

А. А. Протасов

Биоразнообразие и его оценка Концептуальная диверсикология





NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE
INSTITUTE OF HYDROBIOLOGY

A. A. Protasov

**Biodiversity and its estimation.
Conceptual diversicology**

Kyiv 2002

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ГИДРОБИОЛОГИИ

А. А. Протасов

**Биоразнообразие и его оценка.
Концептуальная диверсикология**

Киев 2002

УДК 574:504.062

Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Киев, 2002. — 105 с.

В работе рассмотрены основные концепции экологии, связанные с изучением и оценкой биоразнообразия. Рассмотрены общие положения, принципы и основные методы оценки разнообразия, вопросы связи его с условиями среды, отношений концепций разнообразия и понятия экологической ниши. С использованием натуральных данных рассмотрены различные аспекты формирования видового разнообразия сообществ гидробионтов. Рассмотрены проблемы оценки качества среды с использованием показателей биоразнообразия.

Для экологов, гидробиологов, специалистов по охране окружающей среды, преподавателей, аспирантов и студентов.

У роботі розглянуто основні концепції екології, пов'язані з вивченням і оцінкою біорізноманіття. Розглянуто загальні положення, принципи і методи оцінки різноманіття, питання зв'язку його з умовами середовища, зв'язку концепцій різноманіття і поняття екологічної ніші. З використанням натурних даних розглянуто різні аспекти формування видового різноманіття угруповань гідробіонтів. Розглянуто проблеми оцінки якості середовища з використанням показників біорізноманіття.

Для екологів, гідробіологів, фахівців з охорони довкілля, викладачів, аспірантів, студентів.

The basic concepts of ecology connected with study and estimation of biodiversity are considered. The general approaches, principles and methods of biodiversity estimation, are presented. The problems of connection of biodiversity and population niche conceptions are discussed. Some aspects of biodiversity in water communities using natural data are considered. The problems of an estimation of quality of environment using of parameters of a biodiversity are discussed.

For ecologists, environment save experts, instructors, students.

Рекомендовано к изданию ученым советом Института гидробиологии НАН Украины (прот. № 8 от 15.05.2002).

Ответственный редактор доктор биологических наук, профессор И. Г. ЕМЕЛЬЯНОВ

Рецензенты: доктор биологических наук, чл.-кор. АН Республики Беларусь А. П. ОСТАПЕНЯ, доктор биологических наук, чл.-кор. НАН Украины В. И. МОНЧЕНКО.

ISBN 966-02-2517-2

©А. А. Протасов, 2002

Предисловие ответственного редактора

Разнообразие органического мира на нашей планете — результат длительного исторического развития. Являясь фундаментальным свойством биологической формы движения материи в пространстве и во времени и пронизывая все сферы разумной жизни, включая и социальную, феномен разнообразия в последнее время привлекает внимание многих ученых различных отраслей естественных и гуманитарных наук, и как предмет исследования уже вышел за рамки чисто биологических дисциплин.

Сегодня решение важнейших вопросов проблемы биоразнообразия приобретает особое значение, поскольку со становлением и развитием человеческой цивилизации сохранение разнообразия живого на нашей планете является необходимым условием дальнейшего существования биосферы и человека как биологического вида. Это тем более важно в условиях все возрастающего антропогенного воздействия на биосферу и проявления локальных, региональных и глобальных кризисных явлений, способных в итоге привести к экологической катастрофе.

В предлагаемой вниманию читателя книге А. А. Протасова, посвященной указанной проблеме, рассмотрен спектр вопросов, от решения которых зависит сохранение многообразия живого на нашей планете, дальнейшее существование и устойчивое развитие человеческой цивилизации. Автором детально проанализированы концептуальные аспекты разнообразия, сделана попытка терминологического упорядочения понятия разнообразия для биообъектов разной сложности. Достаточно подробно обсуждены различные подходы к измерению разнообразия, при этом особое внимание акцентируется на показателях, наиболее часто используемых при его оценке. Рассмотрены вопросы информационного содержания применяемых показателей, связи разнообразия систем с их устойчивостью, стабильностью, надежностью, а также комплементарности элементов систем и их диверсогенез.

При анализе проявления феномена разнообразия на разных уровнях организации живого А. А. Протасов обсуждает различные системы классификации разнообразия и предлагает оригинальную схему уровней биоразнообразия, на наш взгляд, несколько упрощенную. Рассматривая структурно-функциональную организацию надорганизменных систем и, в частности, биотических сообществ, автор анализирует характер изменения разнообразия в ходе сукцессии экосистем и вдоль градиента абиотических факторов, а также его связь с биомассой сообществ и продукционными характеристиками.

Значительный интерес представляет рассмотрение понятия «экологической ниши» и возможностей определения ширины ниши через разнообразие. В этом же контексте следует обратить внимание и на попытку установления связи между разнообразием сообществ и разнообразием среды в

пространстве и во времени. По мнению автора, биоразнообразие лимитируется не только экзогенными средовыми факторами, но и эндогенными, связанными со структурой и функционированием сообществ. В этом его взгляды достаточно оригинальны, в частности, в отношении оптимального разнообразия в промежуточных условиях среды, когда ни значительная продуктивность, ни высокая гомо- или гетерогенность среды не приводит к увеличению биоразнообразия. Заслуживает внимания и выдвинутое положение, что для формирования биоразнообразия необходимым условием является не только количественное, но и качественное разнообразие ресурсов.

Наряду с постановкой и анализом теоретических вопросов, должное внимание в книге уделено прикладным аспектам проблемы биоразнообразия. Это касается, например, индикации качества среды. Как подчеркивается автором, биоразнообразие относится к числу важнейших критериев оценки качества среды. Поэтому используя показатели разнообразия, рассчитанные для индикаторных групп организмов, можно проводить оценку состояния экосистем. При этом важное место отведено обсуждению направленности количественных изменений биоразнообразия при разной антропогенной нагрузке на экосистемы.

На основе достаточно детального анализа проблемы биоразнообразия А. А. Протасов предлагает выделить в рамках современной экологии отдельный раздел, основной задачей которого является выяснение общих закономерностей формирования разнообразия биотических (надорганизменных) систем, механизмов его поддержания и ограничения.

Надеюсь, что спектр затронутых вопросов, а также, возможно, и не всегда бесспорные взгляды автора в отношении фундаментальных проблем разнообразия живого будут представлять интерес для широкого круга специалистов, занимающихся изучением этого феномена. Хочется верить, что представленная работа окажет стимулирующее воздействие на развитие исследований в данном направлении, поиск новых путей и подходов в изучении процессов, обеспечивающих поддержание разнообразия биоты и устойчивость структурно-функциональной организации как отдельных экосистем, так и биосферы в целом.

И. Г. Емельянов, доктор биологических наук, профессор

Об авторе

Протасов Александр Алексеевич, доктор биологических наук, профессор.

Работает в Институте гидробиологии Национальной академии наук Украины.

Много лет занимается исследованием гидроэкосистем водоемов, подверженных антропогенному воздействию, в частности водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций. Проблемами биоразнообразия интересуется в связи с исследованиями структуры и функционирования сообществ гидробионтов. Автор более 160 научных работ.

ИГБ НАНУ, пр. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина.
protasov@bigmir.net



Спросим себя: что доступно непосредственному наблюдателю?
Оказывается, что не предмет, а границы предмета.
Л. Н. Гумилев

Только общая концепция ставит на свои места
все частности и ликвидирует противоречия между ними.
Ю. Г. Алеев

Progress come be measured only by quality of life.
All life, not human life only.
Ch. A. Lindberg

Предисловие

Люди всегда понимали, что спастись под ударами стихии человек не сможет один без окружающего его живого мира. Видимо, первым хранителем генофонда биосферы был Ной, соорудивший свой ковчег не только для себя, но и для каждой твари по паре. Человечество сейчас располагает гораздо большим потенциалом гармонизации отношений с природой. Одним из аспектов этого потенциала являются экологические знания.

Сама проблема изучения, сохранения биоразнообразия, инвентаризации живого мира Земли уже вышла далеко за рамки чисто биологических, экологических исследований. Политические и во многом политикантские аспекты ее все более расширяются. Социологические и гносеологические стороны этого явления, очевидно, подлежат серьезному анализу. Однако в любых обстоятельствах изначальный биологический, экологический смысл должен находиться в основе всех действий в области прикладной экологии, природоохранной политики. Область экологии, занимающаяся феноменом разнообразия, появилась не сегодня и развивалась по своим собственным законам, несмотря на «бум экологизации» в политике. Законы формирования знания требуют как постоянного накопления фактов, так и выдвижения гипотез, формулировки концептуальных обобщений.

Современные подходы к проблеме биоразнообразия в экологии явно разделяются на два аспекта. Они имеют свои специфические оценки значимости биоразнообразия. Как указывается в «Замечаниях редколлегии» к статье А. М. Гилярова (1996) эти направления можно обозначить как синэкологическое и такое, которое относится «к проблемам инвентаризации, оценки состояния, сохранения, биозагрязнения, восстановления» (с. 506). Бесспорно, существующий не всегда оправданный ажиотаж вокруг второго аспекта (Гиляров, 1996, 2001), имеет свои мотивации и причины, но вряд ли необходимо здесь их рассматривать. Однако важно, и это следует подчеркнуть, что биоразнообразие представляет собой экологический феномен и два аспекта его исследования, безусловно, связаны. Связь эта, видимо,

такова: синэкологический аспект, которым занимается фундаментальная экология, исследуя закономерности связи разнообразия со структурой и функционированием сообществ и экосистем, в своей прикладной части неизбежно выходит на рекомендации относительно оценок, прогнозов для второго аспекта. С другой стороны, необходимо понимать, что истинно (а не конъюнктурно) декларируя природоохранные цели, благородное дело сохранения разнообразия биосферы никак не обойтись без экологических гипотез, постулатов, теорий. Не противопоставление, а синтез этих двух направлений (и, очевидно, при главенстве ученых-экологов) — основа успеха и научных разработок, и политической деятельности.

Конечно, интерес к разнообразию форм жизни зародился вместе с интересом человека к окружающей его природе. Однако следует признать, что именно в последнее десятилетие происходит интенсивное накопление фактов, формирование и переосмысление новых концепций.

Отмечено (Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997), что «в общей биологии в 1995–1996 гг. проблема биоразнообразия, как по своему значению, так и по количеству публикаций, вышла среди научных дисциплин на передний план» (с. 131).

В экологии складывается уже самостоятельное направление разностороннего исследования феномена биоразнообразия. Этот раздел экологии может быть назван диверсикологией (от латинского *diversus* — различный, разный, разнообразный). Отметим, например, что существует большая международная программа по изучению биоразнообразия, которая называется DIVERSITAS (Лущеккина, Неронов, 1996; Шутова, 2002). Может быть, развитие этого раздела экологии и станет основой того синтеза двух важных аспектов, о которых говорилось выше?

Попытки оценки и систематизации всеобщего биоразнообразия богатства жизни на Земле восходят еще к Аристотелю и Линнею, однако начало современной диверсикологии как экологической дисциплины связано с именами Р. Мак-Артура (MacArthur, 1955) и Р. Маргалефа (Margalef, 1969).

Вопрос, что должно главенствовать — эмпирические данные, которые накапливаясь делают необходимыми концептуальные обобщения, или теории, предсказывающие результаты эмпирических исследований, — конечно, риторический. Смена «главенствования» обычно имеет циклический характер. Есть предпосылки полагать, что как в экологии в целом (Реймерс, 1992; Розенберг и др., 1999), так и в диверсикологии в настоящее время наблюдается период концептуальных обобщений. В конце 1970 г. Э. Пианка (1981) сформулировал 10 основных гипотез о видовом разнообразии, сейчас количество концептуальных положений значительно возросло. Многие обзорные фундаментальные публикации (Kratochwil, 1999; Емельянов, 1999; Алимов, 2000) показывают, что накопление фактов в этой области экологии намного опережает концептуальные обобщения и многие из них находятся еще на стадии гипотез (Huston, 1979; Global Biodiversity, 1995; Kratochwil, 1999). Фундаментальный труд нескольких десят-

ков авторов под названием «Global Biodiversity Assessment» (1995) содержит более 1100 страниц и многие сотни цитируемой литературы, тем не менее не снимает многих вопросов в изучении разнообразия, а наоборот расширяет области интересов диверсикологии.

Первым использовал в научной литературе понятие и термин biological diversity (биологическое разнообразие), по-видимому, Г. Бейтс (Лебедева и др., 1999), описывая впечатления от встречи нескольких сот видов бабочек за время часовой экскурсии в книге «Натуралист на Амазонке». Действительно, одним из факторов интереса к проблеме было и есть поражающее воображение разнообразие проявлений жизни. Одни из основных вопросов естествознания можно представить так: в чем смысл этого бесконечного разнообразия форм, каковы источники биологического разнообразия и каковы факторы его лимитирования?

В данной работе нами сделана попытка обобщить имеющиеся в настоящее время экологические положения, гипотезы, постулаты, законы, сентенции, связанные с концепциями биотического разнообразия. Данный взгляд на концептуальную диверсикологию как часть формирующейся концептуальной экологии (Реймерс, 1992; Розенберг и др., 1999) не претендует на абсолютную полноту обзора проблемы, но тем не менее затрагивает основные и, на наш взгляд, проблемные вопросы, многие из которых еще спорны.

Всего в доступной нам литературе найдено более полутора сотен гипотез, концептуальных положений, постулатов и сентенций, имеющих отношение к проблеме биоразнообразия, основные из которых использованы в данной работе. Ссылки на литературный источник не всегда отражают приоритет высказанного положения. Положения, помеченные звездочкой (*) сформулированы нами.

Автор выражает глубокую благодарность профессору И. Г. Емельянову, академику РАН А. Ф. Алимову, чл.-кор. НАНУ В. И. Монченко, чл.-кор. АН Республики Беларусь А. П. Остапене за ряд ценных замечаний по отдельным разделам работы, Christiane Rapin за помощь в ознакомлении со многими литературными источниками, а также А. А. Силаевой, А. А. и В. А. Ружинским за помощь в работе над рукописью. В работе использованы неопубликованные данные А. В. Коломийца, Г. В. Нестеренко, Э. М. Любченко, Т. И. Акимовой, которым автор выражает благодарность.

1. Концепция биотического разнообразия

«Разнообразие», «разнообразный» — эти понятия присутствуют постоянно в процессе восприятия явлений окружающего мира. Мир разнообразен. Разнообразие — одно из неотъемлемых и важнейших его качеств. Под этим мы понимаем отличие одних элементов или их частей, одних явле-

ний, их проявлений от других. Разнообразны не только материальные объекты, но и проявления интеллектуальной деятельности человека.

1.1	«Разнообразие» — понятие универсальное, применяемое на уровне химических элементов, молекул, клеток, тканей, органов, организмов, сообществ, экосистем	Емельянов, 1999
-----	--	-----------------

Универсальность этого понятия определяется тем, что различия устанавливаются между объектами различного характера и происхождения. Они могут быть оценены качественно, т. е. по принципу «да» или «нет», а также в той или иной степени и количественно, т. е. насколько одни объекты отличаются от других.

1.2	Разнообразие — это понятие, которое имеет отношение к размаху изменчивости или различий между некоторым множеством или группами объектов	Лебедева и др., 1999
-----	--	----------------------

Сами определения разнообразия касаются как частных аспектов, так и претендуют на универсальность.

1.3	Разнообразие представляет собой совокупности типов различий объектов мира (универсума) любого пространства (территории, акватории, планеты), которое выделяется на основе выбранной меры	Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997
-----	--	--------------------------------

Выбор этой меры может быть различным, но «разнообразие по количеству и объему единиц региона или Земного шара может значительно изменяться и в общих чертах векторизирует в бесконечность» (Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997, с. 135).

Разнообразие, как универсальное понятие, представляет собой совокупность элементов, которые создают определенную целостность, т. е. систему (Гродзинский та ін., 2001).

В экологии основным является системный подход, поэтому очень важным для диверсикологии представляется следующий закон:

1.4	Закон необходимого разнообразия: система не может состоять из однотипных элементов	Реймерс, 1992
-----	--	---------------

Система должна состоять из хотя бы двух несходных по своим свойствам элементов. При этом следует упомянуть аксиому эмерджентности: целое всегда имеет особые свойства, отсутствующие у его частей (Реймерс, 1992). Таким образом, разнообразие простейшей системы из двух различных элементов ($A \neq B$) будет определяться свойствами элементов А и В и

особыми эмерджентными свойствами системы АВ, и при этом сама система АВ может быть одним из элементов системы более высокого уровня.

Существует положение о том, что поддержание стабильности организма и биологических систем надорганизменных уровней интеграции определяется способностью запасать информацию из окружающей среды в количестве не менее числа внешних нарушений, стремящихся вывести системы из области выживания (Эшби, 1959; Емельянов, 1999). Предполагается, что у биологических систем надорганизменных уровней организации «носителем информации» могут быть показатели качественно-количественных соотношений отдельных компонентов (Емельянов, 1999).

Это положение имеет важное следствие: система управления, в том числе и искусственная должна иметь разнообразие, сопоставимое с разнообразием управляемой системы. В целом данное положение представляет собой несколько трансформированный постулат о передаче информации К. Шеннона (1963): величина передаваемой информации должна быть больше на величину, необходимую для компенсации «шума». При всей теоретической важности и верности закон плохо интерпретируется в приложении к реальным экосистемам. В первую очередь, в связи с неопределенностью понятия информации в приложении к экосистемам. Представляется, что будущую практическую ценность имеет следствие, которое постулирует связь и адекватность разнообразия экосистем и разнообразия среды.

Обширность проблемы разнообразия при концептуальном подходе делает необходимым выделение центральных, ключевых вопросов и задач диверсикологии. Как основные проблемы А. Kratochwil (1999) выделяет две: что такое биоразнообразие и как оно может быть измерено? И. Г. Емельянов (1999) в качестве первоочередных также выделяет определение понятия «разнообразие» и проблему измерения разнообразия на различных уровнях организации живого.

Биологическое разнообразие (Biological diversity) — один из немногих общебиологических терминов, формулировка которого закреплена на уровне международного соглашения.

1.5	«Биологическое разнообразие» означает вариативность живых организмов из всех источников, включая наземные, морские и другие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и экосистемами	Convention ..., 1992; Global ..., 1995
-----	---	---

Из этого определения можно выделить несколько основных аспектов биологического разнообразия: оно охватывает все проявления вариативности живых организмов; в формировании разнообразия участвуют все

организмы, обитающие в любых частях биосферы; разнообразие много-
ярусно, иерархично, т. е. должно обладать собственной структурой, что
подразумевает существование «разнообразие разнообразия».

Несмотря на международную «стандартизацию», понятия и определе-
ния продолжают формулироваться и количество дефиниций будет увели-
чиваться.

1.6	Биоразнообразие, биологическое разнообразие — это общие различия, вариации, вариабельность, сложность и богатство жизни на Земле	Kratochwil, 1999
-----	--	------------------

Так, рассмотрено (Шеляг-Сосонко, 1997; Емельянов, 1999) более по-
лутора десятков определений типа «разнообразие — это...». В целом они
мало отличаются от двух приведенных выше. Следует лишь признать, что
предмет диверсикологии по своей природе таков, что трудно ожидать узких
и очень конкретных определений.

Возвращаясь к терминологическому многообразию, сделаем некото-
рые замечания об определенной неоднозначности терминов. Если вторая
часть словосочетания практически неизменна (разнообразие, *diversity*), то
первая, напротив, имеет свое разнообразие: биологическое, биотическое,
видовое, таксономическое... Нам представляется, что существующие тер-
мины имеют определенные особенности и отражают различные аспекты
разнообразия (рис. 1.1).

Биологическое разнообразие (biological diversity) — часть всеобщего раз-
нообразия в природе, которая имеет отношение к живыми организмам, их
подсистемам.

Биотическое разнообразие (biotic diversity) — часть всеобщего разнооб-
разия, которая имеет отношение к биологическим системам надорганиз-
менного уровня.

Биоразнообразие (biodiversity) — объединяет две первые категории.

Средовое разнообразие (environmental diversity) — разнообразие среды
обитания, может включать и биологические элементы, являющиеся средой
для других организмов.

Экосистемное разнообразие (ecosystem diversity) — разнообразие систем,
включающих биотические, биокосные и косные элементы.

Биосферное разнообразие (biosphere diversity) — разнообразие в масшта-
бах экосистем гидросферы, аэросферы и биосферы Земли в целом.

Разнообразие биосфер (diversity of biospheres) — разнообразие между био-
сферами, в настоящее время равно нулю, т. к. другие биосферы не-
известны.

Следует обратить внимание на перекрывание областей. Перекрывание
биологического и биотического разнообразия очевидно, поскольку надор-
ганизменные системы базируются на организме как основном элементе.
Перекрывание областей биоразнообразия, а точнее биотического и средо-
вого разнообразия создает новую область — экосистемного разнообразия.

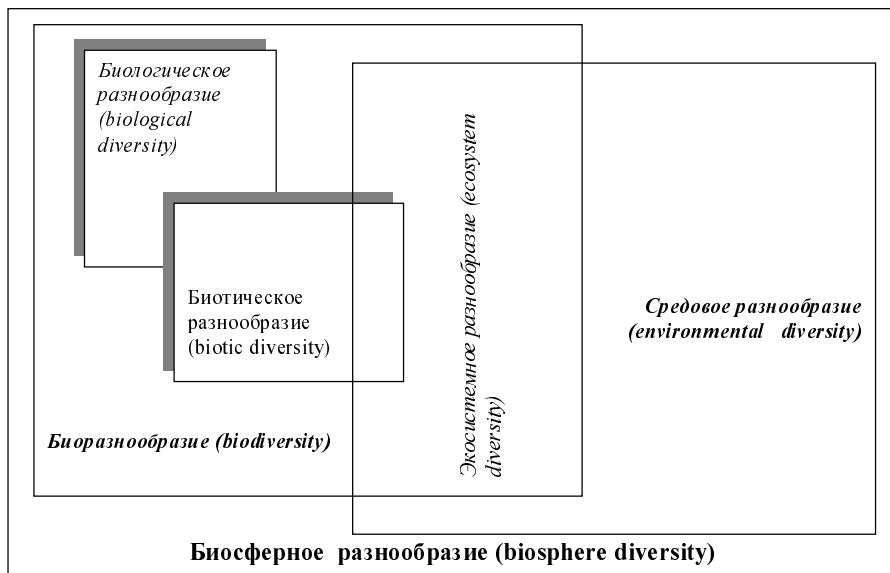


Рис. 1.1. Схема взаимоотношений экологических понятий, связанных с биоразнообразием.

Fig 1.1. The scheme of relationship of ecological conceptions deal with the biodiversity.

Достаточно распространено наиболее «прямое» представление о биоразнообразии как о числе видов организмов в определенном пространстве. На этом подходе базируются некоторые общие заключения.

1.7	Видовое богатство регионов, областей зависит от процессов видообразования, вымирания, иммиграции и эмиграции	Earth ..., 2000
1.8	Число видов, их разнообразие возрастает от высоких широт к низким	Алимов, 2000
1.9	Число видов возрастает с увеличением площади ограниченных местообитаний, например островных	Алимов, 2000
1.10	Для большинства групп организмов существует широкий градиент видового разнообразия в зависимости от географического положения и условий среды	May, 1999; Earth ..., 2000

Одной из важных проблем диверсикологии является оценка и измерение разнообразия. Первым шагом к оценке может быть графическое представление видового разнообразия (Одум, 1975), построение зависимостей между числом видов и числом особей, обитающих в некотором пространстве. Как отмечает Ю. Одум (1975), графический анализ имеет два преимущества перед показателями: сглаживаются различия в величине проб, и не делается никаких предположений о характере математических зависимостей.

Измерение разнообразия через число элементов системы, например, через число видов организмов не всегда корректно, т. к. оно сильно зависит от размеров обследованных местообитаний. Поэтому предложен ряд индексов разнообразия, в которых число видов нормируется по другим характеристикам.

1.11	$d_1 = S / \log A$	(1.1)	Одум, 1975; Уиттекер, 1980
	$d_2 = S / \log N$	(1.2)	
	$d_3 = S - 1 / \log N$	(1.3)	
	$d_4 = S / \sqrt{N}$	(1.4)	
	$d_5 = S / 1000$ особей	(1.5),	
где: d — разнообразие, A — площадь учетной площадки, S — число видов, N — численность, число особей в описании			

Поскольку число видов, как правило, возрастает с увеличением размера учетной площадки, предлагается (Миркин, 1986) это пространство ограничить такой площадью, где участок резкого подъема кривой числа видов сменяется плавным.

Несложно видеть, что все эти индексы имеют различные размерности и различаются по величине при одинаковых характеристиках выборки. Результаты анализа мало сопоставимы. Сейчас в литературе существует несколько десятков индексов разнообразия, однако вполне можно признать самым распространенным так называемый индекс Шеннона (Песенко, 1982; Свирежев, Логофет, 1978), который скорее должен был бы называться в экологии индексом Маргалеса—Мак-Артура.

1.12	$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$	(1.6),	Шеннон, 1963; Песенко, 1982; Мэггаран, 1992; Емельянов, 1999; Kratochwil, 1999; Алимов, 2000
где: p_i — частота или отношение значимости i -го элемента (вида) к общей значимости n элементов (видов). Например, численность или биомасса i -го вида к суммарной численности или биомассе сообщества			

Строго говоря, индексом H (без штриха) обозначается количество информации в полной конечной совокупности (Песенко, 1982), а разнообразие «на особь» — H' . Однако в последних работах (Емельянов, 1999; Алимов, 2000) индекс Шеннона обозначается через H , далее мы также будем придерживаться такого обозначения.

Несмотря на недостатки этого индекса — «примитивность и отсутствие каких-либо строгих ограничений» (Денисенко и др., 1991, с. 691), и то, что эта функция отнюдь не отвечает всем требованиям, предъявляемым к такого рода показателям (Песенко, 1982), очень многие авторы признают, что на его использовании уже базируются широкие эмпирические обобщения. С этим, безусловно, следует согласиться. Тем не менее, многие аналогии, связанные с применением этого индекса действительно мало обоснованы, а экологическая его интерпретация при всей широте использования еще до конца не разработана.

Преимуществом этого индекса является то, что четко определяются компоненты измеряемого разнообразия — богатство элементов системы (видовое, фенотипическое, экоморфное и т. п.) и выравненность, т. е. равномерность представленности элементов системы по какому-то признаку (отношения, частоты, вероятности p_i).

1.13	Постулат двукомпонентности: разнообразие системы определяется двумя характеристиками — богатством элементов и относительной их представленностью по избранному признаку	Пианка, 1981
------	---	--------------

Использование логарифма по основанию 2 приводит к получению результата в битах, например на особь, грамм биомассы или джоуль энергии. Вполне возможно использование и других оснований логарифма, однако, при этом следует принимать во внимание соотношения между величинами (Песенко, 1982):

Используемое основание логарифма	Единица измерения	Коэффициент перевода значений логарифмов для получения значений H в битах
2 ($\log_2$)	Binary digit, bit, бит	—
10 ($\lg$)	Decimal digit, decit, децит	3,3219
e ($\ln$)	Natural bel, nat, nit, нит	1,4426

Не совсем ясна экологическая интерпретация результата расчетов — среднее разнообразие на особь. Если мы пользуемся такими показателями значимости, как биомасса в единицах массы, или энергосодержания био-

массы (Дж, ккал), то интерпретация представляется еще более сложной. Формально, согласно с теорией информации, речь идет о вероятности того, что случайно взятая особь будет принадлежать i -му виду. Чем выше равномерность распределения особей (граммов, джоулей) по видам, тем выше эта вероятность и выше разнообразие, среднее разнообразие на особь (г, Дж). При равновероятных событиях, т. е. равной вероятности извлечения особи для всех видов разнообразие будет максимальным и определяться только числом видов.

1.14	$H_{\max} = \log_2 S$ (1.7), где: S — число элементов (видов)	Одум, 1975; Песенко, 1982
------	--	------------------------------

Оценка максимального разнообразия показывает, что диапазон его не так уж велик:

Число элементов	Максимальное разнообразие (бит/элемент)
4	2,000
10	3,322
100	6,643
1000	9,965
1 500 000	20,515

Использование логарифма приводит к тому, что увеличение числа элементов системы возрастает на 2 порядка (например, от 4 до 100), разнообразие увеличивается всего в 3 раза. Максимальное разнообразие для системы из 10^6 элементов, что сопоставимо с числом видов в биосфере Земли (Мау, 1999) составляет 20,5 бит/элемент. Если учесть, что максимальное разнообразие соответствует маловероятному абсолютно равномерному распределению значимости и эта вероятность снижается при увеличении числа элементов, то в реальной ситуации вряд ли можно ожидать высоких значений индекса Шеннона. Например, видовое разнообразие реальных сообществ вряд ли будет более 6–7 бит/экз. Сравнение этих двух показателей — максимального значения разнообразия и реального может дать нам важную информацию о системе, а именно: в каком соотношении представлены элемент системы, насколько выравнены эти показатели. Выравненность (equitability, evenness) представляет собой отношение реально-го разнообразия системы к максимальной со значениями от 0 до 1.

1.15	$J = H/H_{\max}$ (1.8)	Одум, 1975; Денисенко и др., 1991
------	------------------------	--------------------------------------

Выравненность будет тем меньше, чем выше доминирование 1 элемента системы. Это можно выявить и при прямом сравнении между собой вероятностей $p_1, p_2, p_3 \dots p_n$, проранжировав их. Однако как справедливо отмечает Ю. А. Песенко (1982), показатели выравненности используют всю информацию о распределении особей по видам и позволяют избежать произвольности при установлении числа наиболее обильных доминирующих видов. Максимальных значений индекс Шеннона достигает при отсутствии значительного доминирования, что может быть сформулировано как положение о нормальном распределении и экстремуме индекса Н:

1.16	Нормальное распределение осуществляет экстремум такого функционала, как энтропийный показатель (Н)	Федоров, 1977
------	--	---------------

Необходимо отметить, что индекс Шеннона — далеко не единственный индекс, основанный на относительной значимости, вероятностных показателях.

1.17	$PIE = 1 - \sum_i p_i^2 \quad (1.9)$ $S_\lambda = \left(\sum_i p_i^2 \right)^{-1} \quad (1.10)$ $S_H = \exp \left\{ - \sum_i p_i \log p_i \right\} \quad (1.11)$	Песенко, 1982
------	---	---------------

Преимущество индекса Шеннона для измерения биоразнообразия связано с концепцией его информационного содержания. Предпочтение использования логарифма по основанию 2 также связано с совпадением информационной единицы — бит.

1.18	Информационная интерпретация энтропийного индекса Шеннона состоит в том, что разнообразие трактуется как приходящееся на одну особь количество информации, заключенной в распределении по видам, особям или энергии по трофическим связям	MacArthur, 1955; Алимов, 2000
1.19	Для организма, популяции, сообщества характерно накопление информации, о чем свидетельствует нарастание свободной энергии	Емельянов, 1999

Информация в самом общем значении — это отражение материального и идеального мира с помощью определенных знаков и сигналов.

Получение информации — это устранение неопределенности относительно какого-либо объекта. Количество неопределенности, по-видимому, стремится к бесконечности, однако реально мы ее измеряем полученной информацией: неопределенности было столько, сколько получено информации. Как отмечает Г. М. Хованов (1972), велика информативность «невероятных» фактов.

В качестве примера можно привести определение информации, взяв любой текст, например, небольшой фрагмент из книги А. Ф. Алимова «Элементы теории функционирования водных экосистем» (Алимов, 2000). В результате подсчета встречаемости букв русского алфавита и пробелов между словами определим вероятности, на основании чего можно вычислить H в битах на знак. В строке в среднем оказалось 59 знаков. При вероятностях p от 0,01 до 0,18 находим, что разнообразие H нашей выборки равно 3,871 бит/знак. Максимальное разнообразие равно 4,247 бит/знак, выравненность равна 0,911. При подсчете среднего числа строк на странице (40) и числа страниц (147) получаем общую информацию 1342,9 Кбит. Проведение такой же операции с английским текстом (Kratochwil, 1999) дало очень сходные результаты: $H=3,910$ бит/знак, $H_{\max}=4,322$ бит/знак, $J=0,905$. Информация на весь текст (статья в сборнике "Biodiversity in ecosystems...", 32 страницы, среднее число строк на странице — 73, число знаков в строке — 73) составила 347,1 Кбит.

Этот достаточно формальный пример имеет, однако, много общего с применением индексов для оценки биоразнообразия, основанных на вероятностных функциях. Как и особи разных видов, знаки алфавита в своем сочетании подчиняются определенным закономерностям (которые могут быть нам неизвестны и чаще всего неизвестны), образуют слова, несущие определенный смысл. Более объемные произведения, как и более обильные сообщества, имеют большую суммарную информацию. Однако очевидно, что результаты расчетов на основании соотношения вероятностей встречаемости знаков и получение информации при прочтении текста далеко не одно и то же. Здесь речь должна идти уже не о количестве, а о качестве информации. И здесь также просматриваются определенные аналогии с исследованием биоразнообразия. При этом современная теория информации не обладает методами для оценки качества информации, хотя в биологии это может иметь решающее значение (Волькенштейн, 1981). Количество информации, эффекты малых объемов информации в биологических системах могут быть очень значительными, аналогично тому, как один бит информации — замена красного цвета светофора на зеленый — вызывает переключение транспортных потоков.

В сообществе с большим числом видов и относительно небольшой представленностью каждого вида выяснение видовой принадлежности каждой случайно взятой особи устраняет значительную неопределенность, т. е. высокоинформативно. При этом необходимо учитывать, что это не характеристика данного вида, а всей системы, всего сообщества. В сосно-

вом бору очевидна большая вероятность встретиться именно с сосной, и высокая вероятность этого события (поскольку именно этот вид здесь доминирует) малоинформативна, поэтому разнообразие такого сообщества невысокое.

Следует отметить, что понятие информации утратило уже свой достаточно узкий первоначальный смысл как нечто, связанное с сообщением, знанием, выбором, характеризуя квантовую меру (Хованов, 1972) увеличения упорядоченности состояния систем.

1.20	При определении (измерении) разнообразия принимается, что вероятности p_i не зависят от их характеристик, свойств элементов систем	*
------	--	---

Совершенно очевидно, что в биотических сообществах и других биосистемах это условие положения 1.20 не выдерживается. Например, при сходстве относительных численностей (n/N) виды могут сильно различаться по размерам, а значит и по биомассе. Кроме того, обсуждая проблемы измерения биоразнообразия, R. Whittaker (1965) отмечает сложности, которые создает неопределенность растительной индивидуальности. Он также полагает, что не совсем корректно сравнивать в одной шкале такие различные по размеру биообъекты как травы и деревья. Трудности создают и колониальные формы, учет которых в единицах численности может быть вообще невозможен. Не исключено, что разрешить проблему может усреднение индексов разнообразия, полученных при расчетах разных характеристик.

Формально подход к результату измерения разнообразия в единицах бит/экз., бит/г и т. п. открывает заманчивую перспективу оценить общее разнообразие сообщества в единицах бит/м² или бит/м³.

1.21	Информация всего биоценоза или его части в единице пространства равна информации на один элемент (особь, единицу биомассы и др.), умноженную на количество элементов	Константинов, 1986
------	--	--------------------

При не очень ясной математической правомерности подобной оценки следует отметить, что показатели обилия варьируют значительно, а показатель H , наоборот, довольно слабо, поэтому изменения суммарной информации будут скорее отражать колебания численности или биомассы.

Как видно из рисунка 1.2, информация гораздо сильнее коррелирует с биомассой, чем с разнообразием, также рассчитанным по биомассе. Если коэффициент корреляции между информацией и биомассой составил 0,98, то между информацией и разнообразием всего 0,31. Это происходит вследствие того, что биомасса вносит более весомый вклад в мультипликативную функцию по сравнению с разнообразием.

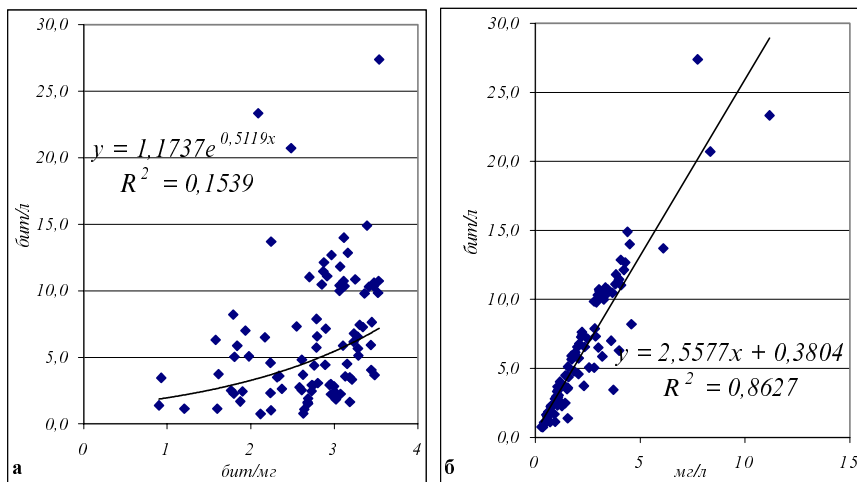


Рис. 1.2. Зависимость информации сообщества фитопланктона водоема-охладителя Криворожской ГРЭС (1991 г), рассчитанной по биомассе от видового разнообразия H_b (а) и биомассы (б).

Fig. 1.2. Relationship of information of phytoplankton community in cooling water body of Kryvoy Rog TPP (1991 year), calculated by biomass and species diversity H_b (a) and biomass (б).

Индекс Шеннона называют еще энтропийным индексом. Однако не следует, по нашему мнению, преувеличивать экологическое значение некоторого подобия.

Согласно второму закону термодинамики в изолированных системах энтропия сохраняет постоянные значения для обратимых процессов и достигает максимума при термодинамическом равновесии (Костюк и др., 1988). Физический смысл энтропии состоит в том, что она есть мера молекулярного хаоса. Возрастание ее отражает увеличивающуюся дезорганизацию системы. Энтропия макросостояния системы реализуется через вероятностные процессы микросостояний элементов системы. Например, если в m камерах находится n молекул в случайном количестве в каждой, то далее процессы их перемещения могут гипотетически закончиться двумя крайними состояниями: молекулы равномерно распределятся по всем камерам (в каждой будет n/m молекул) или все молекулы будут находиться в одной камере (в 1 камере будет n молекул и в остальных — 0). Согласно принципам определения термодинамической вероятности первый процесс имеет наибольшую вероятность, а второй — наименьшую, т. е., энтропия второго состояния минимальна, а первого — максимальна. Наиболее упорядоченному состоянию соответствует минимальная энтропия, и это со-

стояние термодинамически наименее вероятно. Таким образом, энтропия есть характеристика состояния системы.

Понятие энтропии представляет собой уже не только физическую концепцию, но часть мировоззренческих представлений, на основании чего и делаются самые широкие аналогии. Еще Гераклит высказывал положение: «Изменяясь все вещи стремятся к покою» (цит. по Connel, Slatyer, 1977). Из положений термодинамики следует, что отличное от «состояния покоя», «тепловой смерти», максимума энтропии состояние должно поддерживаться некоторыми затратами энергии. В физике связь энтропии с вероятностью состояния системы означает связь энтропии с количеством информации (Волькенштейн, 1981). Энтропия есть количественная мера недостатка информации в системе. Увеличение информации связано с уменьшением энтропии и наоборот. По этому поводу М. В. Волькенштейн замечает, что «эквивалентность информации и энтропии не более удивительна, чем эквивалентность массы и энергии по Эйнштейну» (Волькенштейн, 1981, с. 45). Эта взаимосвязь означает, что за получение информации надо «платить» повышением энтропии.

Не будем забывать, однако, что применяя «энтропийный» индекс Шеннона для определения, например, видового разнообразия сообщества, мы имеем дело всего лишь и только с относительным обилием (вероятностями) обнаруженных нами видов организмов в некоторой выборке (пробе). При равном числе видов разнообразие выше там, где распределение относительного обилия более равномерно. Как видно из выше приведенного примера с распределением молекул в объемах, формально можно провести аналогию с их распределением и распределением видов в сообществе. Представляется, однако, что экологические аналогии здесь весьма сомнительны.

Видимо, следует признать эмпирически полезным положение о том, что известная функция измерения биотического разнообразия, предложенная Маргалефом–Мак–Артуром формально аналогична информационной функции Шеннона, которая, в свою очередь, аналогична энтропийной функции. Общесистемные аналогии не всегда правомерно использовать для анализа конкретных биотических сообществ.

Необходимо признать, что широкое использование индекса Шеннона в экологии в настоящее время определяется тем, что на основе достаточно однотипных измерений разнообразия получено множество эмпирически важных зависимостей. Происходит то необходимое накопление фактов, которое положило начало новым парадигмам.

Сама концепция биоразнообразия не ставит каких-либо ограничений по предмету исследования, более того, в ее основе лежит именно идея холоразнообразия (Kratochwil, 1999), т. е. полного разнообразия, неограниченной важности всех элементов, составляющих разнообразие. Однако нельзя не согласиться и со следующим положением:

1.22	В экосистеме не все связи существенны. Поэтому нет необходимости подробно изучать все	Экологические системы, 1981
------	---	-----------------------------

Из этого следует, что даже приблизительные знания об основных взаимодействиях и связях более важны, чем точные знания о множестве частностей. Это положение на первый взгляд вполне согласуется с законом избыточности системных элементов.

1.23	Закон избыточности системных элементов при минимуме вариантов организации: динамическая система стремится к относительной избыточности основных своих составляющих при минимуме вариантов организации	Реймерс, 1992
------	---	---------------

Однако неверно избыточность отождествлять с несущественностью, т. к. избыточность элементов является неперенным условием надежности системы. Таким образом, положение 1.23 можно дополнить.

1.24	Повышение разнообразия по компоненте богатства элементов может приводить к избыточности, наличию некоторых несущественных элементов в настоящих условиях. Избыточность, выраженная в «повышенном» разнообразии по компоненте богатства элементов, является предпосылкой устойчивости системы при изменении условий	*
1.25	Избыточность является изначальным и универсальным свойством всех биосистем, обеспечивающим их существование, приспособление и эволюцию	Пучковский, 1994

Как отмечает С. В. Пучковский (1994), способность к надежному функционированию в меняющихся условиях обусловлена избытком подсистем, качеств, информации.

Таким образом, измерение разнообразия может проводиться «на сегодняшний день», по наиболее существенным компонентам в данных условиях и «на перспективу» с учетом малозначимых в данный момент элементов. Как видим, это не противоречит идее холоразнообразия. Кроме того, разнообразие элементов и связей между ними по их значимости — это тоже часть общего разнообразия системы. Важность избыточности подтверждается многочисленными примерами из экоморфологии, экологии, поэтому вывод о роли ее в функционировании биотических систем представляется вполне обоснованным.

1.26	Устойчивость сообществ базируется на избыточном разнообразии	Пучковский, 1994
------	--	------------------

Возникает, однако, вопрос: не порождает ли концепция избыточности проблемы «дурного разнообразия» («bad diversity»)? Вряд ли можно согласиться с С. В. Пучковским (1994), считающим, что «идею В. И. Вернадского о давлении жизни также можно свести к избыточности живой материи» (с. 85). Представляется, что избыточное разнообразие должно определенным образом регулироваться, и в этом случае приходится признать существование дифференциации емкости среды на таковую для неизбыточных элементов и для избыточных. Однако вряд ли это может быть лишь единственным путем регулирования.

Проводя аналогии между биоразнообразием и информацией, где важны не только количество, но и «ценность», качественные оценки, следует обратить внимание на принцип неизбыточности.

1.27	Ценность информации может быть определена степенью ее избыточности, наиболее ценны неизбыточные элементы. Снижение числа избыточных сигналов повышает ценность информации	Волькенштейн, 1981
------	---	--------------------

Из этого, вероятно, вытекает и взаимосвязь количественного выражения информации и качественного.

1.28	Минимальное разнообразие определяется числом (богатством) и соотношением неизбыточных, истинно существенных элементов	*
------	---	---

В ходе биологического развития, эволюции ценность информации возрастает (Волькенштейн, 1981), и это означает, что все большее число элементов разнообразия становятся неизбыточным. Это еще раз подчеркивает значение холоразнообразия и потенциальной важности «несущественных» элементов. При этом положение 1.22 отнюдь не теряет своего методического значения.

При оценке разнообразия необходимо учитывать принцип субсистемной организации экосистем.

1.29	Экосистемы обнаруживают такую структуру связей, которая приводит к существованию подсистем, сильно связанных внутри себя и взаимодействующих на уровне подсистем, а не прямо между элементами	Экологические системы, 1981
------	---	-----------------------------

Такая организация представляет собой также один из механизмов устойчивости, когда изменения на уровне подсистем не отражаются на взаимодействиях между подсистемами и целостности всей системы. С точки зрения диверсикологии это создает как определенные сложности, так и открывает новые горизонты исследования разнообразия. Целые подсистемы могут рассматриваться как элементы систем более высокого порядка. Так, при определении видового разнообразия сообщества мы рассматриваем сложные системы — популяции как простые его элементы.

Сила биотических взаимодействий может быть ограничением в использовании тех или иных подходов к измерению разнообразия

1.30	Использование индексов разнообразия правомерно только для систем со слабыми взаимодействиями между элементами	Свирижев, Логофет, 1978
------	---	-------------------------

Вопрос о силе взаимодействий также связан с разнородностью элементов системы, и здесь просматривается достаточно серьезная проблема. Так, снижение значения измеренного разнообразия показывает, что уменьшается число элементов или (что бывает чаще) снижается выравнивание за счет увеличения доминирования одного—двух видов. Увеличение доминирования неизбежно приводит к изменению характера и силы взаимодействий. Возникает вопрос: не изменяется ли качество разнообразия в сообществах разной структуры и правомерно ли подходить с одними мерками разнообразия к сообществам различной структуры?

Необходимо отдавать себе отчет в том, что сообщества разнородны по своей «конструкции», поэтому сравнение результатов измерения разнообразия также должно учитывать различия самых общих характеристик сообществ. Для того, чтобы учесть значимость популяций различных видов в сообществах может быть использован принцип Мёбиус-Петерсеновского или МР-биоценотического градиента (Протасов, 1989; 1994).

1.31	Сообщества можно расположить в градиенте изменения их структуры в связи с ролью доминирующего вида (формы), поместив их между полюсами Р — слабых взаимодействий, незначительного влияния доминанта и М — эдифицирующей роли доминанта, сильного воздействия его на все сообщество	*
------	--	---

Следует признать, что в экологии до сих пор существует двойкий подход к структурной организации сообществ, который в первую очередь определяется объектом исследования (Нессис, 1977). Эти различия восходят еще ко временам формирования основных экологических парадигм. Изучая жизнь устричной банки (где очевиден сильный доминант, эдификатор сообщества) К. Мёбиус (Möbius) пришел к выводам о важнейшей роли

биотических взаимодействий в биоценозе и на этом построил свою концепцию биоценоза. Работая с совершенно иными сообществами, а именно с бентическим, где доминирование и структурно и функционально не выражено, С. Петерсен (Petersen) пришел к выводу, что сообщество построено не на сильных биотических взаимодействиях, а на индивидуальных ответах каждой популяции на воздействие условий среды (Нессис, 1977).

Введение принципа МР-градиента позволяет «примирить» эти две концепции, расположив в непрерывном градиенте описания структуры различных сообществ в соответствии с условной близостью к одному или другому полюсу со следующими характеристиками:

М-полюс	Р-полюс
Доминирующая форма реально и существенно модифицирует среду, определяет преобладание биотических связей. Стабильность всего сообщества определяется стабильностью ценопопуляции доминанта	Доминант формальный, статистический, не оказывает существенного влияния на формирование биотических взаимосвязей. Смена доминанта не имеет катастрофических последствий для сообщества, носит характер флуктуаций

В сообществах, близких к М-полюсу внешними воздействиями затрагиваются в первую очередь эдифицирующие виды. Их жизнедеятельность во многом определяет состав, соотношение обилия остальных видов и разнообразие сообщества в целом.

В сообществах Р-типа даже незначительные колебания условий среды могут приводить к изменению разнообразия, появлению локально в пространстве и во времени новых ценопопуляций. Образно представляя роль сильного доминанта, Б. М. Миркин вводит «принцип утюга»:

1.32	Вид-эдификатор в силу своей большой виолентности более или менее сильно сглаживает незначительные неоднородности среды	Миркин, 1986
------	--	--------------

Возвращаясь к положению 1.30, можно предположить, что адекватное измерение разнообразия возможно только в сообществах, близких к Р-полюсу градиента. Ответ должен быть неоднозначным, уже хотя бы потому, что диапазон значений разнообразия достаточно плавно, градиентно изменяется и сложно провести границы «измеряемости». Например, в сообществах с доминированием по биомассе моллюска *Dreissena polymorpha* индекс видового разнообразия изменялся от 2,9 бит/мг (ювенильные сообщества Р-типа) до менее, чем 0,001бит/мг в сообществах вторично агрегированного доминанта (М-типа) (Протасов, 1990; 1994).

Следует, видимо, различать *однородность первого рода*, которая связана с высоким разнообразием, однородной, выровненной представленностью

всех элементов и *однородность второго рода*, которая связана с большой однородностью одного доминирующего элемента. В первом случае однородность, ассоциируется со сложностью, в частности, трофических связей, поведенческих отношений и т. п. Однородность второго рода рассматривается как признак более простой системы, уже хотя бы потому, что основное звено трофической цепи сконцентрировано в одной ценопопуляции. Здесь речь идет о противоположности разнообразия — однородности, причем в двух ее аспектах.

В связи с разнообразием и сложностью постулируются следующие положения:

1.33	Разнообразие сообществ может служить мерой сложности структуры. Возрастание величины индекса разнообразия указывает на увеличение неопределенности и однородности структуры	Алимов, 2000
------	---	--------------

Из чего делаются выводы, которые могут иметь практическое значение.

1.34	Сложность сообществ уменьшается при загрязнении, эвтрофировании, ацидификации вод и других явлениях, связанных с ухудшением качества среды	Алимов, 2000
------	--	--------------

Универсальность тезиса 1.33 ставится под сомнение тем, что сообщества, построенные по консортивному, близкому к полюсу М-типу при общей малой выравненности вряд ли можно назвать несложными, упрощенными. Примеры того, что такие сообщества обладают большой сложностью, приводились неоднократно (Миркин, 1986; Харченко, Протасов, 1981). При общем снижении разнообразия, измеряемым индексом Шеннона, что связано с высоким доминированием центрального вида, формируется сложное «субсообщество» консорбентов (Харченко, Протасов, 1981).

Достаточно широкий диапазон, как показателей обилия, так и разнообразия обнаруживают сообщества перифитона. Разнообразие показателей связано с широким спектром условий, в которых они могут обитать даже в пределах одного водоема (Protasov, Afanasyev, 1986). Как видно из рисунка 1.3, при значительном снижении видового разнообразия (менее 0,01 бит/мг), связанного с высоким доминированием таких организмов как *D. polymorpha*, *Plumatella emarginata*, происходит увеличение численности организмов, числа видов и видового разнообразия по численности. Вряд ли можно говорить здесь об упрощении структуры сообществ, учитывая высокую пространственную сложность и сложность отношений между отдельными особями доминирующей популяции и внутривидовых групп. Вероятно, следует сделать более осторожное заключение:

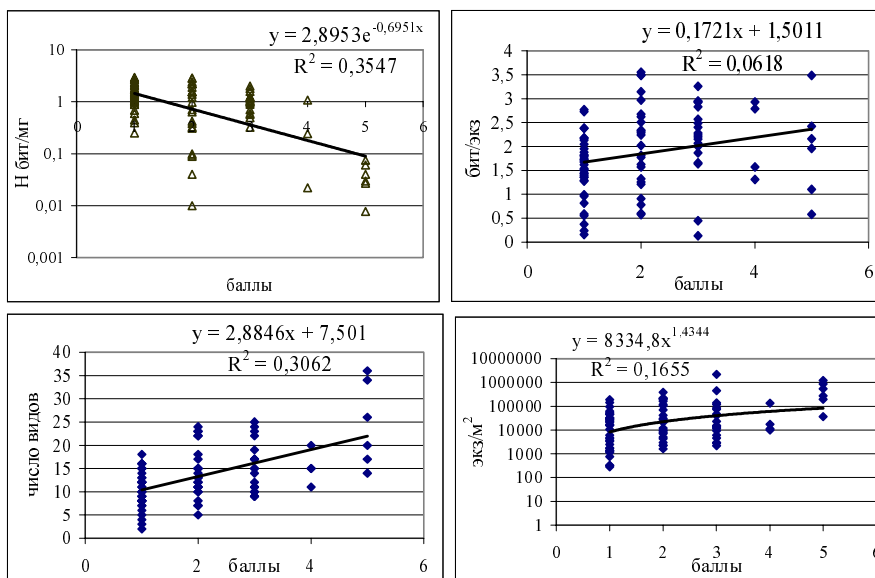


Рис. 1.3. Зависимости, связанные с пространственной сложностью зооперифитона, оцененного по 5-балльной шкале: а — разнообразие по биомассе; б — разнообразие по численности; в — число видов; г — численность.

Fig. 1.3. Relationship of spatial complexity (5 levels) of zooperiphyton communities and bio-mass diversity (a), number diversity (б), number of species (в), individual number (г).

1.35	Сложность биотических систем не может быть прямо отождествлена с их структурным разнообразием и прямо оценена через него	*
------	--	---

Как отмечал А. М. Гиляров (1969), уровень организации систем определяется богатством связей, а индексы разнообразия только до некоторой степени оценивают это богатство и потому не могут быть универсальным мерилем сложности, организованности систем. При этом можно высказать предположение, что усложнение (или упрощение) в одном блоке системы определяет компенсационное упрощение или усложнение в другом. Можно высказать гипотезу о некотором гомеостазе холоразнообразия и оптимальной сложности систем.

Проблема биотического разнообразия, существующая, например, в биогеографии в виде констатирующего аспекта, т. е. ответа на вопрос: «какое количество и каких видов обитает в данном участке суши или акватории?», в экологии ставит иные вопросы: «почему одни сообщества богаче

видами, чем другие?», «почему значимость видов в сообществах различна?», «как связаны разнообразие и устойчивость сообществ?» Идея внутренней саморегуляции биологических систем на всех уровнях (Голубец, 1995) предполагает существование на уровне экосистем памяти и регулятора, которым является генопласт, где сохраняется информация о всех возможных нормах реакции всех организмов — компонентов экосистем. М. А. Голубец (1995) считает, что запас информации в памяти экосистем дает им возможность существовать от нескольких лет на уровне индивидуальных консорций до сотен миллионов и миллиардов лет на уровне океанических и материковых экосистем и биосферы в целом.

Примером крайне широкого использования понятия биоразнообразия может служить следующая сентенция: «биосфера, благодаря своему *автоτροφному разнообразию* и непрерывно действующим круговоротам веществ, которое обеспечивается *гетеротрофным разнообразием*, представляет собой целостную устойчивую функциональную систему (Біорізноманітність..., 1999, с. 43, перевод и курсив наш, А. П.).

Этот, на наш взгляд, излишне детерминистический подход отражает идею «ответственности» разнообразия за устойчивость всех компонентов биосферы и всех экологических уровней. Поэтому существует положение о прямой зависимости устойчивости биологических систем от их разнообразия.

1.36	Устойчивость и стабильность биосистем повышается с увеличением их сложности и разнообразия	Одум, 1975; Уиттекер, 1980
------	--	-------------------------------

Гипотеза об устойчивости, надежности функционирования сообществ базируется на принципах конструктивной эмерджентности и функционального замещения, которое открывает один из аспектов функциональной связи в сообществах.

1.37	Правило конструктивной эмерджентности: надежная система может быть сложена из ненадежных элементов или подсистем, не способных к самостоятельному существованию	Реймерс, 1992
------	---	---------------

В более богатых компонентами системах, более богатых видами сообществах имеется больше вариантов перераспределения потоков энергии; выпадение какого-либо вида менее опасно для более разнообразного сообщества (Свирижев, Логофет, 1978). При этом надо учитывать выше обсуждаемые особенности структур сообществ. Кроме того, используя опыт эксплуатации технических систем, можно утверждать, что не всегда их надежность определяется сложностью. Для биологических систем, вероятно, следует говорить об иной зависимости: более надежно функционирующие

сообщества более стабильны в условиях изменчивой среды, а эта устойчивость есть предпосылка для увеличения числа элементов, характер взаимосвязи между которыми может быть различным (в направлении формирования сообществ Р- или М-типа).

В качестве меры устойчивости сообществ можно использовать (Alimov, 1991) показатель отношения минимальной биомассы за определенный период (например, год или вегетационный сезон) к максимальной ($S=B_{\min}/B_{\max}$). Размах колебаний определяется как аутогенными процессами, так и влиянием факторов среды. На основе анализа данных по зообентосу и зоопланктону установлена (Alimov, 1991) следующая зависимость:

1.38	Более устойчивые сообщества имеют более высокое разнообразие $S=0,045e^{0,51H} \quad (1.12)$	Alimov, 1991
------	---	--------------

Из данной зависимости следует, что при полном отсутствии колебаний биомассы, т. е. при $S=1$ разнообразие достигает 6,08 бит/экз. Остается, правда, неясным: это сообщество из 68 видов с максимальной выравненностью или большим числом видов и меньшей выравненностью? Но вряд ли можно оспаривать предположение, что даже сообщество из 100 видов с большой выравненностью (чтобы добиться показателя индекса около 6 бит/экз.) не будет изменять своих показателей суммарного обилия в течение длительного периода.

Разнообразие сообществ связано с их стабильностью, со степенью вариабельности показателей, однако вряд ли можно установить, всегда ли высокое разнообразие определяется стабильностью, или наоборот — большее разнообразие есть предпосылка к большей стабильности сообщества. Если считать, что оба компонента разнообразия (богатство и выравненность) имеют равные важность и значение, то можно предположить, что многовидовые сообщества с малым доминированием представляют собой больший буфер для колебательных явлений, чем сообщества с обратными показателями структуры.

Каждый элемент системы, в том числе и биосистемы сам по себе не обладает свойствами разнообразия. Только установление границ между объектами позволяет сделать первый шаг к разнообразию. Через однородное нельзя провести границу, однородность и есть отсутствие границ. Проведение границы разделяет две разнородности. Оказывается не предмет, а границы предмета доступны наблюдателю (Гумилев, 1997). Таким образом, границы, разделяющие разнородные элементы, и создают разнообразие системы. Уделяя внимание разнообразию, разнородности элементов системы и связывая с ним многие ее функции, мы должны, однако прийти к выводу, что сама по себе разнородность частей не создает системных свойств целого. Разнородные элементы взаимосвязаны и должны дополнять друг друга. Комплементарность разнородных элементов и создает функционирующую систему.

1.39	Принцип экологической комплементарности: разнообразие биотических элементов создает основу для их комплементарности, структурно и функционально дополняя друг друга, разнообразные элементы создают систему	*
------	---	---

Появление «дурного» разнообразия всегда будет связано с нарушением принципа комплементарности. Разнообразие в любом зоопарке очень велико, но совокупность животных не представляет собой биотического сообщества.

Разнообразие биотических элементов создает основу комплементарной организации биотических систем, элементы не просто разнообразны, но и дополняя друг друга в своих функциях создают специфическую систему. Популяции в сообществах не только и не столько различны по своим качествам, но на основе этого разнообразия дополняют друг друга, и только за счет этого создаются новые эмерджентные свойствами сообщества.

Исходя из принципа экологической дополнительности, можно объяснить и увеличение видового богатства при возрастании биомассы сообществ (Loreau et al., 2001). Следует отметить, что комплементарность не всегда определяет положительный диверсогенез. Конкурентное исключение может переводить некоторые виды в «ранг избыточных», а консортивные отношения создают условия для существования одних популяций именно в присутствии других.

Не само по себе разнообразие групп продуцентов, консументов и редуцентов вместе с разнообразными же элементами абиотической среды создает экосистему, а их взаимодополняющие функции. На основе принципа комплементарности следует рассматривать не только общие вопросы, связанные с направленностью диверсогенеза, но также и характер упаковки экологических ниш, разнообразие жизненных стратегий, структуры популяций.

2. Уровни биоразнообразия

Биоразнообразие имеет много аспектов. Заведомо неполный перечень различных проявлений биоразнообразия может включать множество: разнообразие генотипов, фенотипов, жизненных форм, экоморф, структур популяции (возрастное, размерное разнообразие), типов жизненных циклов, видов, родов, семейств и других таксонов, видовых популяций, ценопопуляций, консорций, трофических звеньев и цепей, трофических групп, сообществ, таксоценов, экосистем, биосфер... Вероятно, первое, что можно вычленить, это — разномасштабность разнообразия. Возникает необходимость в упорядочении этого почти необозримого разнообразия разнообразия.

2.1	Существуют разномасштабные градиенты разнообразия — от глобального широтного до локального на уровне микросообществ	Пианка, 1981
-----	---	--------------

Один из наиболее распространенных приемов упорядочения биологических систем — привлечение иерархической системы уровней организации живого (Емельянов, 1999; Гродзинский та ін., 2001). Поскольку разнообразие присуще всем живым системам, классификацию разнообразия связывают с иерархией уровней организации живого.

2.2	Биоразнообразие имеет типичный веерный, дивергентный тип организации, от базовых уровней которого отходят производные уровни	Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997
-----	--	--------------------------------

При этом согласно некоторым гипотезам существует тенденция возрастания разнообразия на каждом из вышестоящих уровней организации живого.

2.3	Холоразнообразие возрастает на каждом уровне иерархии биосистем, уровне организации живого	Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997; Kratochwil, 1999
-----	--	--

Согласно схеме иерархических уровней биоразнообразия (Гродзинский та ін., 2001) организменный уровень является первым уровнем собственно биоразнообразия. Он также является базовым для всех надорганизменных уровней интеграции, которые представлены совокупностями индивидов. Иерархические уровни биоразнообразия выделяются в нескольких рядах и линиях, что позволяет выделить филетическое, ценотическое, флористическое, фаунистическое разнообразие. Как считают Д. М. Гродзинский с соавторами (2001), есть все основания различать также биохорологическое разнообразие.

Биоразнообразие объединяет несколько категорий систем, в которых его содержание различно, поэтому предлагается (Гродзинский та ін., 2001) типология категорий разнообразия.

2.4	Типология разнообразия включает: разнообразие видовых популяций; ценотическое разнообразие; экосистемное разнообразие; флористическое разнообразие; фаунистическое разнообразие	Гродзинский та ін., 2001
-----	--	--------------------------

Разнообразие популяций базируется на варьировании характерных признаков, что обеспечивает расширение адаптационных возможностей. Увеличение численности популяции определяет снижение популяционного

риска, снижает риск вымирания популяции (Гродзинский та ін., 2001). При критически малой численности высока угроза исчезновения популяции, поэтому важно в природоохранной деятельности отслеживать динамику численности популяций, в особенности видов, находящихся в критическом состоянии. Однако следует заметить, что и чрезмерная численность, определяющая очень напряженные отношения со средой, ее емкостью, не может не пойти во вред популяции. т. е., охрана популяции предполагает поддержание некоторой оптимальной ее плотности.

Что касается ценотического разнообразия, то здесь существует положение о емкости экосистемы. Способность экосистемы сохранять в своем пространстве видовые популяции и является ее емкостью относительно биоразнообразия. Мерой этой емкости может быть размер совокупной биомассы и числа видов в экосистеме (Гродзинский та ін., 2001).

Существуют схемы уровней биоразнообразия с их минимальным количеством — генетический, видовой, экосистемный уровни (Лебедева и др., 1999).

Исходя из общих представлений о биоразнообразии, выраженных в его определении (Convention of Biological..., 1992), предлагается (Global Biodiversity..., 1995) классифицировать состав и уровни биоразнообразия по трем разделам.

2.5	Экологическое разнообразие (Ecological diversity): биомов биорегионов ландшафтов экосистем местообитаний ниш популяций	Генетическое разнообразие (Genetic diversity): популяций индивидов хромосом генов нуклеотидов	Разнообразие организменного уровня (Organismal diversity): царств типов семейств родов видов подвидов популяций индивидов	Global Biodiversity..., 1995
-----	---	--	---	------------------------------

Как видно, по многим позициям уровни разнообразия перекрываются и это, как и сам набор элементов разнообразия, указывает на стремление авторов охватить все уровни живого и все возможные системы. Кроме того, очевидно стремление включить в экологическое разнообразие не только живые, но косные элементы экосистем.

Иерархическую структуру собственно биотического разнообразия предлагает следующая известная схема:

2.6	Иерархия разнообразия представляет собой несколько уровней: α -разнообразие — разнообразие популяций, видов; β -разнообразие — разнообразие сообществ и местообитаний; γ -разнообразие, разнообразие ландшафтов, флористическое или фаунистическое разнообразие регионов; δ -разнообразие — изменение типов сообществ в экологическом градиенте	Миркин, 1986; Schwabe, 1999; Kratochwil, 1999; Жукова, 2001
-----	--	---

Как считает Б. М. Миркин (1986), α - и β -разнообразие являются формами разнообразия и для каждой формы может быть предложен свой метод измерения. Для α -разнообразия используются различные индексы. Для измерения β -разнообразия может быть использован показатель «полу-смен» или НС (от англ. half change). Если при определении изменения состава сообществ в каком-то градиенте фактора происходит смена половины состава, то разнообразие этой части градиента оценивается в 1 НС. Разнообразие градиента в реальных условиях может достигать 4–6 НС (Миркин, 1986). Разнообразие региона или γ -разнообразие представляет собой произведение среднего числа видов в сообществе на число типов сообществ (Миркин, 1986). Таким образом, различаются не только элементы, но схемы оценок разнообразия.

Различные формы или типы разнообразия выделяет А. Kratochwil (1999).

2.7	Различия разнообразия могут базироваться на 4 его типах: — разнообразие элементов (element pattern of diversity) — разнообразие взаимодействий (dynamic pattern of diversity) — механизмы, формирующие разнообразие (causing pattern of diversity) — разнообразие процессов функционирования (functional pattern of diversity)	Kratochwil, 1999
-----	--	------------------

Первый тип включает таксономическое и синтаксономическое, видовое, ценотическое разнообразие. Поскольку элементами, создающими разнообразие, могут быть как виды, так и ценозы, как группировки ценозов, так и ландшафты, А. Kratochwil считает, что α – δ -разнообразие входит в тип разнообразия элементов. В число элементов разнообразия, кроме того, следует включить различные жизненные формы, экоморфы, трофические группировки и т. д.

Динамический аспект представляет собой разнообразие положительных (мутуализм, протокооперация) и отрицательных (хищничество, пара-

зитизм, конкуренция) отношений. Представляется целесообразным в динамический аспект включить не только связи определенной направленности и знака (+ или -), но и связи, различные по их «содержанию» — трофические, топические, фабрические и форические (Беклемишев, 1951). Проблема оценки такого разнообразия состоит в количественном выражении соотношения показателей этих связей. В причинном аспекте А. Клаттшвил, как ни странно, выделяет всего два элемента: эффект эволюционного и эффект экологического времени. Представляется, что, как минимум, следует включить эффект физического пространства, пространственной сложности, неоднородности, а также дополнить временные эффекты биологической неоднородностью времени. В этом же аспекте имеет несомненную важность тезис о том, что в биосистемах разнообразие порождает разнообразие (Уиттекер, 1980).

Функциональный аспект разнообразия связан с вопросом о его роли в процессах эффективной трансформации вещества и энергии, устойчивости биосистем. Очевидно, что разнообразию форм жизни должно соответствовать разнообразие жизненных процессов, и оценка этого разнообразия в первую очередь должна быть связана с разнообразием потоков вещества и энергии.

К проблеме классификации разнообразия имеет непосредственное отношение и концепция потоков жизни (Пучковский, 1994), которая заключается в том, что жизни присущи развитие, эволюция, а биологическая эволюция есть поток жизни в эволюционном пространстве—времени. Существует два аспекта этого явления — непрерывность потока жизни во времени и его ограниченность эволюционным пространством—временем. Однако живому присуща не только непрерывность, но и дискретность, которая может быть выражена в понятии биокванта или кванта жизни. Привлекательность этой концепции для диверсикологии, как нам представляется, состоит в том, что биоквант может рассматриваться как унифицированная единица элементов разнообразия. Кроме того, идея квантованности потоков жизни должна заставить несколько по-новому взглянуть на биоразнообразие с позиций непрерывной смены разнообразия форм и процессов жизни на основе дискретных элементов.

Как видим, нет недостатка в различных концепциях и подходах к классификации тех или иных аспектов разнообразия, которые еще далеки от решения проблемы в целом. Нам представляется, что одним из центральных направлений здесь должна быть концепция, которая берет начало в учении В. И. Вернадского о биосфере.

2.8	Разнородность строения биосферы, резкое различие ее вещества и ее энергетики в форме живых и косных естественных тел есть основное ее проявление	Вернадский, 1977
-----	--	------------------

Уровни биоразнообразия связаны со структурированностью живого вещества биосферы. Хотя сам В. И. Вернадский (1978) выделял довольно большое число форм существования живого вещества (видовое, расовое, автотрофное, гетеротрофное и др.), представляется, что основными формами дифференциации живого вещества есть живое вещество организма и видовое живое вещество.

Неоднородность, разнообразие живого вещества, которое образует различные типы, биологические разности, сгущения особо выделялись В. И. Вернадским как одно из основных его свойств.

То, что разнообразие разноаспектно и иерархично не вызывает сомнения. При этом первым уровнем разнообразия необходимо считать разнообразие вещества биосферы. По В. И. Вернадскому (1987) вещество биосферы состоит из «глубоко разнородных частей, геологически не случайных» (с. 51). Таким образом, из всей разнородности вещества выделяется живое вещество, рассеянное в бесконечном числе живых организмов на Земле. В силу того, что «живое вещество резко обособлено от окружающей косной среды в форме миллиардов организмов» (с. 119) целесообразно выделить организменное живое вещество. Его особенность состоит в структурированности этих неповторимых индивидуальностей, разнообразие которых, почти бесконечно. Сужает, редуцирует это колоссальное разнообразие явление сходного ответа на основные условия среды, что выражается в существовании экоморф — принципиально сходных «конструкций» тела организмов, сформированных в соответствии с условиями среды (Алеев, 1986). Второй тип живого вещества может быть назван видовым живым веществом. При всей специфической индивидуальности организмов («неделимых», как их называл В. И. Вернадский) особи одного биологического вида имеют ряд общих характеристик и черт, выделяющих их из совокупности других организмов.

Таким образом мы приходим к следующей схеме уровней биоразнообразия (рис. 2.1).

На первом уровне разнообразие, как известно, в настоящее время равно нулю, т. к. другие биосферы, кроме земной, неизвестны. Второй уровень формирует разнообразие вещества биосферы. С обособления живого вещества начинается собственно биоразнообразие. На третьем уровне разнообразие живого вещества представлено биологическим разнообразием индивидуального живого вещества и разнообразием экоморф, а также разнообразием видового живого вещества. Индивиды объединены в различные ассоциации — истинные популяции, ценопопуляции, консорции со своим разнообразием (четвертый уровень).

Разнообразие ассоциаций организмов является основой разнообразия сообществ (пятый уровень). Разнообразие этого уровня вместе с разнообразием косного вещества создает разнообразие экосистем (шестой уровень). Продолжая далее эту схему, мы приходим к тому, что разнообразие шестого уровня является свойством биосферы, т. е. шестой уровень связан с первым!

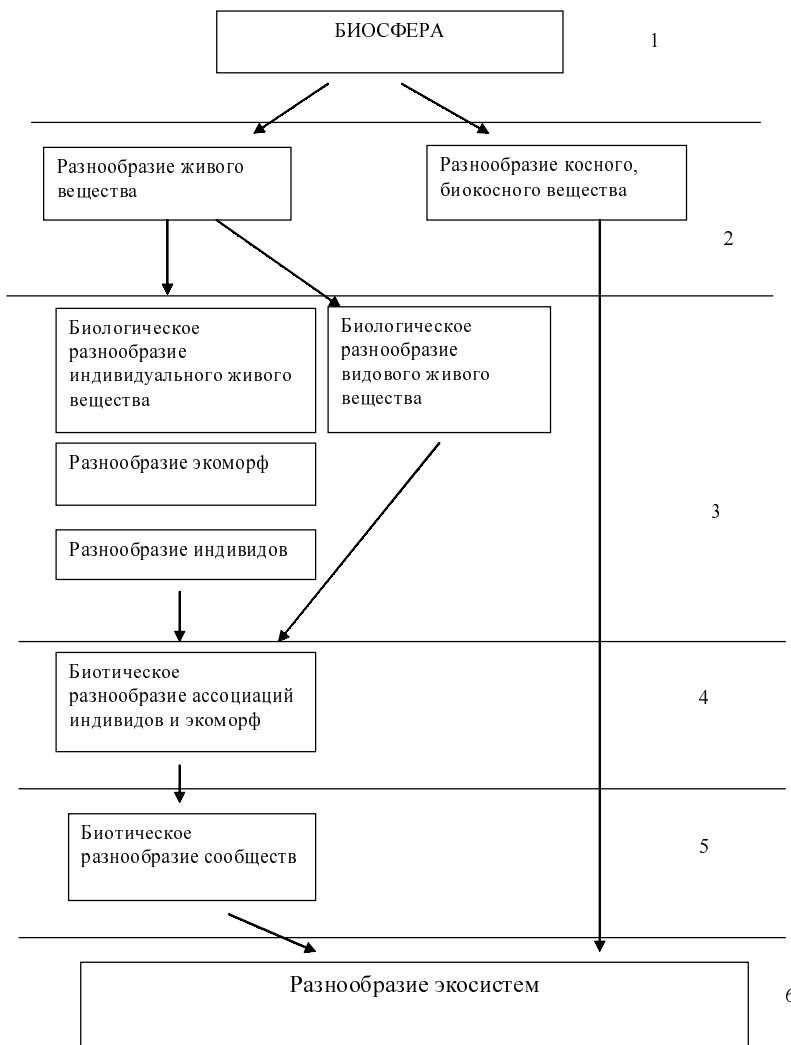


Рис. 2.1. Схема уровней биоразнообразия.

Fig. 2.1. The scheme of biodiversity levels.

Таким образом, структура биоразнообразия имеет не поступатель-но-иерархический, а скорее циклический характер. Кроме того, биоразнооб-разие тесно переплетается с разнообразием косного и биокосного вещества.

3. Биоразнообразие и структурно-функциональные характеристики сообществ

В экологии понятие разнообразия в значительной мере связано с разнообразием сообществ, видовым разнообразием, хотя это лишь один из его аспектов. Любой биоценоз представляет собой динамическую систему, в которой, в частности происходят процессы, определяющие «уровень биоценологического прогресса» (Kratochwil, 1999), а именно: увеличение взаимодействий между элементами, увеличение пространственной сложности, стратификации, числа жизненных форм.

3.1	Биоразнообразие увеличивается с повышением уровня биоценологического прогресса	Kratochwil, 1999
-----	--	------------------

Это представляется достаточно очевидным, поскольку признаки прогрессивного развития связаны обычно с увеличением видового богатства, вариантов и возможностей разнообразных взаимосвязей, усложнения структур. Однако если усложнение, увеличение разнообразия связано с прогрессом, то не всегда упрощение является признаком регресса, деградации. Так же как, например, в эволюции седентарного образа жизни упрощение структур организмов нельзя рассматривать как признак регресса, а наоборот оно представляет собой прогрессивный, адаптивно выгодный признак (Алеев, 1986; Кауфман, 2000). Биологическое процветание седентарных форм достигается морфологическим регрессом и чем он глубже, тем биологический прогресс выше (Кауфман, 2000).

Сходная логика присутствует и в разнополярной оценке разнообразия с точки зрения эффективности использования ресурсов всем сообществом. Функциональная эффективность сообщества связана с его разнообразием.

3.2	Сообщества с низким видовым разнообразием более эффективны в условиях легкодоступных источников энергии. Сообщества с высоким видовым разнообразием более эффективны в условиях ограниченного энергетического потока	Федоров, Гильманов, 1980
-----	--	--------------------------

Как и в эволюции седентарных (а также паразитических) форм, в структуре сообществ упрощение связано с определенной специализацией. Например, сообщество соленых маршей с низким разнообразием существует в специфических условиях приливной зоны и при этом они высокопродуктивны. Высокая степень их специализации именно к этим условиям очевидна.

В диверсикологии, видимо, может быть полезна еще одна аналогия из эволюционной морфологии. Организмы, которым свойствен морфологический регресс, вырабатывают широкий спектр адаптаций, вся их эволюция направлена на приспособление к условиям среды. В то же время прогрес-

сивная эволюция направлена на выработку большей независимости от среды (Кауфман, 2000) или даже активного воздействия на среду. Аналогия состоит в том, что менее разнообразные, но более специализированные сообщества более «средозависимы». В более разнообразных сообществах усиливаются биотические зависимости, такие сообщества, говоря словами Ю. Одума (1975), более зависимы от биотических факторов, чем от факторов среды. Здесь может быть высказана следующая гипотеза:

3.3	Олигомиксные, с высоким доминированием, малым разнообразием сообщества более адаптированы к воздействиям среды; в более разнообразных сообществах формируются механизмы снижения зависимости от влияния внешней среды	*
-----	---	---

Одной из важных характеристик живого вещества является его масса, которая выражается в биомассе всех организмов сообщества. В известной модели экологической сукцессии Ю. Одум (1975) прямо указывает на параллельное возрастание общего органического вещества (биомассы), видового богатства и выравненности, т. е. разнообразия. Исходя из такой зависимости, предполагается (Емельянов, 1999), что с «увеличением биомассы живого вещества (а, значит, с ростом свободной энергии биотического сообщества) наблюдается возрастание разнообразия биосистем» (с. 46). С другой стороны, имеется много данных (Ермолаев, 1976, 2000; Гиляров, 1969 а; Гиляров, Горелова, 1974; Алимов, 2000), демонстрирующих обратную зависимость между разнообразием сообщества и его биомассой.

На большом материале А. Ф. Алимов (2000) показал, что биомасса фито- и зоопланктона, бентоса, перифитона связаны обратной зависимостью с показателем разнообразия

3.4	Биомасса сообществ снижается при росте их разнообразия $B = a \cdot e^{-bH}, \quad (3.1)$ где: $a = 0,875 \div 43,99$; $b \approx 0,65$	Алимов, 2000
-----	---	--------------

Логика обратной зависимости между биомассой и видовым разнообразием сводится к тому, что «по мере упрощения структуры биосистем (снижение их разнообразия) в результате, например, загрязнения или эвтрофирования водоемов или водотоков возрастает биомасса» (Алимов, 2000, с. 29).

Данные по зооперифитону водоемов п-ова Ямал (Шарапова, 2000) показывают также обратную зависимость между разнообразием сообществ и показателями обилия (рис. 3.1).

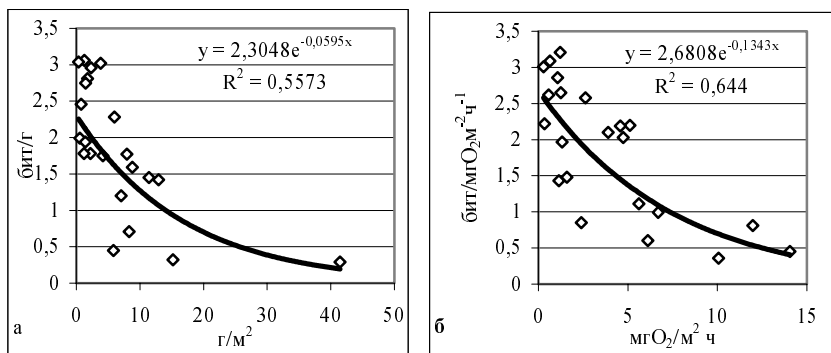


Рис. 3.1. Зависимость индекса разнообразия, рассчитанного по биомассе, от биомассы (а) и разнообразия, рассчитанного по деструкции от потребления кислорода (б) в сообществах зооперифитона водоемов п-ова Ямал (по данным Шапаповой, 2000).

Fig. 3.1 Relationship of the diversity calculated by biomass and biomass (а), and diversity calculated by respiration and oxygen consumption (б) in zooperiphyton communities of Yamal Peninsula waterbodies (according Шапапова, 2000).

Однако следует отметить, что имеющиеся данные (рис. 3.2) свидетельствуют не только об обратной зависимости между показателями обилия и разнообразия.

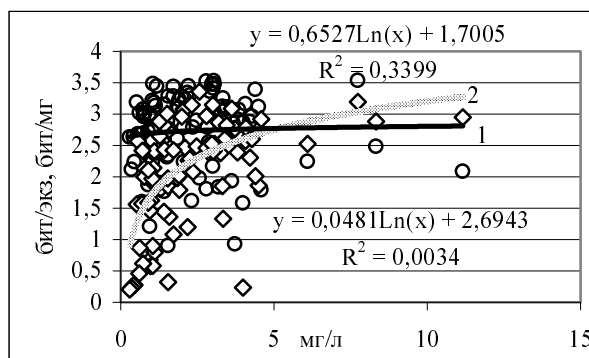


Рис. 3.2. Зависимость разнообразия от биомассы в сообществах фитопланктона водоема-охладителя Криворожской ГРЭС (1 — разнообразие по биомассе, кружки; 2 — разнообразие по численности, ромбы).

Fig. 3.2. Relationship of the diversity calculated by biomass (1, circles) and biomass; diversity calculated by number of cell and biomass (2, rhombs) in phytoplankton communities in cooling-waterbody of Kryvoy Rog Thermal Power Plant (TPP).

Связь показателей обилия и разнообразия неоднозначна. Например, как видно из рисунков 3.2 и 3.3, разнообразие, рассчитанное по численности и по биомассе, по-разному связано со значениями биомассы.

При возрастании биомассы в сообществах зооперифитона возрастает разнообразие по численности при снижении разнообразия, рассчитанного по биомассе. Это связано с тем, что увеличение биомассы (порядка 100–1000 г/м²) происходит за счет колониальных форм, которые создают новые микроместообитания для многочисленных подвижных форм.

В определенном смысле сходное явление, видимо, наблюдали в эксперименте и при оценке видового богатства растений в разных условиях (Loreau et al., 2001; Tilman et al., 2001). Показано, что при возрастании видового богатства увеличивается биомасса. При этом авторы называют видовое богатство биоразнообразием. Вероятно, здесь играет роль сочетание двух процессов: параллельное увеличение видового богатства и биомассы в связи с общей «благоприятностью» условий и положительные биотические взаимосвязи, когда существование одних популяций и их рост способствуют появлению других и общему повышению видового богатства сообщества. Это авторы называют комплементарностью ниш (niche complementarity).

Таким образом, мы приходим к несколько парадоксальным заключениям, которые как бы взаимно исключают друг друга.

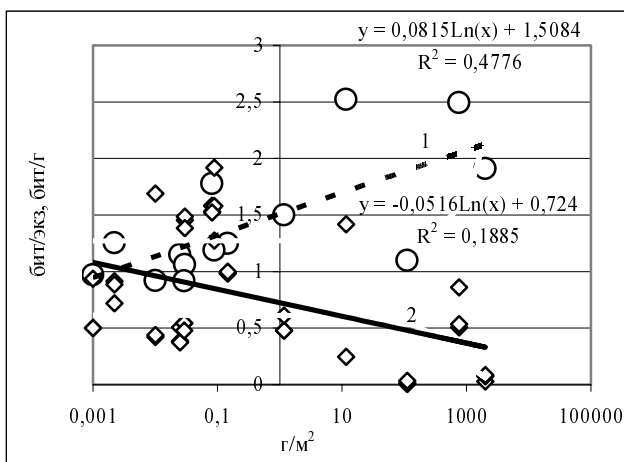


Рис. 3.3. Зависимость видового разнообразия, рассчитанного по численности (1, кружки) и биомассе (2, ромбы) в сообществах зооперифитона Ташлыкского и Александровского водохранилищ от биомассы.

Fig. 3.3. Relationship of the diversity calculated by biomass (1, circles) and biomass, and diversity calculated by number and biomass (2, rhombs) in zooperiphyton communities in Tashlyk and Alexandrovskoye reservoirs.

3.5	С увеличением массы живого вещества в ходе сукцессии разнообразие возрастает	Одум, 1975; Емельянов, 1999
	Биомасса сообществ возрастает при увеличении видового богатства	Loreau et al., 2001; Tilman et al., 2001
3.6	Снижение разнообразия сообществ при эвтрофировании, загрязнении связано с увеличением биомассы	Алимов, 2000
	С увеличением биомассы сообщества разнообразие снижается	Гиляров, 1969; Алимов, 2000; Ермолаев, 2000

Можно предложить следующую гипотезу о взаимосвязи между показателями обилия сообществ и их разнообразием — гипотезу двух путей реализации правила максимального давления жизни. Это правило (Реймерс, 1992; Мирзоян, 1994) определяет, что организмы размножаются с интенсивностью, обеспечивающей максимально возможное их обилие в данных условиях. Живое вещество обладает почти бесконечным потенциалом самоувеличения, который, однако, постоянно ограничивается давлением среды. Стадия климакса и есть результат сбалансированности этих двух процессов. В силу особой структурированности живого вещества давление жизни осуществляется по двум путям, имеет две взаимосвязанные составляющие: давление видового живого вещества и давление индивидуального живого вещества. В сукцессионном процессе преобладает первый путь, который однозначно приводит к возрастанию видового богатства. Второй путь, как, например, при антропогенном воздействии, эвтрофировании осуществляется за счет индивидуального живого вещества небольшого числа видов. При этом можно наблюдать увеличение доминирования, снижение выравнинности и разнообразия в целом. Второй путь, безусловно, более мобильный.

В реальной ситуации эти процессы взаимосвязаны, ведь видовое живое вещество существует в виде живого вещества конкретных реальных организмов, принадлежащих к тому или иному виду. Поэтому выше отмеченные два пути скорее можно представить как преобладание накопления биомассы за счет особей новых видов в одном случае или за счет существующих видов. Последнее чаще всего происходит за счет малого числа видов. Поэтому первый путь связан с повышением разнообразия, а второй, наоборот, — со снижением.

С увеличением видового богатства сообществ средняя масса ценопопуляций возрастает (рис. 3.4, а), но снижается при увеличении разнообразия (рис. 3.4, б).

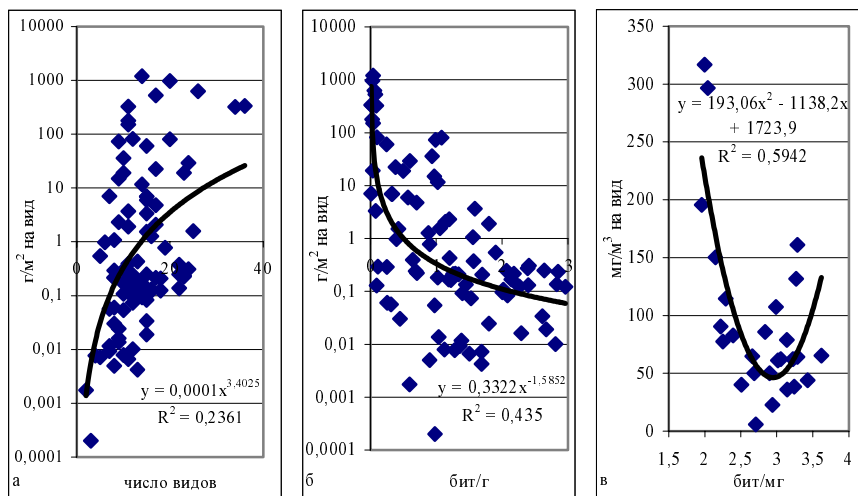


Рис. 3.4. Зависимость средней биомассы популяции от числа видов (а) и разнообразия (б) в сообществах зооперифитона различных водоемов Украины, средней биомассы популяции зоопланктона водоема-охладителя Хмельницкой АЭС от разнообразия (в).

Fig. 3.4. Relationship of mean biomass of population and number of species (a), and biomass (б) in zooperiphyton communities of some waterbodies of Ukraine, the mean biomass of populations of zooplankton of cooling reservoir of Khmel'nitskaya NPP and diversity (в).

Это означает, что более разнообразные сообщества состоят (в среднем!) из менее обильных популяций (хотя, следует обратить внимание и на унимодальное распределение для зоопланктона (рис. 3.4, в). Этим подтверждается правило о достижении высокого обилия за счет малого числа популяций.

3.7	Высокое разнообразие свойственно сообществам с относительно малообильными популяциями	*
-----	---	---

При сопоставлении тезисов 3.6 и 3.7 можно сформулировать эмпирическое правило о связи разнообразия и обилия сообществ

3.8	Снижение разнообразия сообществ связано с увеличением общей биомассы, и с увеличением средней биомассы ценопопуляций, рассчитанной на один вид	*
-----	--	---

Эти процессы в большей части зависят от давления индивидуального живого вещества, что выражается в закономерном изменении выравненности, а именно — снижении его с ростом биомассы (рис. 3.5).

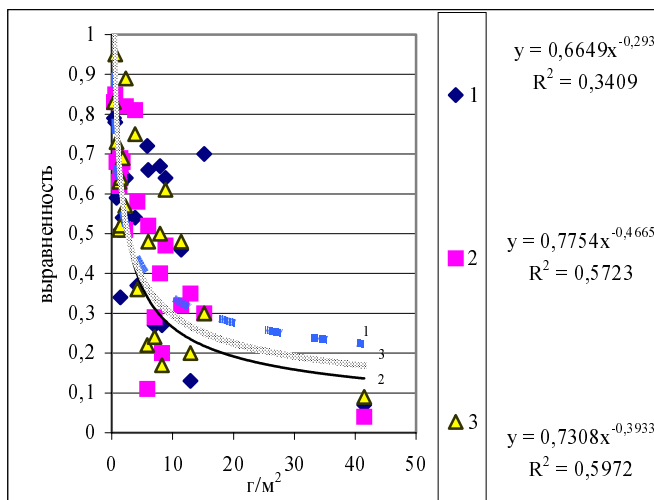


Рис. 3.5. Зависимость выравненности, рассчитанной по численности (1), по биомассе (2) и по дыханию (3) в сообществах зооперифитона, от биомассы (по данным Шараповой, 2000).

Fig. 3.5 Relationship of the evenness, calculated by number (1), biomass (2), respiration (3) and biomass in zooperiphyton communities (according to Шарапова, 2000).

Существуют условия, в градиенте которых можно проследить за изменениями как показателей обилия, так и разнообразия. Так, видовое богатство микрофитоперифитона снижается от верхних участков реки к нижним, при этом снижается и средняя численность водорослей в расчете на один вид (рис. 3.6, а). Как видно из характера изменений разнообразия по течению реки (рис. 3.6, б), для верхнего и среднего участков характерен более высокий его уровень, чем для нижнего. Согласно концепции речного континуума (Vannote et al., 1980) в достаточно протяженном водотоке можно наблюдать вполне закономерное изменение состава и структуры сообществ. В данном случае более разнообразные сообщества с большим видовым богатством состоят из более многочисленных популяций. Из этого можно сделать вполне обоснованное заключение именно для фитоперифитона в речном континууме о том, что в наиболее благоприятных условиях давление жизни может проявляться как в виде увеличения числа видов, так и обилия.

Выравненность, т. е. различную представленность, относительное обилие, обычно связывают с отношением реального разнообразия к максимальному (см. положение 1.15). Можно, однако, предложить более прямой способ определения выравненности как отношение среднего обилия на 1 вид к максимальному значению обилия доминирующего вида (далее —

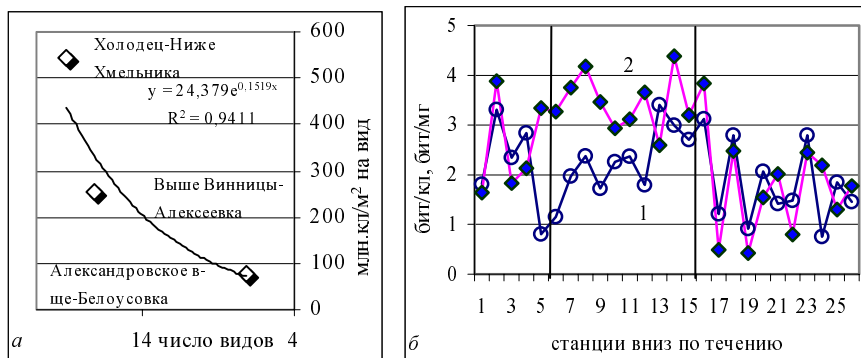


Рис. 3.6. Изменение средней численности на вид (а) на трех участках р. Южный Буг (от с. Холодец вниз по течению до с. Белоусовка) и видового разнообразия (б) по численности (1) и биомассе (2) на тех же участках (ограничены вертикальными линиями).

Fig. 3.6. Changes of mean number per species (a) on three part of South Bug River (from Kholodets downstream to Byelousovka) and species diversity (б), calculated by number (1) and biomass (2) on same locations (divide by vertical lines).

коэффициент K_B). Чем ближе максимум к среднему, т. е., чем ближе K_B к 1, тем выше выравненность. На примере зоопланктона водоема ХАЭС (рис. 3.7) можно отметить, что коэффициент K_B и видовое разнообразие хорошо скоррелированы.

Прямая зависимость разнообразия от выравненности очевидна, однако при определении последней таким «прямым» способом, можно сделать выводы о связи размаха структурных показателей и разнообразия.

3.9	Чем меньше размах колебаний показателей обилия в сообществе, тем выше разнообразие Чем больше максимальные показатели обилия отличаются от средних, тем ниже разнообразие	*
-----	--	---

В качестве функциональных показателей сообществ могут быть использованы продуктивность, скорость оборота биомассы, количество рассеянной при дыхании энергии, соотношение между продукцией и рассеиваемой энергией (Алимов, 1994). В системе структурно-функциональных связей участвует и разнообразие.

Установлена (Алимов, 2000) зависимость между разнообразием и продукционными характеристиками.

3.10	Удельная суточная продукция сообществ снижается по мере увеличения их разнообразия $P_{(сут^{-1})} = 0,025 \cdot e^{-0,103H} \quad (3.2)$	Алимов, 2000
------	--	--------------

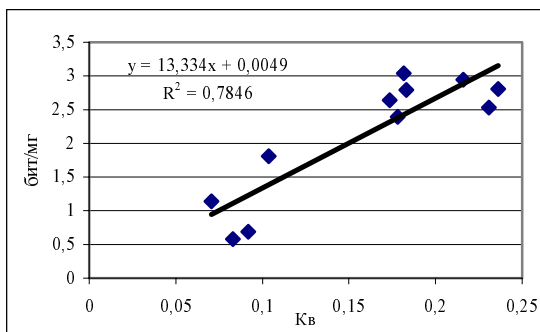


Рис. 3.7. Зависимость разнообразия по биомассе в сообществах зоопланктона от ко-эффициента K_B .

Fig. 3.7. Relationship of the diversity, calculated by biomass in zooplankton communities and K_B coefficient.

Для зообентоса Конинских озер получена (Здановски и др., 1996) зависимость, согласно с которой минимальные значения продукции соответствуют структуре с низким разнообразием по биомассе. При разнообразии более 1,5 бит/Дж биомассы удельная продукция сохранялась на уровне около 0,013 сут⁻¹.

Продукция сообщества также находится в обратной зависимости от его разнообразия. По данным, полученным для р. Ижоры и Невской Губы (Алимов, 2000) рассчитаны количественные параметры зависимости

3.11	Продукция бентических сообществ возрастает при снижении разнообразия	Алимов, 2000
	$P_{b (г/м^2 \cdot сут)} = 58,82 \cdot e^{-1,51H} \quad (3.3)$	

Представляется, что эти зависимости отражают общее правило отрицательной связи разнообразия с биомассой, продукцией.

Многочисленные эмпирические данные показывают, что увеличение показателей обилия происходит чаще всего за счет 1–2 видов. Однако надо подчеркнуть, что мы имеем дело с правилом, а не с безусловной закономерностью.

Между основными показателями сообществ существуют вполне определенные взаимосвязи. В частности для сообществ донных животных установлены следующие эмпирические зависимости (Алимов, 1989) между продукцией (P), деструкцией (R), энергией, накопленной в биомассе (B):

$$P_{(кДж/м^2 \cdot сезон)} = R / (2,879 \pm 0,046) \quad (3.4)$$

$$P_{(кДж/м^2 \cdot сезон)} = (2,198 \pm 0,496) \cdot B \quad (3.5).$$

То есть можно определить, что рассеянная энергия приблизительно в 3 раза больше продукции, а продукция за вегетационный сезон превышает среднюю биомассу примерно в 2,2 раза. Очевидно, что если результирующая продукционно-деструкционного процесса — энергия, накопленная в биомассе, имеет определенную связь с разнообразием сообщества (см. положение 3.11), то и другие функциональные показатели должны быть с ним связаны. Как показано А. Ф. Алимовым (1994), функциональные характеристики сообществ и показатели разнообразия связаны экспоненциальной зависимостью.

3.12	Отношение продукции к рассеянной за этот же период энергии снижается при увеличении разнообразия сообществ для зоопланктона: $P/R = 0,888 \cdot e^{-0,519H}$ (3.6) для зообентоса: $P/R = 0,693 \cdot e^{-0,328H}$ (3.7)	Алимов, 1994
------	--	--------------

Также снижается и отношение продукции к средней биомассе за сезон (Алимов, 1994):

$$P/V = 6,45 \cdot e^{-0,424H} \quad (3.8).$$

Из уравнения (3.8) можно рассчитать, что при разнообразии 0,5 бит/экз. коэффициент P/V составляет $5,2 \text{ год}^{-1}$, а при разнообразии 3,0 бит/экз. этот коэффициент будет в 2,9 раза ниже. На основании установленных зависимостей А. Ф. Алимов делает заключение о связи эффективности продуцирования с разнообразием.

3.13	Экосистемы с высоким разнообразием отличаются низкой эффективностью продуцирования, в них преобладают популяции с низким значением коэффициента P/V	Алимов, 1994
------	---	--------------

Низкие значения P/V коэффициентов более характерны для видов К-стратегов, поэтому можно предположить, что с увеличением разнообразия снижается роль г-стратегов и возрастает — К-стратегов.

Соотношение уровня обменных процессов и накопленной энергии в биомассе можно выразить в показателе относительной деструкции $R_{(кДж/м^2 \cdot ч)} / V_{(кДж/м^2)}$. Для сообществ зооперифитона показатель R/V связан прямой зависимостью как с выравненностью (рассчитанной по биомассе в энергетических единицах), так и с коэффициентом выравненности K_v (рис. 3.8).

Таким образом, можно сделать заключение о взаимосвязи отношения рассеянной энергии к энергии, накопленной в биомассе и выравненности как одного из компонентов разнообразия:

3.14	В сообществах с большей выравненностью, большей равномерностью распределения биомассы по видам увеличивается относительная доля рассеянной энергии к энергии, накопленной в биомассе	*
------	--	---

За отмеченными выше зависимостями стоит вывод самого общего экологического характера, а именно постулат об увеличении количества энергии на поддержание более разнообразной структуры. В различном виде он формулировался теми или иными авторами, приведем его в виде, сформулированном А. Ф. Алимовым:

3.15	Структура сообществ организмов сохраняется за счет постоянных затрат энергии на поддержание упорядоченности. Более разнообразные, более сложные сообщества для поддержания своей структуры требуют большего количества энергии	Алимов, 2000
------	--	--------------

Итак, на поддержание определенной структуры сообщества требуется энергия, которую можно оценить как рассеянную энергию всей системой. Однако рассеянная энергия всего сообщества складывается из энергии, рассеянной отдельными особями (хотя есть определенные предпосылки сомневаться в абсолютной аддитивности (Хайлов, Попов, 1983)). Будучи биологическими системами, организмы расходуют энергию на поддержание

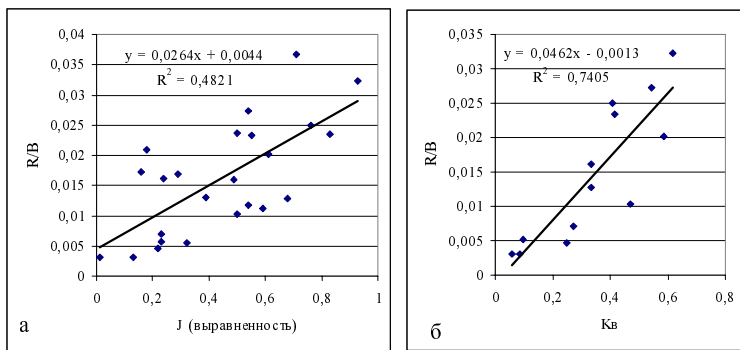


Рис. 3.8. Зависимость показателя R/B от выравненности (а) и коэффициента K_b (б) в сообществах зооперифитона Ташлыкского водохранилища и водоема-охладителя Криворожской ГРЭС.

Fig. 3.8. Relationship of a parameter R/B and evenness (a) and coefficient K_b (б) in communities of zooperiphyton of Tashlyk reservoir and cooling reservoir of Kryvoy Rog thermal power plant.

своей системной целостности, своей жизнедеятельности, решение «индивидуальных проблем борьбы с энтропией». Рассматривая суммарную диссипированную энергию как плату за структурную упорядоченность сообществ, мы должны делать допущение, что энергия расходуется как на собственные, так и на «общественные» нужды (что-то вроде чистой заработной платы и налога).

Рассматривая модель разнообразия, Г. М. Алешенко и Е. Н. Букварева (1994) выделяют два типа затрат энергии — затраты элементов системы на самоподдержание и нормальное функционирование в постоянных условиях среды и затраты на приспособления к изменениям внешней среды. Рост числа элементов с одновременной их специализацией ведет к уменьшению энергетических затрат на адаптацию всей системы. Анализ модели приводит авторов к заключению, что увеличение числа элементов (разнообразия) приводит к увеличению затрат на ее поддержание.

Пока остается неясным, какую роль играет увеличение или уменьшение числа видов, их выравнивания, т. е. изменения разнообразия в распределении потоков энергии. И каков механизм затрат энергии на поддержание разнообразия как свойства целостного сообщества.

Существует определенное противоречие между зависимостями типа (3.3), (3.7) и унимодальной (Гиляров, 2001; Ward, Tockner, 2001) связью между разнообразием и продуктивностью. Следует отметить, что в этих работах речь идет не о прямой связи разнообразия с продукцией, а о бедности либо обилии ресурсов, что зависит от продуктивности, однако не всегда однозначно. С другой стороны, зависимости, приводимые в литературе (Алимов, 2000), основаны на эмпирических данных, которые имеют определенный диапазон значений, и снижение разнообразия при росте продукции в диапазоне больших значений не обязательно должно аппроксимироваться на малые и очень малые значения. Вполне можно предположить, что в области малых значений продукции ее рост будет прямо связан с разнообразием.

Для того, чтобы примирить две концепции — об унимодальном или возрастающем распределении разнообразия при возрастании продуктивности М. Loreau et al. (2001) предлагают концепцию о том, что в градиенте фактора разнообразия изменяется унимодально, но в узких диапазонах более или менее благоприятных условий возрастает до определенного в данных условиях уровня.

Вопрос о связи биоразнообразия и продуктивности выходит за рамки фундаментальных экологических вопросов, поскольку объединяет две основные категории инвайронменталистской политики, «охраны природы» в ее утилитарном значении. Действительно, одни из самых продуктивных экосистем нашей планеты — гилея, коралловые рифы — обладают и самым большим биологическим разнообразием. Однако есть ли основания утверждать, что высокая продуктивность обусловлена именно высоким разнообразием? Этот вопрос крайне важен для биосферы в целом и требует глубоких исследований.

4. Биоразнообразие и концепция экологической ниши

Понятие «экологическая ниша» — одно из самых используемых в экологии и одно из самых нечетких (Пианка, 1981; Хлебосолов, 1996). Широкая употребимость понятия объясняется постоянной необходимостью пользоваться концептуальной единицей, ячейкой в сложнейшей системе организм — среда. Как указывает Е. И. Хлебосолов (1996), идеи, соответствующие современному понятию экологической ниши, были сформулированы еще в трудах К. Линнея, Ч. Дарвина, которые полагали, что число мест в «экономии природы» вполне определено и лимитировано, что должно ограничивать многообразие жизни на Земле.

Понятие экологической ниши было введено в экологию Дж. Гринелом (Джиллер, 1988) для обозначения самой мелкой единицы распределения вида в пространстве, хотя И. Дедю (1990) отдает приоритет в этом вопросе Джонсону. В связи с тем, что концепция ниши объединяет два основных объекта экологии — биосистему и среду, она развивается, изменяется, дополняется, т. е. представляет собой одну из самых живых, активно развивающихся экологических концепций.

Представления об экологической нише традиционно используются в современной экологии в понимании места и «профессии», роли вида в сообществе (Одум, 1975). По определению П. Джиллера (1988) экологическая ниша — это отражение места, занимаемого видом в сообществе, его связей с абиотической средой и другими организмами. В центре такого определения находится популяция, однако представляется, что ниша должна рассматриваться как некая сложная поверхность контакта живого вещества со средой. Такой подход к концепции ниши приводит к заключению о том, что ниша как экологическое явление не принадлежит в полной мере ни живому веществу, ни среде. Это так же, как границы разделов фаз имеет тройственную природу, принадлежа одновременно каждой фазе и являясь в то же время совершенно самостоятельным образованием. Экологическая ниша может быть дифференцирована на некоторые «компоненты» — рассматриваться как спектр использованных ресурсов, абиотических факторов, биотических положительных и отрицательных взаимодействий (Джиллер, 1988). Определенная меристичность и градиентность этих элементов позволяет говорить о принципиально возможной измеримости объема, размеров ниши.

Экологическая ниша — достаточно абстрактное понятие, поэтому существует много способов ее визуализации. Очень упрощенная в этом плане двумерная модель, где на осях находятся градиент фактора и соответствующий значению фактора отклик популяции, например, в размерности ее численности. В соответствии с правилом Раменского-Тиннемана (Реймерс, 1992) о том, что каждый вид обладает своим характерным преферендумом, кривая биотического отклика имеет унимодальный характер. Поскольку количество факториальных осей очень велико, то нишу можно представить

как амёбоподобное образование с выпячиваниями и впадинами поверхности, причем достаточно подвижными. Кроме того, необходимо отметить, что эти условные поверхности (различные ниши) при контакте друг с другом могут перекрываться, взаимопроникая друг в друга. Более или менее удачная визуализация, однако, не решает основного вопроса, связанного с диверсикологией: как объем и конфигурация ниш связаны с их числом и соотношением размеров?

Не без основания ставится еще один важный вопрос: является ли экологическая ниша характеристикой вида или это атрибут сообщества? (Джиллер, 1988). Каждая ценопопуляция занимает свою специфическую нишу, а система их соседства и составляет собственно сообщество. В этой связи Е. А. Шварц и Д. Г. Замолотчиков (1991) предлагают понятие «комбинативная система экологических ниш».

Достаточно широкое распространение получила концепция двух состояний видовой ниши, предложенная Г. Хатчинсоном (Одум, 1975; Хлебосолов, 1996). Одно из этих состояний — реализованная ниша представляет собой часть некоей фундаментальной ниши, охватывающей все многообразие оптимальных условий, в которых данный вид может обитать (Джиллер, 1988; Левченко, Старобогатов, 1990). Фундаментальная ниша представляет собой наибольший абстрактный объем, в котором существование той или иной популяции не ограничено конкуренцией с другими видами и абиотическая среда оптимальна (Хлебосолов, 1996).

Правомерность введения понятия фундаментальной ниши вызывает сомнение уже потому, что сформировать представления о «фундаментальной» нише для данного вида можно только на основе интегрального знания о «реализованных» нишах, т. е. об ответах реальных популяций на те или иные факторы среды. Простое суммирование этой разнообразной информации (которая никогда не будет действительно полной), как нам представляется, нарушает принцип эмерджентности. Если и говорить о фундаментальной нише, то не о видовой, а об экоморфной, поскольку общий характер условий определяет общую конструкцию тела, поведение, образ жизни, а экоморфа может быть представлена различными таксономически очень далекими видами.

Поскольку под фундаментальной нишей понимается все множество условий для того или иного вида, всегда можно найти некоторую область условий, удовлетворяющую требованиям какой-то популяции, которая могла бы здесь обитать. Такой подход породил идею о существовании незанятых ниш. Формально отвергая понятие «свободная», «незанятая» ниша, но по сути, модифицируя его, В. Ф. Левченко и Я. И. Старобогатов (1990) предлагают концепцию лицензий, сравнивая их с незанятыми вакансиями в штатном расписании. Ниша не существует вне экологического единства популяции и среды, в силу чего следует согласиться с указанными авторами, что «понятия свободная, незанятая ниша лишены экологического смысла» (с. 625).

Тем не менее чисто формально не лишены были бы интереса сравнения разнообразия реальных и «свободных» ниш в различных экосистемах, если бы удалось избежать волюнтаризма в определении последних.

Наиболее очевидно положение, которое связывает концепцию экологической ниши с диверсикологией и прямо указывает на разнообразие ниш.

4.1	Если два вида сосуществуют, то между ними должно быть какое-то экологическое различие	Джиллер, 1988
-----	---	---------------

Из этого положения вытекает, что сообщество может быть сформировано только из различных, различающихся популяций, что и создает разнообразие. В связи с этим из общесистемных постулатов приведем также аксиому системного сепаратизма:

4.2	Разнокачественные составляющие системы всегда структурно независимы	Реймерс, 1992
-----	---	---------------

Так же как органы в системе организма связаны гуморально и функционально, но входят в структурно различные системы органов (сердце не может выполнять пищеварительных функций, а печень — дыхательных), в сообществе различные виды, образуя систему, стремятся к сепаратизму, определенной степени изолированности, обладают различными механизмами изоляции. Причем, согласно системным принципам, такая дискретность (например, дискретность экологических ниш) является одной из предпосылок системной целостности при выполнении принципа экологической комплементарности.

Понятие экологической ниши как «гиперобъема» связано с идеей неограниченно большого числа ресурсов, факторов, связей в системе популяции — среда. Однако из всех осей гиперпространства ниш выделяют три основных — пространственную, временную и трофическую.

4.3	Виды замещают друг друга и разделяются в каждом из трех измерений — пространство, время, пища — вследствие чего и возникает разнообразие	Пианка, 1981
-----	--	--------------

Если из всех возможных факторов выделяется три основных, то из этих трех в определенных условиях для тех или иных видов существует преобладающий. Как отмечается (Хлебосолов, 1996), еще Дж. Гриннел сформулировал подход к нише как иерархической системе: «такое представление об экологической нише предполагает концепцию одномерной иерархической ниши, согласно которой расхождение видов по нишам происходит по одному наиболее важному фактору, обуславливающему формирование всех прочих различий» (Хлебосолов, 1996; с. 451).

Безусловно, иерархичность, соподчиненность осей ниш очень существенно изменяет сам характер ниши, однако в сущности при этом ниша не

перестает быть многомерной. Для диверсогенеза в этой концепции важно то, что на формирование разнообразия влияет перекрытие именно по доминирующим осям ниши как наиболее жизненно важным. Следует принимать во внимание, что в разных популяциях может быть своя система иерархии осей ниши, что создает немалые проблемы в интерпретации взаимоотношений различных ниш. Даже в таком достаточно однородном экоморфологически таксоценозе как сообщество птиц может быть выдвинуто несколько гипотез о доминирующем факторе повышения разнообразия (т. е. главной оси ниши): пространственная неоднородность местообитания, структура растительного сообщества, характер пищевых объектов, основные способы добывания пищи (Хлебосолов, 1996).

Сочетание разнообразных ниш создает неповторимую картину каждого сообщества, однако, с другой стороны, существование экологического замещения (Реймерс, 1992) свидетельствует об определенном сходстве характера ниш.

Один из уровней сходства взаимосвязей ниш отражается в достаточно ограниченном числе типов распределения значимости видов (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Гиляров, 1996; Розенберг и др., 1999). Это известные распределения относительного обилия — геометрическое, логнормальное, случайных границ между нишами, которые совершенно определенно связаны с разнообразием. Анализ этих распределений приводит Р. Уиттекера к важному для диверсикологии обобщению о характере взаимосвязи объемов и числа ниш.

4.4	В сообществах с малым видовым богатством доминирование выражено, и объем ниш убывает резко по геометрическому ряду. В сообществах с большим видовым богатством чаще всего наблюдается логнормальное распределение с постепенным убыванием относительного обилия, с большим числом видов со средним обилием	Whittaker, 1965; Уиттекер, 1980
-----	--	------------------------------------

Таким образом, можно высказать гипотезу о связи числа ниш (видового богатства) и их относительного объема (выравненности).

4.5	Видовое богатство и выравнивание находятся в прямой зависимости. В олигомиксных сообществах сильно выражено доминирование. В богатых видами сообществах высока выравниваемость.	*
-----	---	---

В упомянутых выше распределениях значимость ниши определяется через массу живого вещества. Для визуализации R. Whittaker (1965) использует графическую двумерную модель, где площадь прямоугольных фигур соответствует биомассе или продукции той или иной популяции. Од-

нако следует учитывать, что кроме количественных существуют и качественные характеристики. Высокое формальное доминирование не обязательно связано с истинно эдифицирующей, средообразующей ролью того или иного вида. Эдификатор не только должен соответствовать, как образно заметил Б. М. Миркин (1986) «принципу утюга», разглаживая «неровности» среды, но сам создавать существенные неоднородности.

Сообщества состоят не только из одновидовых группировок — популяций (ценопопуляций), но и из экоморфных групп (Алеев, 1986). Самый простой пример разделения видовых и экоморфных ниш — это представленность одного вида в сообществе различными экоморфами на разных стадиях онтогенеза (насекомые, амфибии). У двустворчатых моллюсков (*Mytilus*, *Dreissena*) личиночная стадия представлена планктической формой, а взрослые особи — прикрепленные организмы.

Конкретную экологическую нишу в условиях обитания того или иного сообщества занимает вполне конкретная экоморфа. На этом базируются многие явления экологической конвергенции. Например, спектр эконифагобионтов (организмов, использующих фаготрофный способ питания) более сходен между собой, чем спектр ниш адсотрофов.

Структура сообществ многопланова. Кроме видовой важное значение имеют трофическая, размерная, экоморфная структуры.

Основываясь на концепции разделения ниш, постулируют тесную взаимосвязь между видовым разнообразием и трофической структурой.

4.6	В сообществах с большим разнообразием следует ожидать наличие более сложных трофических связей	Алимов, 2000
-----	--	--------------

Этот постулат может, вероятно, иметь и обратное прочтение:

4.7	Более сложные трофические связи и взаимодействия базируются на структуре сообществ с большим видовым разнообразием	*
-----	--	---

Если учесть, что в онтогенезе многие виды представлены не одной экоморфой, то следует ожидать и увеличения экоморфного разнообразия.

Ясно, что разнообразие трофических ниш связано с разнообразием доступных ресурсов. При этом в качестве ресурса следует рассматривать не только внешние для сообщества объекты, но и учитывать внутрисообщественные пищевые цепи.

4.8	Сообщества более разнообразны в условиях большего разнообразия доступных ресурсов	Schaefer, 1999; Алимов, 2000
-----	---	---------------------------------

В связи с последним положением находится гипотеза о взаимосвязи разнообразия автотрофного блока с разнообразием животных. Растения как наземные, так и водные модифицируют среду в аспектах пространственной

гетерогенности, влияющая на физические, химические условия среды, а также обуславливают формирование трофических цепей пастбищного типа.

4.9	Разнообразие животных возрастает при увеличении разнообразия растений	Уиттекер, 1980, Schaefer, 1999
-----	---	-----------------------------------

Трофические отношения, возникающие между растениями и животными-пастбишниками, хищниками и жертвами (при не очень сильно выраженной специализации потребителей), складываются таким образом, что более вероятно, в большем количестве потребляются доминирующие виды. Таким образом, снижается доминирование и возрастает выравненность, а значит — и разнообразие.

4.10	Пастбишники и хищники, более интенсивно потребляя организмы доминирующих видов, повышают выравненность и разнообразие сообщества в целом	Уиттекер, 1980
------	--	----------------

Таким образом, повышение разнообразия ресурсов повышает разнообразие потребителей. Как показано для сообществ бентоса (Алимов, 2000), в сообществах с преобладанием мирных видов разнообразие снижается, т. е. присутствие хищников повышает разнообразие. Однако превышение некоторого уровня обилия хищников (пастбишников) приводит к резкому снижению разнообразия как, например, в случае массового размножения морской звезды *Acanaster planci* на коралловых рифах (Сорокин, 1990).

Трофическая структура определяется не только числом взаимосвязанных популяций, но и длиной трофических цепей. Как полагает А. Kratochwil (1999), разнообразие изменяется по принципу обратной пирамиды, если известную пирамиду продукции и биомассы считать прямой и «нормальной». Таким образом формулируется принцип увеличения разнообразия в трофических цепях.

4.11	Биоразнообразие возрастает по ходу трофических цепей	Kratochwil, 1999
------	--	------------------

Нам представляется, что это правило лишено универсальности. При строгой специализации, когда одна популяция служит трофическим объектом для другой, разнообразие равно нулю по всей цепочке пищевых связей. Следует признать, что более обычным является достаточно широкий спектр первичных ресурсов внизу пирамиды, более узким — потребителей первичной продукции, еще более узким — хищников. Однако из посылок 4.11 можно сделать вполне уместное заключение, что чем длиннее трофические цепи, тем выше разнообразие всего сообщества. Из этого вытекает,

что в более разнообразных сообществах длиннее трофические цепи, сложнее трофические сети, что и постулирует положение 4.6.

Некоторые группировки организмов в силу своих качеств и характеристик могут вносить в общее разнообразие больший вклад, чем другие, оказывать большее влияние на общее разнообразие. Это говорит о качественном разнообразии экониш. Одна из гипотез касается размера, продолжительности жизненных циклов и подвижности.

4.12	Разнообразие выше для таксонов с малыми размерами, короткими жизненными циклами и большей подвижностью	Kratochwil, 1999; Schaefer, 1999
------	--	-------------------------------------

Здесь затронут вопрос более значимый, чем предположение о видовом богатстве отдельных таксономических групп. Грубо говоря, вряд ли заслуживает серьезного внимания предположение о том, что на участке леса число видов крупных млекопитающих будет меньше, чем мелких насекомых. Однако, и это важно, вопрос может быть поставлен о масштабировании в системе организм — популяция — среда. Если соотносить размеры организмов и элементов среды (то, что Ю. Г. Алеев (1986) называл масштабным эффектом среды), то вопрос о гетерогенности последней не может быть решен однозначно, вернее — антропоцентрически. Как полагает М. Schaefer (1999), для мелких организмов среда более гетерогенна. Однако можно утверждать и обратное: с учетом масштабности среды и организмов гетерогенная для крупных организмов среда, состоящая из множества элементов, представляет собой для мелких гораздо меньшее число однородностей. То, что для крупных организмов — элемент гетерогенности, то для мелких — целостный, достаточно однородный (либо со своими, недоступными для крупных неоднородностями) биотоп.

Эти рассуждения заставляют сделать вывод, что оценка разнообразия сообществ не может быть корректной без учета масштабности среды и организмов. Методическим приемом может быть оценка разнообразия размерных группировок, таксоценов, экоморфных группировок.

Аналогичная релятивистская концепция должна быть принята и для других характеристик организмов, поскольку и продолжительность жизненных циклов (биологическое время), и подвижность относительны, как при соотнесении с другими организмами, так и с пространственно-временными элементами среды.

Общий уровень адаптационных возможностей, эври- или стенобионтность, способность вида к расширению ниши также являются одним из биотических факторов диверсогенеза.

4.13	Разнообразие выше для таксонов, более широко использующих имеющиеся ресурсы	Schaefer, 1999
------	---	----------------

Высокий уровень стенобионтности может сочетаться с высоким разнообразием сообществ только в условиях высокой стабильности условий. Даже незначительные их изменения приведут к снижению разнообразия из-за выпадения узкоадаптированных видов. Хорошо ограниченные и узкие ниши просто перестают существовать. В сообществе, состоящем из эвриэков, напротив, высоки возможности различных перестроек при изменении условий. Однако перекрывание ниш и напряженность конкурентных отношений здесь так высоки, что неизбежно приведут к гипертрофированию нескольких ниш за счет других, т. е. опять же к снижению разнообразия. Однако реальные сообщества всегда состоят из видов, более или менее близких к одному из полюсов градиента эври-стенобионтности.

4.14	В сообществах с высоким разнообразием должно быть некоторое оптимальное соотношение стено- и эврибионтных видов	*
------	---	---

Пространство экологических ниш очень динамично в силу постоянного взаимодействия процессов давления жизни и давления среды. Увеличение разнообразия по компоненте видового богатства есть ни что иное, как увеличение числа экониш в сообществе. Этот процесс может происходить двояко.

4.15	Увеличение разнообразия может происходить за счет сужения ширины ниш	Пианка, 1981; Миркин, 1986
4.16	Увеличение разнообразия может происходить за счет большего перекрывания ниш	Пианка, 1981

Очевидно, что появление, а затем стабильное функционирование новых ценопопуляций возможно только при условии «уплотнения» пространства ниш, хотя может происходить и увеличение количественного и качественного спектра ресурсов.

4.17	Увеличение разнообразия связано с увеличением диапазона ресурсов, расширением ресурсных возможностей среды	Пианка, 1981
------	--	--------------

Этот принцип используется, например, при создании так называемых искусственных рифов. Введение в воду человеком разнообразных твердых поверхностей, формирование более или менее масштабных сложных биотопов создают условия для существования и развития разнообразных сообществ перифитона (Протасов, 1994). Таким образом, увеличение разнообразия происходит за счет «дополнительных лицензий» (Левченко, Старобогатов, 1990). Увеличение диапазона ресурсов может быть связано не только с изменением поля абиотических факторов, но и с тем, что но-

вые виды сами становятся ресурсом в широком смысле, т. е. разнообразие порождает разнообразия (Уиттекер, 1980).

В настоящее время процессы инвазии новых видов стали очень интенсивными (Mack, Occhipinti, 1999). Это большая проблема находится в рамках не только региональной диверсикологии, но касается и глобальных изменений картины биоразнообразия целых континентов и морей. Пополнение сообществ новыми видами происходит постоянно. Сообщества, можно сказать, живут в потоке более или менее интенсивно мигрирующих организмов. Поэтому J. Karlson (1999) выделяет как один из важнейших факторов диверсогенеза фактор пополнения (recruitment) сообществ другими видами. Деятельность человека только ускоряет, интенсифицирует некоторые экологические процессы, ведь увеличение и сужение пространства ниш, их появление и возникновение происходило в экосистемах всегда. Именно эти процессы создали современный облик разнообразия биосферы.

5. Биоразнообразие и среда

В первом разделе мы однозначно выделили биоразнообразие и средовое разнообразие, что вполне закономерно в рамках концептуального противопоставления биосистем и среды их существования. Однако существует и более широкое понятие биоразнообразия, «новейшая концепция которого включает в себя все уровни организации, интегрирующие биотические и абиотические структуры и процессы» (Ward, Tockner, 2001, с. 807). Поэтому может быть сформулировано более одного концептуального положения о биоразнообразии и среде.

5.1	Существует биоразнообразие как разнообразие биологическое, биотическое, а также существует разнообразие среды	*
5.2	Видовое разнообразие — атрибут сообщества, биоразнообразие включает все уровни, как биотические, так и абиотические структуры и процессы	Ward, Tockner, 2001

Последняя концепция является, очевидно, отражением как популярности биоразнообразия, попыток связывать его с самыми различными явлениями, так и поисками некой универсальной концепции, «которая бы связала экологию с эволюцией, генетикой и биогеографией» (Ward, Tockner, 2001). Именно поэтому в состав экологического разнообразия (ecological diversity) (Global Biodiversity..., 1995) включено разнообразие ландшафтов, местообитаний, ниш. Представляется, что такое расширение не только не оправдано, но идет в разрез с основными экологическими представлениями. Нельзя, однако, не отметить, что проведение резких границ здесь,

как и вообще в экологии, затруднительно, уже хотя бы потому, что одни биотические системы представляют собой элементы среды для других, так же как ландшафт включает не только геоморфологические, но и биотические элементы.

Вопрос о разграничении биосистем и среды их существования имеет релятивистскую природу, т. е. вопрос о среде может рассматриваться только относительно самой биосистемы. Биосистема и среда образуют новую систему со своими особыми эмерджентными свойствами.

Можно без преувеличения сказать, что большая часть так называемых гипотез о разнообразии (например, Kratochwil, 1999; Schaefer, 1999) т. е. концептуальных положений, объясняющих те или иные зависимости, имеет отношение именно к связи биоразнообразия со средой обитания организмов, популяций, сообществ. Это естественно для экологических концепций. То, что разнообразие биосистем связано с условиями среды очевидно, однако каковы особенности и направленность этой связи?

Разнообразие условий обитания, которое может быть выражено во многих аспектах: временная вариабельность или стабильность, число и соотношение размеров местообитаний и границ между ними, разнообразие временных циклических процессов, разнообразие и сила факторов среды, безусловно, являются важнейшими составляющими факторов диверсогенеза.

Как полагает С. Reed (1978) факторы, влияющие на разнообразие сообществ, включают: стабильность и гетерогенность среды, уровень первичной продукции в экосистеме, хищничество и конкурентные отношения между видами.

Среда может рассматриваться как система, имеющая некоторое количество элементов (факторы, ресурсы, источники энергии, информации), связанных между собой специфическими связями. Она обладает своими системными свойствами, одно из которых — разнообразие.

Следует затронуть и вопрос об обратной связи в системе разнообразие среды—биоразнообразие. Следуя закону максимума биогенной энергии Вернадского—Бауэра, можно предположить, что в определенных условиях, на определенных этапах эволюции разнообразие среды может определяться биогенными факторами.

5.3	Любая биосистема находится в подвижном равновесии со средой и эволюционируя увеличивает свое давление на среду	Реймерс, 1992
-----	--	---------------

Вряд ли стоит оспаривать, что высокое разнообразие среды, например, коралловых рифов определяется именно биогенными факторами. Можно также предположить, что на заре формирования современной биосферы Земли в бентосе мелководий архейских морей, почти лишенных

растворенного кислорода, существовали скопления донных водорослей, которые были островками фототрофного метаболизма, а значит — специфическими микроместообитаниями с повышенной концентрацией кислорода в воде (Заварзин, 1978). Трудно переоценить важность такого биогенного увеличения гетерогенности среды для всего эволюционного процесса биосферы.

Изменение биоразнообразия, в частности богатства видов связано, безусловно, со многими факторами, однако, как полагает Р. Уиттекер (1980), может быть выделен основной градиент разнообразия.

5.4	Уменьшение разнообразия видов от равнин тропиков в сторону высоких широт и больших высот — главный градиент разнообразия	Уиттекер, 1980
-----	--	----------------

Этот неоспоримый биогеографический феномен породил большое количество различных гипотез и, действительно, не в этом ли градиенте кроется основная закономерность диверсикологии? Одна из самых распространенных — гипотеза о стабильности условий в экологическом и эволюционном времени.

5.5	Разнообразие выше там, где условия более стабильны в течение года, а также в более длительный период	Уиттекер, 1980; Пианка, 1981
-----	--	---------------------------------

Одним из аргументов, подтверждающих эту гипотезу, является то, что низкоширотные экосистемы достигли «большей зрелости» и характеризуются высоким разнообразием благодаря тому, что они длительное время не подвергались каким-либо экстремальным воздействиям, и организмы имели возможность и время эволюционировать и занять различные ниши (Пианка, 1981). Большой знаток тропической природы А. Уоллес (1975) писал: «Три больших климатических пояса Земли — жаркий, умеренный и холодный — можно назвать попросту поясом однообразных, меняющихся и крайних физических условий» (с. 22). Таким образом, можно сделать заключение, что высокое биоразнообразие обусловлено значительным однообразием условий. В стабильных во времени условиях в большей мере проявляется принцип «разнообразие порождает разнообразие» (Уиттекер, 1980). Однако стоит обратить внимание и на слова того же А. Уоллеса, которые делают эту зависимость не столь очевидной и безусловной: «...равномерность климата — источник всего этого пышного изобилия и бесконечного разнообразия растительности — является в то же время и причиной часто прямо-таки удручающего ее однообразия» (Уоллес, 1975, с. 73).

Если стабильность условий во времени выглядят как вполне реальный фактор положительного диверсогенеза, то относительно однообразия условий в пространстве существует обратная точка зрения.

5.6	Сообщества более разнообразны в пространственно более гетерогенных местообитаниях	Kratochwil, 1999; Schaefer, 1999
-----	---	-------------------------------------

Поскольку в этой гипотезе предполагается важная связь биоразнообразия и условий среды, необходимо более подробно остановиться на последних. По-видимому, здесь просматривается системная аналогия с самим биоразнообразием, т. е. высокое разнообразие среды, гетерогенность предполагает значительное количество элементов, факторов среды и отсутствие высокого доминирования, преобладания, превалирования одного фактора или элемента. Таким образом, можно говорить о факториальном богатстве и факториальной выравненности. Такой же подход можно применить не только к пространственным аспектам среды, но и временным. Если значимость какого-то фактора не изменяется слишком существенно за некоторый отрезок времени, можно говорить о большой временной выравненности факторов среды.

5.7	Разнообразие среды, неоднородность, гетерогенность может быть оценена на основании богатства элементов, факторов и их выравненности	Протасов и др., 1999; Викторов, 1986
-----	---	---

Это делает возможным количественно оценивать взаимосвязь и соотношение абиотического и биотического разнообразия. Однако возникает сложная проблема оценки абиотического разнообразия, связанная с очевидными различиями размерностей выражения тех или иных факторов. Скорость течения измеряется в м/с, а температура — в °C).

Если же характеристики среды описываются в одних единицах, то оценки разнообразия среды вполне возможны. Например, можно использовать применяемые в ландшафтоведении (Викторов, 1986) энтропийные меры сложности рисунка ландшафта, аналогичные индексу Шеннона. Здесь в качестве частот берутся отношения площади *i*-го однородного контура к общей площади всех контуров. Использование функции Шеннона для оценки разнообразия среды возможно также при учете внешних потоков энергии (Денисенко и др., 1991) или потоков вещества (Алимов, Умнов, 1997).

Оценка разнообразия среды имеет значительные методические сложности и основная трудность связана с оценкой доли каждого фактора в общем факториальном поле. То, что при расчете индекса Шеннона (или других индексов) для биотического разнообразия, где все значимости отдельных видов выражены в одних единицах, делается простым суммированием, вызывает большие проблемы при оценке разнообразия среды. Одним из вариантов решения вопроса, как нам кажется, может быть экспертная оценка соотношения значимости факторов. Исходя из нашего опыта изучения различных водных экосистем можем предложить следующую

ший вариант экспертной оценки соотношения значимости факторов (табл. 5.1)

Сложность таких оценок состоит в мало поддающемся формализации учете сразу нескольких аспектов: соотношение данных значений с максимально возможным, средним или лимитирующим развитием организмов и сравнение относительного значения каждого фактора с другими, а также с некоторой условной суммой воздействия.

Однако если обратиться к таблице 5.1, то можно отметить несколько вполне бесспорных допущений. Так, можно выделить местообитания, где явно преобладают один-два фактора, из-за чего разнообразие среды резко снижается. Например, вряд ли можно оспаривать допущение, что в отводящем канале охлаждающих вод АЭС, где температура может достигать 40°C, именно этот фактор, а затем гидродинамический являются значительно доминирующими. Также в верхнем течении рек, в горном потоке, течение, влекомые наносы, качество субстрата являются доминирующими

Таблица 5.1 Оценка значимости фактора (%) и разнообразия среды в различных водоемах и их участках по восьми факторам.

Table 5.1 The estimation of significance of factors (%) and environment diversity in some water bodies and their parts according eight factors.

	Отводящий канал АЭС	Водоём — охлаждающая зона высоких температур	Водоём — охлаждающая зона низких температур	Подводящий канал АЭС	Верховья реки	Средняя часть реки	Низовья реки, плесы	Загрязнённые участки реки
Температура	70	50	15	5	5	5	10	1
Скорость течения	20	3	5	50	55	20	0	2
Взвешенные вещества	0	10	13	10	15	30	20	6
Растворенные вещества	0	10	25	0	5	20	20	20
Трофические условия	2	15	20	5	5	10	20	60
O ₂	7	2	2	5	5	4	5	10
Субстрат	0	5	15	20	5	10	20	0
Другие факторы	1	5	5	5	5	1	5	1
Сумма, %	100	100	100	100	100	100	100	100
Разнообразие среды, бит/фактор	1,272	2,272	2,713	2,161	2,181	2,583	2,622	1,728
Максимальное разнообразие, бит/фактор	2,322	3	3	2,807	3	3	2,807	2,807
Выравненность	0,548	0,757	0,904	0,77	0,727	0,861	0,934	0,616

факторами. В лентических условиях не удастся легко выделить один преобладающий фактор, поэтому разнообразие среды здесь выше. Вполне очевидным представляется, что в условиях резкого преобладания одного фактора сообщества в целом обеднены и доминируют немногие виды. Резкое преобладание одного фактора ассоциируется с экстремальными условиями. В таком случае большая выравненность должна ассоциироваться с более благоприятными условиями, где возрастают конкурентные отношения, которые могут также снизить разнообразие. Скорее всего, в градиенте «экстремальные условия — благоприятные условия» изменения биотического разнообразия имеет унимодальный характер.

Так, проведя анализ изменения числа видов в сообществах зоопланктона и их видового разнообразия, М. Б. Иванова (1997) приходит к заключению, что при приближении значений факторов среды (рН, минерализация) к экстремальным значениям происходит обеднение видового состава мезозоопланктона и снижение индекса видового разнообразия. Под экстремальными условиями для сообщества предлагается понимать такие, при которых данные сообщества уже не существуют. Например, для мезозоопланктона такие значения рН находится за пределами диапазона 3,5–10,5.

5.8	Гипотеза унимодального ответа биоразнообразия на изменения разнообразия абиотических условий. Биоразнообразие максимально при некотором оптимальном значении разнообразия условий среды и снижается при приближении к экстремальным	Connel, 1978; Ward, Stanford, 1983 Иванова, 1997;
-----	---	---

Важно подчеркнуть, что существует достаточно много видов зоопланктона, которые могут составлять сообщества при достаточно низких значениях рН. Число видов в озерах со значением рН 5,5 насчитывает около 100. Однако видовое богатство сообществ не превышает 10–15 видов, а видовое разнообразие в среднем составляет около 1 бит/экз. Это может означать только то, что сообщество реагирует на изменение условий среды как система в соответствии с собственными эмерджентными свойствами (Иванова, 1997).

Большое практическое значение имеет вопрос о возможности изменения биоразнообразия за счет изменения выравненности факторов среды. В чисто утилитарной плоскости вопрос может быть поставлен так: «Можно ли избежать снижения биоразнообразия в сообществе путем повышения выравненности, т. е. снижения доминирования одного фактора среды?» Или — насколько реален эффект формального снижения относительной значимости одного фактора за счет увеличения значимости других? Например, может ли создание искусственных рифов в водоеме-охладителе АЭС, т. е. усиление фактора гетерогенности субстратов снизить негативное влияние экстремальных температур на разнообразие?

Следует, однако, подчеркнуть опасность слишком упрощенного и формального подхода к таким управленческим мероприятиям. Ведь формально можно предложить увеличение разнообразия среды за счет расширения спектра загрязняющих веществ, выбрасываемых в воду или атмосферу. Кроме того, формальные оценки значимости факторов не учитывают их взаимодействия и взаимовлияния. При всей значительной сложности количественных оценок разнообразия среды решение этой задачи является одной из важнейших в диверсикологии.

Определенный интерес представляют некоторые частные зависимости между теми или иными факторами среды и разнообразием. Так, было показано (Алексеев, 1983), что видовое богатство гидробионтов в различных морях (от Моря Лаптевых до вод Малайского архипелага) постепенно нарастает при увеличении средних температур до 15°C и затем резко увеличивается при возрастании температуры до 30°C. Зависимость хорошо описывается уравнением:

$$N_{sp} = 400e^{0.15t} \quad (5.1),$$

где: N_{sp} — число видов, t — температура.

Считается вполне установленным фактом зависимость видового богатства от размеров ограниченных местообитаний — истинных или экологических островов (Kratochwil, 1999). Чаще всего десятикратному увеличению площади островов соответствует примерно двукратное возрастание числа видов (Пианка, 1981):

$$N_{sp} = CA^z \quad (5.2),$$

где: N_{sp} — число видов, C — постоянная, характерная для местности, A — площадь острова, показатель $z = 0,24 \div 0,35$.

Число видов в сообществах гидробионтов континентальных водоемов возрастает по мере увеличения их площади, объема воды в водоемах (Алимов, 2001). Зависимость числа видов различных гидробионтов от площади озер аналогична (5.2), значения коэффициентов C и z — изменялись по данным (Алимов, 2001) в широких пределах, первый — от 2,67 до 110,33, второй — от 0,051 до 0,358. Такая же зависимость отмечается и между числом видов беспозвоночных и рыб с объемом воды в озерах, значения тех же коэффициентов: $C = 32,42 \div 187,76$, $z = 0,099 \div 0,373$.

Кроме размеров островных местообитаний и связанной с этим протяженностью береговой линии как границы контакта с окружающей средой, имеет значение изолированность их от источников видов. Как показали R. MacArthur и E. Wilson (1963), некоторое равновесное число видов на островах является результирующей двух процессов — иммиграции и рассеивания видов (последние включает как эмиграцию, так и вымирание видов). Чем ближе к источнику видов (материку) и чем больше по размеру остров, тем больше будет его видовое богатство и наоборот.

5.9	Видовое богатство изолированных местообитаний (истинных или экологических островов) прямо связано с их размерами и близостью к источнику видов	MacArthur, Wilson, 1963
-----	--	-------------------------

Процессы иммиграции и эмиграции имеют важное значение не только для диверсификации островных сообществ. Всегда между сообществами происходит обмен организмами, и некоторые могут стать родоначальниками новых популяций, т. е. создать экологические ниши в новых для себя сообществах. При этом в пространстве и во времени размер иммиграционного пула не остается постоянным.

5.10	Видовое разнообразие прямо зависит от размера иммиграционного пула	Kratochwil, 1999
------	--	------------------

Уровень разнообразия связывают с самыми общими оценками и характеристиками условий среды.

5.11	Биоразнообразие минимально в экстремальных условиях	Уиттекер, 1980
------	---	----------------

При всей нечеткости этих характеристик среды экологи нередко прибегают (Schaefer, 1999) к таким обобщенным понятиям, которые, правда, могут иметь некоторый антропоцентрический оттенок. Экстраполяция этого положения на весь градиент условий заставляет нас высказать гипотезу о том, что при улучшении условий биоразнообразие повышается. Из этого следует совершенно практический вопрос: насколько необходимо улучшить условия (и какие), чтобы достичь максимального разнообразия? Теоретически здесь может быть два ответа. Первый связан с простой экстраполяцией — разнообразие монотонно возрастает по мере улучшения условий. Второй вытекает из характерного для экологических систем унимодального изменения экологических характеристик в градиенте фактора. Очевидно, что до некоторых значений условий среды эти зависимости должны совпадать.

Важнейшей характеристикой местообитаний является их пространственная гетерогенность. Она имеет определенную структуру, а именно представляет собой мозаику разнородных друг относительно друга, но однородных внутри себя элементов среды и переходных зон, границ, экотонов между ними. Как полагают J. Ward и K. Tockner (2001), разнообразие тесно связано с размерами однородностей (patch size) и плотностью экотонов (ecotone density).

Слишком большие однородности и, соответственно, малое количество экотонных зон не создают необходимого разнообразия для существования различных по своим потребностям видов, а слишком большое количество мелких однородностей с большим числом граничных зон не обеспечивает

необходимого достаточно однородного пространства для жизнедеятельности популяций или их групп.

5.12	Видовое разнообразие максимально при среднем уровне пространственной гетерогенности среды	Ward, Tockner, 2001
------	---	---------------------

Как видим, от концепции монотонно возрастающей зависимости между условиями среды и разнообразием происходит смещение к концепции унимодального изменения биоразнообразия в градиенте фактора по принципу: «высокое разнообразие там, где не слишком мало, но и не слишком много, не слишком «плохо», но и не слишком «хорошо».

На этом принципе построена гипотеза о средних нарушениях (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH) (Connell, 1978).

5.13	Гипотеза о средних нарушениях (IDH) предполагает, что максимальное разнообразие сообществ соответствует уровню средних нарушений внешними воздействиями	Connell, 1978; Ward, Tockner, 2001
------	---	---------------------------------------

Небольшие нарушения можно приравнять к одному из факторов повышения гетерогенности среды. Из эмпирических данных и наблюдений сформировалось положение об определенной «пользе» для биоразнообразия небольших нарушений в сообществах за счет каких-то внешних факторов.

5.14	Сообщества наиболее разнообразны в нескольких нарушенных местообитаниях	Миркин, 1986; Kratochwil, 1999; Schaefer, 1999
------	---	--

Мы сталкиваемся с определенным противоречием концепций. Согласно одной (положение 5.5) наибольшая стабильность среды является предпосылкой увеличения биоразнообразия. Согласно другой (положение 5.6) этот же эффект достигается при увеличении гетерогенности, разнообразности среды и, наконец, IDH-гипотеза (положение 5.13) говорит о максимальном разнообразии при некоторых средних значениях воздействия. Последняя концепция представляется нам более универсальной, хотя бы уже потому, что соответствует большому числу распределений экологических характеристик в градиенте фактора.

Тот или иной уровень разнообразия рассматривается не только как некоторая характеристика состояния, но и результирующая определенного процесса, требующего определенных энергетических затрат.

5.15	Экосистема должна получать определенное количество энергии (преобразованной в ресурсы), необходимой для поддержания структурного разнообразия биотического сообщества	Емельянов, 1999
------	---	-----------------

При этом, если повышение разнообразия приводит к более эффективному использованию ресурсов (Емельянов, 1999), то даже небольшое увеличение энергетико-ресурсных возможностей среды должно приводить к прогрессирующему увеличению биоразнообразия, что, видимо, должно означать неуклонное возрастание разнообразия при росте ресурсной базы.

Разнообразные ресурсы — это то, что обеспечивает «успех» давления жизни, которое может происходить по двум хотя и взаимосвязанным, но различным путям — за счет увеличения количества индивидуального живого вещества, что чаще происходит за счет 1–2 видов (нулевой или отрицательный диверсогенез) и за счет увеличения количества видового живого вещества (положительный диверсогенез). В связи с этим достаточно противоречивы оценки взаимосвязи биоразнообразия с ресурсной базой.

5.16	Разнообразие сообществ зоопланктона и зообентоса снижается по мере возрастания первичной продукции планктона	Алимов, 2000
5.17	Разнообразие сообществ гидробионтов снижается по мере возрастания содержания органического вещества в воде	Алимов, 2000
5.18	Разнообразие возрастает с увеличением энергии фотосинтетической радиации и влажности	Kratochwil, 1999
5.19	Разнообразие видов и продуктивность не имеют простой корреляции	Уиттекер, 1980; Schaefer, 1999
5.20	Максимальное разнообразие в зоне умеренного климата приходится на среднюю часть градиента увлажнения	Уиттекер, 1980
5.21	Максимум видового разнообразия свойствен системам с некоторой средней продуктивностью	Гиляров, 2001
5.22	Устойчивая высокая предсказуемая продуктивность является предпосылкой высокого разнообразия	Пианка, 1981

Таким образом, сложно установить однозначные связи между разнообразием, ресурсной базой среды и факторами, определяющими эксплуатацию ресурса. Тем не менее, анализ эмпирических данных показывает (Гиляров, 2001; Алимов, 2001) что высокому разнообразию соответствует отнюдь не максимально возможная продуктивность. Так, А. Ф. Алимовым (2001) было показано, что наибольшее число видов животных следует ожидать в водоемах с первичной продукцией планктона около 1400 ккал/м²год, в то время как при значительно большей продуктивности (2500–3000 ккал), число видов снижается, так же как и при минимальных

значениях продукции. Число видов фитопланктона также не связано прямой зависимостью с первичной продукцией. Очень бедные и богатые видами альгоценозы обладали высокой продуктивностью, и минимум ее приходился на группировки из полусотни видов водорослей (Алимов, 2001).

Совершенно очевидно, что биоразнообразие определяется не одними только условиями абиотической среды, поэтому Э. Пианка (1981) разделяет факторы диверсогенеза на три группы: первичные, которые действуют через одну только физическую среду, вторичные, действующие через физические и биотические факторы и третичные, действующие только через биотические. Существует гипотеза, согласно которой сообщества более разнообразны в условиях, где биотические факторы преобладают (Schaefer, 1999). Пожалуй, сделать однозначное заключение по этому вопросу сложно, поскольку можно предположить, что, напротив, в сообществах с высоким разнообразием интенсивны и многообразны конкурентные, симбиотические, отношения, т. е. различные биотические взаимосвязи. Вряд ли можно считать универсальным правило преобладания в диверсогенезе третичных факторов над первичными. Скорее факторы всех трех уровней действуют вместе, комплексно.

Как ни велико разнообразие той или иной биосистемы, нет никаких сомнений в том, что потенциал ее разнообразия значительно выше. Увеличение разнообразия есть один из аспектов давления жизни, который имеет тенденцию к нарастающему увеличению. Не случайно в виде ветвящегося, расширяющегося древа изображают результат эволюционного процесса. Так же как давлению жизни противостоят факторы давления среды, существуют, очевидно, факторы ограничения разнообразия. Можно использовать понятие «дурного разнообразия», которое уже нарушает некоторый оптимальный баланс между особенным, отличным, индивидуальным, специфическим и общим, типичным, системным. Дурное разнообразие может быть таким же признаком патологии в экосистеме, как и отсутствие адаптивных изменений, изменчивости, необходимой для развития. Очевидно, что процессы положительного (возрастание разнообразия) и отрицательного (снижение) диверсогенеза, формирование новаторских, изменчивых и консервативных структур должны быть сбалансированы.

5.23	Принцип баланса изменчивости и консервативности биосистем: процессы изменчивости и консервативности должны быть уравновешены.	Реймерс, 1992
------	---	---------------

Из этого принципа следует, что такой баланс должен существовать в стабильных системах. Развитие систем можно представить как последовательное преобладание изменчивости и закрепление оптимального в данных условиях за счет консервативности. Можно предположить, что как изменчивость, так и консервативность как характеристики биосистем, имеют тенденции значительного увеличения при взаимном ограничении друг

друга. Средовые факторы также входят в число регуляторов. Таким образом, можно высказать гипотезу о внешнем и внутреннем регулировании биоразнообразия.

5.24	Принцип действия внутреннего и внешнего механизмов регулирования биоразнообразия: существуют как внешние для биосистемы, так и эндогенные механизмы ограничения биоразнообразия	*
------	---	---

Что касается консервативности, то оно ограничивается самим разнообразием. Что же ограничивает разнообразие?

Существует концепция ограничения разнообразия емкостью среды.

5.25	Увеличение разнообразия ограничено емкостью среды, тем количеством энергии, преобразованной в ресурсы, которое позволяет поддерживать структурное разнообразие биотического сообщества при предельной для данной экосистемы биомассе живого вещества	Емельянов, 1999
------	--	-----------------

Таким образом, можно сделать вывод, что внешнее регулирование разнообразия определяется пространственно-биотопическими и энергетическими характеристиками среды.

Говоря о внутренних, биотических механизмах ограничения разнообразия, следует, видимо, различать изменение его по двум компонентам — богатству и выравненности. Ограничение по богатству связано с характером и плотностью упаковки ниш. Ограничение по выравненности определяется межпопуляционными отношениями, прямой эксплуатацией одной популяцией другой, подавлением за счет особых факторов, например химических веществ и т. п.

Небесполезными, как нам представляется, могут быть в этой связи параллели между биодиверсогенезом и этногенезом (Гумилев, 1997). В этногенезе «работают» как внешние факторы — особенности ландшафта и природных условий, так и внутренние. Рассуждая об этническом мономорфизме, Л. Н. Гумилев отмечал: «... этнос погубит тех, кого справедливо (со своей колокольни) будет называть уродами или вырожденками. И все же новые этносы появляются. Значит существуют такие условия, которые позволяют отдельным особям не только выжить, но и победить. Очевидно, это — условия среды, как ландшафтной, так и этнической, под которой понимается, попросту сказать характер взаимоотношения между соседями», с. 278. Слишком уклоняющиеся от некоей нормы особи не только могут быть плохо приспособлены к среде обитания, но активно подавля-

ются соседями. Есть, очевидно, определенная мера разнообразия, необходимого — для развития той или иной системы и излишнего, дурного, которое дестабилизирует систему, что ведет к ее разрушению.

Вопрос о сохранении биоразнообразия находится в центре природо-охранных проблем (Earth Systems, 2000; Гродзинский та ин., 2001). На фоне антропогенного обеднения видового богатства экосистем и биосферы в целом, подавляющего доминирования особо толерантных, но «бесполезных» и даже вредных видов, т. е. снижения разнообразия по выравненности, вопрос об избыточном разнообразии выглядит не очень уместным. Однако не будем забывать, что различные антропогенные воздействия приводят и к мутациям, серьезным нарушениям в структуре сообществ, могут повышать разнообразие с непредсказуемыми последствиями. Не целесообразно ли изначально, согласно общим концепциям ставить вопрос о поддержании некоторого оптимального разнообразия в экосистемах?

Как отмечает Д. М. Гродзинский с соавторами (2001, с. 36) «высокая надежность природных экосистем обеспечивается оптимальным биоразнообразием».

Одно из важных концептуальных обобщений в области оценки взаимосвязи между биоразнообразием и средой есть предложенный И. Г. Емельяновым (1999), принцип альтернативного разнообразия.

5.26	Уменьшение или увеличение разнообразия абиотических компонентов должно сопровождаться соответствующими альтернативными изменениями в разнообразии подсистем биотического блока	Емельянов, 1999
------	--	-----------------

Этот принцип постулирует обратную зависимость между разнообразием среды и биоразнообразием. Начальной логической его посылкой является следующее: «применение формулы Шеннона для определения разнообразия абиотических факторов ведет к получению наивысших величин разнообразия в стабильной (невариабельной), *выравненной во времени среде*» (Емельянов, 1999, с. 65, курсив наш *А. П.*). Таким образом, в стабильной во времени, т. е. достаточно однообразной (маловариабельной) среде формируется наиболее высокое биотическое разнообразие.

Несмотря на сложности оценки разнообразия среды, важность ее состоит в том, что среда рассматривается как система (Алеев, 1986). Формулировка тех или иных концепций (положения 5.7; 5.26) направлена на выявление связи между абиотической и биотической системами или подсистемами экосистемы.

Выделение основных, наиболее важных факторов, определяющих разнообразие достаточно условно, что связано с динамичностью среды, изменениями как факториального богатства, так и выравненности. Тем не менее, для диверсогенеза важными являются количество ресурсов и степень

различных внешних нарушений, пространственная гетерогенность биотопов и временная стабильность факторов. Возможна детализация (Ward, Stanford, 1983) в виде добавления частоты, интенсивности, предсказуемости, продолжительности нарушений, вариабельности ресурсов. Изменения биоразнообразия в градиентах этих факторов можно схематически представить как одновершинные (унимодальные) кривые.

Наиболее очевидно выделение зон, областей снижения биоразнообразия — области сильных внешних воздействий, бедности ресурсов, низкой стабильности во времени факторов среды, низкой гетерогенности биотопов. Менее очевидно снижение биоразнообразия в других областях. Избыток ресурса, например, сильное эвтрофирование водоемов, переизбыток органического вещества может рассматриваться уже как фактор сильного нарушения, и здесь разнообразие должно снижаться. При почти полном отсутствии нарушений, как уже отмечалось, происходит снижение выравниваемости, а, значит, и снижение разнообразия. Слишком большая гетерогенность среды приводит к уменьшению размеров доступных для обитания однородностей, что снижает видовое богатство.

Противоречива картина изменения разнообразия в градиенте стабильности условий. Есть масса примеров увеличения разнообразия в более стабильной, более предсказуемой среде. Однако следует ли считать те же условия тропиков сверхстабильными, предельно стабильными? Абсолютная временная стабильность факторов представляет собой условия скорее для существования танатоценозов, нежели биоценозов. Не будет ли более верной гипотеза о том, что в биомах с высоким разнообразием существуют оптимально стабильные условия. Снижение, равно как и возрастание стабильности, будет определять только снижение разнообразия.

5.27	Стабильность условий среды является фактором увеличения разнообразия до тех пор, пока стабильность не достигнет оптимума. Чрезмерная стабильность условий среды во времени, как и недостаточная, ведет к снижению разнообразия.	*
------	---	---

Определение оптимальной стабильности — сложная задача, и здесь очень широкое поле для экспериментальных исследований.

Попробуем представить графически взаимодействие четырех градиентов среды, проанализируем их взаимодействия попарно (рис. 5.1).

Не вызывает сомнения, что в условиях очень бедных ресурсов, хотя и слабых внешних нарушений (точка А) разнообразие не будет высоким из-за общей скудности жизни. Еще ниже разнообразие можно ожидать при высокой степени внешних нарушений и малом обилии ресурсов (точка В), по вполне понятным причинам из-за крайней неблагоприятности среды. Здесь более вероятны сообщества Р-типа с невысоким уровнем биоценологических взаимодействий. Напротив, в точке С условия наиболее благопри-

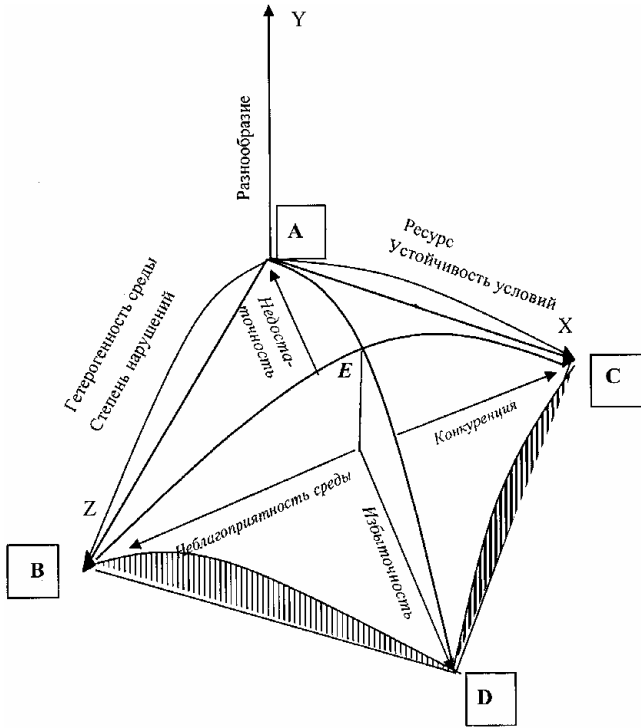


Рис. 5.1. Модель изменения биоразнообразия (ось Y) в градиентах обилия ресурса и устойчивости условий (ось X), степени нарушений пространственной гетерогенности (ось Z); по (Ward, Tockner, 2001) с изменениями и дополнениями.

Fig. 5.1. The model of biodiversity changes (axis Y), in gradient of resource abundance and temporal stability (axis X) and spatial heterogeneity, and disturbance level (axis Z) scales. According (Ward, Tockner, 2001) modified.

ятные, т. к. здесь обильны ресурсы и минимальны нарушения. Однако здесь многократно возрастают взаимодействия, регулирование диверсификации переходит от абиотических к биотическим факторам. Здесь формируются сообщества М-типа или «interactive assemblages» (по Ward, Tockner, 2001). Усиление конкурентных отношений может приводить к конкурентному исключению, т. е. снижению видового богатства. Формирование отношений по консорциальному типу приводит к значительному смещению выравненности в сторону доминирования центрального вида консорции. И то, и другое приводит к снижению разнообразия, хотя, видимо, и меньшему, чем в точке В. Условия в точке D характеризуются обилием ресурсов, но значительными внешними нарушениями. Здесь можно ожидать высоко-

го обилия организмов, однако с очень малой выравненностью. Эта ситуация соответствует высокоэвтрофному водоему, где обилие органического вещества рассматривается уже как загрязнение, т. е. интенсивное нарушение (Тальских, 1991; Шибаева, 2001). Во всех остальных точках поверхность ABCDE разнообразие будет выше, достигая максимума в точке Е.

Каково поведение разнообразия при взаимодействии еще двух важнейших градиентов — временной стабильности и пространственной гетерогенности среды? В точках А, В и С разнообразие минимально из-за очень малой устойчивости условий среды или малой гетерогенности среды, либо малых значений того и другого. Максимальные их значения также не способствуют высокому разнообразию, как отмечено выше. В точке D, где максимальны и гетерогенность среды и ее устойчивость во времени, среду можно представить как очень пеструю и совершенно неизменную систему микробиотопов. Такая крайне специфическая среда может быть освоена достаточно малым числом видов, т. е. разнообразие будет мало по компоненте богатства. В других точках плоскости ABCDE разнообразие будет выше, достигая максимума в точке Е.

Строго говоря, предсказываемое моделью поведение показателей биоразнообразия с унимодальным распределением не является ответом лишь и только на условия среды, внешние воздействия. Здесь можно применить трехуровневый комплекс первичных, вторичных или третичных факторов Э. Пианки (1981), либо предложить более сложную схему. Однако очевидно, что диверсификация определяется в одних условиях в основном внешними для сообщества, чаще всего физическими факторами среды, в других — преобладают биотические взаимодействия, которые могут приводить к конкурентному исключению, или создавать в консорциях благоприятные условия для роста видового богатства, но при этом — к снижению выравненности. Учитывая принцип двухкомпонентности биоразнообразия, подчеркнем, что увеличение видового богатства не является обязательными признаком увеличения разнообразия.

Таким образом, оказывается, что ни обильные ресурсы, ни полное отсутствие внешних нарушений, ни сверхстабильная среда, ни очень гетерогенные условия, т. е. так называемое «сочетание благоприятных условий» сами по себе не являются предпосылкой высокого разнообразия! Следует обратить также внимание на принципиальные различия контролирующих факторов в точках модели А и В. Если в первом случае разнообразие определяется абиотическими факторами, то во втором — биотическими взаимодействиями. Как отмечено (Ward, Tockner, 2001), в условиях богатства ресурсов при минимальных нарушениях, разнообразие контролируется конкурентным исключением. Если снижение разнообразия в неблагоприятных условиях не вызывает сомнений, то снижение его на другом полюсе, в точке В не очевидно. Во-первых, богатство ресурсов может быть как количественным, так и качественным. При этом качественное разнообразие ресурсов должно положительно сказываться на разнообразии, поскольку

может быть предпосылкой создания новых экологических ниш. Во-вторых, использование даже неразнообразных, но обильных ресурсов может быть разнообразным при сужении или перекрывании ниш. Но чаще в природных условиях наблюдается следующая картина: если ресурса много, то он малоразнообразен, если он неразнообразен, то он захватывается одним—двумя видами, что и приводит к снижению разнообразия.

Таким образом, максимальное разнообразие в точке Е обусловлено унимодальным ответом в градиентах основных факторов, и эта точка, видимо, не обязательно располагается в центре поверхности.

Если в экстремальных условиях разнообразие минимально, то, казалось бы, стоит максимально улучшить эти условия (снижением антропогенного пресса, уменьшением загрязнения, удобрением, поливом и т. п.), и разнообразие будет все возрастать (рис. 5.2, а). Однако разнообразие возрастает не монотонно, как выше было показано, а достигая некоторого максимума снижается, даже если условия благоприятны или продолжают

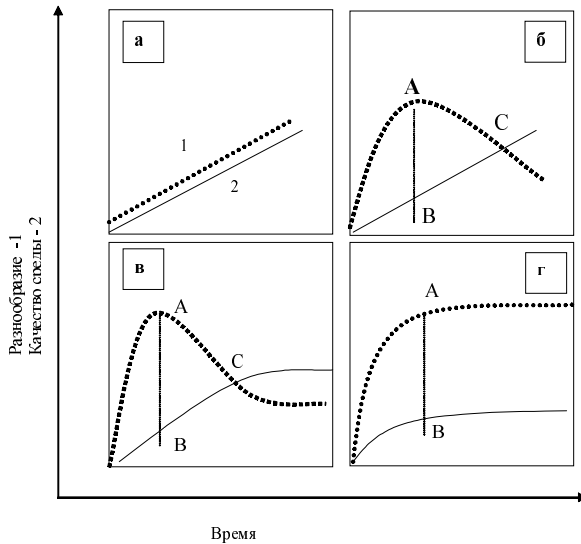


Рис. 5.2. Модель изменения биоразнообразия при улучшении качества среды. Гипотеза параллельного увеличения разнообразия и повышения качества среды (а); гипотеза унимодального изменения биоразнообразия (б), изменение разнообразия при улучшении качества среды до максимально возможного уровня (в), до оптимального уровня (г).

Fig. 5.2. The model of biodiversity changes with environment improvement. Hypothesis of increase of biodiversity with environment improvement (а), hypothesis of unimodal change of biodiversity (б), biodiversity change with maximal environment improvement (в) with optimal level of improvement (г).

улучшаться (рис. 5.2, б). Поскольку «улучшение» среды лимитировано уровнем реальных возможностей, то ход линии ВС будет иметь скорее асимптотический характер, и разнообразие относительно стабилизируется на уровне, гораздо ниже максимально возможного (рис. 5.2, в). Таким образом, целесообразно остановить «улучшение» среды еще далеко до максимально возможного (точка В), и тогда есть надежда, что разнообразие относительно стабилизируется (рис. 5.2, г) вблизи максимально возможного (в данных биогеографических условиях) уровня. Улучшение среды с целью получения максимума биомассы почти всегда приводит к снижению разнообразия.

Здесь обсуждены лишь принципиальные положения модели изменения биоразнообразия, которые в дальнейшем должны быть наполнены количественными зависимостями. Однако результаты анализа качественной модели уже позволяют делать некоторые выводы.

Оказывается, что ни максимальная защита от нарушений, ни поддержание очень высокой ресурсной трофоэнергетической базы, ни создание наиболее стабильных условий и максимально гетерогенных биотопов не будут способствовать сохранению и повышению биоразнообразия. Этот вывод влечет за собой определенную экономию энергии и средств, затрачиваемых на борьбу за так называемые «максимально благоприятные условия» для сохранения биоразнообразия.

Строго говоря, концепция «чем лучше условия, тем выше разнообразие» не требует глубокого научного анализа экологических процессов: надо улучшать условия, и разнообразие сохранится или станет выше автоматически. Концепция же унимодального ответа требует достаточно строгого определения оптимума условий для максимального разнообразия сообществ. Именно на эти исследования и должны быть направлены усилия экологов и средства, сэкономленные на усилиях достигнуть недостижимое.

Какой из этого может быть вывод для решения природоохранных проблем? Если мы хотим поддерживать высокое разнообразие, нецелесообразно затрачивать средства и усилия на поддержание исключительно высокотрофной среды и не следует бояться небольших нарушений. Однако здесь очень важна мера, которая может быть определена только путем тщательных исследований.

6. Биоразнообразие и проблема индикации качества среды

Экосистемы и отдельные их элементы обладают определенными характеристиками, которые, кроме всего прочего, могут быть рассмотрены с точки зрения оценки их «здоровья», «нормального» функционирования. При очевидной важности проблемы нормы и патологии экосистем, крайне сложна формализация ответа на вопрос о близости экосистемы к некоторой норме. Человека же, вступающего в контакт с экосистемой, использующего ее компоненты и продукты, интересует, в первую очередь, собст-

венное здоровье и степень безопасности этих контактов. Таким образом, всегда актуальна проблема оценки качества среды как с антропоцентрических, так и с экосистемных позиций.

Связь этой проблемы с биоразнообразием двояка: оно является одним из важных компонентов средообразующих факторов биосферы, изменяющей «лик Земли» (Вернадский, 1977), и биоразнообразие является также чувствительной шкалой оценки условий среды, в том числе и среды обитания человека.

В основе второго указанного аспекта лежит принцип экологического соответствия, согласно которому:

6.1	Форма существования организмов (<i>добавим: популяций, сообществ</i>) всегда соответствует условиям их обитания	Реймерс, 1992
-----	---	---------------

Концепция адекватного ответа биологических систем на совокупность условий среды лежит в основе биологической индикации качества среды, в частности качества вод. Она представляет собой оценку качества воды в определенном биотопе (точке наблюдения), базирующуюся на изучении совокупности организмов (Афанасьев, 2001). Системы оценки по видам-индикаторам сапробности (Сладечек, 1967; Sladecsek, 1973), методы оценки по биотическим индексам (Хэллауэл, 1977; Watanabe et al., 1986) предполагают, что состояние биологических систем (сообществ, таксонов, групп организмов с определенными индивидуальными показателями сапробности и др.) формируется под воздействием определенных условий. Однако необходимо при этом учитывать принцип альтернативных механизмов, сформулированный В. Д. Федоровым.

6.2	Любое конечное образование в биосистемах способно возникать более, чем одним путем	Федоров, 1977
-----	--	---------------

Это должно означать, что не всегда можно установить прямые и простые причинно-следственные связи в системе структура биосистем — условия среды, и могут существовать ситуации, когда та или иная структура сообществ, включая и показатели разнообразия более определяются внутренними причинами, например хищниками, а не загрязнением.

Большое количество эмпирических данных позволяет выделить крупные категории или классы показателей среды, связывая их с индикаторными группами организмов, как это сделано, например, В. Следечком (1967): зона эвсапробности делится на 4 степени — изосапробность (развитие инфузорий), метасапробность (развитие бесцветных жгутиковых), гиперсапробность (развитие бактерий и грибов) и ультрасапробность (абиотическая зона).

Здесь нецелесообразно подробно останавливаться на проблеме нормы и патологии в экосистемах, но важно отметить, что цели оценок на основе

биологических показателей весьма различны (принцип антропоцентричности и биото- или экосистемоцентричности). Однако все оценки построены по принципу сравнения либо с эталонными (реальными или гипотетическими) системами, либо отклонения от некоторой «нормы».

Отклики биосистем на внешние воздействия, например загрязнения, всегда имеют стохастический характер, что усложняет оценку результатов. При этом одной из реакций биосистем на внешние воздействия является увеличение разброса параметров. Любая экосистема, в том числе и «нормально» функционирующая, находясь под внешним воздействием, трансформируется, а увеличение разброса различных показателей при сдвиге от нормы может быть принято за увеличение разнообразия.

В дополнение к общим замечаниям, касающимся оценок состояния экосистем, качества среды по биологическим показателям, следует указать на необходимость учета принципа «точек приложения» воздействия.

6.3	Биологический эффект (отклик) определяется не только характером, силой воздействия, но и тем, на какой сукцессионной стадии находится сообщество, каково состояние тех или иных популяций, каковы внутренние связи и т. п.	*
-----	--	---

То есть важно «время и место» воздействия, а не только его среднестатистические характеристики. Важны и характеристики самого сообщества, в том числе, очевидно, и его разнообразие.

6.4	Биологический эффект внешнего воздействия зависит от пространственно-временных и структурно-функциональных характеристик биотических систем	*
-----	---	---

По всей видимости, не может быть жестких критериев для выбора абсолютно адекватных биологических показателей при оценке воздействий на экосистемы, изменений качества среды. Так, В. Д. Федоров (1977) указывает на следующие наиболее приемлемые: изменение уровня дыхания особей популяций, оценка среди особей популяций билатеральной симметрии и других морфологических признаков, время генерации, соотношение полов и возрастных групп, видовое разнообразие, соотношение продукции различных трофических группировок. Как видим, разнообразие рассматривается как один из многих критериев.

Не преуменьшая важности других показателей, выскажем суждение, что биоразнообразие входит в число важнейших. Как отмечает А. И. Баканов (1997), из 17 групп методов экологического мониторинга с использованием характеристик зообентоса большинство содержат показатели разнообразия, понимаемого в широком смысле. Тем не менее, в одной из тщательно разра-

ботанных систем оценки качества вод (Методика..., 1998) отсутствуют показатели, прямо связанные с биотическим разнообразием.

Одним из аспектов биотического разнообразия является морфологическое разнообразие популяций (Барина и др., 2000; Назарова, 2001). Так, в малонарушенных человеком местообитаниях доля уклоняющихся от некоторой морфологической «нормы» личинок хирономид составляет не более 8%, а в местообитаниях, подверженных загрязнению, доля особей с морфологическими аномалиями достигала 50% (Назарова, 2001). Вариативность форм может быть оценена и в терминах разнообразия, рассчитанного, например, по индексу Шеннона. Морфологическое разнообразие фенотипов *Dreissena polymorpha* было исследовано нами на примере популяции этого моллюска в нескольких водоемах Украины, Беларуси и Польши (Протасов, Горпинчук, 1997). Изменение значения фенотипического разнообразия от 2,99 (одно из Конинских озер) до 4,27 бит/экз. (оз. Сасык) определялось как большим числом фенотипов рисунка раковины, так и значительной выравненностью их распределения в популяции. Разнообразие фенотипов может быть оценено и другими способами, в частности как внутривидовое разнообразие μ (Животовский, 1982), значения которого коррелировали в нашем случае с разнообразием по индексу Шеннона ($r=0,972$).

Если установлены количественные зависимости между степенью воздействия, загрязнения и вариативностью признаков, то разнообразие популяций может быть полезным индикатором этого воздействия.

Индикационные оценки могут носить описательный характер. Например, используется показатель распределения числа видов по числу родов (так называемая зависимость Виллиса (Барина и др., 2000)). Большее или меньшее приближение кривой такого распределения к гиперболе, когда есть мало родов с очень большим числом видов, рассматривается как критерий системности флоры водорослей, а также как показатель общего состояния экосистемы.

Одним из важных аспектов разнообразия является разнообразие таксонов, которое выражается не только таксономическим богатством, но и характерным для различных условий распределения низших таксонов в высших. Такое распределение может быть описано в таблицах, либо графически. Предлагаются (Барина и др., 2000) радиальные диаграммы, фигура которых имеет вид, характерный для того или иного состава флоры, фауны или биоценоза. Однако эти же данные из описательной формы легко перевести в более сравнимую, числовую, если рассчитать индекс разнообразия распределения низших таксонов по более высоким. Таким образом, можно установить количественно, в каком спектре разнообразия находятся, например, альгофлоры нескольких водоемов (рис. 6.1).

При расположении водоемов по ранжированию значений разнообразия H , можно отметить, что $H_{\max}$ лишь в трех водоемах более или менее существенно снижается, а выравненность снижается довольно незначи-

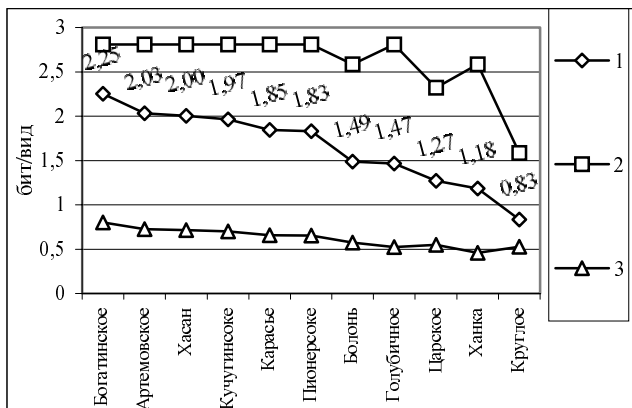


Рис. 6.1. Таксономическое разнообразие (1, H , бит/вид), максимальное разнообразие (2) и выравненность (3) альгофлор 11 водоемов Дальнего Востока России (по данным Бариновой и др., 2000).

Fig. 6.1 Taxonomic diversity (1, H , bit/species), maximal diversity (2), and evenness (3) of algaefloras of 11 water bodies of Far East of Russia (according Баринова и др., 2000).

тельно. Распределение видов водорослей по отделам далеко не равномерно, и хотя диаграммы могут показывать, какие именно отделы более богаты видами, вычисление индексов разнообразия позволяет получить информацию в более свернутом виде, которая может быть использована для дальнейшего анализа экосистем.

Сходным образом можно получить информацию о таксономическом разнообразии функциональных групп, например, трофических групп животных. Не вызывает сомнения, что, например, высокое богатство группы бентических фильтраторов в одном сообществе и относительно большее илоядов в другом свидетельствуют о существенно различных условиях среды. В очень упрощенной для практического использования форме этот принцип по сути использован в системе Ф. Вудивисса (1977), где выделены индикаторные группы и оценивается их таксономическое богатство. Существует взаимосвязь общего разнообразия бентических сообществ и количественной представленности одной таксономической группы — олигохет (Алимов, 2000): разнообразие бентических сообществ снижается при возрастании в них доли олигохет.

Методы оценки состояния сообществ, оценки по биологическим показателям качества среды, основанные на изучении биоразнообразия, представляются достаточно перспективными (Баканов, 1997). Их можно разделить на несколько групп, вариантов, связанных с используемым аспектом разнообразия. К первой группе можно отнести методы, основанные

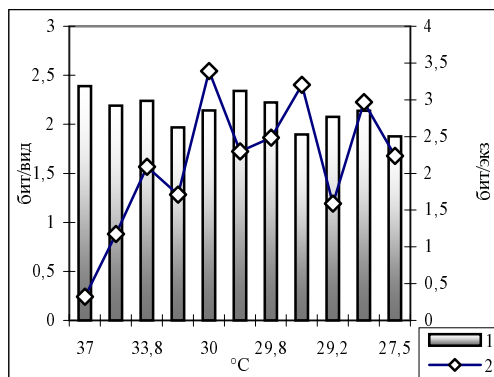


Рис. 6.2. Изменение таксономического (1) и видового (2) разнообразия сообществ простейших перифитона в термическом градиенте (учтена максимальная температура на станциях отбора проб в водоеме-охладителе Криворожской ГРЭС за годичный период исследования).

Fig. 6.2. The change of taxonomic (1) and species (2) diversity of periphytic Protozoa communities. Maximal in year temperature on sample stations on cooling water body of Kryvoy Rog TPP was account.

на учете вариабельности количественной представленности (численности, биомассы и т. д.) всех видов, или только тех, которые обладают индикаторными свойствами. Материалом для таких оценок являются количественные пробы, учитывающие показатели обилия организмов в объеме или на площади субстрата. Вторая группа методов базируется на оценках встречаемости (которая, в свою очередь, определяется обилием: более обильные имеют большую встречаемость). Это позволяет использовать материал менее трудоемких качественных проб, наблюдений. Разнообразие в этом случае может быть оценено как богатство крупных групп, таксонов, и выравнивание распределения в них таксонов или групп более низкого порядка.

В качестве примера можно привести данные по перифитону водоема-охладителя Криворожской ГРЭС. Определение таксономического разнообразия проведено как оценка распределения видов в 8 крупных таксонах (классах и отрядах) простейших на 11 станциях при усреднении данных на каждой станции за годичный период исследований (рис. 6.2). Параллельно определено видовое разнообразие по тем же усредненным данным (бит/экз.). При расположении станций в термическом градиенте по максимальным за год температурам (от сброса подогретых вод к водозабору и району подкачки вод в охладитель) отмечено некоторое снижение таксономического разнообразия. При этом существенно снижалось число видов (37–41 вид вблизи сброса и 13–26 видов — в зоне минимальных температур). Значения индекса видового разнообразия были подвержены

значительным колебаниям, что отражает вполне объяснимые изменения относительного обилия как при усреднении во времени, так и от станции к станции отбора проб в пространстве. Максимум видового разнообразия наблюдался при температуре около 30°C. Следует также отметить, что со снижением таксономического разнообразия возрастала таксономическая выравненность при снижении числа видов. Можно сделать заключение, что большее число видов (в данных условиях) менее равномерно распределялось по более высоким таксонам. Индикационная роль таксономического разнообразия требует дальнейшего изучения, однако его важность не вызывает сомнений.

Оценка таксономического разнообразия различных групп гидробионтов может быть основой для контроля за состоянием водных экосистем. На основании полевых оценок и определения таксономической принадлежности организмов может заполняться таблица, которая служит основой для расчета таксономического разнообразия. Она может учитывать, например, богатство видов и форм высших водных растений, фито- и зоопланктона, зооперифитона и зообентоса. Вариантов таких таблиц может быть много, в частности для различных типов водных объектов. Подобный подход может быть использован и для исследований наземных экосистем. Может быть использована оценка изменения разнообразия в экоморфологических группах, например, древесных форм, трав, кустарников.

Различные проявления, аспекты биоразнообразия могут иметь индикаторную роль в оценке качества среды. Однако эта оценка возможна на основе некоторых количественных значений, полученных с помощью различных индексов.

6.5	Применение индексов разнообразия сообществ в индикаторных целях основывается на положении, что структура сообщества может изменяться в связи с изменениями окружающей среды и что степень изменений в структуре сообщества, которая отражается в числовом выражении индексов, может быть использована для оценки интенсивности воздействия	Хэллауэл, 1977
-----	--	----------------

Количество методик оценки качества среды, в частности, качества вод, достаточно велико (Баканов, 1997; Федоров, 1977; Хэллауэл, 1977; Балущкина, 1997; Методика..., 1998; Барина и др., 2000). Предпринималось много попыток их интеграции, а также сравнения различных индексов и подходов. Так, Е. В. Балущкина (1997) установила отрицательную зависимость между индексом разнообразия Шеннона и значениями интегрального показателя (IP) для оценки качества вод по структурным характеристиками донных сообществ. Также обратной зависимостью описывает изменения разнообразия в градиенте увеличения трофности А. Ф. Алимов (2000). Значения, приводимые этим автором, показывают снижение разнообразия от 3,5 бит/экз. в ультраолиготрофных условиях до 1,03 — в гипе-

рэквотрофных, а сама зависимость описывается степенным уравнением, т. е. при малых значениях БПК₅ разнообразие снижается более резко, чем при больших.

6.6	С повышением трофности разнообразие сообществ снижается. Минимум разнообразия наблюдается при наибольшем эвтрофировании	Балушкина, 1997; Алимов, 2000
-----	---	----------------------------------

Рассматривая данные, представленные в работе (Балушкина, 1997), можно отметить снижение колебаний значений индекса Н по мере ухудшения качества вод. В зоне чистых вод значения Н составили 1,6–4,5 бит (автор не полностью указывает размерность, очевидно, бит/экз.). В зоне умеренно загрязненных вод — 1,5–3,5 бит, в зоне загрязненных вод — 1,0–3,2 и в зоне грязных вод — 1,3–1,7 бит/экз. Автор подчеркивает, что слабая степень эвтрофикации способствует развитию многих (в том числе достаточно чистоводных) видов, а затем при повышении степени загрязнения они начинают исчезать из сообщества, что приводит к резкому снижению индекса видового разнообразия. Затем в зоне загрязненных вод появляются другие виды, но уже в меньшем числе, величина индекса видового разнообразия снова несколько возрастает, снижаясь затем по мере возрастания загрязнения. Приведенная почти дословно вербальная модель динамики разнообразия бентических сообществ в градиенте трофности может быть проиллюстрирована рисунком 6.3.

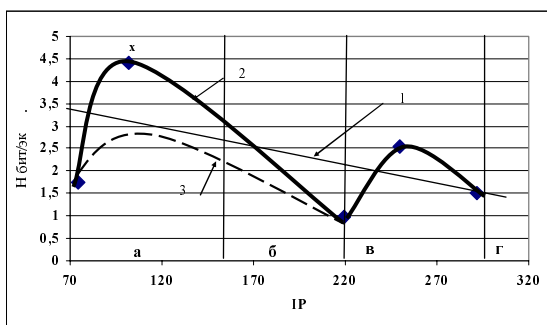


Рис. 6.3. Характер изменения видового разнообразия в сообществах зообентоса в условиях повышения трофности водоемов (по данным Балушкиной, 1997). 1 — прямая зависимости H от IP , 2 — кривая изменения разнообразия по модели Балушкиной, 1997; 3 — часть кривой изменения разнообразия без учета экстремальной точки X . а — зона чистых вод, б — зона умеренно загрязненных вод, в — зона загрязненных вод, г — зона грязных вод.

Fig. 6.3. The change of species diversity of benthic communities in conditions of increase of trophic level of water bodies (according Балушкина, 1997). 1 — the line of dependence of diversity from IP index, 2 — the line of diversity change according model (Балушкина, 1997); 3 — the part of line 2 if extremal point X will be reduce. а — clean water zone, б — moderate polluted zone, в — polluted water zone, г — very polluted water zone.

По данным, приведенным автором, видно, что экстремум в зоне чистых вод связан с единственной точкой (точка X). Если ею пренебречь, то этот участок кривой не будет выше значений 3,0–3,5 бит/экз.

Таким образом, можно видеть, что зависимость между разнообразием и трофностью вряд ли может быть описана как прямолинейная, монотонно убывающая по мере эвтрофирования. Так, отмечено (Комулайнен, 2001), что в сообществах фитоперифитона появление новых и усиленное размножение ранее единичных видов повышает разнообразие альгоценозов на начальных этапах обогащения природных вод биогенными веществами. При дальнейшем увеличении антропогенной нагрузки происходило формирование олигодоминантного комплекса видов.

Существует достаточное количество моделей соотношения зон качества воды, трофности, сапробности (Алимов, 2000; Балушкина, 1997; Сладечек, 1967), которые позволяют делать сопоставления разнообразия с другими показателями качества среды. Показана, например, высокая корреляция индекса видового разнообразия с биотическим индексом Вудивисса и Вильямса (Барина и др., 2000; Хэллауэл, 1977). Вышеприведенные зависимости показывают неоднозначность связи между разнообразием и показателями качества среды. Следует вполне определенно поставить под сомнение монотонное возрастание разнообразия от эвтрофных условий к олиготрофным. Уже исходя из тех соображений, что высокое разнообразие должно поддерживаться трофоэнергетическими возможностями среды, следует ожидать скорее снижения, чем возрастания разнообразия в олигосапробной, а тем более в ультраолигосапробной зоне.

Однако эмпирические данные имеют и здесь определенную неоднозначность. Например, разнообразие водорослей перифитона и бентоса, рассчитанное по биомассе, в целом согласуется с этой концепцией (рис. 6.4), но при расчете по численности такая связь с показателями сапробности выражена очень слабо.

Данные, полученные в достаточно широком диапазоне показателей сапробности при усреднении по сезонам года дают более определенную картину (рис. 6.5).

Легко видеть, что разнообразие во временном и пространственном аспектах минимально, как при низких, так и при высоких значениях сапробности. Здесь корректно сделать замечание, что в водоеме-охладителе тепловой электростанции на состав организмов (в том числе и индикаторных) для расчетов показателя сапробности влияет не только степень трофности, органического загрязнения, но и температура, термическая нагрузка, связанная со сбросом подогретых вод.

Представление всех данных (не усредненных по сезонам) показало несколько важных, на наш взгляд, моментов (рис. 6.6). Общая закономерность куполообразной кривой нарушается полем точек с большим разбросом значений показателя Н в области сапробности около 3 (граница эуполитрофных и политрофных вод).

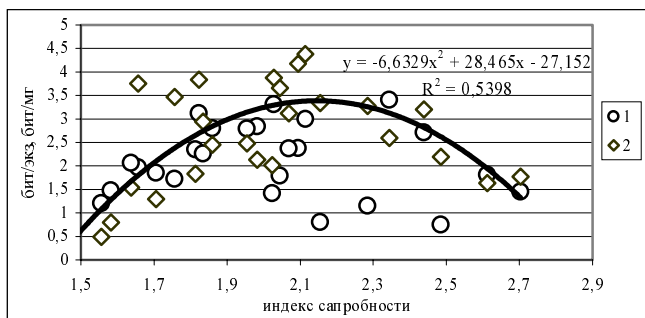


Рис. 6.4. Зависимость индекса разнообразия сообществ микрофитобентоса и микрофитоперифитона и показателя сапробности по этим группам в р. Южный Буг: 1 — бит/экз; 2 — бит/мг, кривая и уравнение.

Fig. 6.4. Relationship of species diversity of microphytobenthos and microphytoperiphyton and saprobity index in river South Bug. 1 — bit/mg, 2 — bit/ind, curve and aquation.

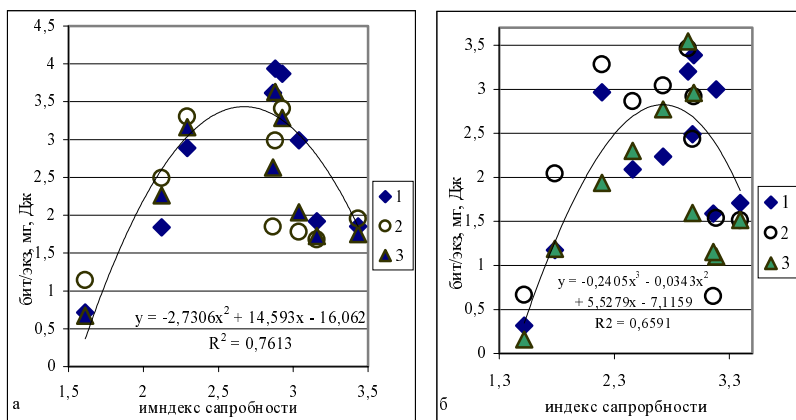


Рис. 6.5. Зависимость видового разнообразия, рассчитанного по численности (1), биомассе (2) и деструкции (3) сообществ простейших перифитона водоема-охладителя Криворожской ГРЭС от индекса сапробности: а — усреднение по сезонам года; б — усреднение по станциям отбора проб.

Fig. 6.5. Relationship of species diversity of protozoa communities in cooling water bodies of Kryvoy Rog TPP and saprobity index. Diversity counted by numbers (1), biomass (2) and respiration (3), mean values in year seasons (a), and mean values in sample stations (б).

Достаточно сходная картина наблюдается при анализе данных по протозойному планктону и перифитону Ладыжинского, Ташлыкского и Александровского водохранилищ (два первых также испытывают влияние по-

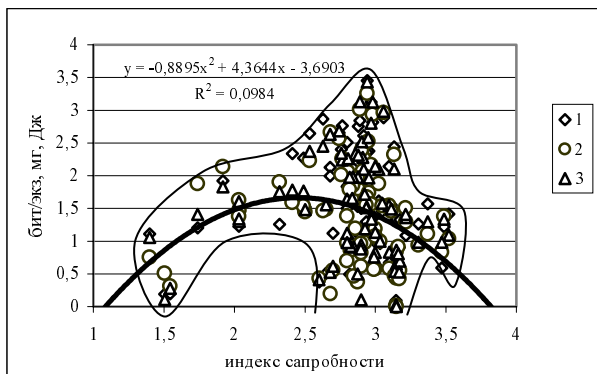


Рис. 6.6. Зависимость индекса разнообразия и показателя сапробности в сообществах простейших перифитона в водоеме-охладителе Криворожской ГРЭС. Обозначения как на рис. 6.5.

Fig. 6.6 Relationship of species diversity of protozoa communities in cooling water bodies of Kryvoy Rog TPP and saprobity index. The symbols as in fig. 6.5.

догретых сбросных вод) (рис. 6.7). Здесь также наибольший разброс и скопление точек отмечен на границе указанных выше зон трофности.

Данные по эпифитным водорослям водоема Криворожской ГРЭС (рис. 6.8) при общем сходстве картины указывает на особую зону наибольшего разброса показателей разнообразия в области границы мезоэвтрофных и эвтрофных вод.

Сгущение точек и большой разброс значения разнообразия вблизи зон перехода от одного уровня трофности к другому вполне закономерен и косвенно подтверждает реальность существования этих зон. В этих пограничных участках своеобразного экотона высокая вариабельность индекса разнообразия свидетельствует о перестройке структуры сообщества, его неустойчивом, как бы принадлежащем двум зонам, характере.

Линия, огибающая поле точек, ограничивает специфическую фигуру с одним экстремумом максимума и тремя экстремумами минимума. Форма этой фигуры, в отличие от кривой, плохо поддается количественной интерпретации для сравнения, однако сходство общего вида достаточно велико и определено.

В работе С. С. Бариновой с соавт. (2000) предложена оригинальная модель функционирования водных экосистем, где соотнесены различные показатели, характеризующие трофность вод и процессы самоочищения, изменение видового богатства и видового разнообразия в градиенте качества вод. В модели значения видового богатства и разнообразия представлены не усредненной зависимостью, а полями, охватывающими эмпирические значения. Поля эти симметричны относительно средних значений

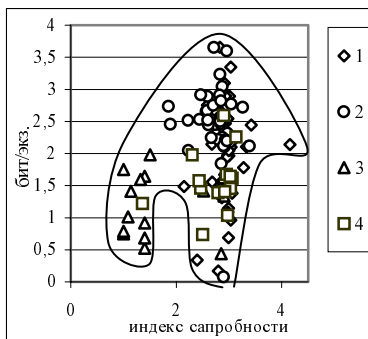


Рис. 6.7. Зависимость индекса разнообразия и индекса сапробности в сообществах простейших планктона и перифитона в Ладыжинском, Ташлыкском и Александровском водохранилищах. Перифитон (1 — весна, осень, 2 — лето), планктон (3 — весна, осень, 4 — лето).

Fig. 6.7. Relationship of species diversity of protozoa communities in Ladyzhyn reservoir, Tashlyk reservoir, Aleksandrovscoye reservoir and saprobity index. Periphyton (1 — spring, autumn, 2 — summer), plankton (3 — spring, autumn, 4 — summer).

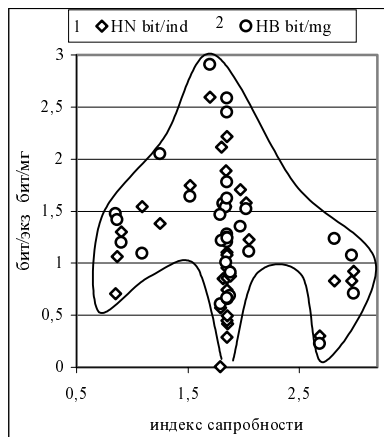


Рис. 6.8. Зависимость разнообразия эпифитных водорослей в водоеме Криворожской ГРЭС от индекса сапробности: 1 — бит/экз.; 2 — бит/мг.

Fig. 6.8. Relationship of species diversity of epiphytic communities in cooling water bodies of Kryvoy Rog TPP and saprobity index. 1 — bit/ind., 2 — bit/mg.

оценки качества вод (индекс DA_{pro} Ватанабе, показатель сапробности по Пантле–Букку). Левое крыло соответствует естественной, а правое — антропогенной сукцессии. При этом снижение разнообразия почти до нуля при увеличении загрязнения является катастрофической стадией антропогенной сукцессии.

Особый интерес в плане взаимосвязи трофности, степени загрязнения и биоразнообразия представляют экосистемы, в которых достаточно широко выражен градиент факторов загрязнения. Исследования, проведенные В. Н. Тальских (1991) в Средней Азии показали, что в водотоках, берущих начало в горных районах, затем проходящих уже на равнине по густонаселенным территориям, можно выделить несколько классов качества вод с учетом как гидрохимических, как и биотических показателей (табл. 6.1).

На основании данных по среднему и максимальному числу видов нами рассчитаны значения максимального разнообразия.

Следует отметить, что многие показатели достаточно резко изменяются в области крайних классов (содержание кислорода, ХПК, БПК₅, показатели сапробности, индекс Хорасавы). Совершенно определенно в крайних классах, т. е. в ультраолиготрофных и гипертрофных водах наблюдается

Таблица 6.1 Гидрохимические и биотические характеристики групп рек Средней Азии различных классов качества вод (по Тальских, 1991 с добавлениями)

Table 6.1 Hydrochemical and biotic characteristics of Middle Asia rivers classified by water quality (according Talskikh, 1991 modified)

Класс качества вод в реках	Подкласс качества вод	Содержание O_2 мг/л	БПК ₅ мгО/л	ХПК мг О/л	Индекс относительного обилия продуцентов	Индекс Хоразавы	Сапробиность	Биотический Перифитон- ный Индекс	Число Видов (среднее)	Число Видов (максималь- ное)	Н макс (по средним)	Н макс. (по максималь- ным)	Выравненность гипотети- ческая
1. Очень чистые	1.1	—	—	4,1	62	1	0,83	10	19	29	4,25	4,85	0,4
	1.2	10,42	—	5,5	30	8	1,41	8,5	46	71	5,52	6,14	0,5
2. Чистые	2.1	10,55	1,0	7,0	29	9	0,73	8	37	53	5,21	5,72	0,5
	2.2	10,32	1,0	7,2	9	11	1,51	8	29	59	4,86	5,88	0,6
3. Умеренно загрязненные	3.1	9,26	2,2	1,8	9	13	1,84	7	51	68	5,67	6,08	0,6
	3.2	9,72	2,9	16,1	5,8	16	1,95	5,5	47	65	5,55	6,02	0,6
4. Загрязненные	4.1	7,87	3,4	17,5	0,8	26	2,21	4	16	64	3,99	5,99	0,6
	4.2	9,99	3,9	12,6	3,9	25	2,17	4	16	64	3,99	5,99	0,5
	4.3	8,75	1,3	16,8	8,85	12	2,03	4	16	64	3,99	5,99	0,4
5. Грязные	5.1	6,98	12,1	30,4	0,48	71	3,14	2,5	15	16	3,91	3,99	0,2
6. Очень грязные	6.1	1	79,1	376	0	100	4,22	1	4	6	1,99	2,58	0,1

значительное обеднение видового состава водорослей перифитона. Поэтому в подклассах 1.2–4.3 максимальное разнообразие составляет около 6 бит, а в подклассе 1.1 (очень чистые, ультраолиготрофные воды) оно снижается до 4 бит, а в подклассе очень грязных вод — до 2 бит.

Судить о выравненности в сообществах можно по описаниям развития обростания в различных условиях (Тальских, 1991).

Так, ультраолиготрофные альпийские потоки подкласса 1.1 характеризуются неблагоприятными жизненными условиями, здесь достаточно низкая температура, низкое содержание минеральных и органических веществ. Развитие перифитона умеренное, мозаичное, с покрытием всего 5–20% поверхности каменистых субстратов. В классе 3 одинаково обильно и разнообразно представлено более десяти родов диатомовых водорослей. В перифитоне водотоков класса 5 происходит резкое упрощение таксономи-

ческой структуры сообществ перифитона. Заметного развития достигают лишь отдельные толерантные к загрязнению виды.

Таким образом, можно с определенностью сказать, что выравненность также изменяется по классам качества вод сначала с возрастанием, а затем — снижается. Используя некоторые гипотетические значения выравненности, можно представить характер кривой видового разнообразия, которая также имеет наибольшие значения в области умеренно загрязненных вод (рис. 6.9).

Есть все основания говорить об определенной «симметричности» процессов относительно некоторой средней трофности (что не всегда целесообразно называть загрязнением). Согласно (Тальских, 1991) слабое и умеренное повышение трофности влечет за собой увеличение интенсивности метаболизма (метаболический прогресс), который сопровождается также признаками экологического прогресса: увеличением разнообразия биоценозов, увеличением общего числа видов, уменьшением энтропии, усложнением межвидовых отношений, пространственной и временной структуры. Далее при увеличении трофности после некоторых средних значений метаболический прогресс сохраняется, однако структурные характеристики все более приобретают черты регресса — снижается разнообразие, число видов. Далее в условиях пессимального уровня трофности, загрязнения наступает общий регресс сообществ, разнообразие также как и другие показатели снижается катастрофически.

Можно выделить 4 зоны с характерными показателями структуры сообществ в градиенте трофности вод. Две крайние зоны — зоны пессимальных условий, очень низкой и очень высокой трофности (можно сказать — очень высокого загрязнения). Здесь разнообразие минимально. В двух дру-

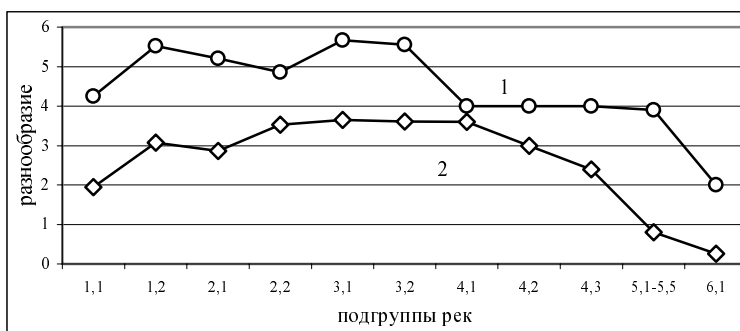


Рис. 6.9. Изменение максимального разнообразия (1), видового разнообразия (2) перифитона в водотоках различных классов качества воды (по данным табл. 6.1).

Fig. 6.9. The change of maximal diversity (1) and species diversity (2) of periphyton communities in rivers with different water quality classes (according table 6.1 data).

гих зонах при возрастании трофности от малых значений к средним происходит возрастание разнообразия, а далее — его снижение.

Снижение видового богатства так же как и видового разнообразия зообентоса вполне четко прослеживается при анализе изменения качества среды в Черном море как во временном, так и пространственном аспектах (Лосовская, 2002). После ряда заморных лет на Одесской банке общая численность организмов бентоса снизилась на порядок, биомасса на два порядка, число видов сократилось с 40 до 14. Однако отмечается, что показатели видового разнообразия по Шеннону неоднозначно характеризует состояние акватории, т. к. его снижение связано как с деградацией сообществ, вызванной загрязнением, так и восстановлением их и увеличением роли ключевых доминирующих видов, характерных для бентоса Черного моря. Однако вывод, который делает Г. В. Лосовская (2002) о том, что «эта особенность черноморской донной фауны не позволяет использовать показатель видового разнообразия в качестве индикатора состояния акватории» (с. 59), на наш взгляд, излишне категоричен. Необходима оценка не только индекса разнообразия, но и обоих его компонентов — видового богатства и выравненности. При низких значениях индекса уменьшение видового богатства (при возможном увеличении выравненности) будет показателем деградационных процессов, увеличение видового богатства — процессов восстановления.

Взаимное соотнесение различных индексов, по которым определяется качество воды и других показателей качества среды, возможно путем их интегрирования, как это было сделано Е. В. Балушкиной (1997). Гораздо более сложна проблема выбора «эталона» для последующего сравнения результатов оценки. В силу большей применимости, большому числу эмпирических данных в качестве основы берутся такие показатели как индексы сапробности Пантиле–Букка, Сладечека, Ватанабе. Однако основанные на изучении реакции отдельных видов (при этом постулируется безусловная видоспецифичность реакций, например, на эвтрофирование), эти показатели никак не учитывают системный ответ сообщества, поскольку являются аддитивными. Оценка разнообразия была бы более адекватной оценкой качества среды, уже хотя бы потому, что оно является показателем эмерджентных свойств биотической системы.

Приведенные примеры и рассуждения на материале водных экосистем легко переносятся на аэробиионтные условия. В пустыне с очень бедными почвами разнообразие очень низко, далее с увеличением плодородия почв возрастает и разнообразие, однако при возрастании количества удобрений сверх некоей меры, когда следует говорить уже о загрязнении происходит снижение разнообразия уже хотя бы из-за того, что к таким условиям приспособлено немного организмов, которые значительно доминируют в сообществах.

Гипотеза среднего воздействия (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH; Connell, 1978) прогнозирует низкое разнообразие в условиях слабых

нарушений, когда, как правило, основную часть ресурсов захватывает малое число видов и также низкое разнообразие в условиях сильных воздействий, когда только высоко толерантные виды могут существовать. Именно воздействия среднего (Intermediate) характера не препятствуют (или способствуют?) высокому разнообразию.

Безусловным достоинством показателей качества среды убывающих или возрастающих в градиенте загрязнения состоит в их определенности соответствия числовых значений зонам загрязнения, эвтрофирования и т. п. Разнообразие же из-за симметричности ответа системы в зонах максимума и минимума внешнего воздействия такого, как загрязнение, не может быть всегда однозначно интерпретировано. Таким образом, принимая, что «снижение разнообразия до нуля при увеличении загрязнения является катастрофической стадией антропогенной сукцессии» (Барина и др., 2000, с. 35), необходимо, как минимум, иметь однозначную информацию о направленности сукцессионных процессов. Это требует сравнение хотя бы двух результатов исследований. Ясно, что это усложняет и делает более трудоемкой саму оценку.

Однако что же заставляет полагать, что определение количественных показателей биоразнообразия должно стать одним из важнейших критериев при выявлении тех или иных нарушений в экосистеме? Более всего то, что биоразнообразие отражает важнейшие качественные и количественные характеристики биосистем различного уровня. Таким образом, можно фиксировать именно ответ биосистемы на воздействие, который может быть неоднозначным. Оценка биоразнообразия при различных внешних воздействиях на экосистемы важна также для прогноза дальнейшего сценария событий. Ведь негативные явления в экосистеме могут быть связаны не только с современным воздействием, но и отдаленными последствиями прежних.

Существует много важных вопросов, касающихся индикационного значения биоразнообразия, однако этап накопления необходимой информации идет достаточно интенсивно, что вселяет надежду на реальность практически важных разработок.

Заключение

Исследование биоразнообразия, процессов его формирования, причин увеличения и снижения занимает в современной экологии одно из ключевых мест. Можно выделить раздел экологии, связанный с этими проблемами под названием диверсикология. Задачей этого раздела (подчеркнем — только раздела) является выяснение общих закономерностей формирования разнообразия биотических систем, механизмов его поддержания и ограничения. Биоразнообразие может быть разделено на биологическое — разнообразие биосистем до организменного уровня включительно и биотическое — как разнообразие систем надорганизменного уровня. Факторы

среды и ресурсы обладают своим разнообразием. Эта система связи средового и биотического представляет собой экосистемное разнообразие.

Биоразнообразие двухкомпонентно, включает две составляющие — богатство элементов (например, видовое богатство сообществ) и выравнинность представленности, значимости элементов, например, соотношение численностей отдельных популяций (положение 1.13). Предложено большое количество способов количественной оценки разнообразия с использованием разных индексов. Широкое использование индекса Шеннона для количественной оценки разнообразия определяется тем, что он удачно сочетает в себе учет обеих компонент (положение 1.12).

При оценке разнообразия необходимо учитывать, что применение любых индексов основано на допущении, что все элементы систем равнозначны, учитывается лишь их количество и соотношение представленности по тем или иным критериям (положение 1.20). Однако понятно, что в реальных биосистемах это далеко не так. Элементы экосистемы, например виды в сообществе могут обладать большей или меньшей важностью для функционирования всей системы, а также устойчивости ее к внешним нарушениям. Кроме того, необходимо учитывать субсистемную организацию биосистем: существуют подсистемы, в которых элементы более тесно связаны внутри них, чем с элементами других подсистем (положения 1.22, 1.29). Один из компонентов разнообразия — выравнинность прямо связан со степенью доминирования. Однако формально количественно степень доминирования не обязательно соответствует реальной роли вида в сообществе. Предлагается использовать принцип биоценотического МР-градиента (Möbius—Petersen-градиент). В сообществах М-полюса доминирующая форма реально модифицирует среду для других популяций. На Р-полюсе располагаются сообщества, в которых доминант статистический не оказывает существенного влияния на биотические взаимодействия. Мощный эдификатор, как правило, образует систему консортивных связей, что также усложняет оценку разнообразия сообществ на основе формальных индексов (положение 1.32). Эти особенности структуры сообществ необходимо учитывать, оценивая их разнообразие. Так, снижение относительной значимости доминанта приводит не только к формальному возрастанию разнообразия, оцененному по индексам, но и к исчезновению многих консортивных связей, снижению видового богатства. Эти противоречивые процессы накладывают свой отпечаток на результаты оценок разнообразия, например для целей биоиндикации.

Здесь может быть полезным введение двух вариантов однородности относительного обилия. Однородность первого рода связана с выравнинной представленностью всех элементов системы. Однородность второго рода присутствует, когда сообщество достаточно однообразно за счет высокой представленности доминирующего вида. Однородность второго рода обычно рассматривается как упрощение систем. Сообщество с высоким доминированием, низкой выравнинностью имеет низкие показатели разно-

образия. Таким образом, низкое разнообразие ассоциируется с более простой структурой сообщества. Однако эту концепцию можно принять только для сообществ Р-типа, где доминант (даже при высоком доминировании) формальный и не образует системы консортивных связей. В целом можно сделать заключение, что сложность сообществ не всегда прямо связана с их видовым разнообразием.

Концепция биоразнообразия самым непосредственным образом связана с принципом экологической комплементарности (положение 1.39). Разнообразие является базой для обеспечения формирования систем на основе дополнительности свойств одних элементов системы другими. Система должна состоять из минимального числа функционально дополняющих друг друга элементов и содержать некоторое количество избыточных элементов для обеспечения устойчивости, целостности системы в случае стресса.

Биоразнообразие рассматривается во многих аспектах. Различные взгляды на эту многоаспектность сходятся в том, что биоразнообразие имеет несколько уровней. Существуют подходы, связывающие уровни биоразнообразия с уровнями организации живого (положения 2.3; 2.5).

Представляется, однако, что структура биоразнообразия должна иметь свои особенности. В основе системы биоразнообразия должна лежать идея В. И. Вернадского о разнообразии вещества биосферы и выделения живого вещества (положение 2.8). Живое вещество биосферы имеет свое разнообразие, в котором основными является разнообразие индивидуального живого вещества и разнообразие видового живого вещества. Иерархия биотического разнообразия ассоциаций индивидов, сообществ и экосистем приводит нас к биосферному уровню. Таким образом, структура уровней разнообразия имеет циклический характер.

Биоразнообразие связано со структурно-функциональными характеристиками сообществ. Разнообразие сообществ возрастает при снижении общей биомассы организмов (положение 3.4). Это хорошо видно на примере изменения биомассы при загрязнении среды: биомасса обычно возрастает за счет малого числа (или одного) видов, что приводит к снижению выравнинности и разнообразия. Однако противоречием этому правилу выступает увеличение разнообразия параллельно с биомассой по мере прогрессивной сукцессии (положение 3.5). Предлагается концепция о двух путях проявления правила максимального давления жизни: в сукцессионном процессе увеличивается давление видового живого вещества, увеличивается видовое богатство, а конкурентные отношения препятствуют высокому доминированию 1–2 видов. При внешних воздействиях, в том числе и повышении трофности, происходит увеличение давления индивидуального живого вещества. Это приводит к увеличению доминирования малого числа видов, снижению разнообразия. Эмпирические данные показывают, что увеличение разнообразия сообществ связано со снижением среднего обилия популяции (положение 3.8). В более разнообразных сообществах сни-

жается размах показателей обилия отдельных видов, максимальные значения приближаются к средним. По мере увеличения продукционных показателей разнообразие снижается (положения 3.10; 3.11). Важным показателем уровня метаболических процессов является отношение рассеянной энергии к энергии, накопленной в биомассе. В сообществах с высоким разнообразием увеличивается относительная доля рассеянной энергии к накопленной в биомассе (3.14).

С проблемами биоразнообразия непосредственно связаны представления об экологической нише. Разделение пространства ниш, их число и соотношение объемов и создает собственно разнообразие сообществ (положения 4.1; 4.3). Наиболее существенными параметрами гиперпространства ниш являются биотоп, время и пища. Существует тесная связь между видовым разнообразием и трофической структурой сообществ (положение 4.6; 4.7).

Трофические взаимодействия в сообществах существенно влияют на разнообразие (положения 4.9; 4.10), поскольку пастбищники и хищники при не очень высоком воздействии, выедавая, в первую очередь, доминирующие виды, увеличивают выравненность, тем самым повышая разнообразие. Таким образом, формулируется один из постулатов о положительной роли для разнообразия умеренного нарушения (положение 5.13; 5.14). Разнообразие выше в сообществах с мелкими по размерам, короткоживущими видами (положение 4.12). Здесь очень важно масштабное соотношение организмов и элементов среды, поскольку одним из важных факторов формирования разнообразия является пространственная гетерогенность среды (положение 5.6). Очевидно, что среда по разному гетерогенна для более крупных и менее крупных организмов. Это же касается и соотношения биологического видоспецифичного времени и временной неоднородности среды. Оценка разнообразия не предполагает учета качественных различий между элементами системы (положение 1.20). Однако очевидно, что различные виды более широко- или более узкоспециализированно используют ресурс, т. е. ближе к одному из полюсов градиента стено- и эврибионтности.

Слишком большое число эврибионтов с широкими нишами приводит к напряженным конкурентным отношениям в сообществе. Слишком большое количество стенобионтов может быть в сообществе только в достаточно стабильных условиях. Поэтому в сообществах с высоким видовым разнообразием должно быть некоторое оптимальное соотношение стено- и эврибионтных видов (положение 4.14).

В настоящее время в связи с усилением процессов неконтролируемой инвазии новых видов уже реально стоит вопрос о «переупаковке» ниш в сообществах, внедрении новых видов.

Разнообразие сообществ определяется не только внутренними взаимосвязями, взаимоотношениями ниш, но и условиями среды. Факторы и ресурсы среды обладают своим разнообразием, которое как определяет био-

тическое разнообразие, так и может зависеть от биотических факторов (положения 5.1; 5.2). Одним из наиболее распространенных постулатов о связи условий среды и биоразнообразия является положение (5.5) о том, что увеличение разнообразия связано со стабильностью условий во времени. Относительно разнообразия, гетерогенности условий в пространстве существует противоположная точка зрения: высокое разнообразие поддерживается высокой пространственной гетерогенностью среды (положения 5.6; 5.7). Оценка разнообразия среды имеет значительные сложности, поскольку показатели имеют различные размерности.

Поскольку для определения значений индекса Шеннона необходимо определение доли значимости элементов системы, предлагается метод определения разнообразия среды на основе экспертной оценки доли того или иного фактора в общем факториальном поле. Важным и требующим дополнительных исследований является вопрос о возможности управления биоразнообразием через соотношение роли тех или иных факторов среды.

Существует положение (5.11) о том, что биоразнообразие стремится к наименьшим значениям в экстремальных условиях. При всей нечеткости такой характеристики среды в той или иной форме этот тезис широко используется в природоохранной политике. Снижение антропогенного пресса, загрязнений, рассматривается как «улучшение» среды, удаление от экстремальных условий. Согласно этой логике «улучшение» среды должно приводить к возрастанию разнообразия. Вероятнее всего, ни слишком большая стабилизация условий, ни слишком большая гетерогенность среды, ни полное отсутствие внешних воздействий не способствуют достижению максимального разнообразия сообществ (положения 5.12; 5.13; 5.14). Также не самая высокая первичная продукция определяет наибольшее разнообразие, а некоторые средние ее значения.

Один из важнейших вопросов диверсикологии — вопрос об ограничении разнообразия, факторах его лимитирования. Каково значение для нормального функционирования сообщества снижения разнообразия ниже допустимого минимума и слишком высокого разнообразия, появление «дурного» разнообразия? Следует, видимо, исходить из принципа сбалансированности в биотических системах процессов изменчивости и консервативности (положение 5.23). Такой подход требует не поиска путей достижения максимального разнообразия, а определения оптимального разнообразия в экосистемах.

Указанные положения позволили предложить вариант модели изменения биоразнообразия (см. рис. 5.1) в градиентах основных характеристик среды. Наибольшего разнообразия сообществ следует ожидать в условиях средних показателей обилия ресурсов, внешних нарушений, временной стабильности и пространственной гетерогенности. Приведенные гипотезы позволяют более обоснованно подходить к вопросу о возможности поддержания высокого разнообразия за счет проведения различных мероприятий по «улучшению» среды (модель, см. рис. 5.2). Суть таких рекоменда-

ций состоит в том, что мероприятия по «улучшению» среды следует проводить только до достижения максимума разнообразия, т. к. дальнейшее «улучшение» уже будет снижать его. Безусловно, установление этих значений и есть основная задача прикладной диверсикологии.

Еще одна важная проблема применения оценок биоразнообразия связана с биоиндикацией качества среды. Поскольку структурно-функциональные характеристики сообществ формируются в определенном соответствии с условиями обитания, изменение их может быть показателем изменения условий среды (положения 6.1; 6.5). Одним из возможных подходов к оценке качества среды через разнообразие может быть контроль за таксономическим разнообразием, который основан на гипотезе, что в более благоприятных условиях в сообществах большее число крупных таксонов представлены большим числом видов. В качестве «крупных» таксонов могут быть использованы не только собственно таксономические единицы (роды, семейства, отряды, порядки), но и экоморфологические, трофические группировки.

Использование индексов видового разнообразия, основанных на учете относительной значимости видов в сообществе (положение 6.5) показало, что с увеличением загрязнения разнообразие сообществ снижается (положение 6.6). Однако имеются и данные об унимодальном характере изменения видового разнообразия в градиенте повышения трофности и загрязнения. Разнообразие мало как в олиготрофных условиях, достаточно чистой среде, так и в сильно загрязненной. При формальном подходе такое распределение делает крайне затруднительными оценки качества среды, т. к. значения индекса разнообразия могут быть равными в совершенно различных условиях. Следует учитывать не только количественные, но и качественные характеристики, т. к. в различных условиях представлены разные виды. Также необходимо принимать во внимание структуру самого разнообразия, за счет чего — богатства или выравнинности происходит снижение разнообразия. И, может быть, самое важное — не отвечает ли максимум разнообразия некоторому оптимуму условий, что требует вообще пересмотра концепции биоиндикации?

Диверсикология как экология в целом еще далека от создания целостной теории, многие концепции не только не дополняют друг друга, но и находятся в противоречии. Устранение этих противоречий и должно быть в центре внимания как теоретических разработок, так и прикладных исследований. Наука не должна «притворяться технологичной или мифологичной только для того, чтобы раздобыть деньги для своего существования» (Гилларов, 1996); рано или поздно теоретические положения становятся востребованы практикой, также как мифична полностью стерильная от практических проблем наука.

Мы далеки от мысли, что нам удалось охватить своим исследованием все экологические проблемы, связанные с биоразнообразием или даже их существенную часть. Однако если рассмотренные вопросы и их интерпре-

тация вызовут интерес у читателя и желание продолжить дискуссию, цель данной работы можно считать достигнутой.

Summary

Research of biodiversity, its forming processes and reasons for its increase and decrease, takes one of the key places in the modern ecology. A section of ecology called diversicology can be designated to deal with these and related issues. The objective of this section (this section alone) is to elucidate the common trends in formation of biotic systems' diversity, its supportive mechanisms and its limitation. Biodiversity can be divided into biological — the diversity of biosystems down to the organismic level inclusive, and biotic — the diversity of systems of the above-organismic level. Environmental factor and factor of resources have their own diversity. The system connecting environmental and biotic represents the ecosystem diversity.

Biodiversity is two-component and includes two constituents — abundance of elements (for example, number of species in communities) and evenness in representation and significance of elements (for example, correlation of number of specimens in populations) (position 1.13). Many methods for the quantitative evaluation of diversity using various indexes have been introduced. Wide usage of the Shannon index for the quantitative evaluation of diversity is determined by the fact that it successfully combines consideration of both components (position 1.12).

When evaluating the diversity it should be considered that application of any index is based on assumption that all systems' elements are equivalent, and only their quantity and correlation of representation based on certain criterions are taken into consideration (position 1.20). However, it is obvious, that in real biosystems it is far from being true. Elements of ecosystems, species in community, for example, can have higher or lower degree of importance for the functioning of the whole system and for its ability to steadiness for external disturbances. Besides, it is necessary to consider subsystem organization of biosystems: there are subsystems with elements that are more tightly connected internally than to the elements of other subsystems (position 1.22, 1.29). One of components of diversity — evenness is directly related to the degree of domination. However, formally, quantitative domination does not necessary correspond to the real role of the species in community. It is suggested to use the biocenotic MP-gradient (Möbius — Petersen gradient) principle. The dominating form of the M-pole communities really modifies conditions for other populations. Communities whose statistical dominant has no essential influence on the biotic interaction are located on the P-pole. The powerful edificator usually forms system of consortia relations and this also complicates diversity evaluation of communities based on the formal indexes (position 1.32). These peculiarities of communities structure have to be taken into account when evaluating diversity of communities. For example, decrease of the relative significance of a dominant causes not only the formal increase of diversity estimated by indexes, but also leads to disappearance

of many consortia relations, decrease in species abundance. These inconsistent processes influence the results of diversity evaluation performed for the purposes of bio-indication, for example.

At this point it can be useful to introduce the concept of two variants of homogeneity of the relative abundance. Homogeneity of the first type is related to equal representation of all elements in the system. Homogeneity of the second type is present when community is sufficiently homogeneous due to representation of dominant species. Homogeneity of the second type is usually considered as simplification of systems. Community with high dominance and low evenness has low diversity indexes. Thus, the low diversity is associated with the simpler community structure. However, this concept can be accepted only for the P-type communities, where dominant (even with high prevalence) is formal and does not form the system with consortia relations. In general it can be concluded that complexity of communities is not always directly related to their species diversity.

The concept of biodiversity is tightly related to the principle of ecological complementarity (position 1.39). Diversity serves as foundation for forming structure of systems based on complementarity of properties of a one system elements with elements properties of other. A system should consist of minimal number of elements that functionally complement each other and contain some surplus elements to provide stability and system integrity in case of stress.

Biodiversity is considered in many aspects. Different views on these multiple aspects agree on the fact that biodiversity has several levels. There are approaches connecting levels of biodiversity with levels of organization of life (position 2.3; 2.5).

However, it seems appropriate that the structure of biodiversity should have its own distinctive features. Biodiversity classification should be based on the idea by V. I. Vernadski about diversity of substance of the biosphere and emission of the living substance (position 2.8). The living substance of the biosphere has its own diversity and the main components of this diversity are the diversity of individual living substance and the diversity of species living substance. Hierarchy of the biotic diversity of associations of individuals, communities and ecosystems leads us to level of the biosphere. Thus, the structure of diversity levels is cyclic in its nature.

Biodiversity is related to the structural and functional features of communities, it increases with decrease of the overall biomass of organisms (position 3.4). It is well demonstrated on the example of biomass change due to contamination of environment: biomass usually increases at the expense of the outnumbered species (one or many), and that, in turn, leads to decrease of evenness and diversity. However, increase of biodiversity along with growth of biomass in accordance with progressive succession and growth of biomass with increase of species abundance are inconsistencies of this rule (position 3.5). The concept of the two ways display of the rule of maximum pressure of life has been suggested: in the succession process the pressure of species living substance increases, abundance of species grows and competitive relations prevent high dominance of 1–2 spe-

cies. Increase of individual living substance pressure connect with to external actions, including the antropogeneous increase of the trophical level. This leads to increase of dominance of small number of species and drop in diversity. The empirical data shows that increase in diversity of communities is related to decrease in the average abundance of population (position 3.8). In more diverse communities range of indexes of abundance of certain species decreases and maximum values approach average. Diversity decreases with the increase of productivity indexes (position 3.10; 3.11). Ratio of scattered energy to the energy accumulated in biomass is an important index of the level of metabolic processes. In communities with high diversity the relative part of the scattered energy to the energy accumulated in biomass increases. (position 3.14)

Notion of ecological niche is immediately related to biodiversity problems. Niches' space separation, its numbers and volumes proportions, creates the actual diversity of communities (position 4.1; 4.3). The most essential parameters of niches' hyper-space are biotope, time and food. There is a tight connection between the species diversity and the trophic community structure (position 4.6; 4.7).

Trophic interactions in communities have significant impact on diversity (position 4.9; 4.10), as grazers and predators, consume dominating species at first and improve evenness and diversity. Thus, one of postulates about positive role of moderate disturbance for diversity is being formulated (position 5.13; 5.14). The diversity is higher in communities with species that are smaller in sizes and short-living (position 4.12). At this stage the scale correlation of organisms and elements of medium is very important, because spatial heterogeneity of environment is one of the main factors for shaping diversity (position 5.6). It is obvious, that environment is heterogeneous in different way for larger and smaller organisms. This also related to correlation between biological species time and temporal heterogeneity of a environment. Qualitative distinctions among elements of a system are not considered to be take into account for diversity evaluation (position 1.20), however, it is obvious, that various species use resource more widely or more narrowly specialized, i. e. they are closer to one of the poles of the steno- euribiotic gradient.

Excessive number of euribionts and wide niches lead to intense competitive interactions in a community. Excessive number of stenobionts might be present only in community with stable conditions. That is why communities with high diversity of species should have some optimum proportion of stenobiotic and euribiotic species (position 4.14).

Currently, due to the intensified processes of uncontrollable invasion of new species, the issue of "repackaging" of niches in communities and introduction of new species into aboriginal communities become really.

Diversity of communities is determined not only by internal interrelations and mutual relations of niches, but by conditions of environment as well. Factors and resources have their diversity that determines the biotic diversity and can also depend on biotic factors (position 5.1; 5.2). A principle (5.5) that diversity increase is related to stability of conditions in time is one of the widely spread pos-

tulates about connection medium conditions and biodiversity. The diversity and spatial heterogeneity are related, in opposite, by another manner: high diversity is supported by high spatial heterogeneity of environment (position 5.6; 5.7). Evaluation of environment diversity is much more complex because indexes have different dimensions.

Since estimation of the Shannon index values requires estimation of significance of system elements, its suggested to use method of medium diversity estimation based on the expert evaluation each factor portion in common factorial field. Issue of possibility to control biodiversity through change of roles of different medium factors is an important issue and requires additional research.

There is a principle (5.11) that biodiversity reaches lowest values under extreme conditions. Even though this environment evaluation is indistinct, the thesis is widely used, in some form, in environmental policy. Reduction of anthropogeneous pressure and contamination, are considered as “improvement” of a medium, removal from extreme conditions. According to this logic such “improvement” should lead to increase in diversity. Most likely, neither excessive stabilization of conditions, nor excessive heterogeneity of medium and complete absence of external disturbances facilitate achievement of maximum diversity of communities (position 5.12; 5.13; 5.14). Also, by no means the biggest primary production determines the highest diversity but rather some average values.

One of major issues of diversicology is the diversity restriction and factors of its limitation. What effect diversity decrease below admissible minimum or too high diversity or emerging of “bad” diversity would have on normal functioning of community? Apparently, it is necessary to proceed processes in biotic systems based on the principle of balance of variability and conservatism (position 5.23). Such approach requires not search for a way to reach maximum diversity but reveal of optimum diversity in ecosystems.

Outlined principles enable to suggest a variant of biodiversity modification model (fig. 5.1) in gradients of basic features of environment. The highest diversity of communities should be expected under conditions of intermediate numbers of resources abundance, external disturbances, temporary stability and spatial heterogeneity. The introduced hypotheses allow more well-founded approach to the problem of possibility to maintain high diversity level implementing various measures to “improve” the environment (fig. 5.2). The essence of such recommendations is, that the measures to “improve” medium should be carried out only up to the point of reaching maximum diversity, because further “improvement” would start to reduce diversity. Certainly, the establishment of such optimum is the main task of the applied diversicology.

Another important issue in application of biodiversity estimations is related to bioindication of environment quality. Due to the fact that structural and functional features of communities are formed in the defined accordance with habitat conditions, their modification might be an indicator of environment conditions modification (position 6.1; 6.5). Monitoring for taxonomic diversity that is based on a hypothesis that in communities under more favorable conditions the higher

number of large taxa is represented by large number of species and there is no large taxa with overwhelming prevalence of number of species can become one of possible approaches to evaluation of medium quality through diversity. Apart from taxonomical unit (genera, families, orders) itself, ecomorphological and trophic groupings can also be used as "large taxa".

The use of indexes of species diversity based on relative significance of species in community (position 6.5) has shown, that with increase of contamination diversity of communities decreases (position 6.6). However, there is also data on a unimodal character of species diversity modification in raising trophic level and contamination gradient. Diversity is low under oligotrophic conditions, in sufficiently clean or highly polluted environment. With the formalistic approach, such distribution makes evaluations of environment quality extremely complicated, as the values of diversity index could be the same under completely different conditions. It is necessary to take into account not only quantitative, but also qualitative values, as various conditions have various species represented. The structure of diversity itself should be also considered, what causes diversity decrease — abundance or evenness. And, perhaps, the most important — whether the diversity maximum corresponds to some optimum conditions, which would require total revision of the concept of bioindication.

Diversicology as well as ecology in general is far from creation of integral theory, many concepts contradict with each other. The elimination of these inconsistencies should be in a center of attention for theoretical researches, as well as for applied developments. The science should not "pretend to be technological or mythological only for the purpose to get money for existence" (Гиляров, 1996), sooner or later theoretical positions become claimed by practice, and, certainly, mythological is the science, which is completely sterile from practical tasks.

Литература

- Алеев Ю. Г.* Экоморфология. — Киев : Наук. думка, 1986. — 424 с.
- Алексеев В. В.* Изменения числа видов в экосистеме в зависимости от температуры и возможные последствия теплового загрязнения в связи с развитием энергетики // Экологические аспекты исследований водоемов--охладителей АЭС. — М. : ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. — С. 170–180.
- Алещенко Г. М., Букварева Е. Н.* Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней // Журн. общ. биол. — 1994. — 55, № 1. — С. 70–77.
- Алимов А. Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. — Л. : Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
- Алимов А. Ф.* Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол. — 1994. — 55, № 3. — С. 285–302.
- Алимов А. Ф., Умнов А. А.* Применение математической модели для исследования разнообразия биотических потоков в водоемах // Реакция

- озерных экосистем на изменения биотических и абиотических условий. — СПб, 1997. — С. 311–319. — (Тр. Зоол. ин-та РАН; Т. 272).
- Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб. : Наука, 2000. — 147 с.
- Алимов А. Ф.* Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса и рыб в экосистемах пресноводных водоемов разной продуктивности // Изв. Акад. наук. Сер. биол. — 2001. — № 1. — С. 87–95.
- Афанасьев С. А.* Развитие европейских подходов к биологической оценке состояния гидроэкосистем в мониторинге рек Украины // Гидробиол. журн. — 2001. — 37, № 5. — С. 3–18.
- Баканов А. И.* Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг, биоразнообразие. — М. : ИПЭЭ РАН, 1997. — С. 278–282.
- Балушкина Е. В.* Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Реакция озерных экосистем на изменения биотических и абиотических условий. — СПб, 1997. — С. 266–292. — (Тр. Зоол. ин-та РАН; Т. 272).
- Баранова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.* Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. — М. : ВНИИприроды, 2000. — 150 с.
- Беклемишев В. М.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1951. — 56, вып. 5. — С. 3–30.
- Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко.* — К. : Наук. думка, 1999. — Розд. 3. Біорізноманітність. — С. 41–226.
- Вернадский В. И.* Размышления натуралиста. Кн. 2. Научная мысль как планетарное явление. — М. : Наука, 1977. — 191 с.
- Вернадский В. И.* Живое вещество. — М. : Наука, 1978. — 358 с.
- Вернадский В. И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М. : Наука, 1987. — 339 с.
- Викторов А. С.* Рисунок ландшафта. — М. : Мысль, 1986. — 179 с.
- Владимирский Б. М.* Кибернетическое моделирование экологических систем // Человек и биосфера. — Ростов : Изд-во Ростов. ун-та. — 1977. — С. 133–157.
- Волькенштейн М. В.* Теория информации и эволюция // Кибернетика живого. Биология и информация. — М. : Наука, 1981. — С. 45–53.
- Вудивисс Ф.* Биотический индекс р. Трент. Макробеспозвоночные и биологическое обследование // Науч. основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л. : Гидрометеоииздат, 1977. — С. 132–161.
- Гиляров А. М.* Индекс разнообразия и экологическая сукцессия // Журн. общ. биол. — 1969. — 30, № 6. — С. 652–657.
- Гиляров А. М.* Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе. — Зоол. журн. — 1969 а. — 48, вып. 4. — С. 485–493.

- Гиляров А. М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. совр. биол. — 1996. — **116**, вып. 4. — С. 493–506.
- Гиляров А. М. Связь биоразнообразия с продуктивностью. — Наука и политика // Природа. — 2001. — № 2. — С. 29–24.
- Гиляров А. М., Горелова Т. А. Корреляция между трофической структурой, видовым разнообразием и биомассой зоопланктона северных озер // Зоол. журн. — 1974. — **54**, вып. 1. — С. 25–33.
- Голубець М. А. Саморегуляційні механізми в живих системах біосфери / Екологія та ноосферологія. — 1995. — **1**, вип. 1–2. — С. 22–37.
- Гродзинський Д. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Черевченко Т. М. та ін. Проблеми збереження та відновлення біорізноманіття в Україні. — К. : Академ-періодика, 2001. — 104 с.
- Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. — М. : Институт ДИ — ДИК, 1997. — 640 с.
- Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев : Глав. ред. Молд. Советск. Энциклопедии, 1990. — 408 с.
- Денисенко Е. А., Свирежев Ю. М., Бровкин В. А. Информационные меры как метод сравнительного анализа агроэкосистем // Журн. общ. биол. — 1991. — **52**, № 3. — С. 691–698.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. — М. : Мир, 1988. — 184 с.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — Киев : Б. и., 1999. — 168 с.
- Емельянов И. Г., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Уровни биологического разнообразия и стратегия его сохранения // Збереження біорізноманітності в Україні. — К. : Егем, 1997. — С. 32–33.
- Ермолаев В. И. Соотношение биомассы и видового разнообразия водорослей в планктонном сообществе // Экология. — 1976. — № 4. — С. 24–28.
- Ермолаев В. И. Применение показателей видового разнообразия в гидро-биологических исследованиях // Озера холодных регионов : Материалы междунар. конф. «Озера холодных регионов», июнь 2000 г. Ч. 2. Гидробиол. воп. — Якутк : Изд-во Якутского ун-та, 2000. — С. 54–59.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяции. — М. : Наука, 1982. — С. 38–45.
- Жукова Л. А. Популяционный мониторинг : Тез. докл. XI междунар. симп. «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга». Сыктывкар, 17–21 сент. 2001 г. — Сыктывкар, 2001. — С. 61.
- Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоцено-тические кризисы. — М. : Наука, 1978. — С. 153–158.
- Здановски Б., Протасов А. А., Афанасьев С. А., Сеницына О. О. Структура и функциональные особенности группировок зообентоса и зооперифитона в Конинских озерах // Гидробиол. журн. — 1996. — **32**, № 1. — С. 36–48.

- Иванова М. Б.* Влияние активной реакции в общей минерализации воды на формирование сообщества зоопланктона в озерах при приближении значений этих факторов к максимальным // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. — СПб., 1997. — С. 71–76.
- Кауфман З. С.* Седентарный образ жизни. — Пертрозаводск : Б. и., 2000. — 42 с.
- Комулайнен С. Ф.* Некоторые примеры изменения в структуре фитоперифитона при увеличении антропогенной нагрузки в реках : Тез. докл. XI междунар. симп. «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга». Сыктывкар, 17–21 сент. 2001 г. — Сыктывкар, 2001. — С. 81–82.
- Константинов А. С.* Общая гидробиология. — М. : Высш. шк., 1986. — 472 с.
- Костюк П. Г., Гродзинский Д. М., Зима В. А. и др.* Биофизика. — Киев : Виш. шк., 1988. — 504 с.
- Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А.* Биоразнообразие и методы его оценки. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1999. — 95 с.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И.* Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. — 1990. — **51**, № 5. — С. 619–631.
- Лосовская Г. В.* Мониторинг качества среды Черного моря по макрозообентосу (обзор) // Гидробиол. журн. — 2002. — **38**, №1. — С. 50–61.
- Луцкейна А. А., Неронов В. М.* Международная программа «ДИВЕРСИТАС» // Усп. совр. биол. — 1996. — **116**, вып. 6. — С. 758.
- Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями* / Романенко В. Д., Жукінський В. М., Оксіюк О. П. — К. : Символ-Т, 1998. — 48 с.
- Миркин Б. М.* Что такое растительное сообщество. — М. : Наука, 1986. — 164 с.
- Мирзоян Э. Н.* Теория живой материи В. И. Вернадского // Журн. общ. биол. — 1994. — **55**, № 1. — С. 13–29.
- Мэггаран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. — М. : Мир, 1992. — 154 с.
- Назарова Л. Б.* Морфологические деформации личинок хирономид — сублетальная реакция биоты на загрязнение водных объектов // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга : Тез. докл. XI междунар. симпоз. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 17–21 сент. 2001. — Сыктывкар, 2001. — С. 136.
- Нессис К. Н.* Некоторые принципы строения и развития морских сообществ. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — С. 5–13.
- Одум Ю.* Основы экологии. — М. : Мир, 1975. — 740 с.
- Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. : Наука, 1982. — 287 .

- Пианка Э. Эволюционная экология. — М. : Мир, 1981. — 400 с.
- Протасов А. А. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. — 1989. — **25**, № 6. — С. 3–9.
- Протасов А. А. Пресноводный перифитон. — Киев : Наук. думка, 1994. — 307 с.
- Протасов А. А., Афанасьев С. А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. журн. — 1990. — **26**, № 4. — С. 15–22.
- Протасов А. А., Горпинчук Е. В. О фенотипической структуре популяции *Dreissena polymorpha* // Гидробиол. журн. — 1997. — **33**, № 2. — С. 21–32.
- Протасов А. А., Здановски Б., Синицына О. О. Адаптационные механизмы экосистем водоемов-охладителей энергетических станций // Итоги и перспективы гидробиологических исследований : Материалы междунар. конф. по водным экосистемам, 25–26 нояб. 1999 г. Минск. — Минск : Изд-во Белорус. ун-та. — С. 198–201.
- Пучковский С. В. Эволюция биосистем. — Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. — Ижевск : Изд-во Удмурт. ун-та, 1994. — 328 с.
- Реймерс Н. Ф. Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. — М. : Россия молодая. Экология, 1992. — 367 с.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашивили Д. Б. Экология. Элементы теоретических концепций современной экологии. — Самара : Самар. науч. центр РАН, 1999. — 396 с.
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — М. : Наука, 1978. — 352 с.
- Сладечек В. Общая биологическая схема качества воды // Санитарная и техническая гидробиология. — М. : Наука, 1967. — С. 26–31.
- Сорокин Ю. И. Экосистемы коралловых рифов. — М. : Наука, 1990. — 503 с.
- Тальских В. Н. Использование концепции инвариантных состояний биоценозов в экологическом мониторинге и нормировании загрязнения рек Средней Азии // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Тр. междунар. симпоз. Нальчик. 1–12.06.90. — Л. : Гидрометеиздат, 1991. — С. 163–184.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М. : Прогресс, 1980. — 327 с.
- Уоллес А. Р. Тропическая природа. — М. : Мысль, 1975. — 223 с.
- Федоров В. Д. Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистемы // Науч. основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — С. 6–12.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 464 с.
- Харченко Т. А., Протасов А. А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1981. — **17**, № 4. — С. 15–19.
- Хайлов К. М., Попов А. Е. Концепция живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. — 1983. — № 15. — С. 3–16.

- Хлебосолов Е. И.* Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Усп. совр. биол. — 1996. — **116**, вып. 4. — С. 447–462.
- Хованов Г. М.* О приложении теории информации к методологии биологического исследования // Математ. методы в биологии. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1972. — С. 59–78.
- Хэллауэл Дж. М.* Сравнительный обзор методов анализа данных в биологическом надзоре // Науч. основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — С. 108–123.
- Шарапова Т. А.* Фауна перифитона водотоков южной части Ямала // Природная среда Ямала. — Тюмень : ИПОС СО РАН, 2000. — С. 73–88.
- Шварц Е. А., Замолодчиков Д. Г.* Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоол. журн. — 1991. — **70**, вып. 4. — С. 113–124.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р., Емельянов И. Г.* Экологические аспекты концепции биоразнообразия // Экология та ноосферология. — 1997. — **3**, № 1–2. — С. 131–140.
- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетике. — М. : Изд-во иностр. лит-ры, 1963. — 830 с.
- Шибеева М. Н.* Видовой состав зообентоса как показатель состояния малых рек Калининградской области // Малые реки: современное экологическое состояние, актуальные проблемы : Междунар. науч. конф., Тольятти, 23–27 апр. 2001. — Тольятти, 2001. — С. 228.
- Шутова И. Ю.* Международный год наблюдений за биоразнообразием // Усп. совр. биол. — 2002. — **122**, вып. 1. — С. 109–112.
- Экологические системы. Адаптивная оценка и управление* / Под ред. К. С. Холинга. — М. : Мир, 1981. — 397 с.
- Эшби У. Р.* Введение в кибернетику. — М. : Иностран. лит-ра, 1959. — 432 с.
- Alimov A. F.* Structure and functional characteristics of aquatic animal communities // Intern. Revue Hydrobiol. — 1991. — **76**, N 2. — P. 169–182.
- Connell J.* Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. — 1978. — **199**. — P. 1302–1310.
- Connell J., Slatyer R.* Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. — 1977. — **111**, N 982. — P. 1119–1144.
- Convention of Biological Diversity of the IUCN.* — Rio de Janeiro, 1992.
- Earth Systems. Processes and issues* / Ed. W. G. Ernst. — Cambridge : Univ. Press, 2000. — 566 p.
- Global Biodiversity Assessment* / Ed. V. Heywood, R. Watson. — Cambridge : Univ. Press (UNEP), 1995. — 1140 p.
- Huston M.* A general hypothesis of species diversity // Am. Nat. — 1979. — **113**, N 1. — P. 81–101.

- Karlsom R. H.* Dynamics of coral communities. — Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Acad. Publ., 1999. — 250 p.
- Kratochwil A.* Biodiversity in ecosystems: some principles // Biodiversity in ecosystems; principles and case studies of different complexity levels. — Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 5–38.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // Science. — 2001. — **294**, N 5543. — P. 804–808.
- Mack R. N., Occhipinti A.* Biotic invasion: global perspective and ecology of invasion: patterns and perspectives // Perspectives in ecology. A glance from the VII Intern. Congr. ecol. (Florence, 19–25 July, 1998) / Ed. A. Farina. — Leiden : Backhuys Publ., 1999. — P. 67–74.
- MacArthur R., Wilson E.* An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. — 1963. — **17**. — P. 373–387.
- Margalef R.* Perspectives of ecological theory. — Chicago ; London : Univ. Chicago Press, 1969. — 111 p.
- MacArthur R.* Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. — 1955. — **36**. — P. 353–356.
- May R. M.* What we do and do not know about the diversity of life on earth perspectives // Perspectives in ecology. A glance from the VII International Congress of ecology, (Florence, 19–25 July, 1998) / Ed. A. Farina. — Leiden : Backhuys Publ., 1999. — P. 33–40.
- Protasov A. A., Afanasyev S. A.* Structure of periphytis communities in cooling pond of nuclear power plant // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1986. — N 3. — P. 335–346.
- Reed C.* Species diversity in aquatic microecosystems // Ecology. — 1978. — **59**, N 3. — P. 481–488.
- Schaefer M.* The diversity of the fauna of two beech forests: some thoughts about possible mechanisms of causing the observed patterns // Biodiversity in ecosystems; principles and case studies of different complexity levels. — Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Academic Publ., 1999. — P. 39–57.
- Schwabe A.* Spatial arrangements of habitats and biodiversity: an approach to a sigmasociological view // Biodiversity in ecosystems; principles and case studies of different complexity levels. — Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 75–106.
- Sladeczek V.* System of water quality from the biological point of view // Ergebnisse der Limnologie. — 1973. — N 7. — P. 1–128.
- Tilman D., Reich P., Knops J., et al.* Diversity and productivity in a long-term grassland experiment // Science. — 2001. — **294**, N 5543. — P. 843–845.
- Vannote R. L., Minshel G. W., Gummins K. W. et al.* The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquatic. Scie. — 1980. — **37**. — P. 130–137.
- Ward J. V., Tockner K.* Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology // Freshwater Biol. — 2001. — **46**. — P. 807–819.

- Ward J., Stanford J.* The intermediate-disturbance hypothesis an explanation for diversity patterns in lotic ecosystems // Dynamics of lotic ecosystems / Ed. T. Fontaine, S. Bartell. — Ann Arbor : Ann Arbor Science Pub., 1983. — P. 347–356.
- Watanabe T., Asai K., Houki A.* Numerical estimation to organic pollution of flowing water by using the epilithic diatom essemblage — Diatom essemblage index (DAIpo) // The science of the total environment. — 1986. — **55**. — P. 209–218.
- Whittaker R.* Dominance and diversity in land plant communities // Science. — 1965. — **147**, N 3655. — P. 250–260.

Оглавление

Предисловие ответственного редактора.....	3
Об авторе	5
Предисловие.....	6
1. Концепция биотического разнообразия	8
2. Уровни биоразнообразия	13
3. Биоразнообразие и структурно-функциональные характеристики сообществ	13
4. Биоразнообразие и концепция экологической ниши	13
5. Биоразнообразие и среда	13
6. Биоразнообразие и проблема индикации качества среды	13
Заключение	13
Summary	13
Литература	13

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Інститут гідробіології НАН України

Олександр Олексійович ПРОТАСОВ

**БІОРІЗНОМАНІТТЯ ТА ЙОГО ОЦІНКА.
КОНЦЕПТУАЛЬНА ДИВЕРСИКОЛОГІЯ**

Російською мовою
Київ, 2002

Рисунок на обкладинці:

«**Ноевъ Ковчегъ. Миниатюра XII в.**» з книги: Бенуа А. **Исторія живописи всѣхъ временъ и народовъ.** — СПб. : Шиповник, 1912. — Т. 1. — 542 с.

Редактор Г. А. Городиська
Комп'ютерна верстка П. Д. Гуляєв
Оператор І. А. Пучкова

Підписано до друку 15.05.2002. Формат 60 х 84/16. Папір офс. Гарн. Таймс. Друк офс. Умов. друк. арк. 6.04. Обл.-вид. арк. 7.15. Тираж 300. прим. Зам. № 753.

Оригінал-макет підготовлено
в редакції журналу “Вестник зоологии”
вул. Б. Хмельницького, 15,
01601 Київ-30

Адреса друкарні:
Друкарня видавничого дому “Академперіодика” НАН України
01004, Київ-4
вул. Терещенківська, 4