками этих 5 самых массовых видов.



Обозначения: N- все виды, 1 - *Rhophitoides canus*, 2 - *Melitta leporine*, 3 - *Halictus simplex*, 4 - *Andrena flavipes*, 5 - *Bombus lapidarius*; Ish - индекс разнообразия Шеннона, V - индекс равенности, Is - индекс концентрации Симпсона.

Рис. 4. Динамика численности Apoidea и индексов разнообразия (люцерна, Молдова, с. Чимишень, 1987 - второй год сукцессии)

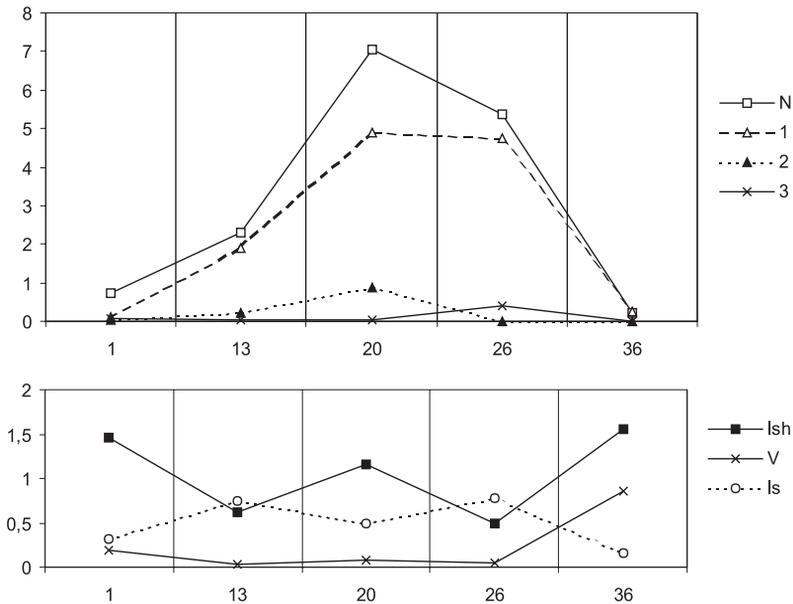
А поскольку эмиграция - основной фактор снижения численности, скорее структура взаимоотношений между видами определяет ход динамики численности летающих насекомых, чем наоборот.

Вследствие этой независимости от динамики численности вне крайних ситуаций, сезонные и сукцессионные тенденции индексов строго определены.

И все же есть два случая существенного влияния на структуру разнообразия.

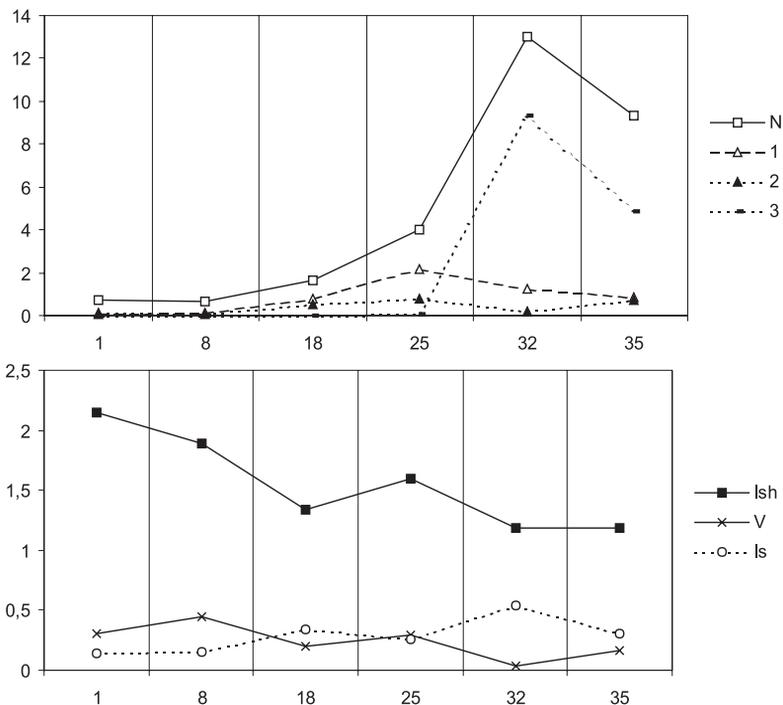
Первый проявляется в начале сезонного формирования структуры гильдии в данном местообитании. В это время гиперпространство ниши свободно, и динамика появления представителей вида ничем не компенсируется. Соответственно, ассоциация не структурирована, а индексы ничего не отражают. Нечто подобное проявляется в конце сезона, но это уже беспорядок разрушения.

Второй случай имеет место при сверхдоминировании (ниша переполнена). Он не проявляется при пике численности вида-резидента - рисунок 5. Но он имеет место при массовой иммиграции, когда локальное население не способно компенсировать вторжение; на рисунке 6 совершенно очевидно сопряжение вторжения *Andrena flavipes* (наблюдалась вспышка численности этого вида повсюду) со снижением разнообразия и выравнинности и повышением меры концентрации.



Обозначения: N- все виды, 1 - *Rhopitoides canus*, 2 - *Melitta leporine*, 3 - *Halictus simplex*; Ish - индекс разнообразия Шеннона, V - индекс выравнинности, I_s - индекс концентрации Симпсона.

Рис. 5 Динамика численности Apoidea и индексов разнообразия (люцерна, Молдова, с. Чимишень, 1988 - третий год сукцессии).



Обозначения: N- все виды, 1 - *Rhopitoides canus*, 2 - *Melitta leporine*, 3 - *Andrena flavipes*; Ish - индекс разнообразия Шеннона, V - индекс выравненности, Is - индекс концентрации Симпсона.

Рис. 6. Динамика численности Apoidea и индексов разнообразия (люцерна, Молдова, с. Горешть, 1991 - третий год сукцессии).

Первый случай относится ко времени нерепрезентативных наблюдений, а второй - скорее к упрощенным (посев) или стрессированным сообществам, хотя невозможно исключить и естественные местообитания, а массовую иммиграцию можно считать вариантом нарушения экосистемы.

В целом, все приведенные здесь материалы свидетельствуют о целостности гильдии как единицы высокого уровня в сообществе. Отсутствие резких колебаний разнообразия в условиях действия многих факторов свидетельствует о силе взаимодействия.

Как она поддерживается? В разделах 6.4 и 7.1.3 обсуждалась роль коммуникации насекомых в формировании ассоциаций видов. На мой взгляд, понятие информационной конкуренции объясняет парадокс Лотона-Стронга (раздел 6.4). Определенной проблемой являются фитофаги, которые малоподвижны в

стадии личинки, то есть во время основного периода потребления биомассы, обычно малочисленны относительно пищевых ресурсов и часто достаточно пассивны при распространении. Известно, что доступность для них ресурсов может быть ограничена устойчивостью растений и другими факторами. Но это ничего не дает для ответа на вопрос, как структурируются их гильдии.

Возможна ли информационная конкуренция вне коммуникации? Ответом на вопрос может служить так называемая быстрая индукция. Было обнаружено, что насекомые-минеры не различали деревья дуба с освоением листьев на 25-75%, но предпочитали заселять нетронутые деревья в пределах каждой кроны; это следствие не избирательности, а активного избегания уже поврежденных листьев (Faeth, 1986). И питание фитофагов, и искусственное повреждение снижали биохимические качества листа, а степень дефолиации не влияла на биохимические различия деревьев. Моделирование ситуации с использованием реальных данных показало, что пищевая пригодность листьев может вызывать 40-процентную смертность гусениц (Wratten, Edwards, & Winder, 1988). При этом листья многих растений, и древесных и травянистых, в конце сезона несут много небольших повреждений, хотя лишь немногие оказываются объеденными; это заставляет пересмотреть распространенное мнение, что конкуренция не играет существенной роли во взаимоотношениях фитофагов (Wratten, Edwards & Baker 1991). Есть немало данных, подтверждающих эту идею. Но это означает и то, что частота встречи поврежденных листьев может служить также как частоты встреч особей!

И все же почему, например, кривая доминирования дневных бабочек соответствует распределению геометрических серий? Ведь их трофические спектры перекрываются очень мало. К чему их бесконечные перелеты, не от цветка к цветку, а минуя многие из них? Не средство ли это поддержания визуальной коммуникации перед тем, как отложить яйца?

7.3. Соотношение индексов и структурных состояний, совместное применение, любительская оценка

Индексы видового разнообразия позволяют:

- дать оценку разнообразия;
- обнаружить воздействие факторов, влияющих на него;
- оценить и измерить направление изменений разнообразия под влиянием тех или иных условий;

- сравнить разнообразие различных местообитаний;
- обнаружить границу ассоциации видов или сообщества;
- оценить видовое богатство.

Но они не позволяют определить структурное состояние ассоциации видов (гильдии, сообщества). В этом легко убедиться на примере индекса Шеннона в таблице 15. Диапазоны его значений в области модального распределения геометрических серий и совершенно выровненного распределения равных возможностей сильно перекрываются.

Нельзя определить тип распределения обилий без аппроксимации с помощью теоретической модели.

Вместе с тем, индексы видового разнообразия помогают уточнить тип распределения в трудных случаях при анализе с помощью моделей разнообразия. Так, одна из возникающих иногда трудностей - как разделить распределение формирующегося захвата и переходные варианты от преимущественного захвата к распределению наглого захвата - решается с помощью индекса выравниваемости. Особенно это важно, когда анализируется изредка встречающееся распределение наглого захвата с двумя (таблица 16) сверхдоминантами, или совсем редкое - с тремя. В таких случаях снижена доля первого доминанта [$p(s_1)$], как и коэффициент (K) захвата распределения геометрических серий (или преимущественного захвата).

Таблица 15 составлена на основе 50 выборок пчелиных, взятых в самых различных природных, субприродных (полуестественных вторичных) и искусственных (поля) местообитаний. Ранее упоминалось, что должен существовать непрерывный переход от одного типа и подтипа распределения к другому, и таблица частично иллюстрирует это обстоятельство. Это означает, что диапазоны чисел всех показателей соседних подтипов и типов неминуемо должны смыкаться. Перекрытия показателей формируются под влиянием распределений разной длины. Тем не менее, это не может привести к потере различий между модальными областями разных распределений при практическом анализе, подобно тому, как различаются связанные статистические распределения.

Каждый показатель, присутствующий в таблице, может быть важен, за исключением числа видов в выборке (оно не указывает на структуру ассоциации), имеющего сигнальное значение (см. 5.2, 5.5.3 и 7.1.3).

Вместе с тем, необходимо подчеркнуть, что различия показателей структуры всех распределений сформированы:

- а) геометрическим распределением с разными долями захвата, что не связано с различиями таксонов;

Таблица 15

Индексы разнообразия и показатели структурного состояния гильдии антофилов-опылителей (*Apoidea*) в выборках, принадлежащих к разным типам распределения видового обилия.

Показатель	IP	PE→IP	PE(m)	PE→FPE	FPE(m)	FPE→EP	EP→FPE	EP(m)
S	4-16	14	5-20	9-22	8-20	13-25	15-16	14-21
P(GS)%	<0.5-15.0	>60	>60-99.5	>70-99.5	>50-97.5	>90-99.9	□	□
T(N)	0.017-0.257	0.158	0.000-0.103	0.184-0.270	0.381-0.523	0.295-0.326	□	□
T(S)	0.250-0.814	0.714	0.000-0.500	0.450-0.556	0.625-0.813	0.571-0.650	□	□
T(N/S)	0.140-0.875	0.221	0.120-0.428	0.409-0.486	0.540-0.667	0.454-0.542	□	□
p(s1)	0.600-0.897	0.544	0.154-0.536	0.245-0.421	0.171-0.381	0.152-0.259	0.208-0.211	0.069-0.176
α-error, %	0.6-12.9	9.7	6.9-18.0	11.7-22.9	11.7-20.1	13.3-19.5	38.8-192.0	39.8-65.4
V	0.023-0.094	0.149	0.183-0.479	0.167-0.317	0.190-0.456	0.236-0.402	0.286-0.319	0.449-1.000
Is	0.390-0.805	0.337	0.076-0.325	0.086-0.187	0.054-0.167	0.044-0.105	0.041-0.062	0.021-0.058
Ish	0.190-0.693	0.650	0.561-1.086	0.790-1.142	0.795-1.201	0.994-1.294	1.109-1.220	1.111-1.297
α	0.98-6.67	3.51	1.81-11.12	6.69-12.6	4.72-19.39	11.71-22.39	20.98-32.93	20.98-37.15
K	0.610-0.794	0.591	0.132-0.598	0.193-0.484	0.229-0.531	0.191-0.328	□	□

Обозначения: IP - распределение наглого захвата; PE(m) - распределение преимущественного захвата (мода), PE→IP - PE, отклоняющиеся к IP; FPE(m) - распределение формирующегося захвата (мода), FPE→EP и FPE→EP - FPE, отклоняющиеся к EP→EP; EP - распределение равных возможностей (мода), EP→FPE - EP, отклоняющиеся к FPE; S - число видов; N/t - показатель численности; P(GS) - вероятность соответствия распределения геометрической серии после отсечения хвостовой области; T(N) - доля особей и T(S) - доля видов в хвостовой области; T(N/S)=T(N)/T(S); p(s1) - доля 1-го доминанта в выборке (индекс Бергера - Паркера); α - параметр log-серии и K - параметр распределения геометрической серии; α-err. - стандартная ошибка alpha; V - мера выравниваемости, Is - концентрации Симпсона, Ish - информационная мера Шеннона.

Таблица 16.

Индексы разнообразия и показатели структурного состояния в выборках, принадлежащих к разным типам распределения видового обилия представителей гильдии пресноводных хищных (*Odonata*) и наземных листогрызущих насекомых (*Rhopalosera*).

Индекс	Стрекозы (<i>Odonata</i>)				Булавоусые (<i>Rhopalosera</i>)			
	IP	PE→IP	FPE(m)	FPE	PE→IP	FPE(m)	FPE	
S	6-7	4-14	5-11	7-6	18-8	5-14	11-26	
P(GS)%	≤2,5	>20-30	>90-99	>40-70	<10->20	>60-99	>50-80	
T(N)	0.0-0.0038	0.347	0.0-0.054	0.151-0.185	0.027-0.833	0.000-0.035	0.151-0.530	
T(S)	0.0-0.571	0.143-0.786	0.0-0.200	0.429-0.500	0.300-0.625	0.000-0.286	-	
T(N/S)	#-0.067	0.070-1.336	#-0.297	0.302-0.431	0.093-1.934	0.034-333	0.235-0.599	
p(s1)	0.534*-0.798	0.427-0.793	0.243-0.491	0.340-0.574	0.331-0.571	0.233-0.391	0.248-0.520	
α-error, %	8.9-9.3	8.5-14.1	9.0-12.6	9.3-11	6.7-13.9	0.8-14.3	4.5-11.2	
V	0.066-0.257	0.103-0.231	0.429-0.779	0.211-0.536	0.138-0.268	0.246-0.681	0.131-0.267	
Is	0.410-0.648	0.212-0.633	0.120-0.335	0.257-0.366	0.154-0.333	0.106-0.288	0.103-0.295	
Ish	0.332-0.475	0.312-0.868	0.536-0.933	0.577-0.635	0.643-0.975	0.525-0.939	0.723-1.15	
α	1.39-1.69	1.26-5.07	1.34-5.29	1.38-2.28	2.69-5.67	1.28-5.25	4.85-10.36	
K	0.556*-0.685	0.450-0.682	0.212-0.476	0.304-0.567	0.420-0.813	0.107-0.450	0.340-0.544	

Обозначения: **IP** - распределение наглого захвата; **PEm** - распределение преимущественного захвата (мода), **PE→IP** - PE, отклоняющееся к **IP**; **FPEm** - распределение формирующегося захвата (мода), **FPE→PE** и **FPE→EP** - FPE, отклоняющиеся к **PE→EP**, **EPm** - распределение равных возможностей (мода), **EP→FPE** - EP, отклоняющееся к **FPE**. **S** - число видов; **N/t** - показатель численности; **P(GS)** - вероятность соответствия распределения геометрической серии после отсечения хвостовой области; **T(N)** - доля особей и **T(S)** - доля видов в хвостовой области; **T(N/S)=T(N)/T(S)**; **p(s1)** - доля 1-го доминанта в выборке (индекс Бергера - Паркера); **α** - параметр *log*-серии и **K** - параметр распределения геометрической серии, **α-err** - стандартная ошибка α ; **V** - мера выравненности, **Is** - концентрации Симпсона, **Ish** - информационная мера Шеннона. * Сниженные значения, связанные с присутствием одновременно двух сверхдоминантов.

б) характерными отклонениями (выделение сверхдоминанта, доля хвостовой области, равномерное распределение по ресурсу), которые различаются по силе проявления независимо от свойств таксона, которые определяют только скорость изменений;

в) количеством видов, которое определяется именно таксоном и выбором исследователя.

Таким образом, характерные для таксонов и гильдий числа видов в ассоциациях, и вследствие этого в выборках, создают все различия между структурными показателями распределений обилий разных таксонов и гильдий. Так, они сравнимы у пчелиных и дневных бабочек, имеющих близкие диапазоны числа видов в выборках, но иные у стрекоз (таблица 16).

Это означает, что приведенные в тексте таблицы могут быть не только дополнены, но также использованы для ориентира в работе с другими группами видов. Однако желательно сформировать таблицы для каждой группы, используемой в мониторинге. Отметим, что в рабочих таблицах диапазоны значений следует снабдить выделением в них обычных интервалов. Создание такого набора таблиц может послужить инструментом при становлении мониторинга биологического разнообразия в качестве обычного средства контроля и управления биоресурсов в широком смысле этого слова.

7.4. Объединенное использование индексов разнообразия

В разделе 4 шла речь о показателях относительного видового разнообразия, три типа которых имеют разный смысл. Но применение их встречает ряд трудностей.

На двусмысленность мер относительного видового разнообразия в широком смысле этого понятия, охватывающего меры разнообразия, доминирования и выравнивания, указывали многие авторы; двусмысленность есть следствие зависимости всех мер и от числа видов, и от соотношений их численностей (Песенко & Семкин, 1989).

На самом деле, меры разного типа подчеркивают разные стороны структуры ассоциации видов, используя одни и те же входные данные. Именно это позволяет понять смысл происходящего.

Вот основные различающиеся ситуации:

- a. Индекс разнообразия высок, выравнивание имеет умеренные значения, мера концентрации высока - высоко видовое богатство, большинство видов имеет очень низкую численность, присутствует сверхдоминант.

- b. Индекс разнообразия высок, выравненность низка, мера концентрации высока - очень высоко видовое богатство, большинство видов имеет очень низкую численность, присутствует сверхдоминант.
- c. Индекс разнообразия высок, выравненность имеет умеренные значения, мера концентрации низка - видовое богатство существенно, большинство видов имеет умеренную численность, нет сверхдоминантов.
- d. Индекс разнообразия высок, выравненность имеет умеренные значения, мера концентрации умеренна - высоко видовое богатство, большинство видов имеет умеренную численность, нет сверхдоминанта.
- e. Индекс разнообразия высок, выравненность высока, мера концентрации низка - очень высоко видовое богатство, виды очень выровнены по обилию.
- f. Индекс разнообразия умерен, выравненность имеет умеренные значения, мера концентрации высока - видовое богатство существенно, виды группы доминантов имеют существенную численность, остальные - низкую.
- g. Индекс разнообразия низок, выравненность низка, высока мера концентрации - видов мало, есть выраженный доминант, остальные виды представлены единично.
- h. Индекс разнообразия умеренный, выравненность умеренная, как и мера концентрации - видов мало, но они не очень различаются численностью.

Тем не менее, сочетаний много, в них трудно ориентироваться, но легко ошибиться.

Как оценить обстановку при мониторинге, если один индекс указывает на ухудшение ситуации, а другой - наоборот (например, снижается выравненность, а разнообразие по индексу Шеннона возрастает)?

Как понять, какое местообитание поддерживает более высокое разнообразие в аналогичной ситуации с индексами?

Как решить, различаются ли местообитания?

Что делать, если мы сравниваем одну группу биотопов с другой, или пытаемся выстроить их в ряд по уровню оценки относительного видового разнообразия?

Наконец, как применять их в системе оценки территорий?

Песенко и Семкин отмечают (1989), что попытки преодолеть трудности за счет новых, по существу, мер не решают основных трудностей. Отметим также, что при этом теряется возможность интерпретации мер - их связь с основными идеями разнообразия становится неясной биологам. Взамен эти авторы предложили подход, названный плюралистическим, и основанный на одновременном

применении различных мер. При этом они использовали меры одного семейства в математическом смысле. Приведенные ими примеры расчетов, для оценки разнообразия и других характеристик сообществ, свидетельствуют, что на самом деле решение оказалось тупиковым. Именно за счет применения родственных формул динамика значений разных индексов оказалась совершенно одинаковой, только числа разные. Возникает вопрос, для чего использовать несколько индексов с идентичным результатом?

Но есть другая, по существу аналогичная подходу к измерению изменений потребительской корзины (раздел 3.2) возможность. Она связана именно с различиями индексов. Известно, что связь разных мер разнообразия нелинейна. Опыт использования трех выбранных мер - разнообразия Шеннона (Ish), концентрации Симпсона (Is) и выравненности (V), основанной на индексе разнообразия Симпсона - показывает, что они однозначно оценивают ситуацию примерно в 1/3 случаев. Так, с ростом разнообразия должны в целом возрастать и выравненность и индекс Шеннона, но это происходит в 1/3 случаев. Параллельно должна убывать концентрация, но и это происходило примерно в 1/3 случаев, и так далее.

Воспользуемся этим и постараемся получить некую генерализацию результатов использования трех разных индексов. Мерой успеха будет служить повышение разрешающей способности. Применение такого гибридного индекса имеет смысл, если он лучше разделяет наборы данных, чем каждый индекс в отдельности. Для этого надо провести ту же процедуру, какой пользуются при мониторинге корзины - перевести разные показатели в одну систему измерения. Этой системой могут служить проценты - линейка длиной в 100 делений, или любая другая шкала.

Мера концентрации и выравненность предоставляют удобную возможность для этого - оба индекса изменяются в пределах от 0 до 1. Единственная проблема заключается в их разной направленности: V увеличивается, а Is уменьшается с ростом разнообразия. Есть две возможности решения. Одна - вместо Is использовать меру $1-Is$, что не совсем корректно, так как эти две меры имеют разный характер варьирования приращений (Rosenzweig, 2000). Вторая - использовать меру Is , придав ей отрицательное значение ($-Is$).

Сложнее дело обстоит с индексом Шеннона (Ish). Его минимальное значение приближается к нулю, а максимальное - индивидуальное для каждого количества видов. Однако с увеличением числа видов рост Ish быстро замедляется, и можно выбрать эмпирическую величину в качестве максимума. Применяя формулу для генеральной совокупности и используя логарифм с основанием 2, Фронтье (Frontier, 1985) рассчитал, что при 100 видах Ish достигает величины

6.05 (при полной выравненности), а при 1000 видах - 9.36, но в реальных образцах редко превышает 4.5. В таблице 17 даны максимальные величины индекса, рассчитанные для выборок.

Таблица 17.

Максимальные значения индекса Шеннона для выборок

Число видов	5	10	20	30	40	50	60	70	100
Ish-e(lg)	0.699	1.000	1.301	1.477	1.602	1.699	1.778	1.845	2.000
Ish-e(ln)	1.609	2.303	2.996	3.401	3.689	3.912	4.094	4.248	4.605

Ish-e(lg) - индекс Шеннона, рассчитанный с использованием десятичного логарифма, Ish-e(ln) - с использованием натурального логарифма.

Для введения единой шкалы важно не завязать этот эмпирический максимум, так как в таком случае на шкале реальные величины будут сильно занижены. Хотя пчелиные (Apoidea) - многочисленный таксон, мне не встречались целостные выборки, насчитывающие более 40 видов. Не думаю, что среди таксонов насекомых, перспективных для мониторинга в качестве ресурсных, и в то же время целостных с точки зрения использования ресурсов, найдется более многочисленная группа. По-видимому, для стандартизованных мониторинговых обследований, достаточно удобной границей можно считать, используя десятичный логарифм, - 1.500, а при использовании натурального - 3.500, приняв эти числа за 100 %.

Подобный прием был использован при сравнении небольших серий выборок пчелиных из нескольких типов местообитаний (неопубликованные материалы). При попытке ранжирования (вместо принятия процентной шкалы), из-за ограниченного набора данных была выбрана совсем грубая трехбалльная шкала для всех трех индексов, что привело к потере информации. Тем не менее, сумма балльной оценки лучше разделяла группы выборок, чем непосредственные величины каждого из индексов порознь. То же было повторено, чтобы показать тенденцию изменения разнообразия по градиенту численности, при заселении местообитания из прилегающей станции (Andreev & Smirnov, 1997), и вновь успешно.

Переведя Ish, Is и V также в проценты, можно суммировать или усреднить полученные показатели, пример дан в таблице 18. По-видимому, итоговый показатель, назовем его интегральным индексом разнообразия, в этом примере адекватно отражает уровень разнообразия самого местообитания и, одновременно, его деградации.

Таблица 18.

Трансформация и объединение индексов разнообразия в общий показатель, на примере выборок стрекоз (Odonata).

Индекс	1	2	3	4	5	6	7	8
V	0,429	0,257	0,066	0,536	0,103	0,231	0,16	0,075
%	43	26	7	54	10	23	16	8
Is	0,335	0,410	0,648	0,257	0,633	0,387	0,738	0,775
%	- 34	- 41	- 65	- 26	- 63	- 39	- 74	-78
Ish	0,536	0,475	0,332	0,635	0,312	0,549	0,206	0,475
%	36	32	22	42	21	37	14	32
Σ %	45	17	- 36	70	- 32	21	-44	-38
S	5	6	7	6	4	7	3	3

Местообитания. В планируемом национальном парке (1) и научных резерватах (2 и 3): 1 - оз. Адана, 2 - плавни "Моара Домнякэ", 3 - деградированные плавни между оз. Белеу и р. Прут. В природных резерватах: 4 - плавни р. Прут у г. Кантемир, 5 - урочище "Турецкий сад" у деградированной старицы. Неохраняемые местности: 6 - пруд у с. Грэтиешть, 7 - дренированный луг у г. Быковэц, 8 - заболоченное место спущенного пригородного пруда "Чевукар" у г. Кишинев.

Обозначения: V - выравненность по индексу Симпсона, Is - мера концентрации Симпсона, Ish - мера разнообразия Шеннона, e% - интегральный индекс, S - число видов в выборке.

Интегральный индекс будет более понятен сотрудникам экологических служб. Он легко выводится из индексов, получаемых после введения данных о численности разных видов в выборке в компьютерную программу, и может быть легко использован: (а) для сравнительных оценок разных местообитаний и (б) для слежения за динамикой изменений от года к году.

7.5. Любительская оценка, или распознавание разнообразия без идентификации

Для того чтобы, введя в компьютер данные о численности в правильно взятой выборке, рассчитать индексы разнообразия или провести моделирование, необязательно знать, какие именно виды зафиксированы. Это означает, что при подготовке материала к расчетам есть задача различения видов в выборке, а не задача их определения. Да, надо обеспечить целостность выборки с точки зрения анализа представителей одной и той же гильдии. Но обычно это можно сделать, разделяя таксоны на уровне отрядов, семейств и подсемейств, что не составляет особой проблемы. Реже речь может идти о родах и видах, но это вопрос подбора ресурсных таксонов для мониторинга.

Как правило, таксоны с относительно легким определением видов, отобранные для мониторинга (раздел 4), характеризуются описательными хорошо заметными признаками. Больше того, обычно для определения даже многочисленных таксонов используется набор из небольшого числа образов, составляющих признаки за счет варьирования цвета, формы, и так далее.

Это означает, что человек, получивший небольшое специальное обучение и качественные инструкции, может разделить виды, присутствующие в выборке, и пересчитать их представителей.

Для оценки различий в оценках специалистов и неспециалистов был проведен опыт (Oliver & Beattie, 1993). Сравнивались определенные специалистами наборы видов с повторяющимися особями и результаты их разделения на распознаваемые таксономические единицы. Это разделение провел лаборант, прошедший обучение в течение нескольких часов. Уровень его ошибки составил всего 1% при работе со мхами (220 особей 86 видов), 6% при распознавании (1233 особей 35 видов) муравьев - что в принципе находится в рамках допустимой статистической погрешности. Несколько хуже дело обстояло с пауками, достаточно сложной группой (1850 особей 91 вида) - 13% ошибки. И только работа с полхетами дала неприемлемую ошибку в 38% (240 особей 21 вида), демонстрируя на остальном фоне непригодность этой группы для такого рода распознавания. С пауками также работали 12 студентов, интересно, что их средняя ошибка составила 14.4%, то есть почти то же, что у лаборанта.

Эта работа ясно демонстрирует, что основные мониторинговые оценки вполне могут делать рядовые сотрудники экологических служб и резерватов, имеющих штат. Для этого нужна непродолжительная подготовка, специально подготовленные краткие и ясные методические руководства с некоторым количеством рисунков, и заинтересованность в работе.

7.6. Система территориального мониторинга и территориальные уровни оценки (основные положения)

Территориальный мониторинг биологического разнообразия может основываться на трех принципах:

- a) соответствие природному районированию (на основе биогеографических и ландшафтно-географических представлений);
- b) регулярный контроль наиболее ценных ключевых территорий (ядер);
- c) регулярно-выборочный мониторинг ресурсных таксонов и состояния основной части территорий-ядер.

Принцип (а) обоснован потребностью учесть различия биоты разных регионов, принцип (б) связан с особым вкладом территорий-ядер в стабильность биологического разнообразия, необходимостью оценить угрозы и принять меры на основе данных мониторинга, принцип (с) определяется необходимостью понимать состояние разнообразия в стране в целом, в особенности в том, что касается ресурсных таксонов.

Важная, но не слишком разработанная (и не пользующаяся вниманием) тема - влияние масштаба наблюдений на результаты и на их интерпретацию.

Во-первых, существуют зависимости уровня таксономического разнообразия от масштаба наблюдений, разные для разных таксонов. Например, у клещей (Acarini) и коллембол (Collembola) оценки видового богатства, соотнесенные с площадью территории, снижались с ее ростом, у жуков (Coleoptera) и пауков (Aranei) - увеличивались, а у двукрылых (Diptera) - не менялись (Weaver, 1995). Это объясняется уровнем неравномерности распределения видов в зависимости от условий, а также уровнем богатства самого таксона. Требование однородности выборки и территории (раздел 8) в существенной степени снимает проблему, ибо его исполнение приведет к сравнимости первичных материалов - материалов единого масштаба наблюдения. Но эту проблему важно учитывать, обобщая материалы при оценках местности или ландшафта, которые основываются на данных из разных местообитаний. Важный инструмент в таком случае - индекс концентрации видового богатства.

Второй источник неверных суждений заключается в том, что видовое богатство на более высоком уровне, как правило, значительно выше (Cancela, 1991). Пример - субрегиональная и региональная фауна. Это означает, например, что оценки двух регионов могут совпадать, хотя в одном из них отдельные местообитания существенно беднее. Механизм прост: совокупное разнообразие условий и, соответственно, видов достаточно близко, но по-разному распределено территориально.

Третья причина, затрудняющая правильные оценки, связана с тем, что стохастические (случайные, подчиняющиеся законам вероятности и статистики) процессы имеют большее значение на локальном уровне, чем в масштабе региона (Kitching & Pimm, 1988). С другой стороны, именно локальные процессы являются основой реальных явлений. На более высоком уровне одни закономерности (основанные на локальных явлениях) выявляются, а другие - затушевываются.

Самый острый процесс в биологическом разнообразии - вымирание - всегда локален. Вымирание региональное и полное основано на статистике локальных исчезновений. Именно это обязывает нас не ограничиваться сохранением

отдельных заповедников и не успокаиваться на том, что "в другом регионе этот вид еще нередок.

8. О МЕТОДАХ ОБСЛЕДОВАНИЯ

8.1. Общие принципы обследования

Основное условие, которому подчиняется обследование, - необходимость приобрести представительный материал за разумное время и получить при этом целостные выборки. На процесс добывания материала влияют многие природные факторы, методика работы, привычки и навыки обследователя. Очень часто большой объем обследований в той или иной степени нивелирует все эти влияния, но выполнение программы изучения хотя бы нескольких территорий ставит жесткие требования к временным рамкам. Они определяются не только финансовыми и другими возможностями программы, но также и сезонностью присутствия объектов изучения, их численности и характера активности, и связанными явлениями, касающимися ассоциаций, гильдий и звеньев экосистем.

Поэтому единство методики, используемой при мониторинге биоразнообразия, или при оценке территорий экологической сети, совершенно необходимо. Обследователь должен изменить свои стереотипы и собственные исследовательские привычки.

Методики обследования содержат в себе основное противоречие: (i) для получения репрезентативных данных со статистически приемлемой точностью чисел требуются максимально большие выборки; (ii) обеспечение целостности выборок с экологической точки зрения, с учетом видовых и межвидовых агрегаций, в том числе с экологически целостных участков, заставляет стремиться к предельно малым выборкам. Балансирование между этими условиями принуждает внимательно и пристрастно относиться к известным методикам.

8.2. Репрезентативность и целостность выборки (практические рекомендации)

Обследование, как правило, не позволяет получить исчерпывающие данные о видовом составе изучаемой группы. Поэтому возникает вопрос, что следует считать репрезентативным материалом? Очевидно, что при разовом обследовании единственными данными, имеющими смысл репрезентативности в отношении видового богатства (числа видов), является данные о скорости получения

новых отловленных при обследовании видов. Следует иметь в виду, что на динамику их отлова, или другой регистрации, влияют: (1) неравномерность распределения более плотно заселенных или более посещаемых участков на территории местообитания; (2) неравномерность активности изучаемых животных, если они подвижны; (3) стохастические (вероятностные) процессы. Вместе с тем, фиксация каждого нового вида закономерно снижет вероятность фиксации следующего. Это увеличивает среднее временное расстояние между отловами новых видов в новых частях выборочной серии. Поэтому время каждого отдельного обследования всегда должно быть максимально большим.

Определение численности основано на повторности выборок и наблюдений. Работа с повторностями вызвана необходимостью определить среднее значение численности, а оценка точности его определения зависит от числа повторностей. Однако, многие фаунисты пренебрегают требованиями статистики, интересуясь только видовым составом. Например, при кошении сачком, предпочтительнее иметь 6 кошений по 50 взмахов, чем 3 по 100, но выбирается обычно последний вариант. Абсолютно аналогична ситуация с почвенными раскопками. Несколько иначе обстоит дело с почвенными ловушками. Как правило, используют 10 ловушек, хотя получаемый материал часто непредставителен. Поскольку материалы варьируют от ловушки к ловушке, его нередко объединяют. Для получения повторностей в таких случаях применяются серии. Если материал настолько скуден, что требуется его объединение в одну серию из 10 ловушек, то при минимальной повторности из трех серий необходимо иметь 30 ловушек.

Для определения достаточного числа повторностей (независимо от способа сбора материалов), изменяющегося в зависимости от разброса отдельных результатов подсчета, может быть использована простая статистическая процедура. Но проведение расчетов и дополнительный набор данных мало применимы в реальных условиях перемещающейся экспедиции, где условия лимитированы с различных сторон. Вместе с тем, увеличение числа повторностей не всегда повышает точность. Например, при проведении исследований пчелиных в выровненных условиях поля (что снимает ряд факторов, усложняющих ситуацию) оказалось, что увеличение числа повторностей с 12 до 24 не изменило оценку стандартной ошибки, оставшейся в пределах 7%. Поэтому крайне важны правила, отработанные на опыте.

В тех случаях, когда учет численности не привязан жестко к определенной площади, или объему пространства, или измеримому усилию (взмахи при кошении), самая важная информация для определения относительной численности - время, затраченное на учет. В оптимальном случае учитываются и площадь, и время учета.

Определение соотношений численности, лежащее в основе расчета индексов видового разнообразия и построения моделей видового разнообразия, требует существенного объема данных, так как достаточно точно должны быть оценены численности сразу ряда видов, а чем вид встречается реже, тем оценка его численности хуже определена статистически. Сама средняя оценка здесь не имеет такого смысла, так как ошибка (например, при расчете индекса) определяется не на основе повторностей, но объем выборки сохраняет свое значение. Опыт показывает, что привычное суммарное усилие в 300 взмахов сачком не всегда дает выборку, адекватно отражающую ситуацию. Например, 300 взмахов сачком недостаточны при учете полужесткокрылых (Hemiptera), хотя их представители обычно хорошо отлавливаются и многочисленны в пробах кошения.

Необходимо отметить, что на практике достаточно трудно (хотя и возможно) совместить отбор повторностей и последовательное фиксирование особей, с целью получить динамику отлова новых видов. Проблема решается, если правила получения выборки отработаны с точки зрения ее репрезентативности, в этом случае можно получить достаточно точные цифры, пренебрегая самой оценкой их точности и проводя последовательное фиксирование.

Для изучения динамики накопления видов каждая особь отмечается порядковым номером отлова, а если сразу отловлены 2 или 3 особи, они получают свой порядковый номер в интервале. Например, если после первых двух особей, получивших порядковые номера 1 и 2, одним взмахом сачка пойманы 3 особи, то они получают номера 3-5.

Если учитываются объекты с колониальным образом жизни, например, тли, вместо особей отмечают колонии одного вида, находящиеся на отдельных побегах, отходящих от почвы. Соответственно, если на 3-м побеге найдены колонии двух видов, то они отмечаются как 3+4, а колония вида на 4-м побеге получит номер 5.

Выборка должна включать не менее 100 особей. Это главный критерий! Если такого объема явно не удастся достичь, при хорошей успешности лова (например, пчелиных) его время составляет не менее 120 минут. При низкой успешности лова (например, булавоусых чешуекрылых или подвижных стрекоз) длительность должна составить не менее 180-240 минут. Долгие (несколько минут) остановки, например, для переноса материала из морилок в пробирки, вычитаются из времени лова.

Выборка с последовательным фиксированием особей, по возможности, делится по времени на равные интервалы по 30 минут, или хотя бы 60 при 180-минутном учете (создает минимальную 3-кратную повторность).

Если при отлове попадаете хорошо узнаваемый вид, например, дневной

павлиний глаз при отлове булавоусых, то он фиксируется под соответствующим номером, только будучи пойман, а уже после отлова бабочку отпускают. Пренебрегать этим правилом недопустимо, особенно, если особи таких видов встречаются часто. В противном случае, искажение динамики лова будет существенным.

Целостность выборки.

Все модели видового разнообразия, имеющие биологический смысл, исходят из идей организации сообщества (гильдии, экосистемы и так далее) на основе межвидовой и внутривидовой конкуренции, или хотя бы коммуникации. Это же касается ряда индексов разнообразия. Это означает, что каждая выборка должна соответствовать генеральной совокупности именно той ассоциации видов, которую изучают. В разделе 7.1.1 рассматривалось, что происходит, если исследователь не выполнил это правило. Суперпозиция (наложение) распределений численностей в выборках, возникшая из-за случайного или неправомерного объединения, встречается нередко. Индексы относительного видового разнообразия, полученные по таким материалам, неадекватны по определению или в лучшем случае искажены.

Типичный пример неадекватной выборки - материалы, получаемые с помощью ловушек, привлекающих или просто отлавливающих насекомых, прилетающих издалека (из различных местообитаний), но смешивающихся в ловушке. Пример реальной ошибки, совершаемой при ручных сборах, - выборка, которая получена по частям в течение нескольких дней. За этот срок в ассоциациях могут возникнуть серьезные перемены, вызванные массовым появлением имаго, иммиграцией и т.д. Если выборку не удалось получить за один день, то допустимо ее продолжить на следующий. Добавление третьего дня несет угрозу целостности выборки из-за потоков внешних мигрантов.

Целостность обследуемой территории.

Целостность выборки частично обеспечивается, если ее отбирают в хорошо очерченном биотопе. Однако территориально единое местообитание порой разделено трудноразличимыми, но реальными границами. Хотя пестроту участка можно оценить по особенностям рельефа, увлажненности, цвету растительности и так далее, границы заметны не всегда. Обследования, проводимые служащими, вносят квалификационные ограничения. Поэтому вероятность отбора неоднородных выборок присутствует всегда, и избежать таких ситуаций при разовых обследованиях невозможно.

Тем не менее, на участках стационарных наблюдений, выделяемых в системе мониторинга, есть возможность оценить неоднородность, используя оценочную серию выборок. Фронтье (Frontier, 1985) выделил следующие признаки: (1) разнообразие (индекс Шеннона) быстро растет с объемом выборки, а затем переходит на стабильный уровень (плато) - местообитание довольно гомогенно; (2) разнообразие возрастает относительно медленно, но все равно достигает высокого значения - пространство местообитания гетерогенно; (3) диапазон разнообразия быстро меняется - произошел переход из одного сообщества в другое. При неясных результатах есть смысл оценить сходство состава пробных выборок и очертить границу в пределах участков, показавших высокое сходство выборок.

В остальных случаях необходимо ограничить площадь, на которой проводится отлов или учет, площадью 50г50 м (это касается почвенных раскопок, если площади не лимитируется другими соображениями, проб кошением, отлова почвенными ловушками и индивидуального отлова насекомых, связанных с гнездами), максимум 100г100 м, если индивидуально отлавливаются особенно подвижные животные, такие как стрекозы.

Для относительно подвижных животных (например, жужелицы), не связанных облигатно с типом местообитания, характерен краевой эффект - максимальная численность и видовое богатство на рубеже разных стадий. Так как это переходная зона, обследования для мониторинга в ней проводить не следует, а так как она не имеет четких границ, учет следует вести на максимальном расстоянии. Если цель состоит, в первую очередь, в изучении видового состава, то это, наоборот, лучшее место обследования.

При работе с группами, поселяющимися небольшим числом легко фиксируемых видов в микростанции (например, тли), обследовав одну стацию, следует переместиться в соседнюю, отметив номер, после которого сделан переход, затем в следующую, и так далее. В этом случае оценки теряют некоторые свойства, но позволяют оценить видовое богатство на местности в целом, а вместо динамики получения новых видов использовать иные показатели, например, долю генералистов.

Совмещение обследований.

Необходимо при возможности совмещать сборы разных таксономических групп в одном месте. В этом случае очередность движения сборщиков планируется, исходя из подвижности объектов. В первую очередь отлавливают (1) группы легко распугиваемых, не возвращающихся на место насекомых, затем - (2) группы легко распугиваемых, но медленно возвращающихся на примерно то же

место насекомых, затем (3) распугиваемых, но мобильных, затем (4) малоподвижных насекомых. Ботаническое маршрутное обследование проводится в последнюю очередь, до него можно провести учеты по квадратам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Признание исключительной роли биологического разнообразия для существования человечества, как в экономике, так и в социальной сфере, означает на практике необходимость интеграции системы финансирования компонентов охраны окружающей среды, связанных с биоразнообразием, например, мониторинга, в систему национальной экономики со всеми атрибутами, - от рекламы до продажи и использования продукции. Эта задача более всего сложна для стран, в которых наука еще не стала ключевой частью экономики, а это - так называемые «развивающиеся страны» и «страны с переходной экономикой». Вероятно, для последних - т.е. стран постсоветского пространства, данная задача наиболее трудно реализуема в силу исторически сложившейся недооценки роли науки в обществе.

Однако одна из первых, общих для всех на пути устойчивого развития, проблем, - развитие методологии и технологических схем применения входящих в нее методов. Темы, затронутые в предложенном читателям тексте, делятся на две группы. Есть предложения, которые могут быть немедленно использованы. В первую очередь, это касается методов планирования экологической сети и оценки ее элементов. Есть идеи, требующие существенной разработки теоретического или практического характера, что в большей мере касается мониторинга биологического разнообразия.

Характерно, что наибольшие практические трудности связаны именно с теоретическими исследованиями, которые нуждаются в привлечении специалистов разного профиля. Такое привлечение затруднено как состоянием государственного финансирования науки в целом, так и ориентацией многочисленных фондов. Хочется отметить, что многие методические проблемы решались бы легче при наличии материала, который дает соответствующая практика. Для ее развития важна доступность практикам и большинству исследователей абстрактных теоретических представлений; по-видимому, в экологии в этой сфере есть существенный разрыв, нуждающийся в заполнении. Отчасти этому и посвящена данная работа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов, А.Ф. 1998. Биразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. АН. Сер. биол. 4. С. 434-439.
2. Андреев А.В. 1998. Концепция "экологической сети" в Молдове и Днестр / Проблемы сохранения биоразнообразия Среднего и Нижнего Днестра. Мат. Междунар. Конф. Кишинев, 6-7 нояб. 1998. Кишинев. С. 11-13.
3. Андреев А.В. 1999. Тли рода *Brachycaudus* Goot (Homoptera, Aphididae) в Вост. Европе. 2. К систематике и экологии основных полиморфных видов // Вестн. зоол., № 3-4. С. 29-33.
4. Андреев А.В. 2001. Подходы к планированию экологических сетей: предварительный анализ. // Экологический каркас России. Проект ГЭФ "Сохранение биоразнообразия". 2001-2002: <http://www.ruseconet.narod.ru/Andreev.htm>.
5. Андреев А.В., Горбуненко П.Н. 1999. Концепция экологической сети "Нижний Днестр" / Сохранение биоразнообразия бассейна Днестра. Мат. Междунар. конф. Кишинев, 7-9 окт. 1999. С.12-14.
6. Андреев А., Горбуненко П., Казанцева О., Мунтяну А., Негру А., Тромбицкий И., Кока М., Сыродоев Г., и др. 2001. Концепция создания Экологической сети Республики Молдова / Академику Л.С.Бергу - 125 лет: Сб. науч. статей. Бендеры. С.153-215.
7. Андреев А.В. & Верещагин Б.В. 1993. Дополнение к фауне тлей (Homoptera, Aphidoidea) Республики Молдова, характеристика ее состояния и редкие виды // Вестн. зоол., № 4. С. 16-19.
8. Белоновская Е.А. 1997. Возможности оценки биологического разнообразия и его сохранения // Изв. РАН, сер. геогр. № 4. 95-104 с.
9. Благовидов А.К., Руссо Б.Ю., Соболев Н.А. 1998. Опыт проектирования экологической сети в Егорьевском районе Московской области // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Евразии. Охрана живой природы. Вып. 1(9), Нижний Новгород. С. 14-20.
10. Блинов В.В. 1987. Влияние промышленных выбросов на структуру мирмекокомплексов / Муравьи и защита леса. Тез. докл. 8 Всесоюз. мирмекол. симп., Новосибирск, 4-6 авг. 1987. Новосибирск. С. 56-58.
11. Бутовский Р. & Кулешова Л. 1999. Критерии построения Панъевропейской экологической сети и возможности их использования в России // Охраняемые природные территории: материалы к созданию концепции системы охраняемых природных территорий России. М. РПО ВВФ. С. 238-243.
12. Гордеева Е.В. & Рыбалов Л.Б. 1982. Динамика населения орибатид в процессе первичного почвообразования на сухих песках // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука. С. 121-131.

13. Джиллер П. 1988 (1984). Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
14. Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
15. Душенков В.М. 1986. Структура населения жужелиц пшеничного поля // Биоценоз пшеничного поля. М.: Наука. С. 102-112.
16. Дюжаева И.В. & Лабвина И.В. 1995. Дополнение к фауне стрекоз (Odonata) Жигулевского заповедника // Бюлл. "Самарская Лука". № 6. С. 193-195.
17. Емец В.М. 1990. Многолетняя динамика альфа- и бета-разнообразия почвенной мезофауны (на примере жуков-щелкунов) в заповедных лесных экосистемах вдоль градиента увлажнения // Заповедники СССР - их настоящее и будущее. Тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 3. Новгород. гос. пед. ин-т. Новгород. С. 52-54.
18. Емец В.М. & Емец Н.С. 1995. Многолетняя динамика разнообразия сообществ дневных бабочек на заповедной и рекреационной территориях Усманского бора (Воронежская обл.) // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Мат. Росс.-Укр. научн. конф., посв. 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курская обл., 22-27 мая 1995. Москва. С. 182.
19. Емец В.М. & Емец Н.С. 1999. Многолетняя динамика ?-разнообразия жуков-жужелиц на заповедных и незаповедных территориях Усманского бора (Воронежская обл.) // Пробл. почв. Зоол.: Биоразнообразие и жизнь почвенной системы: Мат. 2-го (12-го) Всерос. совещ. по почв. зоол., Москва, 1999. М. С. 51-52.
20. Еремин П.К. 1989. Некоторые закономерности динамики населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в ходе сукцессии растительного покрова Приветлужья // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М.: Ин-т эволюционной морфологии АН СССР. С. 111-139.
21. Ермоленко В.М. 1999. Анотований список лускокрилих (Lepidoptera) території Дунайського біосферного заповідника / Біорозноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. Київ. Наук. думка. С. 533-538.
22. Закон України Про загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000-2015 роки. 2000.
23. Заянчкаускас П., Йонайтис В. & Якимавичюс. 1987. Устойчивость зооценозов к антропогенным воздействиям. Энтомофауна / Экологическая оптимизация агроландшафта. М.: Наука. 240 с.
24. Интеграция ООПТ в проекты ЕЕCONET: опыт некоторых стран. 1999. Охраняемые природные территории: материалы к созданию концеп-

- ции системы охраняемых природных территорий России. М.: РПО ВВФ. С. 135-169.
25. Килимник А.М. 1999. Трофічні зв'язки бджолиних (Hymenoptera: Apoidea) в умовах Дунайського біосферного заповідника / Біорозноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. Київ: Наук. думка. С. 561-563.
 26. Кожаринов А.В. & Морозова О.В. 1997. Система локальных территорий Восточной Европы для организации мониторинга разнообразия флоры // Мониторинг биразнообразия. М.: С. 94-99.
 27. Кудрин Б.И., Кудряшов С.А., Фуфаев В.В. & Якимов А.Е. 1989. Канонизация и управление видовой структурой ценоза. Принцип максимума энтропии // Морфол. и генет. процессов роста и развития. Докл. МОИП 1987. Общ. биол. М. С. 69-75.
 28. Кудрин Б.И. & Якимов А.Е. 1987. Аппроксимирующие модели в оценке видового разнообразия ценозов // Новые данные исслед. структуры и функций биол. систем. Докл. МОИП 1985. Общ. биол. М. С. 50-52.
 29. Кузнецова Н.П. 1989. Динамика населения стафилинид в процессе первичного почвообразования в Белорусском Поозерье // Динам. зооценозов, пробл. охраны и рац. использ. живот. мира Белоруссии: Тез. докл. 6 Зоол. конф., Витебск, 19-21 сент., 1989. АН БССР. Ин-т зоол. Минск, 1989. С. 117-118.
 30. Кулешова М.Е. Экологические каркасы // Охрана дикой природы. 1999. № 3 (14). С. 25-30.
 31. Кукашев Д.Ш. 1990. Видовой состав стрекоз (Odonata) Кургальджинского заповедника и зараженность их личинками гельминтов // Заповедники СССР - их настоящее и будущее. Тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 3. Новгород. гос. пед. ин-т. Новгород. С. 78-79.
 32. Кучеров И.Б., Рывкин А.Б., Щербина С.С., Веселова Е.М., Евстигнеев О.И. 1999. Геоботанические (синдинамические) критерии // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. Вып. 1. - 2-е изд. - М.: Центр охраны дикой природы СоЭС. - С. 11 - 15.
 33. Мазура Н.С. 2000. Структура сообществ пауков (Araneae) шести типичных хвойных биотопов северной тайги // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Мат. Междунар. конф. Москва, 21-23 апреля 1999. М. С. 169-173.
 34. Макаркин В.Н. 1994. Ассамблеи высокогорных насекомых на г. Облачная (Сихотэ-Алинь): биотопическая специфичность и распределение видов по обилию // Чтения пам. А.Н. Куренцова: Докл. на 5-м ежегодном Чтении пам. А.Н.К. Владивосток, 11 марта 1994. Вып. 5. Владивосток. С. 17-26.

35. Медведев С.И., Солодовникова В.С. & Грамма В.Н. 1977. Некоторые особенности охраны насекомых // Вестн. зоол. 1. С. 3-6.
36. Миноранский В.А., 1991. Видовое разнообразие фауны восточно-европейских степей и проблемы его сохранения // Научная мысль Кавказа. №1: 47-54.
37. Мониторинг биразнообразия. М., 1997. С. 94-99.
38. Монсевичюс В.С. 1989. Трофические связи пчелиных Дайнавской песчаной равнины // Тр. АН Лит. ССР. В. 1. С. 61-74.
39. Мэгарран А.Е. 1992 (1988). Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
40. Наумов П.П. 1995. Методические и методологические концепции комплексной системы биоэкономического мониторинга и автоматизированного управления природными ресурсами Прибайкальского национального парка. Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья // Иркутский гос. пед. Ин-т. Иркутск. С. 149-158.
41. Одум Ю. 1975 (1971). Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
42. Орлов Ю.К. 1980. Статистическое моделирование соотношений частот видов в экологических выборках (лингвистико-экологические параллели) // Количественные методы в экологии животных. Л.: Наука. С. 99-101.
43. Пан-Европейская стратегия сохранения биологического и ландшафтного разнообразия / Охрана живой природы. Вып. 2(7). Нижний Новгород. 1997. 78 с.
44. Пекин В.П. Изменение структуры сообществ кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) степной зоны юга Зап. Сибири под антропогенным воздействием. // Вести Челяб. гос. пед. ун-т. Серия 4. 1. С. 178-181.
45. Первый Национальный доклад Российской Федерации "Сохранение биологического разнообразия в России". Выполнение Россией обязательств по Конвенции о биологическом разнообразии. 1997. Москва. Центр охраны дикой природы СоЭС. 170 с.
46. Песенко Ю.А. 1972. К методике количественных учетов насекомых-опылителей // Экология. 1. С. 89-95.
47. Песенко Ю.А. 1974. Определения полного числа видов в локальной фауне // Зоол. ж., 53, 3. С. 449-453.
48. Песенко Ю.А. 1974а. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) Нижнего Дона. Сообщ. V. Стациальное распределение и формирование населения пчелиных вторичных биоценозов. Зоол. журн. 53, 6. С. 882-887.
49. Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.

50. Песенко Ю.А. 1982а. Люцерновая пчела-листорез *Megachile rotundata* и ее разведение для опыления люцерны. Л.: Наука. 136 с.
51. Песенко Ю.А. & Семкин Б.И. 1989. Измерение видового разнообразия сообществ и ширины экологических ниш видов: индуктивный плюралистический подход // Экосистемные исследования: историко-методологические подходы. Владивосток. С. 133-159.
52. Попадюк Р.В., Коротков В.Н., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б. 1999. Популяционные критерии. Критерии структурной полночленности лесных массивов // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. Вып. 1. - 2-е изд. - М.: Центр охраны дикой природы СоЭС. - С. 15 - 23.
53. Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Северной Евразии / Охрана живой природы. 1998. Вып. 1(9). 82 с.
54. Проект создания экологической сети на Европейской территории России: лесной аспект. 1996. МСОПб Гланд, Швейцария; Кембридж, Великобритания; Москва, Россия. 111 с.
55. Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск. Наука. 206 с.
56. Резникова Ж.И. 1999. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптированных комплексах муравьев // Экология. 3. С. 210-215.
57. Розбудова екомережі України. Київ. Програма Розвитку ООН. 1999. 127 с.
58. Русев И.Т., Корзюков А.И. & Пилуگا В.И. 2001. К вопросу о корректности научного обоснования статуса водно-болотных угодий северо-западного Причерноморья // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Мат. междунар. конф. 28-30 марта 2001. Тирасполь. С. 247-248.
59. Рыбалов Л.Б. 1976. Смена мезофауны в процессе первичного почвообразования на сухих песках // Зоол. ж. 58, 6. С. 824-829.
60. Рязанова Г.И. 1996. Территориальная конкуренция у личинок стрекоз // Зоол. ж. 75, 10. С. 1463-1472.
61. Свиридов А.В. 1995. Бабочки-совки (Lepidoptera: Noctuidae) как индикаторы общего видового разнообразия // Стратегия изучения биоразнообразия наземных животных. М.: ИПЭЭ РАН. С. 106-112.
62. Соболев Н.А. 1998. Программа "Сердце России": сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития в Центре Русской равнины // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Евразии. Охрана живой природы. Вып. 1(9), Нижний Новгород. С. 3-7.

63. Соболев, Н.А. 1999. Методика экспресс-оценки биоразнообразия // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. Вып. 1. - 2-е изд. - М.: Центр охраны дикой природы СоЭС. - С. 37 - 41.
64. Соболев Н.А., Бейко В.Б. & Волкова Л.Б. 1995. Экологические аспекты сохранения биологического разнообразия насекомых в лесах центра Русской равнины. // Биологическое разнообразие лесных экосистем. Мат. Всерос. совещ., Москва, ноябрь, 1995. М. С. 166-168.
65. Соболев Н.А., Евстигнеев О.И. 1999. Ландшафтно-картометрические критерии и методы // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. Вып. 1. - 2-е изд. - М.: Центр охраны дикой природы СоЭС. - С. 23 - 31.
66. Соболев Н.А., Руссо Б.Ю. 1998. Стартовые позиции экологической сети Северной Евразии: рабочая гипотеза // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Евразии. Охрана живой природы. Вып. 1(9), Нижний Новгород. С. 22-31.
67. Стекольников А.А. 1992. Изменение фауны некоторых чешуекрылых (Lepidoptera:Hesperoidea, Papilionoidea, Sphingoidea, etc.) заповедной дубравы "Лес на Ворскле" за 50 лет наблюдений. Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2. С. 28-36.
68. Страатен Я. ван дер. 1998 (1996). Обзор существующих проектов экосетей. Информационные материалы по экологическим сетям. Спец. выпуск. Рабочая группа по экологическим сетям. М. 1998. С. 10-20.
69. Суханов В.В. & Немченко В.А. 1989. Двухпараметрические модели "виды - площадь" // Экосистемные исследования: историко-методологические аспекты. Владивосток. С. 160-183.
70. Тихомирова А.И. 1979. Сукцессии населения жуков стафилинид в ходе евтрофной гидросерии в Подмосковье // Экология, 6. С. 53-58.
71. Фауна биоценологических оазисов и ее практическое значение / Кишинев. Штиинца. 1990.
72. Харитонов А.Ю. 1994. Внутри- и межвидовые взаимодействия стрекоз (Insecta: Odonata) как фактор формирования видовых ареалов и стабилизации их границ // Сиб. экол. журнал. 1, 4. С. 321-329.
73. Шляхтенко А.С. 1990. Сукцессионное изменение карабидокомплекса на суходольном лугу Березинского заповедника / Заповедники СССР - их настоящее и будущее. Тез. докл. Всесоюз. конф. Часть 3. Новгород. гос. пед. ин-т. Новгород. С. 174-175.
74. Шляхтенко А.С. 1991. Структура доминирования арахно- и карабидокомплексов на лугах с различным режимом хозяйственного использования // Экология. 4. С. 85-87.

75. Экологический каркас России. Электронная конференция на сайте <http://www.ruseconet.narod.ru>. Проект ГЭФ "Сохранение биоразнообразия". 2001-2002.
76. Яновский В.М. 1997. Насекомые-индикаторы антропогенной трансформации и деградации лесных экосистем // Лес. хоз-во. 23. С. 48-49.
77. Abensperg-Trawn M., Smith G.T., Arnold G.W. & Steven D.E. 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock grazing on animal communities in remnants of gilmet *Eucalipterus salubris* woodland in the western Australian Wheatbelt. I. Arthropods // J. Appl. Ecol. 33, 6. P. 1281-1301.
78. Allan J.D. 1975. Components of diversity // Oecologia. 18. P. 359-367.
79. Andersen J. 1988. Resource partitioning and interspecific interactions among riparian Bembidion species (Coleoptera: Carabidae) // Entomol. Gen. 13, 1-2. P. 47-60.
80. Andreev A.V. 1997. About species abundances approximation. 2. Main types of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) samples // Proc. Int. Colloquia on Social Insects, V.E. Kipyatkov (Ed.), Socium, S.-Petersburg, 1997. Vol.3-4. P. 75-88.
81. Andreev A.V. 1998. Secondary succession, guild structure changes and fitting of abundances in wild bees // Abstr. of communications presented at th VIth Europ. Congr. Entomol. Ceske Budejovice. Aug. 23-29, 1998. Vol.2. Ceske Budejovice. P. 449-450.
82. Andreev A., Gorbunenکو P., Kazanteva O., Munteanu A., Negru A., Trombitki I., Coca M., Sirodov G. et al. 2002. Concept of National Ecological Network of Republic of Moldova. Ed. by BIOTICA Ecological Society and Regional Ecological Centre of Moldova: <http://www.biotica-moldova.org/eco-net/index.htm>.
83. Andreev A.V. & Smirnov V.P. 1997. About species abundance s approximation. 1. Wild bees (Hymenoptera, Apoidea) on alfalfa // Proc. Int. Colloquia on Social Insects, V.E. Kipyatkov (Ed.), Socium, S.-Petersburg, 1997. Vol. 3-4. P. 65-74.
84. Andreev A.V., Stratan, V.S. & Patrashku V.I. 1993. Wild-bees (Hymenoptera, Apoidea) succession on alfalfa field // Proc. of the Colloquia on Social Insects. Ed by V. Kipyatkov V. 2 St. Petersburg. P. 75-80.
85. Andreev A.V. & Vereschiaghin B.V. 1997. Problem of fauna state assessment: aphids in extinction zone (Moldova) and why they survive // Fifth Int. Symp. on Aphids. Aphids in natural and managed ecosystems. Leon (Spain), Sept. 15-19, 1997. Abstracts. P. 63.
86. Andreev A.V., Vereschagin B.V. & Stratan V.S. 1993. To formalizing estimation of entomofauna state in the Moldova Republic // "MOLDOVA: Opening of its culture and science for the West". 18 th Congr. of the

- Romanian-American Academy of Sciences and Arts. V. 3. Chishinau. P. 86.
87. Bucek A., Lacina J. & Michal I. 1996. An Ecological Network in the Czech Republic // *Veronica*. 11th special issue. 45 p.
 88. Baldi A. & Adam L. 1991. Succession of beetle communities in dolomitic grasslands // 4th Europ. Congr. Entomol. [and] 13th Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur, Godollo, 1991: Abstracts. Vol. 1. Budapest, 1991. P. 15.
 89. Banaszak J. 1984. Patterns of distribution of *Apoidea* in agricultural landscape // *Colloq. INRA*, 21. P. 223-227.
 90. Banaszak J. 1989. Strategia ochrony owadyw zylyljacoch w Polsce // *Kosmos*. 3. P. 363-374.
 91. Baz A. & Garcia-Boyero A. 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. // *J. Biogeogr.* 22, 1. P. 129-140.
 92. Bennett G. 1998. Guidelines for Establishment of the Pan-European Ecological Network in Central and Eastern Europe // *The green Backborn of Central and Eastern Europe. Conf. proc., Cracow, 25027 Feb. 1998.* Ed. by P. Nowicki. P. ECNC series on man and Nature, vol. 3. P. 183-187.
 93. Bennett G. et al. 1991. Towards a European Ecological Network. Institute for European Environmental Policy, Arnhem. Ed. by G. Bennett. 80 p.
 94. Bennett G. ed. 1993. Conserving Europe's Natural Heritage. Towards a European Ecological Network // *Proc. of the int. conf., Maastricht, 9-12 Nov. 1993.* London. Graham & Trotman Ltd. 1994. 334 p.
 95. Bennett G. & Wit P. 2001. The Development and Application of Ecological Networks. A Review of Proposals, Plans and Programmes / *AIDEnvironment*. Amsterdam. 132 p.
 96. Bernhardt K.-G. 1990. Wanzen (Heteroptera) aus dem MeijRner-Gebiet (Nordhessen) // *Philippia*. 6, 3. S. 233-248.
 97. Bilewicz-Pawicska T. 1987. The effect of landscape components on the state of parasitoid-phytophage system // *Pol. Ecol. Stud.* 13, 2. P. 227-230.
 98. Boer den P.J. 1985. Fluctuations of density and survival of carabid populations // *Oecologia*. 67, 3. P. 322-330.
 99. Boer den P.J. 1990. The Survival Value of Dispersal in Terrestrial Arthropods // *Biol. Conserv.* 54, 3. P. 175-192.
 100. Bohac J. & Ruzicka V. 1990. Size groups of staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae). *Acta entomol. bohemoslov.* 87, 5. P. 342-348.
 101. Brian D. 1990. The canonical hypothesis revised // *Dev. Ecol. Perspect.* 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol. Yokohama, Aug. 23-30, 1990. Abstracts. Yokohama. P. 60.
 102. Brown K.S. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as

- indicators / The Conservation of Insects and their Habitats. Eds. N.M. Collins & J.A. Thomas. London, Acad. Press. 350-404 p.
103. Baker R.R. 1983. Insect territoriality // *Ann. Rev. Entomol.* Vol. 28. Palo Alto, Calif. P. 65-89.
 104. Batten L., Kirby k., Mardsen J., Wilkinson M. & Whitmore M. 1996. England: natural areas and prime biodiversity areas // *Perspectives on ecological networks*. Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P.
 105. Blust G. de & Kuijken E. 1996. The Green Main Structure for Flanders. // *Perspectives on ecological networks*. Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 61-69.
 106. Broggi M.F. & Lebeau R.P. 1996. Nature conservation and countryside protection in Switzerland // *Perspectives on ecological networks*. Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 115-11.
 107. Brown K.S. 1996. Biogeography, biological diversity, and conservation of insect faunas and their habitats by traditional peoples in the neotropics // 20 *Int. Congr. Entomol. Firense*. P. 72.
 108. Brown V.K. 1988. Insect herbivores, herbivory and plant succession // *Proc. 18th Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3rd-9th, 1988. Abstracts and Author Index. Vancouver*. P. 161.
 109. Brown V.K. & Hyman P.S. 1986. Successional communities of plants and phytophagous Coleoptera /*J. Ecol.* 74, 4. P. 963 - 975.
 110. Brown V.K., Jepsen M. & Gibson C.W.D. 1988. Insect herbivory: effects on early old field succession demonstrated by chemical exclusion methods // *Oikos*. 52, 3. P. 293-302.
 111. Burkhardt R., Jaeger A., Rothenburger A., Mirbach E. & Schwab G. 1996. Planning habitat network in Rheinland-Pfalz, Germany // *Perspectives on ecological networks*. Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC ser. on Man and Nature, vol. 1. P. 19-29.
 112. Cancela da Fonseca J.P. 1991. Ecological diversity and ecological systems complexity // *Rev. ecol. et boil. soil.* 28, 1. P. 51-66.
 113. Capinera J.L. & Thompson D.C. 1987. Dynamics and structure of grasshopper assemblages in shortgrass prairie // *Can. Entomol.* 119, 6. P. 567-575.
 114. Claridge M.F. & Wilson M.R. 1982. Insect herbivore guilds and species - area relationship: leafminers on British trees // *Ecol. Entomol.* 7, 1. P. 19-30
 115. Connell J.H., Noble I.R. & Slatyer R.O. 1987 On the mechanisms producing susessional change. // *Oikos*, 50, 1. P. 136-137.

116. CORINE biotopes. The design, compilation and use of an inventory of sites of major importance for nature conservation in the European Community. 1991 / Commission of the European Communities. Brussels, Luxembourg. 132 pp.
117. CORINE biotopes manual. - A method to identify and describe consistently sites of major importance for nature conservation. Data specification - Part 1 - vol. 2. 1991 // Commission of the European Communities. Brussels, Luxembourg. 126 p.
118. Crarke G. 1993. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of paleoenvironmental significance of the forest-tundra and open woodlands of Northern Manitoba, Canada // *Coleopterist Bull.* 47, 1. P. 89-106.
119. Crawley M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics // *Annual Rev. Entomol.* (Palo Alto, California) 34. P. 531-564.
120. Crossley R. 1994. The usefulness of *Emphidoidea* (Diptera) in assessing site quality for conservational purposes // 5th Europ. Congr. of Entomol. 29 Aug - 2 Sept. 1994. York, UK. Abstracts. Univ. of York. York. P. 31.
121. Demarmens. J. 1990. Trockenstandorte als Habitatinseln für Schmetterlinge und Heuschrecken // *Ber. Eidgenöss. forstl. Versuchsw.* 322. S. 1-57.
122. Development of National Ecological Networks in the Baltic Countries in the framework of the Pan-European Ecological Network. 2002. Ed. by Kalev. S. & Kaasik A. IUCN European Programme. Warsaw. 165 p.
123. Diefenbach L.M.J. & Becker M. 1992. Carabid taxocenoses of an urban park in subtropical Brazil. II. Specific diversity and similarity // *Stud. Neotrop. Fauna and Environ.* 27, 4. P. 189-206.
124. Dijk Th.S. van. 1987. The long-term effects on the carabid of nutrient impoverishment of a previously arable field // *Acta phytopathol. et entomol. hung.* 22, 1-4. P. 103-118.
125. Drewett J. 1988. Never mind the whale, save the insects // *New. Sci.*, 120, 1643. P. 32-35.
126. Dony J.G. & Denholm I. 1985. Some quantitative methods of assessing the conservational value of ecologically similar sites // *J. Applied Ecol.* 22. P. 229-238.
127. Durbesic P. 1986. Analiza zajednica Coleoptera dvaju lokaliteta u asocijaciji *Sesleria autumnalis* - Fagetum u Gorskom Kotaru, Hrvatska // *Acta entomol. Jugosl.* 22, 1-2. P. 25-37.
128. Eversman C.B. & Prondergast J.R. 1994. Patterns of biodiversity and the conservation of British insects // 5th European Congress of Entomol., 29 Aug.- 2 Sept. 1994. Abstracts. University of York. P. 33.
129. Faeth S.H. 1986. Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant // *Ecology*, 67, 2. P.479-494.

130. Fretwell S. 1978. Competition for discrete versus continuous resources: tests for predictions from the Mac Arthur - Levin's models // *Amer. Nat.* 112, 983. P. 73-81.
131. Frontier S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems // *Oceanogr. Mr. Biol. Ann. Rev.* 23. P. 253-312.
132. Gadagkar R. An undesirable property of Hill's index N_2 // *Oecologia.* 80, 1. P. 140-141.
133. Gaston K.J. 1992. Regional numbers of insect and plant species // *Junct. Ecol.* 6, 3. P. 243-247.
134. Gaston K.J. & Lawton J.H. 1989. Insect herbivores on bracken do not support the core-satellite hypothesis // *Amer. Natur.* 134, 5. P. 761-777.
135. Gilbert F. & Owen J. 1990. Size, shape, competition, and community structure in hoverflies (Diptera: Syrphidae) // *J. Anim. Ecol.* 59, 1. P. 21-39.
136. Giliomee J.H. 1996. Are the insects as diverse as the plants in the Cape Floristic Region? // 20th Int. Congr. Entomol., Firenze, Aug. 25-31 1996. Proc. Firenze, 1996. P. 80.
137. Glasser, J.W., 1989. Temporal pattern in species' abundances that imply a balance between competition and predation. *Amer. Natur.*, 134, N 1: 120-127.
138. Goldsmith F.B. 1975. The evaluation of ecological resources in the countryside for conservation purposes // *Biol. Managm.* 8. P. 89-96.
139. Goldsmith B. 1996. Vegetation monitoring // *Monitoring for Conservation and Ecology.* Ed. By B. Goldsmith. London, Chapman & Hall Medical. P. 77-86.
140. Gorb S.N. 1991. Faunistische untersuchungen der libellen (Odonata) eines kanew-reservats an der mitteldnieper // 4th Europ. Congr. Entomol. [and] 13th Symp. Entomofaun. Mitteleur., Godollo. Abstracts. Budapest. P. 69.
141. Greber H.-J. 1989. Veränderungen der Insectenfauna der letzten 60 Jahre: Die Hymenoptera Aculeata eines aufgelassenen Weinbergs bei Karlsruhe // *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Und angew. Entomol.* 7, 1-3, S. 225-229.
142. Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // *Oikos*, 38. P. 210-221.
143. Hanski I. 1982. Structure in bumblebee communities // *Ann. zool. fenn.* 19, 4. P. 319-326.
144. Harvey P.H., and Godfray, H.C. 1987. How species divide resources // *Amer. Natur.*, 129, N 2: 318-320.
145. Harding P.T. 1996. National Species Distribution Surveys / *Monitoring for Conservation and Ecology.* Ed. By B. Goldsmith. London, Chapman & Hall Medical. P. 133-154.

146. Hawkins B.A., Askew R.R. & Shaw M.R. 1990. Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids // *Ecol. Entomol.* 15, 3. P. 275-280.
147. Heath M.F. & Evans M.I. Eds. 2000. Important bird areas in Europe. Priority sites for conservation. 2 vols. 2: Southern Europe. Cambridge, UK: BirdLife International (BirdLife Conservation Series). 791 p.
148. Hellowell J.M. 1996. Development of a rationale for monitoring / Monitoring for Conservation and Ecology. Ed. By B. Goldsmith. London, Chapman & Hall Medical. P. 1-14.
149. Hendrix S.D., Brown V.K. & Gange A.G. 1988. Effects of insect herbivory on early plant succession: comparison of an English site and an American site // *Biol. J. Linn. Soc.* 35, 3. P. 205-216.
150. Hochkirch A. 1999. Die Libellen (Odonata) und Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) des Tanklagers Bremen-Farge // *Abh. Naturwiss. ver. Bremen.* 44, 2-3. S. 803-818.
151. Hughes, R.G., 1986. Theories and models of species abundance // *Amer. Natur.* 128, N 6, p. 879-899.
152. IUCN. 1995. National Ecological Network of Slovakia. Bratislava. IUCN Foundation. 360 p.
153. Jongman R.H.G. 1996. Research priorities: scientific concepts and criteria // *Perspectives on ecological networks.* Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 151-159.
154. Karstrom M. 1992. Stegen fore - en presentation // *Svensk. Botan. Tidskrift.* 63, 3. P. 103-113.
155. Kavaliauskas P. 1996. Lithuania: the nature frame // *Perspectives on ecological networks.* Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 93-99.
156. Kevan P.G. Greco C.F. & Belaussoff S. 1997. Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystem health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths // *J. Appl. Ecol.* 34, 5. P. 1122-1136.
157. Kintaes K. & Forfang A.-S. 2001. Two woodland habitat mapping methods and their applications / *Tools for preserving woodland biodiversity.* Textbook 3. NACONEX. Ed. Read H., Forfang A.S. et al. Sweden, Toreboda Tryckeri AB. P. 61-69.
158. Kitahara M. & Fujii K. 1994. Biodiversity and community structure of temperate butterfly species within a gradient of human disturbance: An analysis based on the concept of generalist vs. Specialist strategies // *Res. Popul. Ecol.* 36, 2. P. 187-199.

159. Kitching R.L. & Pimm. S.L. 1988. Determinism or chance, environmental control of biotic interaction: theoretical bases for explaining community structure in treeholes // Proc. 18th Int. Congr. Entomol. Vancouver, July 3rd - 9th, 1988: Abstracts and Author Index. P. 172.
160. Kondratieff B.C. & Pyott C.J 1987. The anisoptera of the Savannah river plant, South Carolina, United States: thirty years later // *Odonatologica*. 16, 1. C/9-23.
161. Kouki J., Niemela P. & Viitsaari M. 1994. Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies // *Ann. zool. fenn.* 31, 1. P. 83-88.
162. Kozłowski S. 1998. Implementation of the principles of the Pan-European Ecological Network in Poland // *The green Backborn of Central and Eastern Europe. Conf. proc., Cracow, 25-27 Feb. 1998.* Ed. by P. Nowicki. P. ECNC series on Man and Nature, vol. 3. P. 46-54.
163. Krivosheina M.G. 1991. Theoretical principles of the using of insects in bioindication // 4th Europ. Congr. Entomol. and 13th Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur., Godollo, 1991/ Abstracts. Vol. 1. Budapest. P. 121.
164. Lammers G.W. & Zadelhoff F.J. van. 1996. The Dutch national ecological network // *Perspectives on ecological networks.* Ed. by P. Nowicki, G. Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 101-113.
165. Landa V. & Soldan T. 1989. Rozsireni radu Ephemeroptera v CSSR s ohledem na kvatitu vody // *Stud. CSAV.* 17. S. 1-170.
166. Lawton J.H., Bignell D.E., Bolton B. et al. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest // *Nature*, 391. P. 72-76.
167. Lawton, J.H., and Strong, D.R. Community pattern and competition in folivorous insects // *Amer. Natur.* 118, N 3. P. 317-338.
168. Lebrun Ph., Baguette M. & Dr̄frene M. 1987. Species diversity in a carabid community: Comparison of values estimated at 23 years interval // *Acta phytopathol. et entomol. hung.* 22, 1-4. P. 165-173.
169. Lenz N. 1991. The importance of abiotic and biotic factors for the structure of odonate communities of ponds (Insecta: Odonata) // *Faun.-okol. Mitt.* 6, 5/6. S. 175-189.
170. Link M. & Harrach T. 1998. Artenvielfalt von Gas-und // *Naturschutz und Landschaftsplan.* 30, 1. S. 5-9.
171. Loreau M. 1989. On testing temporal niche differentiation in carabid beetles // *Oecologia.* 81, 1. P. 89-96.
172. Maelfait & Desender, 1989. Carabid beetles as ecological indicators in dune management (Coleoptera, Carabidae) // *Int. Congr. Coleopterol., Barcelona, Sept. 18-23, 1989.* Abstracts. P. 52.

173. Molinari J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness // *Oikos*. 56, 3. P. 319-326.
174. Morse D.R., Lawton J.H., Dodson M.M. & Williamson M.H. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths // *Nature*. 314, 6013. P. 731-733.
175. Mągica M., Lucio G.V. de, Pineda F.D. 1996. The Madrid ecological network // *Perspectives on ecological networks*. Ed. by P. Nowicki, G. Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 49-59.
176. Myers W.L., Patil G.P. & Taillie C. 1994. Comparative paradigms for biodiversity assessment // *Measuring and Monitoring Biodiversity in Tropical and Temperate Forests*. Proc. of a IUFRO Symp. held at Chiang Mai, Thailand, Aug. 27th - Sept. 2nd 1994. Ed. by T.J.B. Boyle and B. Boontawec. P. 67-85.
177. Niemea J. 1993. Interspecific competition in groundbeetle assemblages (Carabidae): What have we learned // *Oikos*. 66, 2. P. 325-335.
178. Novotny V. 1990. Are the parameters of leafhopper (Auchenorrhyncha) and plant communities confluent? A case study on grass and sedge vegetation // *Acta entomol. bohemoslav.* 87, 6. P. 459-469.
179. Oliver I. & Beattie A.J. 1993. A Possible Method for the Rapid Assessment of Biodiversity // *Conservation Biology*. 7, 3. P. 562-567.
180. Osborn F., Goitia W., Cabrera M. & Zaffe K. 1999. Ants, plants and butterflies as diversity indicators // *Stud. Neotrop. Fauna and Environ.* 34, 1. P. 59-64.
181. Palmer M. & Smart J. 1998. Draft criteria for the selection of European IPAs / *Planta Europa*. Uppsala, June 1998. 11 p.
182. Pavlicek T. 1988. The index of species diversity, similarity of two biocenoses and the sex index // *Scr. fac. Sci. nature. UIEP Brun.* 17, 9-10. P. 539-748.
183. Pavlikowski T. 1989. Structura zgrupowan dzikich pszczolowatych (Hymenoptera, Apoidea) z obszarow rolnych o rywnych typach parcelacji powierzchni uprawnej // *Acta Univ. N. Copmrnici. Biol.* 33. S. 31-46.
184. Pearson D.L. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity / *Philosph. Transact. Royal Soc. London, Series B: Biol. Scs.*, 345. P. 75-79.
185. Pielou E.C. 1994. Biodiversity versus old-style diversity: measuring biodiversity for conservation. // *Measuring and Monitoring Biodiversity in Tropical and Temperate Forests*. Proc. of a IUFRO Symp. held at Chiang Mai, Thailand, Aug. 27th - Sept. 2nd 1994. Ed. by T.J.B. Boyle and B. Boontawec. P. 5-17.

186. Peat J.R. 1984. A partially objective method for the ecological evaluation of biological communities. PhD Thesis, The Univ. of Southampton.
187. Penev L.D. 1991. The genus *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) of the East European Reserves: local diversity in relation to climatic and habitat factors. // 4th Europ. Congr. Entomol. [and] 13th Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur, Godollo, 1991: Abstr. Vol. 1. Budapest. P. 171.
188. Plesnik J. 1996. Habitat and wildlife management. // Perspectives on ecological networks. Ed. by P. Nowicki, G. Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 241-253.
189. Pollard E. 1996. Monitoring butterfly numbers. / Monitoring for Conservation and Ecology. Ed. By B. Goldsmith. London, Chapman & Hall Medical. P. 87-111.
190. Popov V. & Krusteva I. 1993. On assessing the relative importance of interspecific competition for species diversity in two carabin guilds (*Carabini* and *Pterostichini*, Carabidae, Coleoptera) on Vitosha Mountain (Bulgaria) // Наз. научн.-техн. конф. по лесозащита. София. С. 268-272.
191. Prairie Y.T. 1996. Evaluating the predictive power of regression models // Can. J. Fish and Aquat. Sci. 53, 3. P. 490-492.
192. Preiszner J. 1987. Effect of habitat heterogeneity on carabid populations on a sandy grassland // Acta phytopathol. et entomol. hung. 22, 1-4. 433-438.
193. Prendergast J.R. 1997. Species richness covariance in higher taxa: Empirical test of the biodiversity indicator concept // Ecography, 20. P. 210-216.
194. Racz V. 1986. Composition of Heteropteran populations in Hungary in apple orchards belonging to different management types and the influence of pesticide treatments on the population densities // Acta phytopathol. et entomol. hung. 21, 3-4. P. 355-361.
195. Ranta E. & Vepsäläinen K. 1981. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities // Oikos. 36, 1. P. 28-34.
196. Reavey D. & Fry R. 1991. Habitat conservation for insects - addressing the issue in the United Kingdom // 4th Europ. Congr. Entomol. [and] 13th int. Symp. Entomofaun. Mitteleur., Godollo. Abstracts. Budapest. P. 187.
197. Report concerning the Map on nature conservation sites designated in application of international instrument at Pan-European level. Committee of experts for the European Ecological Network. Council of Europe. STRA-REP (98) 3, Revised 3. Strasbourg, 14 April 1998. 100 p.
198. Republica Moldova. Primul Raport național cu privire la Diversitatea Biologică. Chișinău. Știința. 2000. 67 p.

199. Roberts K.A. 1996. Field monitoring: confessions of an addict / Monitoring for Conservation and Ecology. Ed. By B. Goldsmith. London, Chapman & Hall Medical. P. 179-212.
200. Robinson J.V. & Dickerson J.E.J. 1987. Does invasion sequence affect community structure? // Ecology. 68, 3. P. 587-595.
201. Rossi o. & Sartore F. 1986. Comparatibe evaluation of four species diversity indices related to two specific ecological situations // Field Stud. 6, 3. P. 429-438.
202. Rosenzweig M.L. 2000. Species diversity in space and time. Cambridge, Cambridge University Press. 436 p.
203. Root R.B. & Cappucino N. 1992. Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod // Ecol. Monogr. 62, 3. P. 393-420.
204. Roubik D.W. 1990. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees // Dev. Ecol. Perspect. 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol., Yokohama, Aug. 23-30, 1990: Abstracts. Yokohama. P. 15.
205. Rowell T.A. 1994. Ecological indicators for nature conservation monitoring. Joint Nature Conservation Committee Report No 196. Peterborough.
206. Sabo P., Koren M. sr., Steffek J., Ruzickova J., Koren M. jr., Kramarik J, Maglocky S., Straka P., et al. 1996. The Slovak approach to ecological networks // Perspectives on ecological networks. Ed. by P. Nowicki, G . Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters. ECNC series on Man and Nature, vol. 1. P. 31-47.
207. Scherner E.R. 1995. Realitat oder Realsatire der "Bewertung" von Organismen und Flachen // Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 43. S. 377-410.
208. Schoener T.W. 1974. Resources partitioning in ecological communities // Science, 185. P. 27-39.
209. Schoenly K. & Raid W. 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete series or a continuum of change? // Oecologia. 73, 2. P. 192-202.
210. Siemann E., Tilman D. & Haarstad J. 1999. Abundance, diversity and body size: Patterns from a grassland community // J. Anim. Ecol. 68, 4. P. 824-835.
211. Sih A. & Baltus M.-S. *Nepeta cataria* patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip // Ecology. 1977. 68, 6. P. 1679-1690.
212. Smit H. 1998. Suggestions for criteria for a common approach to design the Pan-European Ecological Network // The Green Backbone of Central and Eastern Europe. Conf. proc., Cracow, 25-27 Feb. 1998. ECNC series on Man and Nature, vol. 3. P. 188-192.

213. Soberon J.M. & Llorente, J.B. 1993. The of species accumulation function for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7(3): P. 480-488.
214. Soule M.E. 1995. Biodiversity indicators in California: Taking nature's temperature // *Calif. Agric.*, 1995. 49, 6. P. 40-42, 44.
215. Southwood, R. 1986. Plant surfaces and insects - an overview // *Insect and Plant Surface*. London, 1986. P. 4-22.
216. Southwood, T.R.E., Brown, V.K. and Reader, P.M., 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession // *Biol. J. of the Linn. Soc.*, 12: 327-348.
217. Speight Martin R., Hunter Mark D. & Watt Alan D. 1999. *Ecology of Insects: concepts and applications*. Blackwell Science Ltd. 350 p.
218. Spellenberg J.F. 1992. *Evaluation and Assessment for Conservation. Ecological guidelines for determining priorities for nature conservation*. L., Glasgow, N-Y., Melbourne, Madras.
219. Streinborn H.-A. & Meyer H. 1994. Einfluss alternativer und konventioneller Landwirtschaft auf die Praedotorenfauna in Agrarökosystemen Shlezwig-Holsteins (Araneida, Coleoptera: Carabidae, Diptera: dolichopodidae, Emphididae, Hylobotidae, Microphoridae) // *Faun.-Okol. Mitt.* 6, 11-12. S. 409-438.
220. Szonyi G. & Kincsek I. 1986. Indication of spatial heteromorphy and community structure of Acridoidea-communities in a sandy grassland // *Acta boil. Szeged.* 32, 1-4. P. 141-156.
221. Şabanova G.A. 1999. *Flora și vegetația // Starea mediului ambiant. Chişinău, AGEPI*. P. 43-46.
222. Stumpf Th. 1997. *Neue Wege in der Bioindikation // LOBF Mitt.* 22, 2. S. 53-58.
223. Swaay C.A.M. van & Warren M.S. 1998. *Red data book of European butterflies*. Dutch Butterfly Conservation, Wageningen, The Netherlands, reportnr. VS98.15 & British Butterfly Conservation, Wareham, UK.
224. Taylor R.A.J. & Taylor L.R. 1979. 1. A behavior model for the evolution of spatial dynamics // *Population dynamics. The 20th Symp. of the British Ecol. Soc.* Blackwell Scientific Publications. P. 1-27.
225. Takeda H. 1990. Persistence of collembolan community structure over a 19 year period // *Dev. Ecol. Perspect.: 21st Cent. 5th Congr. Ecol.*, Yokohama, Aug. 23-30, 1990. Abstracts. Yokohama. P. 28.
226. Tasei J.-N. 1976. Les insectes pollinisateurs des arbres fruitiers // *Pomol. Franc.* 18, 3. P. 47-52.
227. *The European Union and Biodiversity*. 1998. Friends of the Earth & EEB. Brussels. 76 p.

228. The Pan-European Biological and Landscape Strategy. Council of Europe, UNEP, ECNC. 1996. 50 p.
229. Thomas C.D. & Mallorie H.C. 1985. Rarity, species richness and conservation: butterflies of the Atlas mountains in Morocco // *Biol. Conserv.* 33, 2. P. 95-117.
230. Tiefze F. 1987. Changes in the structure of carabid beetle taxocenoses in grassland affected by intensified management and industrial air pollution // *Acta phytopathol. et entomol. hung.* 22, 1-4. P. 305-319.
231. Tonhasca a. 1994. Diversity indices in the analysis of biological communities // *Cienc. et cult.* 46, 3. P. 138-140.
232. Tucker G. 2000. Species Presence // *Agri-Environmental Indicators for Sustainable Agriculture in Europe*. Ed. by D.M. Wascher. Tilburg. ECNC. 103-113.
233. Tucker G.M. & Heath M.F. 1994. Birds in Europe: their conservation status. Cambridge, UK.: BirdLife International. (BirdLife Conservation Series no. 3). 600 p.
234. Vaisanen R. & Heliovaara K. 1992. Rarity and species richness as measures of biodiversity // 19th Int. Congr. Entomol., Beijing, June 28 - July 4, 1992. Proc.: Abstracts. Beijing. P. 36.
235. Vogel J. & Dunger W. 1991. Carabiden und Staphyliniden als Besiedler rekultivierter Tagebau-Halden in Ostdeutschland // *Abh. und Ber. Naturkundemus., Gorlitz.* 65. S. 1-31.
236. Walitzky Z. 1991. Guild structure of beetle communities in three stages of vegetational succession // *Acta zool. hung.* 37, 3-4. P. 313-324.
237. Walker L.R. & Chapin F.S. 1987. Interaction among processes controlling successional change // *Oikos*, 50, 1. P. 131-135.
238. Ward S.D. & Evans D.F. 1976. Conservation assessment of British Limestone pavements based on floristic criteria // *Biol. Conserv.* 9. P. 217-233.
239. Weaver J. 1995. Indicator species and scale of observation // *Conserv. Biol.* 9, 4. P. 939-942.
240. Welkinson D.M. 1998. Relationship between species richness and rarity in Welsh aquatic flora // *Watsonia*, 22, 1. P. 29-32.
241. Viilma, K., Oovel, J., Tamm, U., Tomson, P., Amos, T., Ostonen, I., Sorensen, P., Kuuba, R. 2001. Estonian Forest Conservation Area Network. Final Report of the Estonian Forest Conservation Area Network Project. Triip Grupp, Tartu. 220 p.
242. Williams P. & Humphries C. Indicators as a tool for monitoring state and trends in biological diversity // *Facts & Figures on Europe's biodiversity -*

- state and trends 1998-1999. Ben C.W. Delbaere ed. Tilburg: European Centre for Nature Conservation (Technical report Series). P. 20-25.
243. Wirtz P., Szabados M., Pethig H. & Plant J. 1988. An extreme case of inter-specific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera, Megachilidae) wound and kill intruders // *Ethology*. 78, 2. P. 159-167.
244. Wolda H, Spitzer K. & Seps J. 1992. Stability of environment and of insect populations // *Res. Pop. Ecol.* 34, 2. P. 213-225.
245. Wratten S.D., Edwards P.J. & Winder L. 1988. Insect herbivory in relation to dynamic changes in host plant quality // *Boil. J. Linn. Soc.* 35, 4. P. 339-350.
246. Wratten S.D., Edwards P.J. & Baker A. 1991. Rapid wound-induced changes in plant chemistry: their ecological significance to insects // *Insects-Plants'89: Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*, Budapest, July 3-8, 1989. Budapest, 1991. P. 191-196.
247. Wright J.F., Blackburn J.H., Clarke R.T. & Furse M.T. 1994. Macroinvertebrate - habitat associations in lowland rivers and their relevance to conservation // *Pap. Congr. Int. Assoc. Theor. and Appl. Limnol.*, Barcelona, 1992. Pt 3. *Int. Ver. theor. und angew. Limnol.*, 25, pt 3. S/ 1515-1518.
248. Yablokov A. 1993. *Nature Conservation and Biodiversity / The European Common Garden. Towards the Building of a Common Environmental Policy*. Ed. by the Group of Sesimbra. P. 117-136.
249. Zakharov V.M. & Clarke G.M. (Eds.) 1993. *Biotest: A New Integrated Biological Approach for Assessing the Condition of Natural Environments*. Moscow Affiliate of the International Biotest Foundation. Moscow, Russia. 59 p.
250. Zubcov N. 2001. Diversitatea și densitatea ornitofaunei din lanșaftul agricol cu grad diferent de eterogenitatea // *Diversitatea, valorificarea rașională și protecția lumii animale*. Chișinău. CE USM. P. 58-59.

SUMMARY

1. Instead of Introduction. Monitoring in relation to many taxa makes economic sense, which cannot be evaluated directly. Main ideas of the monitoring, (a) for conservation with economical meaning and (b) for conservation as end in itself with remote consequences of public importance, agree with two approaches: (1) monitoring for decision making; (2) monitoring to study a phenomenon. From the standpoint of planning, the first line is directed at short- and medium-term monitoring, but the second - to medium- and long-term carrying out. A harmonization of purely applied and excessively academic approaches is possible, including owing to the notion *resource taxon* - a group of organisms that has a clear function in stabilizing ecosystem processes or in forming biological resources. The price of monitoring is a minimal fare for the control and management of critically important and rent-free resource. This is the cost of effective prognosis and managing. A set of resource taxa has to be different for various ecosystem types.

Planning of ecological networks compel to make classification due to the following questions: is an object so important to be included into the network and to assign a protection status; how many objects of given status and which namely are to be demoted to a lower level; how to compare them? Weighing of natural areas by their significance is essential feature of ecological networks planning.

Information on species populating, the number of species and data on populations and proportions between them serve as initial data for monitoring and eco-network core areas assessment. Weighing differs from monitoring by use of accumulative data. Listing of numerous taxa makes problem of high cost, that is to be avoided during routine evaluation as much as possible.

2. Classification of approaches to planning of eco-networks. Country or region size determines (together with density of human population), on the one hand, volume of studies to keep adequate knowledge, but on the other hand, - level of landscape transformation and space for biodiversity conservation. These factors, and at the same time degree of social and economic development, create level of knowledge - the basis for any planning including for eco-networks. Regional conditions generate motivations and, correspondingly, motivation approaches and results. Easily to see tendency of development, from geographical towards biologic-geographical approach, depending on degree of data attraction about biological richness and diversity. By means of the first approach, so-called natural (ecological) carcass is been revealing, but the second one allows to plan an eco-network.

3. Core areas assessment. Criteria, stipulated by international documents (conventions, etc.) and applicable for eco-network core areas assessment, are rather general

principles. They are repeated and may be reduced to 7 points. Properly criteria of geographical analysis are classified into 7 categories, and biological criteria into 10 ones. Parameters of long-lasting species existence in an isolated site cannot be the criteria of core area's value because of big difference between critical moduli for herbaceous plants, large animals, etc. A criterion becomes the real criterion when it contains clear definitions of the limitations of characters, based on a scale of measurements. Main types of scales, applicability indications for the task and irregular factors influencing the selection of scales are described; recommendations for choice of limits and number of levels are given. Recommendations on scales application for information about higher plants, insects, herpetofauna, birds, mammals and long-distance migrants are made for Moldova's conditions.

Means to unite heterogeneous data for estimation are discussed. Method borrowed from economics - Retail Price Index (RPI) - and applied in Great Britain for biodiversity monitoring is the most acceptable. It is based on all data shift to percents, although shift to a scale with less number of points. Procedure of area assessment consists of three stages: determination of mean rank for a category being evaluated (e.g. for data on birds or insects); average derivation on the grounds of all measures used for territory assessment (birds, plants and so on); application of exceptional elevating and step-down criteria to obtain final evaluation.

Concept of National Ecological Network of the Republic of Moldova contains system of 38 criteria, including basic ones, which are repeated with ranged parameters for sites of different importance. It is based on measurable indices, which is its essential distinction. Any parameter of such system, which has numerical or formalized sign expression, may be integrated within the real assessment with the help of the described scheme.

The problem of a finiteness in the set of resource taxa for evaluation of community state is discussed. Possible solution of the problem is related, on one hand, with the finiteness of number of axes in physical space within niche hyperspace, but on the other hand, with unequal roles and niches of various species-members of a guild. It is possible to assume, that information accumulation stops at some level of new taxa (groups) addition, and that level is not too high.

The discussed topics include the options of non-system assessment that is necessary for the comparison of sites from different regions, or when regional conditions do not allow the ranging, or when switch from high-level planning the ecological network to some primary scale.

4. Figures and indicators of biological diversity. There are 3 types of primary measures of biodiversity: species richness, species diversity and the number of species. All

indicators, connected to diversity, subdivide into two categories. The first ones are indicators of policy and management, pertinent to environment protection and nature management. They are applicable to a complex of territories that form landscape or compose a country. The second category is figures of biological diversity and influences upon it. Criteria of indicatory taxa and features of the latter are discussed. Criteria system is proposed with outlined points connected to ecology of communities and taxa. Limitedness of ideas of integral indicators and wildness indicators is argued. It is shown that in the discussed cycle of tasks presence and number of rare species and endemics have to be taken into account due to their particular status but not as a mean to assess species richness. From the viewpoint of tie between biodiversity assessment and Communities Ecology, integrity of a guild or species association is important. The key sign of it is the fact itself of structuring of guild or association. Specialized taxa are not quite suitable for monitoring considering functional integrity of their associations, but give particular options to monitor biodiversity through the ration specialists/generalists.

5. Measures of biological diversity. Species richness is an important measure. From the standpoint of the objectives of the monitoring and the evaluation of key areas, the factors determining the richness are divided into three groups. Bio-historic - the factors which have determined the development of the region; background - ones which have been remaining relatively stable over the current historic age; the factors of the community structure, which indirectly influence the species diversity through the organization of may-species population. Among the factors having effects on the primary data or related to possible changes in local fauna and flora stand out the relation "the number of species - the surface area of habitat" and the dynamics of species composition. The rest of the factors changing the number of species in a habitat can be viewed as the factors of external pressure. The major limitation of using the richness as a measure is its high sluggishness, but all attempts of determining the final number of species using a set of samples are an impasse. The discussed indices are the index of species richness and the concentration index of species richness; the parameter "b" of multiplicative function was proposed as an index of species richness.

The numbers of individual species are an important component of habitat evaluation, but it is applicable only to few species. The problem of evaluation accuracy is especially relevant to the values of absolute population numbers (it touches upon figures of absolute number first of all). The interpretation of the data on relative numbers of invertebrates becomes complicated by many masking factors.

These deficiencies are absent in the indices of relative species diversity, though its phenomenology can complicate the evaluation due to delayed effect, inversion and the configuration of the area. The major indices are discussed. Choosing them, one should keep in mind the accessibility of interpretation and the possibility of its relation to the

equation used. Among the measures of different type stand out the index of Shannon, Simpson's concentration index and evenness measure with Simpson's polydominance index as the basis. The paper gives the characteristic mistakes made at using indices, and seasonal aspects of indices application.

6. Factors determining the structure of biota and the interpretation of the monitoring results or evaluation. The chapter deals with the interrelation between species richness, diversity and succession using invertebrates as examples, between the digression and diversity. The phenomenology of succession changes within guilds is related to the pattern of species diversity that is determined by inter-species relations. The relation "plant diversity - animal diversity" is mediated by a range of factors, which mask, imitate and/or reinforce it. There are certain animal taxa which are insensitive to and very dependent on the species diversity and diversity of plants. Locally the number of species can be determined by a sum of opposite vectors: the number of species linked to the dominant plants and the number of species linked to the scarcely presented plants. The relation "plants - animals" (producer - consumer) is not the only in terms of the levels of consumption, any other pair (consumer of i^{th} order - consumer of $i+1^{\text{th}}$ order) should follow the same relation. The structuring of a guild, which is based on the communication (and more precisely, reception and transmission of information), implies the existence of perception thresholds. In the context of the biodiversity assessment, this has two consequences: it is unjustified to consider in a sample the species, which ignore each other; the ranges of sizes perceived by animals have the meaning of fractals, in this case - of virtual fractals.

7. The system of diversity assessment. The chapter deals with the problem of the materials' integrity and consequences of the confusing independent distributions at describing species diversity.

In the case of continental communities, the acceptable models are those, which can be accurately assessed in terms of meeting the real findings at small number of figures, which represent the estimates of species numbers. The major models and their suitability for the goals of the evaluation and monitoring are discussed. Approximation of distributions is not the end in itself, it is important using a model to recognize, what takes place. Moreover, it is difficult to understand what happens, if to pass from one model to another especially possessing quite broad interpretation of these models. Therefore it is proposed to consider all curves of the same family as characteristic deflections (caused by some factors, which need to be revealed) from one good model. Such model ought to be well substantiated and has evident realizations in reality corresponding to assumed situation. Model of geometric series satisfies these desires in the most degree. Method of the consecutive cutting off in the tail area of rank distribution is grounded,

as a tool for analysis of deflections from the geometric series. Problem of conformity assessment between real and simulated data is described.

On the basis of such approach, 4 structural states are observed in real local associations of species. **Distribution of impudent pre-emption (IP)** appears at super-dominance. **Distribution of pre-emption (PE)** is formed by the basic model. **Forming distribution of pre-emption (FPE)**, when only the head part of distribution fits to model, foregoes to **PE**. **Distribution of equal possibilities (EP)** corresponds to indemonstrable here the uniform distribution.

From the viewpoint of data analysis it is sufficient to emphasize that the **IP** and **EP** are neatly formal separated from the other distributions, and of course, from each other. On the contrary, **IP** graphically looks nearer to the modal **FPE**, owing to sharp fracture in both curves, while **PE** and **EP** are much more smoothed. The consequence **EP** → **FPE** → **PE** → **IP** lines up obviously along gradient of number, by minima and maxima, and may correspond to succession stages. Direct connection with succession stage cannot exist in mobile animals. Real competitive exclusion takes place on the last stage (**IP**) only.

Zipf - Mandelbrot's model was testified against this background. In real associations the model was found universal, however its coefficients are not ranged by described structural states.

Thus, describing adequately curve of dominance, the model lets nothing to estimate structure of sample and therefore for purpose of monitoring or one-time assessment of species diversity; interpretation of ecological sense of the model, which exist in literature, has nothing common with a reality.

Present materials testify to the absence of destabilizing influence of population dynamics upon relative species diversity. Owing to independence of dynamics of number, seasonal and succession trends in diversity indices are definitely determined out of extreme situations. Dynamics of number has effect on indices at the start of seasonal forming (display) of structure or at its collapse in the end of season. Massive immigration is able to cause changes like outer impacts. These data indicate the integrity of guild as a unit of high level in a community, but absence of sharp fluctuations in diversity shows force of species interaction.

Indices of species diversity do not allow determine structural state in species association (or guild, community), but help to precise it. Tables of coherence between structural state and indices for some taxa are done. They may be completed and applied as reference basis in dealing with other groups of species. It is desirable to form such tables for any monitoring group.

Synchronized application of indices of diversity, domination and equitability (evenness) is necessary despite interpretation of results is difficult. Blocking of indices is possible on basis of translation into non-dimensional scale, like the RPI method.

Application of indices allows employ distinguishing of species instead taxonomical determination. By means of that, ordinary employers of ecological services or staff in natural reserves might carry out main monitoring assessments.

Territorial monitoring of biological diversity may be based on three principles: conformity to natural zoning (on the ground of biogeographical and landscape-geographical notions); regular control of the most valuable core areas; regular-selective monitoring of resource taxa and of main part of core areas. It was broached important subject, which is out of focus now, - influence of observation scale on results and their interpretation.

8. On methods of investigation. Major methodical principles add up to contradiction: (i) receiving of representative data with statistically acceptable correctness requires the maximal large samples; (ii) provision of integrity of samples from ecological point of view, taking into account aggregations in species and between species, as well as the need to gather materials from ecologically integral plots, compel to aspire the limitedly small samples. Practical recommendations, directed to balanced application of these principles, are quoted.



Сведения об авторе

Алексей Владиславович Андреев, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, автор более 80 научных работ в области таксономии и экологии насекомых, охраны природы; ведущий научный сотрудник Института зоологии АНМ. Член Совета Экологического общества «BIOTICA». Член рабочих групп МСОП (IUCN): по устойчивому природопользованию (ESUSG) и экспертов ННГ Всемирной комиссии по охраняемым территориям (WCPA).