**БИОРАЗНООБРАЗИЕ**

УДК

**Биологическое разнообразие и экосистемы как ресурс экологической стабильности**

*Н.А. Соболев, к.г.н., Институт географии РАН*

Рассмотрено использование показателей биологического разнообразия для оценки способности естественных экологических систем к саморегуляции. Дано определение биоразнообразия как свойства живых систем, вводятся понятия ресурсной и конкурентной регуляции в сообществах биоты, уточняются определения хорологических классов, полноценной биоты, уровня биоразнообразия. Обосновано применение экологического разнообразия уязвимых стенотопных (редких) видов в качестве показателя сохранности природного биоразнообразия, сформулирован критерий полноценности биоты. Приводится карта размещения крупнейших природных массивов в России. Предложено сделать природные территории единым объектом управления и повысить роль биогеографии в территориальном планировании.

*Ключевые слова*: природное биоразнообразие, естественные экологические системы, сообщества биоты, устойчивость, саморегуляция, уязвимые виды, стенотопные виды, редкие виды, характерное пространство, хорологические классы, природный массив, агроландшафт, урбанизированный ландшафт, Природный фонд, территориальная охрана природы, актуальная биогеография.

**Введение**

Конвенция ООН о биологическом разнообразии [1] принятая в 1992 г., вступила в силу в 1995 году. Ныне имеет смысл с учётом полученного за четверть века опыта рассмотреть как те научные позиции, которые легли в её основу, так и те, что сформировались за четверть века её применения.

Упомянутая Конвенция определяет биоразнообразие как «вариабельность живых организмов из всех источников, в том числе наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем». Такое определение позволяет отличить биоразнообразие как *явление* от других форм разнообразия мира. Обсуждая роль биоразнообразия в поддержании устойчивости живых систем, мы рассматриваем биоразнообразие как их *свойство*. Конкретизируя приведённое выше определение для характеристики естественных экологических систем [2] того или иного ранга по показателям биоразнообразия, мы определяем биоразнообразие как *свойство надорганизменных биологических систем состоять из элементов, качественно различных между собой*. Среди прочего такое определение относится к биоразнообразию как свойству биотических компонентов ландшафтов [3] и биокосных систем (почвы, биогеоценозы и др.).

Ю.И. Чернов [4] подчёркивал, что на разнообразии основаны механизмы устойчивости жизни на всех уровнях (множественное обеспечение функций, разделение экологических ниш, взаимозаменяемость и др.), и рассматривал биоразнообразие как «меру качественного состава жизни, то есть как композицию элементов, имеющих не статистическое (например, организмы, клетки), а структурно-типологическое (вид, жизненная форма, тип сообщества или экосистемы) содержание». Поскольку речь идёт о мере, то возникает задача количественной оценки качественных характеристик биоразнообразия. С этих позиций мы даём оценку биоразнообразия как основы устойчивости экосистемы. Актуальность такой оценки в том, что способные к самовосстановлению экосистемы стабилизируют экологический баланс в целом [5, 6], представляя собой ресурс экологической стабильности.

**Описание биоразнообразия для оценки устойчивости экосистемы**

Устойчивость экосистемы состоит в сохранении или плавном изменении своих существенных свойств на фоне эндогенных процессов и внешних воздействий. Она основана на отрицательных обратных (регуляторных) связях. В сообществах биоты уместно выделить два основных типа таких связей: *ресурсная регуляция* – между популяцией вида и потребляемым ею возобновимым ресурсом, и *конкурентная регуляция* – между конкурирующими за общий ресурс популяциями нескольких видов с частично перекрывающимися экологическими нишами. При этом в виде ресурса консументов выступают популяции других видов.

Наша задача в том, чтобы по разным формам проявления биоразнообразия оценить, насколько в каждом случае указанные обратные связи эффективны для поддержания устойчивости экосистемы. Следуя за Р. Уиттекером [7], мы рассматриваем инвентаризационное разнообразие как наличие в системе качественно разных элементов, а дифференцирующее разнообразие – как степень качественных различий между элементами системы.

Для *инвентаризационного разнообразия* важны характеристики, связанные не только с числом вариантов, которым представлены элементы системы (например, число видов в экосистеме), но и со статистической частотой каждого варианта (например, численность вида). Оценивая роль вида в поддержании устойчивости экосистемы, можно по его численности предположить, представлен ли он в экосистеме жизнеспособной популяцией, локальной субпопуляцией, небольшой группой особей, или же это особь, возможно оказавшаяся здесь случайно. Инвентаризационное разнообразие само по себе не учитывает сути качественных различий между элементами, из-за чего такие различия приходится учитывать отдельно. Например, при природоохранной инвентаризации биоты надо отдельно учитывать местные и чужеродные виды, причём возможна и более подробная дифференциация каждой из этих групп.

*Дифференцирующее разнообразие* измеряется путём сравнения характеристик элементов системы. Такие характеристики обычно бывают количественными, в связи с чем качественное своеобразие элементов системы следует учитывать отдельно, как и в случае инвентаризационного разнообразия.

*Структурное разнообразие* [8] состоит в пространственном распределении элементов системы, что определяет возможность их взаимодействия. Например, несмотря на сохранение флоры ландшафта возможна неполнота флористического состава и «диаспорический голод» на уровне отдельных участков растительности из-за их разобщённости.

Б.А. Юрцев [9] ввёл понятие *биохорологического разнообразия*, отражающее пространственно-иерархическое распределение растительности от сообщества и элементарной конкретной флоры до выделов биогеографического районирования.

А.А. Тишков [10] подробно обосновал понятия *характерного пространства* и характерного времени развития процессов и явлений. Для популяций различных видов животных показана приуроченность к структурным составляющим ландшафта разных иерархических уровней – животные фаций, урочищ и т.п. [11]. Размер характерного пространства существования жизнеспособной популяции вида мы рассматриваем в качестве объективной характеристики вида, именуемой *«хорологический класс»* [3, 12]. Как показал В.М. Галушин [13], численность мышеядных хищных птиц на участках обитания популяций мышевидных грызунов колеблется синхронно с численностью грызунов: при снижении численности последних птицы перелетают на участки, где численность грызунов высока. Относясь в данном случае к более высокому хорологическому классу, нежели жертвы, хищники регулируют численность растительноядных животных, избегая существенных колебаний своей численности.

Инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие рассматривают на разных пространственно-иерархических уровнях организации экосистемного покрова, начиная с участка, сравнимого с пробной площадкой (соответственно, точечное альфа- и внутреннее бета-разнообразие), на уровне сообщества (альфа- и бета-разнообразие), на уровне от ландшафта до географического региона (гамма- и дельта-разнообразие), на уровне биома или географического региона (эпсилон- и омега-разнообразие) [7, 14, 15]. При изучении сообществ биоты биогеоценоза [16] и крупнее мы используем следующие хорологические классы, которые характеризуют как виды – по функциональным требованиям к размеру мест обитания жизнеспособных популяций, так и сами места их обитания – по месту в пространственной структуре экосистемного покрова:

1 – минимальная единица горизонтального членения экосистемного покрова -парцелла [17-19], микрогруппировка [20, 21], микроценоз [22] и т.п.;

2 – несколько выделов класса 1, в том числе сочетание нескольких пространственно разделённых стаций вида, в пределах одного биогеоценоза или на границе между биогеоценозами;

3 – биогеоценоз;

4 – несколько выделов класса 3, в том числе сочетание нескольких пространственно разделённых стаций вида;

5 – мозаика стаций на территории размером от физико-географического ландшафта и выше.

Применение различных подходов для оценки биоразнообразия как фактора стабильности сообщества биоты должно показывать, насколько способность сообщества к самовосстановлению обеспечена его качественным и количественным составом. В малонарушенных сообществах экологические ниши в пределах всего пространства экологических условий плотно заполнены эволюционно коадаптированными видами [23-26], благодаря чему в таких сообществах сложились регуляторные отрицательные обратные связи. Поэтому признаком способности сообщества биоты к самовосстановлению может служить высокое разнообразие формирующих его видов природной (т.е. не адвентивной) биоты – нативное [27] или природное [28] биоразнообразие. Для оценки природного биоразнообразия используют видовое богатство аборигенных видов [27], долю аборигенных видов в общем видовом списке [29, 30] или в суммарной биомассе сообщества [31]. Однако недостаток данных затрудняет повсеместное применение этих показателей.

**Уязвимые стенотопные виды как индикатор природного разнообразия**

В качестве признака малой нарушенности сообщества биоты и экологических условий его существования можно использовать присутствие в нём уязвимых к изменениям условий стенотопных видов (так называемые «редкие» виды). Занесение многих из них в книги редких и находящихся под угрозой исчезновения видов (Красные книги) привлекает к таким видам внимание исследователей, что снижает дефицит данных для анализа. Наличие редких видов в различных функциональных блоках сообщества биоты характеризует как высокую сохранность сообщества в целом, так и соответствие условий его обитания тем, к которым оно адаптировано.

Мы рассматриваем экологическое разнообразие редких видов в качестве критерия сохранности природного биоразнообразия [3, 32, 33], который можно сформулировать следующим образом: *биотическое сообщество и условия его существования тем ближе к исходным, чем разнообразнее входящие в сообщество редкие виды по занимаемым ими экологическим нишам, трофическим уровням и характерному пространству обитания жизнеспособных популяций*.

Далее мы приводим более подробное обоснование возможности использовать разнообразие совместно обитающих стенотопных видов в качестве критерия для выявления территорий с малонарушенными условиями среды обитания.

Рассмотрим группу видов, популяции которых имеют общее местонахождение. Тогда среда обитания любого (*i*) из данных видов может быть охарактеризована одними и теми же параметрами общим числом *k*. Разумеется, значимость каждого параметра будет различной для разных видов. Пригодность среды обитания для каждого из видов определяется видоспецифичной функцией (бонитет):

*yi = fi (x*1*,… xk),* (1)

где *x*1*,… xk* – значения параметров среды обитания.

Она учитывает форму и силу влияния значений каждого параметра среды обитания на её пригодность для обитания популяции i-го вида.

Параметры *x*1*,… xk* могут быть весьма разнообразны: одни из них могут характеризовать абсолютные (актуальные разовые и обобщённые) значения абиотических и биотических параметров среды обитания, другие – экстремальные значения этих факторов, третьи – их разноуровневое временное (суточное, сезонное, многолетнее) или пространственное варьирование и т.д. Отметим, что при таком способе характеристики пригодности среды обитания для неопределённого набора видов будет немало случаев, когда какой-либо параметр среды обитания не оказывает на тот или иной вид существенного влияния, по крайней мере – в некоторых ситуациях.

Рассматривая место обитания вида как пространственно отграниченную часть среды его обитания, получаем для конкретного места обитания *h* вида *i* значение бонитета:

*yi,h = fi (x*1*,h,… xk,h),* (2)

где *x*1*,h, … xk,h* – значения параметров *x*1*, … xk* среды обитания в конкретном месте обитания *h* вида *i*.

Минимальное и максимальное значения функции *yi*, при котором ещё возможно обитание вида *i*, обозначим, соответственно, как Y*imin* и Y*imax*. Тогда условие обитания исследуемого вида определяется двойным нестрогим неравенством:

Y*imin* ≤ *yi* ≤ Y*imax* (3)

Для конкретного места обитания *h* вида *i* оно приобретает вид:

Y*imin* ≤ *yi,h* ≤ Y*imax* (4)

Поскольку Y*imin* и Y*imax* – значения yi, при которых существование вида *i* подтверждено, неравенства (3) и (4) задают на шкале значений *yi* именно отрезок, а не интервал и не луч.

В совместном природном местонахождении N всех исследуемых видов для каждого из них:

*yi*,N = *fi (x*1,N,… *xk*,N) (5)

и

Y*imin* *≤ yi*,N ≤ Y*imax* (6)

Предположим, что наряду с этим для одного из исследуемых видов (*a*) неравенство (4) выполняется также и в ином, преобразованном (модифицированном) местонахождении M:

Y*a min* ≤ *ya*,M ≤ Y*a max,* (7)

где:

*ya*,M = *fa (x*1,M, … *xk*,M) (8)

Определим разницу между значениями каждого (*j*-го) параметра, которые он принимает в местонахождениях N и M:

∆*xj*,N = *xj*,M - *xj*,N (9)

Преобразуем запись формулы (8) с учётом формулы (5):

*ya*,M = *fa* (*x*1,N+∆*x*1,N, … *xk*,N+∆*xk*,N) (10)

Неравенство (7) выполняется при соблюдении хотя бы одного из следующих условий:

1) Y*a max* - Y*a min* → ∞, то есть вид эвритопен;

2) ∆*xj*,N → 0, то есть различия в значениях, которые каждый из параметров принимает в местонахождениях N и M, несущественны;

3) функция *ya*,M = *fa* (*x*1,M, … *xk*,M) в данном случае принимает значения в пределах [Y*a min*, Y*a max*] в связи с особенностями того влияния на бонитет, которое совместно оказывают значения параметров *x*1,M,*… xk*,M, принимаемые ими в местонахождении M.

Последний случай наиболее интересен, поскольку говорит о том, что существенные различия параметров среды обитания в местонахождениях N и M компенсируются в итоговом значении бонитета.

Рассмотрим, в каких случаях модифицированное местонахождение M будет пригодно также и для других исследуемых видов (*i ≠ a*), то есть:

Y i ≠ a, min ≤ y i ≠ a, M ≤ Y i ≠ a, max  (11)

К любому из этих видов применимы рассуждения об условиях 1, 2 и 3 выполнения неравенства (7), сделанные нами для вида *a*. Для этого вида уже известна функция (8), при которой неравенство (7) выполняется даже при невыполнении условий 1 и 2. Поэтому при несоблюдении условий 1 и 2 неравенство (11) выполняется для других исследуемых видов (*i ≠ a*), если функция *y i ≠ a* несущественно отличается от функции *ya*, то есть только для видов, экологически близких к виду *a*.

Для экологически существенно различных видов (существенно различны функции *yi*, характеризующие каждый вид), относящихся к стенотопным видам (несоблюдение условия 1), выполнение неравенства (11) требует соблюдения условия 2. Таким образом, совместное обитание нескольких стенотопных видов с существенно различными требованиями к среде обитания говорит о том, что значения важных для них параметров среды обитания несущественно отличаются от значений этих параметров в природной среде обитания.

В случае существенного отклонения экологических условий от оптимальных приемлемая совокупность условий обитания видов с разными экологическими требованиями могла бы сложиться, только если бы каждый экологический показатель принял одновременно несколько разных (специфических для каждого вида) значений в пределах одного местообитания, что физически невозможно. Таким образом, одновременно удовлетворять требованиям разнообразных редких видов могут только условия, соответствующие оптимальному (малонарушенному) состоянию природного сообщества, к которому все они адаптировались за длительное время. Следовательно, экологическое разнообразие редких видов позволяет отличить мало изменённые экосистемы от таких, где случайное сочетание антропогенных факторов вторично создаёт приемлемые условия для одного или группы близких редких видов, но не для сообщества в целом.

Показано, что если в экосистеме закономерно присутствует редкий вид того или иного хорологического класса, то в той же экосистеме присутствуют и виды более низких хорологических классов, в связи с чем вводится качественный показатель сохранности биоразнообразия – *уровень биологического разнообразия (LБР), соответствующий максимальному хорологическому классу экологически уязвимого (редкого) вида, представленного в изучаемой экосистеме и на занимаемой ею территории* [3]. Благодаря регуляторным связям между видами разных хорологических классов, сообщества с высшим (в данной работе – пятым) уровнем биоразнообразия способны к саморегуляции максимально возможно в существующих условиях. *Биоту, слагаемую видами, в том числе редкими, относящимися ко всем хорологическим классам и трофическим уровням, мы называем качественно полноценной биотой*. При этом виды могут быть представлены в экосистеме не только жизнеспособными популяциями, но и частями метапопуляции [34]. В этом случае они зависят от поддержания необходимых им экологических связей между локальными субпопуляциями и другими фрагментами метапопуляции, что потенциально угрожает метапопуляции и её роли в населяемых её фрагментами сообществах. Поэтому целесообразно отдельно обозначить ситуацию, когда такой угрозы в настоящее время не выявлено, введя понятие *«количественно полноценная биота» – биота, слагаемая жизнеспособными популяциями видов, в том числе редких, относящимся ко всем хорологическим классам и трофическим уровням.*

**Оценка сохранности биоразнообразия территории России на макроуровне**

Сопоставление сведений о биоразнообразии заповедников и других особо охраняемых природных территорий с выявляемой на космических снимках конфигурацией природных территорий позволяет использовать данные дистанционного зондирования для выявления территорий с различной степенью сохранности биоразнообразия. Благодаря этому на территории Российской Федерации уточнено местоположение ранее выявленного нами Великого Евразийского природного массива [35] и показано ещё четыре природных массива с предположительно сохранившейся количественно полноценной биотой (*рис.*): Алтае-Саянский, Кавказский, Северо-Прикаспийский и Южно-Уральский [36]. Именно эти массивы составляют основу экологического каркаса России и делают его важным источником экосистемных услуг глобального уровня.



*Рис.* **Великий Евразийский природный массив и другие крупнейшие природные массивы на индикативной схеме Экологического каркаса России**. Цифрами обозначены природные массивы: 1 – Алтае-Саянский, 2 – Кавказский, 3 – Северо-Прикаспийский, 4 – Южно-Уральский

Как видно на рис., территории, занятые природными сообществами в России, велики, однако функционально целостные массивы таких территорий распределены неравномерно. Выявленные крупные природные массивы неоднородны, в их границы попадают участки агроландшафта, селитьбы, добычи углеводородного сырья и других полезных ископаемых и т.п. Вне этих массивов, в староосвоенных регионах, сохраняется лишь качественно полноценная биота, причём отнюдь не повсеместно и при замыкании экологических связей между природными территориями в субоптимальном для этого «связующем» (разделяющем?) антропогенном ландшафте. В то же время поддержание этих связей имеет смысл даже там, где качественно полноценная биота не сохранилась, поскольку в таких сообществах, в том числе в агро- и урболандшафте, может поддерживаться относительная способность к саморегуляции отдельных наиболее сохранившихся функциональных блоков экосистемы (гильдий, консорций) [37].

**Обсуждение с позиций методологии биогеографии и природоохранной практики**

Снижение уровня биоразнообразия на значительной части природных территорий свидетельствует об истощении естественных экологических систем как ресурса экологической стабильности в результате дестабилизирующего воздействия разнообразного и мало скоординированного землепользования. Методологически это говорит о необходимости повышения роли географических знаний в экологически грамотной организации устойчивого природопользования. Научным событием, давшим начало переходу от классической биогеографии к актуальной, стала, видимо, разработка концепции островной биогеографии [38], после чего биоразнообразие вошло в биогеографическую проблематику [39], а вскоре вопросы экологизации природопользования путём обеспечения необходимого уровня биоразнообразия, включая экологическую реставрацию, предотвращение биологических инвазий, территориальную охрану природы и др., прочно вошли в биогеографические работы [40]. В настоящее время из-за фрагментации природных территорий виды не только IV, но и III и даже II хорологических классов существуют в некоторых агро- и урбанизированных ландшафтах в виде метапопуляций [37, 41, 42]. При этом проницаемость ландшафта, разделяющего места обитания субпопуляций, определяется не только биологическими особенностями видов, но и осуществляемым природопользованием, то есть вопросы целостности метапопуляций оказываются также и в ведении наук географического цикла. Закономерности островной биогеографии распространяются и на небольшие участки природных территорий, в связи с чем в сфере актуальной биогеографии на сегодня находятся в том числе территории, соответствующие по размерам отдельным биогеоценозам (фациям) и их фрагментам.

В практическом плане для организации природопользования и хозяйства в целом следует признать естественные экологические системы в понимании Федерального закона «Об охране окружающей среды» самостоятельным природным ресурсом экологической стабильности, что необходимо для учёта их наравне с другими природными ресурсами. Природные территории являются носителями этого ресурса. Показателем их значимости, как носителей ресурса экологической стабильности, служит биоразнообразие, определяемое на принципах, изложенных выше.

Неблагополучная экологическая обстановка, а также снижение уровня биоразнообразия в некоторых регионах с пока ещё благополучной обстановкой свидетельствуют о дефиците ресурсов экологической стабильности. Учитывая, что естественные экосистемы располагаются на землях с разным осуществляемым природопользованием, но фактически все так или иначе входят в экосистемный покров при его дефиците, следует, по нашему мнению, все природные территории независимо от их правого статуса рассматривать как *Природный фонд* – единый иерархически организованный объект государственного управления в сфере территориального планирования и, в частности, территориальной охраны природы – источник экосистемных услуг и благоприятной окружающей среды. В связи с этим выявление наиболее значимых природных территорий – носителей ресурсов экологической стабильности, сохранение их и формирование Экологического каркаса России и зелёной инфраструктуры в целом должно получить приоритет как деятельность, обеспечивающая конституционное право каждого на благоприятную окружающую среду.

**Выводы**

1. Экологическое разнообразие уязвимых стенотопных (редких) видов может применяться в качестве критерия способности сообществ биоты и соответствующих им экосистем к саморегуляции.

2. Уровень биологического разнообразия, соответствующий максимальному хорологическому классу экологически уязвимого (редкого) вида, представленного в изучаемой экосистеме и на занимаемой ею территории, может применяться в качестве качественного показателя сохранности биоразнообразия по сравнению с исходным.

3. Естественные экологические системы представляют собой ограниченный возобновимый ресурс экологической стабильности, в настоящее время находящийся в дефиците.

4. На территории России выявлено пять функционально целостных природных массивов, на которых сохранилась количественно полноценная биота и экосистемы автономно способны к саморегуляции.

5. На территориях, где сохранилась качественно полноценная биота, саморегуляция экосистем происходит благодаря экологическим связям с другими природными территориями.

6. На территориях, где полноценная биота не сохранилась, возможно частичное сохранение способности экосистем к саморегуляции за счёт наиболее сохранившихся функциональных блоков экосистемы.

7. Природные территории, на которых находятся естественные экологические системы (Природный фонд), должны быть единым объектом государственного управления независимо от своего правового статуса.

8. Фрагментация природных сообществ территориями с осуществляемым природопользованием делает необходимым использование для управления ими методологических подходов актуальной биогеографии и географических наук в целом.

Финансирование выполненной работы. Статья подготовлена в рамках темы Государственного задания Института географии РАН № 0148-2019-0007 «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования». Картографические работы выполнены по проекту 17-05-41204 «Оценка и картографирование изменений состояния Великого Евразийского природного массива как фактора глобальной экологической стабильности и источника экосистемных услуг», поддержанному РФФИ и РГО.

**Литература**

1. Конвенция о биологическом разнообразии / ООН. Официальный текст. URL: https://treaties.un.org/doc/Treaties/1992/06/19920605%2008-44%20PM/Ch\_XXVII\_08p.pdf.

2. Федеральный закон от 10 января 2002 г. N 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» // Российская газета – Федер. вып. № 0 (2874), 12.01.2002.

3. Соболев Н.А. Особо охраняемые природные территории как средство поддержания биологического разнообразия в староосвоенных регионах (на примере Московской области): автореф. дисс... к.г.н. – М., 1997. – 18 с.

4. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии, 1991. Т. 111. Вып. 4. – С. 499-507.

5. Реймерс Н.Ф., Штильмарк Ф.Р. Особо охраняемые природные территории. – М.: Мысль, 1978. – 295 с.

6. Горшков В.Г. Экологическая и экономическая ценность девственной природы // Докл. АН СССР, 1991. Т. 218. (6). – С. 1507-1510.

7. Whittaker R.H. Evolution of species diversity in land communities // Evol. Biol., 1977. V. 10. – Pp. 1-67

8. Odum E.P. Basic Ecology. – Saunders College Publishing, 1983. – 325 p.

9. Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб.: ЗИН РАН, 1992. – С. 7–21

10. Тишков А.А.Характерное пространство и характерное время как ключевые категории биогеографии // Изв. РАН. Серия географ*.,* 2016. № 4. – С. 20-33.

11. Злотин Р.И., Пузаченко Ю.Г. О принципах типологии индивидуальных единиц зоогеографии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География, 1964. № 4. – С. 57-66.

12. Соболев Н.А., Тишков А.А. Красная книга и природное наследие с позиций актуальной биогеографии // Редкие и исчезающие виды млекопитающих России. – Абакан: Хакасское кн. изд-во, 2014. – С. 118-122

13. Галушин В.М. Синхронный и асинхронный типы движения системы хищник–жертва // Журн. общ. биол., 1966. Т. 27. Вып. 2. – С. 196-208.

14. Whittaker R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr., 1960. V. 30. – Pp. 279-338.

15. Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А., Огуреева Г.Н. Биомное разнообразие // Биогеография, 2002. № 10. – С. 9-16.

16. Сукачёв В.Н. Избранные труды. Т. 3. – Л.: Наука, 1975. – 89 с.

17. Дылис Н.В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и её лесоводственное значение // Ботаника. – Минск: Наука и техника, 1968. Вып. 10. – С. 40-54.

18. Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.

19. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.

20. Ярошенко П.Д. Некоторые итоги пятилетних исследований мозаичности растительных сообществ (Из работ каф. ботаники Владимир. гос. пед. ин-та) // Мозаичность растительных сообществ и её динамика. – Владимир, 1970. – С. 382-397.

21. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.

22. Мазинг В.В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности: Докл. по опубл. работам, представляемым к защите вместо дисс... д.б.н. – Тарту, 1969. – 96 с.

23. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 205 с.

24. Сергеева Т.К. Трофические отношения, структура и механизмы устойчивости сообществ хищных беспозвоночных: автореф. дисс... д.б.н. – М., 1994. – 61 с.

25. Шварц Е.А., Замолодчиков Д.Г. Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоологический журнал, 1991. Т. 70. Вып. 4. – С. 113-124.

26. Шварц Е.А., Дёмин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих в лесах умеренной климатической зоны (на примере Валдайской возвышенности). – М.: Наука, 1992.

27. Anderson J.A. A Conceptual Framework for Evaluating and Quantifying Naturalness // Conservation Biology, 1991. V. 5. № 3. Pp. 347-352.

28. Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. – М.: КМК, 2004. – 112 с.

29. Clark T.W., Harvey A.H., Dorn R.D., Genter D.L., Groves C. Rare, sensitive, and threatened species of the Greater Yellowstone Ecosystem. – Northern Rockies Conservation Cooperative, Montana Natural Heritage Program, the Nature Conservancy, and Mountain West Environmental Services, 1989. – 153 p.

30. Rapport D.J. What constitutes ecosystem health? // Perspectives in Biology and Medicine, 1989. V. 33. – Pp. 120-132.

31. Жигарев И.А. Закономерности рекреационных нарушений фитоценозов // Успехи современной биологии, 1993. Т. 113. Вып. 5. – С. 564-575.

32. Соболев Н.А. Концепция биологического разнообразия в приложении к развитию сети природных резерватов Подмосковья // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского. – Смоленск, 1992. – С. 19-21.

33. Sobolev N.A., Shvarts E.A., Kreindlin M.L., Mokievsky V.O., Zubakin V.A. Russia's Protected Areas: Base Survey and Identification of Development Problems // Biodiversity and Conservation, 1995. V. 4. № 9. – P. 964-983.

34. Opdam P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies // Landscape Ecology, 1991. V. 5. № 2. – Pp. 93-106.

35. Соболев Н.А., Руссо Б.Ю. Стартовые позиции Экологической Сети Северной Евразии: рабочая гипотеза // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Северной Евразии. Охрана живой природы. Вып. 1 (9). – Н. Новгород, 1998. – С. 22-31.

36. Соболев Н.А. Индикативная схема Экологического каркаса России на 1 марта 2019 г. // Матер. VII естественно-научных чтений им. акад. Ф.П. Саваренского. – Гороховец: СКЦ им. П.П. Булыгина; ЦОДП, 2019. – С. 54-61.

37. Волкова Л.Б., Соболев Н.А. Качественная оценка биологического разнообразия на урбанизированных территориях (на примере Москвы) // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы междунар. конф. (14-15 ноября 2019 г.) / Под ред. С.А. Бузмакова. – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2019. – С. 11-14.

38. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. – 293 p.

39. Pianka E.R. Evolutionary Ecology. – New York, 1974. – 356 p.

40. Тишков А.А. Смена парадигм в биогеографии // Изв. РАН, серия географ. 1998, № 5. – С. 83-94.

41. Соболев Н.А., Белоновская Е.А., Титова С.В., Тишков А.А. Размеры степных заповедников и характерное пространство обитания популяций различных видов живых организмов // Вопросы степеведения, 2019. № XV. – С. 303-310.

42. Соболев Н.А., Волкова Л.Б. Место лесных массивов в природном каркасе урбанизированных территорий // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сб. научных трудов XX Междунар. научно-практ. конф.: в 2 т. (Москва, 25-27 апреля 2019 г.). – М.: РУДН, 2019. Т. 2. – С. 102-106.

References

1. Konventsia o biologicheskom raznoobrazii / Organizatsia Ob’edinionnykh Natsyi. Ofitsial’nyi tekst. [Elektronnyi resurs] <https://treaties.un.org/doc/Treaties/1992/06/19920605%2008-44%20PM/Ch_XXVII_08p.pdf>. (In Russian).

2. Federal’nyi zakon ot 10 yanvaria 2002 g. N 7-FZ «Ob okhrane okruzhaiushchey sredy» // Rossiyskaya gazeta – Federal’nyi vypusk № 0 (2874). 12 yanvarya 2002 g. (In Russian).

3. Sobolev N.A. Osobo okhraniaemye prirodnye territorii kak sredstvo podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya v staroosvoennykh regionakh (na primere Moskovskoy oblasti). Avtoref. diss. kand. geogr. nauk. M., 1997. 18 s. (In Russian).

4. Chernov Yu.I. Biologicheskoe raznoobrazie: sushchnost’ i problemy // Uspekhi sovremennoy biologii, 1991. T. 111, vyp. 4. S. 499-507. (In Russian).

5. Reymers N.F., Shtil’mark F.R. Osobo okhranyaemye prirodnye territorii. - M., Mysl’, 1978. - 295 s. (In Russian).

6. Gorshkov V.G. Ekologicheskaya i ekonomicheskaya tsennost’ devstvennoy prirody // Dokl. AN SSSR. T. 218, (6), 1991. S. 1507-1510. (In Russian).

7. Whittaker R.H. Evolution of species diversity in land communities // Evol. Biol. 1977. V. 10. P. 1-67

8. Odum E.P. Basic Ecology. Saunders College Publishing. 1983. 325 pp.

9. Yurtsev B.A. Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany // Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu. SPb.: ZIN RAN, 1992. S. 7–21. (In Russian).

10. Tishkov A.A.Kharakternoe prostranstvo i kharakternoe vremya kak kliuchevye kategorii biogeografii // Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya geograficheskaya*.* 2016. № 4. S. 20–33. (In Russian).

11. Zlotin R.I., Puzachenko IU.G. O printsipakh tipologii individual’nykh edinits zoogeografii // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 5. Geografiya. 1964. № 4. S. 57-66. (In Russian).

12. Sobolev N.A., Tishkov A.A. Krasnaya kniga i prirodnoe nasledie s pozitsiy aktual’noy biogeografii // Redkie i ischezaiushchie vidy mlekopitayushchikh Rossii. Abakan: Khakasskoe knizhnoe izdatel’stvo, 2014. S. 118-122. (In Russian).

13. Galushin V.M. Sinkhronnyi i asinkhronnyi tipy dvizheniya sistemy khishchnik–zhertva // Zhurn. obshch. biol. 1966. T. 27, vyp. 2. S. 196-208. (In Russian).

14. Whittaker R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. 1960. V. 30. P. 279-338

15. Drozdov N.N., Krivolutsky D.A., Ogureeva G.N. Biomnoe raznoobrazie // Biogeografiya, 2002. № 10. S. 9–16. (In Russian).

16. Sukachiov V.N. Izbrannye trudy. t. 3. L., Nauka, 1975. - 89 s. (In Russian).

17. Dylis N.V. Partselliarnaya struktura lesnykh biogeotsenozov i eio lesovodstvennoe znachenie // Botanika. Minsk, Nauka i tekhnika, 1968. Vyp. 10, s. 40-54. (In Russian).

18. Rabotnov T.A. Fitotsenologiya. 2-e izd. - M., Izd-vo MGU, 1983. - 292 s. (In Russian).

19. Razumovsky S.M. Zakonomernosti dinamiki biotsenozov. - M., Nauka, 1981. - 232 s. (In Russian).

20. Yaroshenko P.D. Nekotorye itogi pyatiletnikh issledovaniy mozaichnosti rastitel’nykh soobshchestv (Iz rabot kaf. botaniki Vladimir. gos. ped. in-ta) // Mozaichnost’ rastitel’nykh soobshchestv i eio dinamika. - Vladimir, 1970. - s. 382-397. (In Russian).

21. Vasilevich V.I. Ocherki teoreticheskoy fitotsenologii. - L., Nauka, 1983. - 247 s. (In Russian).

22. Mazing V.V. Teoreticheskie i metodicheskie problemy izucheniya struktury rastitel’nosti: Dokl. po opubl. rabotam, predstavlyaemym k zashchite vmesto dis. na soiskanie uchionoy stepeni d-ra biol. nauk. - Tartu, 1969. - 96 s. (In Russian).

23. Smirnova O.V. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov. - M., Nauka, 1987. - 205 s. (In Russian).

24. Sergeeva T.K. Troficheskie otnosheniya, struktura i mekhanizmy ustoichivosti soobshchestv khishchnykh bespozvonochnykh. Avtoref. diss. na soisk. uch. st. dokt. biol. nauk. - M., 1994. - 61 s. (In Russian).

25. Shvarts E.A., Zamolodchikov D.G. Kombinativnaya sistema ekologicheskikh nish kak sposob otrazheniya struktury naseleniya myshevidnykh gryzunov prirodnykh ekosistem Valdayskoy vozvyshennosti // Zoologicheskiy zhurnal, 1991, t. 70, vyp. 4, s. 113-124. (In Russian).

26. Shvarts E.A., Diomin D.V., Zamolodchikov D.G. Ekologiya soobshchestv melkikh mlekopitaiushchikh v lesakh umerennoy klimaticheskoy zony (na primere Valdayskoy vozvyshennosti). - M., Nauka, 1992. (In Russian).

27. Anderson J.A. A Conceptual Framework for Evaluating and Quantifying Naturalness // Conservation Biology, 1991, v. 5, N 3, pp. 347-352.

28. Shvarts E.A. Sokhranenie bioraznoobraziya: soobshchestva i ekosistemy. M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2004. 112 s. (In Russian).

29. Clark T.W., Harvey A.H., Dorn R.D., Genter D.L., Groves C. Rare, sensitive, and threatened species of the Greater Yellowstone Ecosystem. - Northern Rockies Conservation Cooperative, Montana Natural Heritage Program, the Nature Conservancy, and Moutain West Environmental Services, 1989. - 153 pp.

30. Rapport D.J. What constitutes ecosystem health? // Perspectives in Biology and Medicine, 1989, v. 33: pp. 120-132.

31. Zhigarev I.A. Zakonomernosti rekreatsionnykh narusheniy fitotsenozov // Uspekhi sovremennoy biologii, 1993, t. 113, vyp. 5, s. 564-575. (In Russian).

32. Sobolev N.A. Kontseptsiya biologicheskogo raznoobraziya v prilozhenii k razvitiyu seti prirodnykh rezervatov Podmoskov’ya // Chteniya pamyati prof. V.V. Stanchinskogo. Smolensk, 1992. S. 19-21. (In Russian).

33. Sobolev N.A., Shvarts E.A., Kreindlin M.L., Mokievsky V.O., Zubakin V.A. Russia's Protected Areas: Base Survey and Identification of Development Problems // Biodiversity and Conservation, 1995, v. 4, n 9, pp. 964-983. (In Russian).

34. Opdam P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies // Landscape Ecology, v. 5, N 2, pp. 93-106, 1991.

35. Sobolev N.A., Russo B.IU. Startovye pozitsii Ekologicheskoy Seti Severnoy Evrazii: rabochaya gipoteza // Predposylki i perspektivy formirovaniya ekologicheskoy seti Severnoy Evrazii. Okhrana zhivoy prirody. Vypusk 1 (9). Nizhniy Novgorod, 1998. S. 22-31. (In Russian).

36. Sobolev N.A. Indikativnaya skhema Ekologicheskogo karkasa Rossii na 1 marta 2019 goda **//** MaterialyVII estestvenno-nauchnykh chteniy imeni akademika Fiodora Petrovicha Savarenskogo. Gorokhovets: SKTS im. P. P. Bulygina; Izd-vo Tsentra okhrany dikoy prirody, 2019. S. 54-61. (In Russian).

37. Volkova L.B., Sobolev N.A. Kachestvennaya otsenka biologicheskogo raznoobraziya na urbanizirovannykh territoriyakh (na primere Moskvy)// Problemy antropogennoy transformatsii prirodnoy sredy. Materialy mezhdunar. konf. (14-15 noyabria 2019 g.) / pod red. S.A. Buzmakova. Perm’: Perm. gos. nats. issled. un-t, 2019. S. 11-14. (In Russian).

38. MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. — 293 p.

39. Pianka E.R. 1974. Evolutionary Ecology. First Edition. Harper and Row, New York. 356 pp.

40. Tishkov A.A. Smena paradigm v biogeografii // Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk, seriya geograficheskaya. 1998, № 5. S. 83-94. (In Russian).

41. Sobolev N.A., Belonovskaya E.A., Titova S.V., Tishkov A.A. Razmery stepnykh zapovednikov i kharakternoe prostranstvo obitaniya populyatsiy razlichnykh vidov zhivykh organizmov // Voprosy stepevedeniya. Nomer XV. Orenburg: IS UrO RAN, 2019. S. 303-310. (In Russian).

42. Sobolev N.A., Volkova L.B. Mesto lesnykh massivov v prirodnom karkase urbanizirovannykh territoriy // Aktual’nye problemy ekologii i prirodopol’zovaniya: sbornik nauchnykh trudov XX Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii: v 2 t. Moskva, 25-27 aprelya 2019 g. M.: RUDN, 2019. T. 2. S. 102-106. (In Russian).

*Сведения об авторе*

Соболев Николай Андреевич, к.г.н., с.н.с. лаборатории биогеографии Института географии РАН (ИГ РАН); тел.: 8 (910) 616-83-69; факс: 8 (495) 959-00-33; e-mail: sobolev\_nikolas@igras.ru.