

УДК 574.472:581.55

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА И МОДЕЛИРОВАНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Т.В. Рогова, А.А. Савельев, Г.А. Шайхутдинова

Аннотация

Обзор посвящен методологическому обоснованию подходов пространственно-экологического анализа и моделирования разнообразия флоры и растительности на экотопологическом и региональном уровне. Определена система формальных ландшафтно-экологических единиц, отражающих функциональные отношения флористических и ценологических комплексов растительного покрова в заданном масштабе. Обсуждаются методические основы применения вероятностных моделей для описания специфичной для территории стохастической пространственной мозаики видов и прогнозирования пространственного распределения фиторазнообразия.

Ключевые слова: фиторазнообразие, ценологические территориальные комплексы, пространственный анализ, моделирование растительного покрова.

Введение

Оптимизация природопользования предполагает достоверные знания о природных и социальных явлениях в границах используемого пространства территориальных комплексов, при этом основой анализа служат современные представления об анизотропности пространства. Используя термин В.И. Вернадского [1, с. 42] «анизотропная непрерывность», отметим, что в реальном географическом пространстве как правило, неоднородность проявляется континуально, дискретные границы редки, что усложняет задачу четкого выделения природных объектов, как единиц пространственного анализа, определения их индивидуальных свойств и выбора адекватных методологических приемов исследования.

Сложность биоразнообразия как объекта пространственно-экологического анализа определяется многокомпонентностью его состава, неоднородностью распределения видов и их экологической индивидуальностью. Выявление хорологических структур биоразнообразия как в экотопологическом, так и в региональном масштабе сталкивается с проявлением континуальности в их распределении. Вместе с тем анизотропность континуального пространства как следствие дифференциации напряженности экологических факторов среды в природных местообитаниях позволяет подойти к выделению дискретных биохорологических структур, что крайне важно для эффективного решения практических задач мониторинга и сохранения биоразнообразия.

Неоспоримо, что путем моделирования наблюдаемых явлений и экспериментов с созданными моделями можно заметно повысить объективность выводов о пространственной структуре и свойствах сложных объектов. В общем смысле модель есть абстрактное описание того или иного явления реального мира. Каждая модель использует определенный формальный язык, степень формальности и адекватности которого определяют качество прогноза. Если вербальные и графические модели лишь описывают и показывают структуру моделируемого объекта, предоставляя минимальные возможности для прогноза, формальный язык математической модели позволяет работать с ней шире, чем с реальным объектом, поскольку не каждый модельный эксперимент возможен в реальных условиях. Формализация модели и использование достоверного математического, в том числе статистического, аппарата особенно важны, если стоит задача получить не только качественный, но и количественный прогноз для дальнейшего соотнесения результатов моделирования с реальными численными характеристиками, полученными в натурных экспериментах и наблюдениях.

Процесс создания модели, описывающей пространственную структуру природных образований, обычно начинается с принятия основных экологических гипотез. Состоятельность концептуальных предположений, сделанных при формулировании модели, является решающей для ее успешного создания.

Данный обзор преследует цель методологического обоснования предлагаемых подходов пространственно-экологического анализа и моделирования разнообразия флоры и растительности на экотопологическом и региональном уровне.

1. Общие методологические подходы пространственного анализа природных систем

Биосферной концепции, предполагающей многокомпонентность и целостность биокосных природных тел, наилучшим образом отвечают два подхода их изучения, ставшие классическими. Один из них – геосистемный [2–4], связанный с развитием идей общей теории систем Л. Берталанфи [5] и являющийся закономерным этапом развития ландшафтоведения в России как отрасли физической географии, вместе с близким к нему ландшафтно-экологическим подходом, развитым в Германии и других странах Западной Европы [6–10]. Другой – биогеоценологический, сформировавшийся в отечественной науке в развитие учения Ф. Морозова о лесе на основе лесной биогеоценологии [11], или схожий с ним экологический, выдвинутый в англоязычных странах Европы и Северной Америки [12, 13].

Геосистемный подход предполагает в качестве объекта исследования геосистему, которую В.Б. Сочава [14, с. 292] определяет как «земное пространство всех размерностей, где отдельные компоненты природы находятся в системной связи друг с другом и как определенная целостность взаимодействуют с космической сферой и человеческим обществом». Согласно этой концепции любая геосистема обладает важным (особенно с точки зрения формирования пространственных структур) свойством наличия инварианта, который позволяет рассматривать ее как единое целое и отражает единство двух групп процессов, в ней происходящих. К одной группе относятся процессы, происходящие пре-

имущественно под воздействием внешних факторов, направленные на преобразование геосистемы и превращение ее в качественно новую. К другой группе относятся внутренние процессы, направленные на сохранение целостности геосистемы, то есть специфического для нее инварианта. Именно к последним относятся процессы, связанные с биотой – наиболее мобильным и быстро реагирующим на изменения внешней среды компонентом геосистем; такие изменения И.И. Шмальгаузен [15] называл «стабилизирующей динамикой».

Основой, на которой строится вся пространственная систематика в учении о геосистемах, является единство двух категорий: геомеров и геохор. С одной стороны, изучаются процессы, происходящие в относительно гомогенных областях (*геомерах*), которые с точки зрения функционирования можно считать пространственно однородными, а потому при их моделировании пространственные аспекты не учитываются. С другой стороны, можно сосредоточиться на изучении пространственных взаимодействий между такими однородными областями. Такой подход используется при изучении *геохор* – элементарных гетерогенных ареалов, представляющих собой пространственное сочетание геомеров.

Рассматривая функциональную структурированность геосистемы, В.Б. Сочава [14, с. 34] указывает на ее полицентричность и отмечает неправомочность «...особо подчеркивать значение биоты... и тем самым искусственно стирать грань между геосистемой и экосистемой». Это замечание относится в равной степени и к элементарным геохорам, специфика которых, вне сомнения, определяется физиологически активной биотой и экологическими процессами, связанными с ней. Вместе с тем автор учения о геосистемах, опираясь на положение о функциональном подобии и единстве пространственных связей, считает допустимым при классификации «пространственных объектов отраслевого значения», например при изучении растительного покрова, выделять фитоценомы и фитоценохоры. При этом опять остается без внимания лидирующая роль весьма динамичной биоты в таких образованиях.

Говоря о размерности геосистемного пространства, В.Б. Сочава и далее А.Г. Исаченко [3, 4] выделяют три ключевых уровня: глобальный, региональный и локальный, или топологический. В иерархическом ряду геосистем основной (узловой, по Исаченко [4, с. 15, 120]) единицей служит ландшафт, занимающий ключевое положение на стыке геосистем региональной и локальной размерности.

В структуре ландшафтов универсальное значение имеют две основные ступени: фации и урочища. Фация – предельная категория геосистемной иерархии, характеризующаяся однородными условиями местоположения и местообитания. В результате взаимодействия биоценоза с абиотическими компонентами конкретного местоположения (энтотипия, по Раменскому [16]) формируется элементарный географический комплекс, который Л.Г. Раменский предлагал называть эпифацией, а Л.С. Берг [17] – фацией.

В.Б. Сочава, учитывая заметную роль биотических проявлений на уровне фации, предлагал рассматривать наименьший геосистемный индивид, конкретный выдел земной поверхности, как биогеоценоз. В таком биогеоценозическом понимании, по мнению Сочаве, фация является типологическим понятием,

обозначающим совокупность однородных единичных биогеоценозов. Автор термина «биогеоценоз» В.Н. Сукачев [18] высказывался по поводу такого понимания биогеоценозов с резкой критикой. Вне сомнения, комплексы абиотической среды существенно определяют специфику формирующихся под их действием биоцентричных экосистем, однако полностью не отражают их экологической функциональной сущности. Следует указать, что современной наукой, как пишет А.А. Крауклис [19], ландшафт, по существу являясь экологической реальностью, недостаточно осознается как таковой, что обуславливает слабое изучение пространственно-временной экологической организованности ландшафтов и отсутствие объективно адекватных экологических классификационных систем элементарных природных комплексов, столь требуемых практикой управления природопользованием в современных условиях.

Огромное разнообразие фаций определяет актуальность их систематизации. Разработано множество классификационных подходов: принцип факторально-динамических фациальных рядов для их систематизации в пределах одного ландшафта [20, 21]; универсальные типологические системы фаций [22, 23]; подходы ландшафтно-геохимических классификаций [4, 16, 24–27] и другие. При этом большинством авторов признается, что систематика фаций должна быть подчинена ландшафтам. Крайне важным классификационным признаком фаций является их местоположение в ландшафте (по Раменскому), характеризующее комплекс абиотической среды как арены действия живого вещества в них.

Классификации урочищ и подурочищ менее разработаны, в то время как именно этот уровень представляет наибольший интерес в связи с практическими задачами управления землепользованием. По определению А.Г. Исаченко [4, с. 147], «урочище – это сопряженная система фаций, объединяемая общей направленностью физико-географических процессов и приуроченная к одной мезоформе рельефа на однородном субстрате». Классификации урочищ разрабатываются на конкретном региональном материале в процессе составления крупно- и среднемасштабных карт. Как правило, в этих классификациях за исходное начало принимается систематика форм мезорельефа с учетом их генезиса, морфологического типа и положения в системе местного стока [28–31].

Биогеоценотический подход, акцентирующий внимание на функциональной, биогеохимически обусловленной структурированности биосферы, в отличие от геосистемного подхода при анализе горизонтальной неоднородности биосферы предполагает выделение в качестве элементарной ее структурной единицы *биогеоценоза*.

Развивая идеи В.Н. Сукачева [18, 32–35], Н.В. Тимофеев-Ресовский [36] дает биогеоценозу следующее достаточно строгое определение: «биогеоценоз представляет собой участок биогеоценотической оболочки Земли (территории или акватории), через который не проходит ни одна установившаяся существенная биоценотическая, микроклиматическая, гидрологическая (раздельно учитывая границы векторов поверхностного и грунтового стоков), почвенная, геоморфологическая и геохимическая границы. Такие биогеоценозы надлежит считать достаточно теоретически обоснованными элементарными биохорологическими единицами».

Принципиальное сходство биогеоценоза [37] и экосистемы [13] – биоцентричность функциональной структуры. Специфика биогеоценоза и экосистемы независимо от масштаба занятого ими физического пространства определяется составом биоты и характером ее взаимодействия со средой обитания, направленностью и интенсивностью вещественно-энергетического потока как внутри, так и за их пределы, на границе со смежными биогеоценозами.

Биогеоценотический подход изучения пространственно-временной организованности природных комплексов, позволяя выявлять коренные, сущностные их свойства, определяемые функционированием живого вещества, вместе с тем не имеет четких методических приемов выделения, определения границ и тем более отображения биогеоценозов и их комплексов на карте. Это обстоятельство обусловлено объективными трудностями выделения подобных биохорологических единиц по критериям вещественно-энергетического потока, проявляющего себя континуально как в пространстве, так и во времени. Их формализация – задача прежде всего методологическая, требующая своих подходов и разработки понятийного аппарата.

По существу не избегает этой объективной трудности и геосистемный подход. Выделяя и нанося на карту геосистемы различной размерности, исследователь осуществляет это достаточно формально, по своему разумению, объединяя в комплексы континуально проявляющиеся в реальности компоненты ландшафта. Условность определения границ не позволяет однозначно указать, где кончается один территориальный комплекс и начинается другой, как обнаружить наиболее типичные их части.

Понимание континуальной сущности ландшафтного покрова привело некоторых исследователей к выводу о том, что окружающая среда – не лоскутное одеяло, а пестро раскрашенное полотно, которое каждый может разрезать по своему [38, 39], что ландшафт – мысленная конструкция, выделенная из континуума геосферы [40, 41]. Такая постановка вопроса, вне сомнения, – констатация реально существующего явления. Вместе с тем практика землепользования, задачи контроля и прогноза состояния окружающей среды требуют упорядочить многообразие сложно организованных ландшафтно-экологических комплексов флоры и растительности, провести их классификацию и построить пространственные модели, в том числе и картографические.

В этой связи интересным представляется подход экологического районирования территорий (ecological regionalisation), проводимый в США с применением ГИС-технологий. Под экологическим районированием понимается форма пространственной классификации, в процессе которой определяются границы относительно однородных участков определенного масштаба или уровня детальности. Границы полученных в результате классификации экологических регионов (экорегіонов), определяемые на основании анализа структуры экосистем, показывают, где происходит существенное изменение ландшафтных характеристик. Эти изменения могут быть плавными или резкими и, соответственно, при районировании и выделении дискретных единиц из континуума границы выделов будут приблизительными. *Экорегіоны* – это модели, соответствующие реальности, а их границы представляют промежуточные участки различной ширины [42]. Схемы экологического районирования разрабатывались в США и

Канаде для изучения наземных экосистем и их интеграции с водными экосистемами [43–48]. В этих работах делается попытка объединить или соотнести экологическое районирование и классификации водотоков, широко применяемые в практике этих стран [49–52]. Примерами использования понятия «экологический регион» в России является Проект МСОП № 75125 «Оценка необходимости создания сети охраняемых природных территорий для поддержания биологического разнообразия в лесах Европейской части России» [53] и проект Российского представительства WWF «Концепция системы охраняемых природных территорий России» [54].

При рассмотрении пространственной неоднородности и классификации территориальных комплексов В.Б. Сочава [14, с. 165–169] также использует понятие «регион», подразумевая под региональной геосистемой земное пространство в интервале размерности, превышающей величину геосистем топологического порядка и не достигающей величины и значения планетарных полигонов. Говоря о перспективности регионального подхода, В.Б. Сочава указывает на наиболее важные теоретические вопросы: о структуре региона, о его ядре и полосе экотона, о региональных рубежах и степени их дискретности. Из современных исследователей Б.А. Юрцев [55] также отмечает предпочтительность «экологизированных типов биогеографического районирования». Кроме того, региональный подход применяется биогеографами при изучении пространственных единиц ранга биомов [56, с. 31].

2. Эколого-хорологическая организованность фиторазнообразия

Рассмотрение экологических процессов и взаимодействий в природно-территориальных комплексах без учета биологического объекта, по отношению к которому эти процессы оцениваются, теряет смысл. В качестве такого объекта могут быть рассмотрены как отдельные организмы, популяции, так и сообщества различной степени сложности, проявляющиеся в морфологических элементах ландшафта различного уровня (в традиционном понимании ландшафтоведов). Как образно указывают Т. Аллен и Т. Хекстра [57], каждый вид «читает» ландшафт по-своему и проявляет себя в соответствующем специфическом масштабе. В то же время виды входят в состав тех или иных сообществ, которые как экологические цельности в совокупности с абиотической средой проявляют себя в ландшафте по сравнению с особями этих видов в ином масштабе.

Рассматривая пространственно-функциональную организацию ландшафтно-экологических единиц топологического уровня и роль отдельных компонентов, необходимо выделение иерархических уровней организованности как минимум в трех аспектах: 1) масштаба ландшафтных единиц; 2) внутрисистемных функциональных связей; 3) хорологических общностей рассматриваемого компонента. Используя графический прием отражения соответствия ландшафтных масштабов и функциональных взаимодействий, рассмотрим иерархию ландшафтно-экологической организованности фиторазнообразия на схеме (рис. 1), отражающей взаимоотношения как видовых (флористических), так и ценологических комплексов растительного покрова.

В качестве основных пространственных единиц на рисунке показаны микросайт (или элементарная геохора), фация, урочище, ландшафт. Во внутрисистемных ландшафтных связях, характеризующих экологические процессы, протекающие в той или иной геохоре упомянутых выше уровней, участвует следующий иерархический ряд биологических систем: особь (**ОС**), рассмотрение которой возможно как на уровне рамета (отдельный модуль или некоторая их совокупность), так и генета (генетический индивидуум или вся совокупность модулей, образовавшихся из одной зиготы [58, с. 183]; ценопопуляция (**Цен.П**) – совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза [59–63]; популяция (**Попул.**) [64; 65, с. 209]; сообщество (**С**) как система организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой их обитания [66, с. 70]. Биологические системы и свойственные им биологические процессы связаны с физическими и химическими процессами среды занятого пространства экотопа (**ЭК**), формируя природные образования более высокого уровня организации – экосистемы (**ЭС**), которые необходимо интерпретировать в терминах функции этой системы. По существу речь идет об экологическом проявлении геохор различного уровня и образовании парагенетических биокосных систем.

Вычленив растительный компонент как один из ведущих в определении специфики экологического процесса в отдельных элементах ландшафта и выделяя в составе растительного покрова образующиеся в нем фитохорологические единицы различного масштаба, следует учитывать как территориальную совокупность растительных сообществ, представляющих растительность фитоценозор, так и совокупность видов растений, образующих парциальные флоры [67] или локальные пулы флоры [68, 69] (**ПФ**) различных уровней.

В соответствии с приведенными выше определениями флора и растительность, как элементы растительного покрова, неизбежно соотносятся с определенными территориальными выделами. В.С. Порфирьев [70, 71] предлагает анализировать структуру растительного покрова того или иного региона на основе выделения и изучения ценологических территориальных комплексов (**ЦТК**). Как пространственные единицы растительного покрова ЦТК связаны с ландшафтными категориями. Каждый ЦТК, будучи закономерно связанным с рельефом и почвой, занимает определенный территориальный выдел. ЦТК представляют интерес, в первую очередь, как объекты картографирования в свете понятий, разработанных В.Б. Сочавой [14, 72].

Фиторазнообразие и пространственная структура фитохорий, соответствующих региональным системам макроуровня, зависят прежде всего от таких климатических факторов, как температура и количество выпадающих осадков. Именно они часто определяют границы биогеографических подпровинций, провинций и областей. По литогенной составляющей геосистем, еще более консервативной, чем климатические факторы, выделяются ландшафты, характеризующиеся специфическим комплексом почвообразующих пород, почв и растительности ценологических территориальных комплексов ландшафтов (**ЦТКЛ**) со свойственной им конкретной флорой (**КФ**) [74].

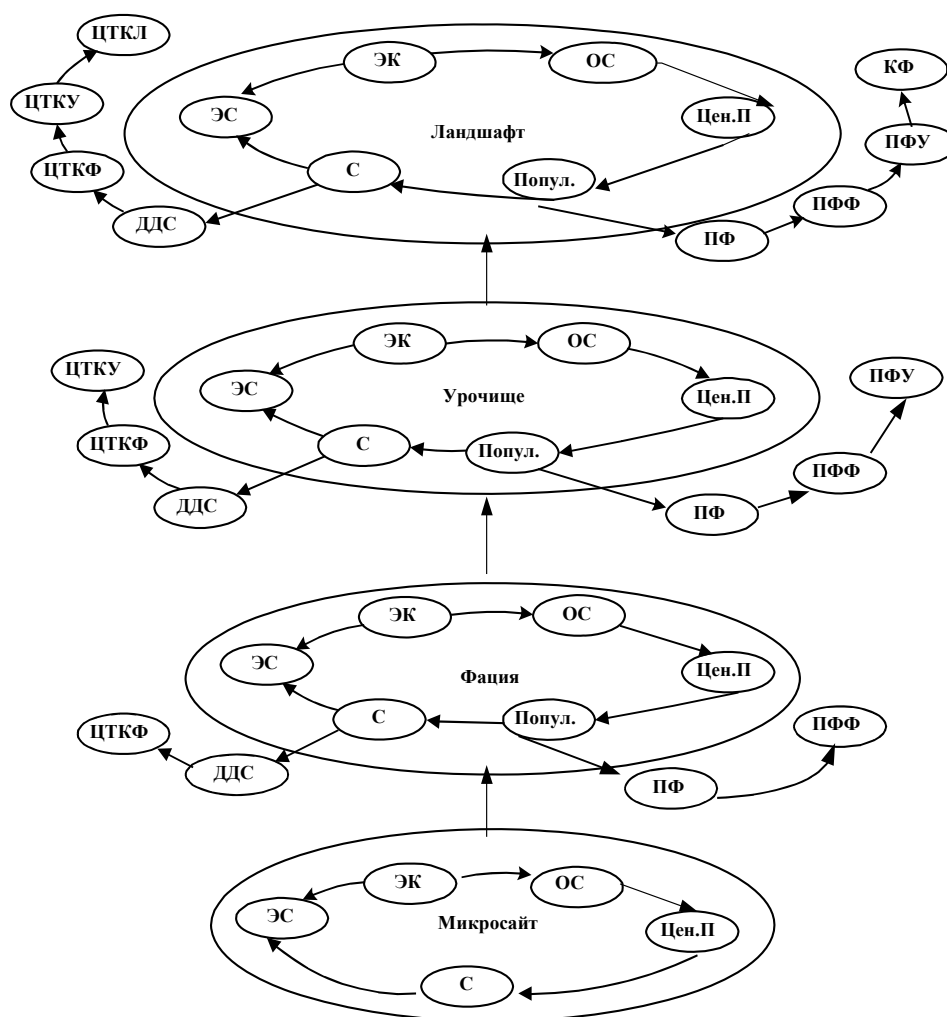


Рис. 1. Иерархическая система флористических и ценогических территориальных комплексов по топологическим уровням (ЭК – экотоп, ОС – особь, Цен.П – ценопопуляция, П – популяция, С – сообщество, ЭС – экосистема, ДДС – дигрессивно-демутационная система, ПФФ, ПФУ, ПФЛ – пул флоры фации, урочища, ландшафта; ЦТКФ, ЦТКУ, ЦТКЛ – ценогический территориальный комплекс фации, урочища, ландшафта)

При экотопологическом анализе единицами пространственной структуры на мезоуровне будут местность, группа урочищ и урочище как элементы ландшафта различной степени сложности, определяемой положением в рельефе, выраженностью и характером экзогенных процессов, гидрологическим режимом. Для каждого элемента ландшафта характерен свой набор фитоценохор, ценогические территориальные комплексы фации (ЦТКФ) и ценогические территориальные комплексы урочища (ЦТКУ).

В ряду фитоценохор топологического уровня от микросайта и элементарной геохоры до ландшафта сложность растительного покрова возрастает от внутриценозной мозаичности до ЦТК соответствующего уровня, а сложность

флористических территориальных комплексов – от ценофлоры отдельного сообщества до пула флоры фации (ПФФ) и пула флоры урочища (ПФУ).

Анализ экотопологических условий, состава и структуры фиторазнообразия на геосистемном микроуровне, соответствующем фации, требует учета не только масштаба пространства, но и времени, так как экологические свойства микроэкотопа в значительной степени зависят от состояния растительного покрова. Последний весьма динамичен во времени в связи с большей или меньшей жизненной активностью видовых популяций растений и животных, его населяющих, и в связи с воздействием на него антропогенных факторов различной направленности. С учетом этих обстоятельств в границах фации и характерного для нее экотопа целесообразно фиксировать не только реально наблюдаемый в конкретный момент времени фитоценоз и соответствующий ему видовой состав (ПФ микроэкотопа [67]), но и весь возможный дигрессивно-демутационный комплекс или систему фитоценозов (ДДС), возникающих в данном экотопе в течение обозримого времени. Подобные комплексы С.М. Разумовский [75] называл сукцессионными системами, выделяя в качестве их центрального организатора совокупность климаксов.

В соответствии с концепцией континуума как в пределах ЦТК, так и между ними в условиях гетерогенной абиотической среды отмечается стохастическое распределение видов по локальным градиентам среды согласно их экологическим потребностям. В связи с этим относительная детерминированность упаковки видов в сообществе и условность их равновесного состояния в масштабе дигрессивно-демутационных сукцессий убеждает в возможности и целесообразности анализа состояния природно-территориальных комплексов по составу флоры соответствующих им ЦТК.

Таким образом, в ряду биологических систем «организм – популяция – сообщество» в соответствии с выбранным объектом (определяемым интересом исследователя или природопользователя) масштаб выделенных пространственных, биохорологических и соответствующих им эколого-хорологических единиц будет различным. Таким образом, в экологическом понимании ландшафт представляет не единую мозаику составляющих его элементов, а набор мозаик местообитаний организмов, популяций, сообществ, флор и фаун, каждой из которых соответствует свой рисунок. Как указывает Л.Б. Заугольнова [76], в соответствии с «концепцией иерархического континуума» [77] растительность следует рассматривать как совокупность мозаик разного пространственного масштаба.

3. Моделирование структуры экотопологического и регионального биоразнообразия

Пространственные модели биоразнообразия базируются на гипотезе о влиянии факторов среды на распределение видов и их сообществ. Основу моделей составляет количественное описание связей между видами и сообществами с факторами среды. Для объяснения географического распределения видов, формирования пространственной мозаики растительного покрова на Земле широко использовались ранее и используются сейчас исследования климатических характеристик, топографических параметров и других факторов среды

[78–91]. Дж. Ройл и др. [92] описали методы, позволяющие через параметры пространственного распределения учитывать также неизвестные экологические процессы.

Шаги построения моделей природных систем от вербального описания концептуальной модели до программной реализации прогноза, включая создание математической модели, ее калибровку и оценку адекватности, соответствуют в целом схеме построения любой компьютерной модели в рамках системного подхода. Концептуальная модель изучения пространственной структуры биоразнообразия может быть ориентирована на различные методические подходы, определяющие как математический метод моделирования, так и результат прогноза.

3.1. Равновесные и неравновесные модели. Модели статического пространственного распределения предполагают сохранение равновесия или, по крайней мере, псевдоравновесия между окружающей средой и наблюдаемой мозаикой видов [93]. Но в ситуации сильного антропогенного влияния или в состоянии сукцессионной динамики сообщества и виды с трудом поддаются такому моделированию [94–97], хотя иногда и эти факторы удается включить в модель [98]. Статические модели пространственного распределения в принципе неадекватны неравновесным ситуациям, поскольку в них не делается различий между переходным и равновесным откликом видов на стохастически и динамически изменяющуюся окружающую среду. Применение статического моделирования возможно лишь на верхних уровнях иерархии масштабов хорологи биоразнообразия, поскольку только их состояние можно считать более или менее равновесным.

Требованиям моделирования единиц экотопологического и регионального уровня иерархии лучше отвечает неравновесная концепция, поскольку она включает равновесие лишь как возможное состояние системы [99]. Модель, основанная на неравновесной концепции, должна быть, во-первых, динамической и, во-вторых, стохастической для того, чтобы учесть как изменения во времени, так и случайную локальную изменчивость. Поэтому альтернативой статическому равновесному моделированию является динамическое моделирование, основанное на симуляции [93, 100]. Однако в силу того, что динамические модели требуют глубоких знаний о моделируемых видах и об их отклике на условия среды, большинство из них разработано только для хорошо изученных видов и местообитаний. Кроме того, лишь немногие динамические модели позволяют строить пространственно точный прогноз [101–104].

3.2. Индивидуалистский и холистический подходы. Важным моментом на этапе создания концептуальной модели является отнесение модели к индивидуалистской или холистической. Согласно И.К. Прентиса и др. [105], первые имеют дело с отдельными видами, а вторые – с сообществами.

При индивидуалистском подходе в предположении, что различные виды реагируют на окружающую среду индивидуально, центральным моментом моделирования становится выяснение реализованной ниши вида, и поэтому основное внимание уделяется абстрактному пространству экологических гради-

ентов [106]. В то же время виды могут реагировать и на различные биологические воздействия, не связанные с абиотическими факторами (распределение семян, конкуренция и т. д.), а такие влияния не поддаются точному описанию при моделировании пространственных процессов – межвидовые отношения тяжело прогнозировать и предсказывать на уровне ландшафта.

Приводя аргументы в пользу холистического подхода, Дж. Франклин [107] отмечает, что сообщества, более обобщенно характеризующие природно-территориальные комплексы, легче поддаются картографированию, чем отдельные виды. При холистическом подходе моделируемые единицы могут быть выделены различными способами, например, на основе некоторой общепринятой классификации сообществ либо по фактическим данным с использованием математических методов классификации типа TWINSpan [108] или COSTAIL [109]. Однако и в том и в другом случае они используются в моделях чаще по причине недостатка данных для моделирования пространственного распределения отдельных видов.

Альтернативой моделированию распределения отдельных видов и сообществ может служить, например, использование доминантных видов с последующей оценкой их взаимного распределения для получения прогнозных карт сообществ [110–112], что, в частности, позволяет избавиться от произвольности априорной классификации сообществ.

3.3. Использование предикторов пространственного распределения.

В идеале создание концептуальной модели должно приводить к выбору концептуально значимых переменных модели, то есть предикторов пространственного распределения моделируемого явления, адекватных пространственному масштабу исследования [113–115].

С механистической точки зрения прогнозирование распределения биоты желательно проводить на основе значений экологических факторов, которые считаются причинами или движущими силами распределения и характеристик обилия видов. М.П. Остин [106, 116–118] определил три типа экологических градиентов: *ресурсные, прямые и непрямые*. Ресурсные градиенты относятся к веществу и энергии, потребляемым растениями и животными (питательные вещества, влага, освещенность); прямые градиенты – к факторам окружающей среды, имеющим физиологическую важность, но не потребляемым (температура, pH); непрямые градиентами являются факторы среды, не имеющие прямой физиологической значимости для видов (уклон, экспозиция, высота, тип местообитания, геологическое строение, называемые В.Н. Сукачевым косвенно действующими факторами).

Значения экологических факторов обычно получают в цифровом кодированном виде с различных компьютерных карт, поскольку их фактическое измерение часто затруднено или невозможно. При этом данные о ресурсных и прямых градиентах по различным причинам обычно менее точны (как в пространственном отношении, так и по значению), чем топографические параметры. Данные о рельефе, представленные в виде цифровых моделей (ЦМР), становятся все более точными, даже для территорий с большими перепадами высот. Не удивительно, что созданные для локальных горных территорий прогнозные

модели растительности с достаточно высоким пространственным разрешением основываются частично или полностью на топографических факторах [94, 95, 98, 119–121]. Напротив, региональные и глобальные прогнозные модели целиком основываются на биофизических параметрах, поскольку рельеф теряет свои прогнозные качества при грубом пространственном разрешении моделей [85, 105, 110, 122, 123].

Непрямые градиенты широко используются при создании экотопологических моделей и зачастую позволяют заменить различные ресурсные и прямые градиенты, так как их гораздо легче измерить в полевых условиях и они хорошо коррелируют с наблюдаемой мозаикой видов [95]. Но использование непрямых градиентов в качестве предикторов имеет естественные ограничения: созданная модель будет достоверна только для регионов, схожих по ландшафтными условиям.

Использование прямых и ресурсных градиентов в качестве прогнозирующих переменных (в этом случае прогноз основывается на том, что считается более физиологичным) гарантирует, что модель будет более универсальной и применимой к большим территориям. Более того, прямые и ресурсные градиенты позволяют учитывать динамику растительности в пространственных моделях [124, 125].

3.4. Концепция ниш в моделировании. Различие в понимании фундаментальной и реализованной ниш видов при моделировании чрезвычайно важно, оно позволяет отличить пространственное распределение, предсказанное на основе теоретических физиологических ограничений, от прогнозов, сделанных на основе полевых наблюдений. Концепция экологических ниш Хатчинсона [126] была уточнена некоторыми исследователями в контексте прогнозного моделирования [107, 127–132].

В строго механистических моделях фундаментальная ниша параметризуется, и к ней добавляются правила конкурентного поведения для прогноза реализованного отклика. Например, И.К. Прентис и др. [105] использовали в качестве основы для своей модели теоретические и физиологические ограничения, хотя и добавили простые правила для учета сукцессий и доминирования. Статистические модели базируются в основном на большом объеме экспериментальных полевых данных, таким образом прогнозируя реализованную экологическую нишу. Это ограничивает их применимость в случае изменения ситуации в окружающей среде. Тем не менее Г.П. Малансон и др. [129] продемонстрировали, как поверхность отклика, вычисленная по экспериментальным данным, может быть изменена на основе теоретических и физиологических принципов для описания фундаментального отклика.

3.5. Моделирование местообитаний. Согласно концепции анизотропности среды многие биогеографические исследования рассматривают распределение видов одновременно и в абстрактном пространстве экологических факторов, соответствующем их экологическим нишам, и в реальном географическом пространстве [133]. Модельная оценка и классификация местообитаний как интегрированных предикторов ландшафтных характеристик, истории зем-

лепользования и т. д. позволяют прогнозировать затем и пространственное распределение биоразнообразия [107, 134–136].

Можно выделить два основных подхода к моделированию местообитаний: либо местообитания рассматриваются с «точки зрения» конкретного вида с получением потенциальной (вероятностной) пространственной оценки благоприятных мест расселения; либо местообитания оцениваются независимо от экологических требований конкретного вида, используя их предопределенную типологию. Последний подход менее развит в силу недостатка необходимой количественной информации об окружающей среде и отсутствия стандартных единиц типологии местообитаний – к примеру, для Европы такая классификация была предложена относительно недавно [137].

3.6. Выбор масштаба моделируемых пространственных единиц. На этапе создания концептуальной модели необходимо рассмотреть вопрос об учете пространственной составляющей природных систем и определиться с выбором масштаба моделируемых пространственных, биохорологических и соответствующих им эколого-хорологических единиц. Дробность используемого представления пространства может оказаться фактором, помогающим «настроить» модель, или фактором, мешающим выполнить такую настройку.

Большинство существующих прогнозных моделей пространственной структуры биоразнообразия обычно строится без учета пространственных процессов, обуславливающих биогеографическую мозаику. Это связано с тем, что традиционные методы моделирования, основанные на логистических или иных регрессионных типах описания взаимосвязей [138–140], как правило, не способны обеспечить реалистичное представление пространственного распределения экологических явлений, отчего пространственная компонента в них отсутствует [141].

Ряд исследователей, признавая необходимость включения пространственной информации в модели [142, 143], предлагают методы, использующие параметры, основанные на понятии близости или локального окружения. Такие отношения описываются, например, пространственной автокорреляцией и другими характеристиками пространственной изменчивости, рассматриваемыми в пространственной статистике [144]. Пространственные отношения могут быть учтены в модели добавлением автокорреляционных функций в регрессию [145, 146], поскольку отсутствие учета автокорреляции переменной отклика затрудняет оценку адекватности модели. Еще одним видом моделей, учитывающих пространственные отношения, являются клеточные автоматы [147], основанные на использовании регулярной сетки ячеек (клеток), однако они не имеют статистической строгости и ограничены в способности адекватно отражать все многообразие природных процессов. Другие подходы предлагают более строгие статистические модели, но обычно пространственно ограничены в силу вычислительной сложности [148–152].

Таким образом, применение методов, позволяющих воспроизвести реалистичную пространственную мозаику растительности с учетом ее стохастичности, имеет пока эпизодический характер (включая и отечественную практику [153, 154]). В последнее время появились новые методы (например, геостати-

стические, Байесовские модели, модели на основе случайных полей), и хотя возможность применения некоторых из них является предметом горячих дискуссий, они открывают новые перспективы пространственного анализа и моделирования природных явлений.

4. Вероятностные модели и прогнозы пространственного распределения биоразнообразия

Из числа новых методов моделирования биоразнообразия вероятностные модели, формализующие современные экологические представления и позволяющие количественно соотнести присутствие и сочетание видов с экологическими факторами среды, представляют особенный интерес. Возможность применения вероятностных моделей в анализе фиторазнообразия может быть обоснована с позиций теории пула видов – *species pool* [155, 156], согласно которой реально наблюдаемое в конкретном местообитании флористическое разнообразие может и должно быть дополнено видами, способными существовать в данных экологических условиях и отмечаемыми на смежных территориях. Воспроизводимая совокупность видов представляет локальный пул видов [68, 69], сопоставимый по объему с парциальной флорой (ПФФ или ПФУ). Соответственно, любое конкретное описание (актуальный пул видов) можно рассматривать как выборку из генеральной совокупности всех возможных сочетаний видов локального пула, распределение вероятностей которых определено сочетанием экологических факторов.

Построение вероятностных моделей фиторазнообразия и их применение для прогнозирования его пространственного распределения может быть проведено в рамках следующих положений, составляющих методическую основу рассматриваемых подходов.

1. Предполагается *стационарное состояние* состава флоры изучаемой территории, то есть равновесие между окружающей средой и наблюдаемой мозаикой видов (или, по крайней мере, отсутствие направленного изменения). Это положение позволяет обрабатывать данные о растительном покрове и факторах среды, собранные в разное время, не привлекая методы обработки временных рядов. Вероятностные оценки присутствия видов как возможность реализации локального пула при определенном сочетании параметров среды позволяют применить подходы статического моделирования для регионального и даже экотопологического масштаба хронологии биоразнообразия.

2. Предполагается справедливость *индивидуалистической гипотезы* распределения видов в абстрактном пространстве факторов среды. В условиях гетерогенности среды отмечается стохастическое распределение видов по локальным градиентам факторов согласно их экологическим потребностям, поэтому равновесное состояние предполагается не детерминированным, а стохастическим, то есть оно имеет пространственно распределенную случайную составляющую. Данное положение позволяет проводить анализ и моделирование распределения отдельных видов независимо друг от друга для описания пространственного распределения всего фиторазнообразия и применять методы геостатистики.

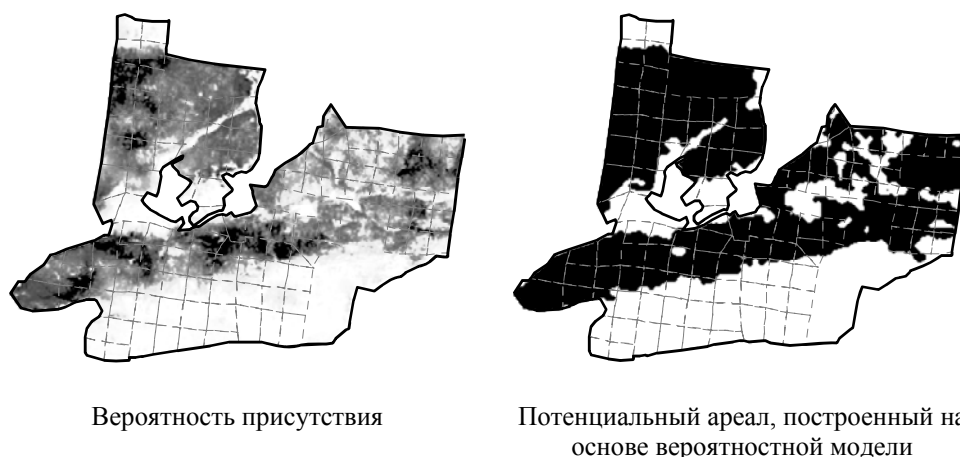


Рис. 2. Построение потенциального ареала черники (*Vaccinium myrtillus* L.) в пределах Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника [157]

3. С учетом предпочтительности проведения исследований на региональном и топологическом уровне в качестве *предикторов* пространственного распределения фиторазнообразия возможно использование как прямых градиентов (например, данных о климатических параметрах по материалам дистанционного зондирования Земли), так и не прямых градиентов как индикаторов ресурсных градиентов (в первую очередь, характеристик рельефа, для получения которых оптимально использование ЦМР локального и регионального разрешения).

Значения факторов среды для каждого местообитания, где проведено описание, могут быть оценены также на основе списка присутствующих видов путем косвенных расчетов, основанных на методе экологических шкал. В таком случае в качестве *предикторов* присутствия одних видов, можно использовать набор других видов. Разработка вероятностных моделей флористического состава дает возможность устанавливать на их основе статистические связи между видами, обусловленные экологическими факторами среды в конкретной точке пространства, и позволяет оценивать локальный пул видов по отдельным флористическим описаниям.

4. Объем выборки статистических данных о распределении видов должен быть достаточным для разработки региональных экологических шкал, позволяющих строить представления о *реализованной нише* каждого вида и *фундаментальной нише* в границах рассматриваемого территориального выдела.

5. За счет использования вероятностных списков видов (своего рода «статистических суррогатов», отражающих состав локального пула видов) появляется возможность аппроксимировать континуальное распределение биоразнообразия и провести моделирование *потенциальных местообитаний* как отдельных видов (рис. 2), так и их совокупностей на разных уровнях территориальной иерархии (ЦТКФ, и др.) [157–160]. Вероятностные модели могут быть использованы в рамках традиционного моделирования пространственной структуры биоразнообразия на основе известных факторов среды (например, с

помощью регрессии или метода экологических оболочек, аппроксимирующего экологическую нишу). Это позволяет более точно выделить ареалы потенциального распространения объекта биоразнообразия, причем вероятностный характер полученных ареалов отражает континуальность его распределения.

6. Использование вероятностного подхода при анализе и моделировании *пространственной иерархии фитохорологических единиц*, включающей локальные (ПФФ, ПФУ, ПФЛ) и региональный пул видов, позволяет моделировать структуру растительности ландшафтно-экологических единиц определенного пространственного разрешения (ЦТКФ, ЦТКУ, ЦТКЛ), выделяемых по распространению видов-предикторов.

Заключение

Анализ пространственно-временной динамики экологических процессов и оценка экологического состояния геосистем в целом могут быть выполнены в масштабе, строго соответствующем объекту того или иного уровня биологической организованности. Подходы пространственно-экологического анализа и моделирования биоразнообразия должны быть комплексными, позволяющими описывать его на конкретной территории с использованием формальных ландшафтно-экологических единиц заданной детальности и с возможностью описания и моделирования специфичной для территории их стохастической пространственной мозаики в различных масштабах.

Применение методов пространственно-экологического анализа и прогнозного моделирования объектов фиторазнообразия предполагает компромиссный выбор между детальностью их описания и возможностью реализации соответствующих процедур. При описании должны использоваться некоторые пространственные переменные или их совокупность, то есть средства, позволяющие численно представить пространственное распределение и структуру фиторазнообразия. Эти пространственные переменные должны обладать рядом существенных свойств:

- правильно отражать континуальную природу пространственного распределения ландшафтно-экологических и биохорологических единиц;
- содержать достаточно информации для воспроизведения состава и структуры фиторазнообразия в каждой точке пространства;
- быть достаточно генерализованными, чтобы отражать общие закономерности пространственного распределения растительного покрова, предоставляя в то же время возможность детального моделирования стохастической составляющей пространственной мозаики.

Традиционные методы моделирования пространственного распределения фиторазнообразия являются детерминированными и позволяют воспроизводить только усредненное распределение. Очевидно, что при этом теряется специфическая стохастическая структура растительного покрова, проявляющаяся на низовых уровнях ландшафтно-экологической иерархии и связанная со случайными причинами, которые приводят к появлению характерной пространственной мозаики.

Наиболее подходящим вариантом описания является использование в качестве таких переменных характеристик вероятностного распределения видов

при обеспечении высокой пространственной точности. К примеру, учет континуальности растительного покрова достигается здесь переходом от анализа и моделирования дискретного признака присутствия/отсутствия вида к моделированию непрерывной вероятности его присутствия, что обуславливает использование вместо традиционных флористических списков новых суррогатных объектов – вероятностных списков, отражающих пул видов соответствующей иерархии и являющихся математическим выражением концепции континуума.

Полученные континуальные вероятностные модели совместно с известными закономерностями пространственной организации мозаики видов и других объектов биоразнообразия могут далее использоваться в моделях на основе случайных полей, позволяющих получать дискретные реализации такой мозаики, согласованные с реальностью. Хотя прогноз точного пространственного положения различных элементов мозаики при этом невозможен, совокупность таких реализаций служит основой для определения характеристик биоразнообразия (например, вариабельности или рисков необратимых изменений) на более общих уровнях пространственной иерархии, чем уровень, использованный при построении модели.

Summary

T.V. Rogova, A.A. Saveliev, G.A. Shaykhtudinova. Methodological Tenets of Spatial Ecological Analysis and Biodiversity Modeling.

The review is dedicated to methodological approaches in flora and vegetation spatial ecological analysis on local and regional levels. A system of landscape ecological units reflecting floristic and coenosis complexes of vegetation cover is determined at given scale. The methodical principles of probabilistic models used for description of species stochastic spatial mosaics specificity and prognosis of phytodiversity spatial distribution are discussed.

Key words: phytodiversity, coenosis territorial complexes, spatial analysis, vegetation spatial modeling.

Литература

1. *Вернадский В.И.* Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе – М.: Наука, 1975. – 173 с.
2. *Сочава В.Б.* Определение некоторых понятий и терминов физической географии // Докл. Ин-та геог. Сибири и Дальнего Востока. – 1963. – Вып. 3. – С. 50-59.
3. *Исаченко А.Г.* Оптимизация природной среды. – М.: Мысль, 1980. – 263 с.
4. *Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. – М.: Высш. шк., 1991. – 364 с.
5. *Bertalanffy L. von.* General System Theory, Foundations, Development and Applications. – New York: George Braziller, 1968. – 289 p.
6. *Troll C.* Luftbildplan und ökologische Bodenforschung // Z. Ges. Erdkunde zu Berlin. – 1939. – Н. 7–8. – S. 241–298.
7. *Christian C.S.* The concept of land units and land systems // Proc. of Ninth Pacific Science Congress. – 1958. – V. 20. – P. 74–81.
8. *Zonneveld I.S.* Textbook of photo-interpretation. V. 7. – ITC, Enschede, the Netherlands, 1972. – 106 p.

9. Демек Я. Теория систем и изучение ландшафта. – М.: Прогресс, 1977. – 221 с.
10. Stan Rowe J. Land classification and ecosystem classification // Environmental Monitoring and Assessment. – 1996. – V. 39. – P. 11–20.
11. Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии // Избранные труды. Т. 3. – Л.: Наука, 1975. – 544 с.
12. Forbes A.B. The lake as a microcosm // Bull. Pioria Sci. Ass. – 1887. – P. 77–87.
13. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology – 1935. – V. 16, No 4. – P. 284–307.
14. Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. – Новосибирск: Наука, 1978. – 318 с.
15. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. (Кибернетика в монографиях). – Новосибирск, 1968. – 223 с.
16. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
17. Берг Л.С. Значение трудов В.И. Вернадского для географии // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. – 1945. – Т. 77, Вып. 1–2. – С. 22–37.
18. Сукачев В.Н. Соотношения понятий биогеоценоз, экосистема и фация // Почвоведение. – 1960. – № 6. – С. 1–10.
19. Krauklis A. The landscape as an ecological, economic and humanistic reality // Present and historical nature-culture interactions in landscapes (experiences for the 3rd millennium). – 1998. – P. 98.
20. Крауклис А.А. Факториально-динамические ряды таежных геосистем и принцип их построения // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. – 1969. – Вып. 22. – С. 15–26.
21. Сочава В.Б., Крауклис А.А., Снытко В.А. К унификации понятий и терминов, используемых при комплексных исследованиях ландшафтов // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. – 1974. – Вып. 42. – С. 3–9.
22. Прокаев В.И. Типы фаций – единицы детального ландшафтного картографирования // Изв. ВГО. – 1983. – Т. 115, Вып. 6. – С. 432–441.
23. Михеев В.С., Ряшин В.А. Принципы и методика составления карты ландшафтов Забайкалья // Проблемы тематического картографирования. – Иркутск, 1970. – С. 81–90.
24. Высоцкий Г.Н. О фито-топологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. – 1909. – Т. 11, № 2. – С. 97–124.
25. Польшов Б.Б. Учение о ландшафтах // Избранные труды. – М., 1956. – 498 с.
26. Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. – М., 1964. – 230 с.
27. Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. – М., 1988. – 328 с.
28. Цесельчук Ю.Н. Кондиционность ландшафтной съемки в свете основных теоретических положений ландшафтоведения // Ландшафтоведение. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 14–18.
29. Алибеков А.А., Геренчук К.И. О морфологической структуре горных ландшафтов // Ландшафтный сборник. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. – С. 9–27.
30. Видина А.А. Типологическая классификация морфологических частей ландшафтов на равнинах (по материалам Среднерусской экспедиции географического факультета МГУ) // Ландшафтный сборник. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. – С. 50–101.

31. *Геренчук К.И.* О принципах классификации морфологических единиц ландшафтов // Докл. и сообщ. Львовского отд. геогр. о-ва УССР за 1965 г. – Львов, 1967. – С. 10–15.
32. *Сукачев В.Н.* Основы теории биогеоценологии // Юбилейный сборник АН СССР. – М., 1947. – Ч. 2. – С. 48–70.
33. *Сукачев В.Н.* О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз // Вопр. географии. – М., 1949. – Вып. 16. – С. 48–70.
34. *Сукачев В.Н.* Основные понятия биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М., 1964. – С. 5–49.
35. *Сукачев В.Н.* Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1966. – С. 12–50.
36. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.* Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. – 1966. – Т. 71(1). – С. 123–132.
37. *Сукачев В.Н.* Идея развития в фитоценологии // Сов. бот. – 1942. – № 1–3. – С. 5–17.
38. *Арманд Д.Л.* Наука о ландшафте. – М.: Наука, 1975. – 288 с.
39. *Арманд А.Д.* Ландшафт как конструкция // Изв. ВГО. – 1988. – Т. 120, Вып. 2. – С. 120–125.
40. *Нееф Э.* Теоретические основы ландшафтоведения. – М.: Прогресс, 1974. – 219 с.
41. *Харвей Д.* Научное объяснение в географии. – М.: Прогресс, 1974. – 503 с.
42. *Bryce S.A., Clarke S.E.* Landscape-Level Ecological regions: linking State-Level Ecoregion Frameworks with Stream Habitat Classifications // J. Environ. Manage. – 1996. – V. 20, No 3. – P. 297–311.
43. *Уиттлиси Д.* Региональная концепция и региональный метод // Американская география. Современное состояние и перспективы. – М.: Иностран. лит., 1958. – С. 39–79.
44. *Krajina V.J.* Biogeoclimatic zones and classification of British Columbia // Ecology of Western North America. – 1965. – V. 1. – P. 1–17.
45. *Lotspeich F.B., Platts W.S.* An integrated land-aquatic classification system // North American Journal of Fisheries Management. – 1982. – No 2. – P. 138–149.
46. *Bailey R.G.* Delineation of ecosystem regions // J. Environ. Manage. – 1983. – V. 7, No 4. – P. 365–373.
47. *Wiken E.* Terrestrial ecozones of Canada // Ecological land classification series, No 19. Land Directorate, Environment Canada. – Ottawa, Ontario, Canada, 1986. – 26 p.
48. *Omerik J.M.* Ecoregions of the conterminous United States // Annals of the Association of American Geographers. – 1987. – V. 77, No 1. – P. 118–125.
49. *Platts W.S.* Geomorphic and aquatic conditions influencing Salmonids and stream classification with application to ecosystem classification. – US Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Boise, Idaho, 1974. – 199 p.
50. *Brussok P.B., Brown A.V., Dixon J.C.* Channel form and stream ecosystem models // Wat. Res. Bull. – 1985. – V. 21, No 5. – P. 859–866.
51. *Frissell C.A., Liss M.J., Warren C.E., Hurley M.D.* A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context // J. Environ. Manage. – 1986. – V. 10, No 2. – P. 199–214.
52. *Gregory S.V., Swanson F.J., McKee W.A., Cummins K.W.* An ecosystem perspective of riparian zones // Biosci. – 1991. – V. 41, No 8. – P. 540–551.

53. Проект создания экологической сети на Европейской территории России: лесной аспект // Проект МСОП № 75125 «Оценка необходимости создания сети охраняемых природных территорий для поддержания биологического разнообразия в лесах Европейской части России». – М., 1996. – 111 с.
54. Концепция системы охраняемых природных территорий России. Проект. – М., Всемирный Фонд дикой природы, 1999. – 30 с.
55. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб.: БИН РАН, 1992. – С. 7–21.
56. Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биогеография мира. – М.: Высш. шк., 1985. – 272 с.
57. Allen T.F.H., Hoekstra T.W. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology // J. Veg. Sci. – 1990. – V. 1, No 1. – P. 5–12.
58. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. Т. 1. – М.: Мир, 1989. – 664 с.
59. Петровский В.В. Синузиды как формы совместного существования растений // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 11. – С. 1615–1626.
60. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – С. 63–131.
61. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–9.
62. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
63. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
64. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
65. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 744 с.
66. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
67. Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 3. – С. 305–313.
68. Van der Maarel E. Biodiversity: from Babel to biosphere management. – Uppsala: Opu-lus Press, 1997. – 60 p.
69. Ewald J. A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices // J. Veg. Sci. – 2002. – V. 13, No 2. – P. 191–198.
70. Порфирьев В.С. Темнохвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л.: БИН АН СССР, 1970. – 73 с.
71. Порфирьев В.С. Ландшафтно-ценотические комплексы // Бот. журн. – 1984. – № 11. – С. 61–68.
72. Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. – М.-Л.: Наука, 1972. – С. 3–18.
73. Соколов С.Я. Успехи советской ботаники // Сов. бот. – 1938. – № 1. – С. 20–46.
74. Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
75. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 230 с.

76. Заугольнова Л.Б. Малый речной бассейн как ландшафтная единица для мониторинга биоразнообразия растительных сообществ // Мониторинг биоразнообразия. – М., 1997. – С. 133–138.
77. Collins S.L., Glenn S.N., Roberts D.W. The hierarchical continuum concept // J. Veg. Sci. – 1993. – V. 4, No 2. – P. 149–156.
78. Bonpland A., von Humboldt A. Essai sur la geographie des plantes. – Paris, 1807. – 155 p.
79. de Candolle A. Geographie botanique raisonnee. Т. 1–2. – Paris, 1855.
80. Salisbury E.J. The geographical distribution of plants in relation to climatic factors // Geogr. J. – 1926. – No 57. – P. 312–335.
81. Cain S.A. Foundations of Plant Geography. – New York, London: Harpers and Brothers, 1944. – 556 p.
82. Holdridge L.R. Determination of world plant formations from simple climatic data // Science. – 1947. – No 105. – P. 367–368.
83. McArthur R.H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. – New York: Harper and Row, 1972. – 269 p.
84. Good R. The Geography of the Flowering Plants. – London, 1974. – 557 p.
85. Box E.O. Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography. – The Hague: Junk, 1981. – 258 p.
86. Stott P. Historical plant geography. – London: George Allen and Unwin, 1981. – 151 p.
87. Walter H. Vegetation of the Earth, and ecological systems of the geobiosphere. Third edition. – New York: Springer-Verlag, 1985. – 318 p.
88. Williams B., Woodward F. Climate and plant distribution at global and local scales // Vegetatio. – 1987. – No 69. – P. 189–197.
89. Ellenberg H. Vegetation Ecology of Central Europe. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1988. – 731 p.
90. Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. – 1956. – Т. 110, № 1. – С. 129–132.
91. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. – М.-Л.: Наука, 1965. – 253 с.
92. Royle J., Link W., Sauer J. Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy. – California, USA: Island Press, Covello, 2001. – 840 p.
93. Lischke H., Bugmann H., Guisan A., Fischlin A. Vegetation responses to climate change in the Alps-Modeling studies // A View from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change / Ed. P. Cebon, U. Dahinden, H. Davies, D. Imboden, C. Jaeger. – Boston: MIT Press, 1998. – P. 309–350.
94. Brzeziecki B., Kienast F., Wildi O. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland // J. Veg. Sci. – 1993. – V. 4, No 4. – P. 499–508.
95. Guisan A., Weiss S.B., Weiss A.D. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution // Plant Ecol. – 1999. – V. 143, No 1. – P. 107–122.
96. Lees B.G., Ritman K. Decision-tree and rule-induction approach to integration of remotely sensed and GIS data in mapping vegetation in disturbed or hilly environment // J. Environ. Manage. – 1991. – No 15. – P. 823–831.
97. Kienast F., Zimmermann N.E. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach // J. Veg. Sci. – 1999. – V. 10, No 4. – P. 469–482.
98. Fischer H.S. Simulating the distribution of plant communities in an alpine landscape // Coenoses. – 1990. – No 5. – P. 37–43.

99. *Clark J.S.* Disturbance and tree life history on the shifting mosaic landscape // *J. Ecol.* – 1991. – V. 72. – P. 1102–1118.
100. *Korzukhin M.D., Ter-Mikaelian M.T., Wagner R.G.* Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? // *Can. J. For. Res.* – 1996. – V. 26. – P. 879–887.
101. *Urban D.L., Bonan G.B., Smith T.M., Shugart H.H.* Spatial applications of gap models // *For. Ecol. Manage.* – 1991. – V. 42. – P. 95–110.
102. *Moore A.D., Noble I.R.* Automatic model simplification: The generation of replacement sequences and their use in vegetation modelling // *Ecol. Model.* – 1993. – V. 70, No 1–2. – P. 137–157.
103. *He H.S., Boeder J., Mladenoff D.J.* An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species // *Ecol. Model.* – 1999. – V. 119, No 1. – P. 1–19.
104. *He H.S., Mladenoff D.J.* The effects of seed dispersal on the simulation of long-term forest landscape change // *Ecosystems.* – 1999. – No 2. – P. 308–319.
105. *Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.P.* A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate // *J. Biogeogr.* – 1992. – No 19. – P. 117–134.
106. *Austin M.P., Smith T.M.* A new model for the continuum concept // *Vegetatio.* – 1989. – V. 83. – P. 35–47.
107. *Franklin J.* Predictive vegetation mapping: geographical modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients // *Prog. Phys. Geogr.* – 1995. – V. 19. – P. 474–499.
108. *Hill M.O.* TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – New York: Cornell University, Ithaca. Section of Ecology and systematics, 1979. – 49 p.
109. *Bruehlheide H.* A new measure of fidelity and its application to defining species groups // *J. Veg. Sci.* – 2000. – No 11. – P. 167–178.
110. *Lenihan J.* Ecological response surfaces for North American boreal tree species and their use in forest classification // *J. Veg. Sci.* – 1993. – V. 4, No 5. – P. 667–680.
111. *Austin M.P.* An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian Eucalypt forests // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1998. – V. 85. – P. 2–17.
112. *Guisan A., Theurillat J.-P.* Equilibrium modeling of alpine plant distribution and climate change: how far can we go // *Phytocoenologia.* – 2000. – V. 30, No 3–4. – P. 353–384.
113. *Wiens J.A.* Spatial scaling in Ecology // *Funct. Ecol.* – 1989. – No 3. – P. 385–397.
114. *Hengeveld R.* Scales of variation: their distinction and ecological importance // *Ann. Zool. Fenn.* – 1987. – No 24. – P. 195–202.
115. *Fitzgerald R.W., Lees B.G.* Spatial context and scale relationships in raster data for thematic mapping in natural systems // *Advances in GIS research*, V. 1 / Ed. T.C. Waugh, R.G. Healey. – Southampton: Taylor & Francis, 1994. – P. 462–475.
116. *Austin M.P.* Searching for a model for use in vegetation analysis // *Vegetatio.* – 1980. – V. 42. – P. 11–21.
117. *Austin M.P.* Continuum concept, ordination methods and niche theory // *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* – 1985. – V. 16, No 1. – P. 39–61.
118. *Austin M.P., Cunningham R.B., Fleming P.M.* New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures // *Vegetatio.* – 1984. – V. 55. – P. 11–27.
119. *Moore D.M., Davey S.M., Lees B.G.* A new method for predicting vegetation distributions using decision tree analysis in a geographic information system // *J. Environ. Manage.* – 1991. – V. 15, No 1. – P. 59–71.

120. *Brown D.* Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables // *J. Veg. Sci.* – 1994. – V. 5, No 5. – P. 641–656.
121. *Guisan A., Kienast F., Theurillat J.-P.* Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment // *J. Veg. Sci.* – 1998. – V. 9, No 1. – P. 65–74.
122. *Huntley B., Berry P.M., Cramer W., McDonald A.P.* Modeling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces // *J. Biogeogr.* – 1995. – V. 22. – P. 967–1001.
123. *Neilson R.P.* A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance // *Ecol. Appl.* – 1995. – No 5. – P. 362–385.
124. *Leemans R., Solomon A.M.* Climatic change and landscape-ecological response: issues and analysis // *Landscape-ecological impact of climatic change. Proc. Europ. Conf.* – Lunteren, The Netherlands, 1990. – P. 293–317.
125. *Halpin P.N.* GIS analysis of the potential impacts of climate change on mountain ecosystems and protected areas // *Mountain Environments and Geographic Information Systems / Ed. M.F. Price, D.I. Heywood.* – London: Taylor and Francis, 1994. – P. 281–301.
126. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks. Cold Spring Harbour symposium on quantitative-biology // *Quant. Biol.* – 1957. – V. 22. – P. 415–427.
127. *Austin M.P., Nicholls A.O., Margules C.R.* Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five Eucalyptus species // *Ecol. Monogr.* – 1990. – V. 60. – P. 161–177.
128. *Westman W.E.* Measuring realized niche spaces: climatic response of chaparral and coastal sage scrub // *Ecology.* – 1991. – V. 72. – P. 1678–1684.
129. *Malanson G.P., Westman W.E., Yan Y.-L.* Realized versus fundamental niche functions in a model of chaparral response to climatic change // *Ecol. Model.* – 1992. – V. 64. – P. 261–277.
130. *de Swart E.O., Koehler K.J., van der Valk A.G., Berendregt A.* Experimental evaluation of realized niche models for predicting response of plant species to a change in environmental conditions // *J. Veg. Sci.* – 1994. – No 5. – P. 541–552.
131. *Rutherford M.C., Callaghan M.O., Hurford J.L., Powrie L.W., Schulze R.E.* Realized niche spaces and functional types: a framework for prediction of compositional change // *J. Biogeogr.* – 1995. – V. 22. – P. 523–531.
132. *Leibold M.A.* The niche concept revisited: mechanistic models and community context // *Ecology.* – 1995. – V. 76, No 5. – P. 1371–1382.
133. *Hill M.O.* Patterns of species distribution in Britain elucidated by canonical correspondence analysis // *J. Biogeogr.* – 1991. – V. 18. – P. 247–255.
134. *VanHorne B., Wiens J.A.* Forest bird habitat suitability models and the development of general habitat models. – Washington: U.S. Fish and Wildlife Service, Fish and Wildlife Research, 1991. – 243 p.
135. *Morrison M.L., Mannan R.W., Marcot B.G.* Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications. – Madison: The University of Wisconsin Press, 1992. – 435 p.
136. *Buckland S.T., Elston A.* Empirical models for the spatial distribution of wildlife // *J. Appl. Ecol.* – 1993. – V. 30. – P. 478–495.
137. *Davies C.E., Moss D.M.* EUNIS Habitat Classification. – Paris, France: Europ. Topic Center on Nature Conservation, French National Natural History Museum, 1999. – 256 p.
138. *Le Duc M., Hill M., Sparks T.* Method for predicting the probability of species occurrence using data from systematic surveys // *Watsonia.* – 1992. – V. 19. – P. 97–105.

139. *Franklin J.* Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables // *J. Veg. Sci.* – 1998. – V. 9, No 5. – P. 733–748.
140. *Frescino T., Edwards Jr., Moisen G.* Modeling spatially explicit forest structural attributes using Generalized Additive Models // *J. Veg. Sci.* – 2001. – V. 12, No 1. – P. 15–26.
141. *Martinez-Millan J., Saura S.* Landscape patterns simulation with a modified random clusters method // *Landscape Ecology.* – 2000. – No 15. – P. 661–678.
142. *Legendre P.* Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? // *Ecology.* – 1993. – V. 74, No 6. – P. 1659–1673.
143. *Smith P.* Autocorrelation in logistic regression modeling of species distributions // *Global Ecology and Biogeography Letters.* – 1994. – No 4. – P. 47–61.
144. *Cressie N.* *Statistics for Spatial Data: Revised Edition.* – New York: John Wiley and Sons, 1993. – 928 p.
145. *Malanson G.P.* Spatial autocorrelation and distributions of plant species on environmental gradients // *Oikos.* – 1985. – No 4. – P. 278–280.
146. *Augustin N.H., Buckland S.T., Muggleston M.A.* An autologistic model for the spatial distribution of wildlife // *J. Appl. Ecol.* – 1996. – V. 33. – P. 339–347.
147. *Wolfram S.* Universality and Complexity in Cellular Automata // *Physica D.* – 1984. – No 10. – P. 1–35.
148. *Besag J.* Nearest-neighbor systems and the auto-logistic model for binary data // *J. Royal Statistics Soc. B.* – 1972. – V. 34. – P. 75–83.
149. *Besag J.* Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems // *J. Royal Stat. Soc. B* – 1974. – V. 36. – P. 192–236.
150. *Hogmader H., Moller J.* Estimating distribution maps from atlas data using methods of statistical image analysis // *Biometrics.* – 1995. – V. 51. – P. 393–404.
151. *Huffer F., Wu H.* Markov Chain Monte Carlo for autologistic regression models with application to the distribution of plant species // *Biometrics.* – 1998. – V. 54. – P. 509–524.
152. *Hoeting J., Bowden D., Leecaster M.* An improved model for spatially correlated binary responses // *J. Agric., Biol., Environ. Stat.* – 2000. – V. 5, No 1. – P. 102–114.
153. *Комаров А.С., Паленова М.М.* Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* – 2001. – Т. 106, № 5. – С. 35–41.
154. *Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V.* EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecol. Model.* – 2003. – V. 170. – P. 373–392.
155. *Abbott I.* Species richness, turnover and equilibrium in insular floras near Perth, Western Australia // *Austr. J. Ecology.* – 1977. – No 1. – P. 275–280.
156. *Abbott I., Black R.* Changes in species composition of floras on islets near Perth, Western Australia // *J. Biogeogr.* – 1980. – No 7. – P. 399–410.
157. *Савельев А.А.* Моделирование пространственной структуры растительного покрова (геоинформационный подход). – Казань: Казан. гос. ун-т, 2004. – 244 с.
158. *Рогова Т.В., Савельев А.А., Мухарамова С.С.* Вероятностная модель формирования флористического состава растительного покрова // *Бот. журн.* – 2005. – Т. 90, №3. – С. 450–460.
159. *Рогова Т.В., Савельев А.А., Прохоров В.Е.* Построение пространственной модели потенциальных местообитаний редких и охраняемых видов регионального разнообразия // *Университетская география. Материалы юбилейной науч. конф., посв. 250-летию МГУ.* – М.: Географ. фак. МГУ, 2005. – С. 209–213.

160. Rogova T.V., Chizhikova N.A., Lyubina O.E., Saveliev A.A., Mukharamova S.S., Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. Spatial modelling of forest community features in the Volzhsko-Kamsky reserve // Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. Analysing ecological data. – Springer-Verlag, 2007. – P. 633–648.

Поступила в редакцию
24.03.08

Рогова Татьяна Владимировна – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: *Tatiana.Rogova@ksu.ru*

Савельев Анатолий Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры моделирования экологических систем Казанского государственного университета.

E-mail: *saa@ksu.ru*

Шайхутдинова Галия Адхатовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Казанского государственного университета.

E-mail: *shga@ksu.ru*