

**БИОЛОГИЯ**

УДК 574+51.001.572

**В.А. Усольцев<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург

<sup>2</sup> Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ: КРАТКИЙ ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ**



**Ключевые слова:** *экологические системы, биоразнообразие, устойчивое развитие, индексы разнообразия, индекс выравненности.*

Дан обзор текущего состояния оценок биоразнообразия в свете современных глобальных проблем, приводится терминология, перечень основных индексов разнообразия. Показано соотношение понятий энтропии и разнообразия, рассмотрено биоразнообразие в контексте экосистемного управления.

***V.A. Usoltsev***

**BIODIVERSITY IN ECOSYSTEMS: A BRIEF ANALYSIS OF THE PROBLEM**

**Key words:** *environmental systems, biodiversity, sustainable development, diversity indices, evenness index.*

The review of the current state of biodiversity assessment in the light of modern global problems is given, as well as terminology, the list of the main indices of diversity, the ratio of the concepts of entropy and diversity, biodiversity in the context of ecosystem management are considered.

**Усольцев Владимир Андреевич** - доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры менеджмента и управления качеством Института экономики и управления Уральского государственного лесотехнического университета, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург). Тел.: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

**Vladimir Andreyevich Usoltsev** - Doctor of agricultural sciences, professor of the Department of quality management, Ural State Forest Engineering University, chief researcher at the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg). Phone: (343)254-61-59; e-mail: Usoltsev50@mail.ru.

1. Введение.....	9
2. Терминология.....	11
3. Индексы разнообразия .....	14
4. Энтропия и разнообразие .....	19
5. Разработка основных показателей биоразнообразия (ОПБ).....	23
6. Имитационное моделирование связи «продуктивность – обилие видов».....	27
7. Биоразнообразие и продуктивность: эффект взаимодополняемости и эффект выборки.....	29
8. Биоразнообразие и экосистемное управление.....	32
9. Вместо заключения.....	37

## 1. Введение

Ученые всего мира изучают беспрецедентные темпы утраты биоразнообразия, которые являются прямым следствием возросшей человеческой деятельности (изменение климата, загрязнение окружающей среды, вырубка лесов, чрезмерная эксплуатация природных ресурсов, разрушение местообитаний и интродукция чужеродных видов) (Pandolfi et al., 2003; Lotze et al., 2006; Butchart et al., 2010; Butt et al., 2013). Стремясь свести к минимуму негативное воздействие деятельности человека на окружающую среду, лица, принимающие решения, должны иметь возможность количественно сопоставлять ожидаемые результаты осуществления альтернативных управленческих мер. Поэтому необходимо измерять уровень вреда, причиняемого биоразнообразию, и оценивать нынешнее, а также изменённое состояние биоразнообразия (Laurila-Panta et al., 2015).

Биоразнообразие во всем мире признано краеугольным камнем сохранения экосистем, и оно становится все более важной целью экологического менеджмента (Kremen, 2005; Worm et al., 2006; Duffy et al., 2007; Hector, Bagchi, 2007; Pinto et al., 2014). Утрата биоразнообразия в результате деятельности человека приводит к сокращению взаимодействий на политрофном уровне (Costanza et al., 1997; Schneiders et al., 2012) и вызывает каскадные трофические последствия (Lindberg et al., 1998; Tylianakis et al., 2008). Законодательные органы и международные договоры во все большей степени отражают потребность в защите биологического разнообразия, причем «Конвенция о биологическом разнообразии» (UNEP, 1992) является первым договором в международном праве, в котором подчеркивается жизненно важное значение сохранения биоразнообразия. В последнее время начал подчеркивать важность биоразнообразия также Европейский союз, что подтверждается его стратегией в области биоразнообразия как важной движущей силой политики (Laurila-Panta et al., 2015).

Основные успехи были достигнуты в описании взаимосвязи между видовым разнообразием и экосистемными процессами, а также при выявлении функционально важных видов и действующих механизмов. Есть, однако, неопределенность относительно того, в какой степени результаты, полученные в локальных экспериментах, масштабируются (экстраполируются) на ландшафтный и региональный уровни и обобщаются по разным экосистемам. Одной из основных задач является определение динамики биоразнообразия, экосистемных процессов и абиотических факторов взаимодействия (Loreau et al., 2001). Некоторые, хотя и не все, эксперименты с использованием случайно отобранных сообществ показали наличие положительной связи первичной продукции с видовым разнообразием (**рис. 1**). Однако в сообществах Греции (линия 4 на **рис. 1**) какая-либо связь отсутствует.

Отчаявшись разобраться в создавшейся путанице, дополненной ещё и терминологическими неопределённостями, С. Херлберт (Hurlbert, 1971) объявил разнообразие «неконцепцией». Однако последовавшие затем исследования показали, что этот вывод сделан преждевременно, и когда разнообразие тщательно определяют согласно соответствующему представлению, оно может быть столь же однозначным, как и любой другой экологический параметр (Hill, 1973).

Наличие нескольких видов в экосистеме имеет три потенциальных экологических преимущества: полное использование ресурсов, защита от вредителей и компенсаторный рост (Ewel, 1986). Ни один из них не является универсальным результатом разнообразия, но каждый из них является атрибутом, к которому стоит стремиться при создании устойчивых экосистем. Способность видов по-разному использовать ресурсы является привлекательной идеей и фундаментальной концепцией, которая лежит в основе теории ниш. Но виды растений не обязательно используют разные ресурсы: им требуется один и тот же набор из 17 элементов, и все они используют одни и те же

длины волн солнечного излучения в фотосинтезе (Ewel, 1986). Поэтому неудивительно, что увеличение видового богатства не всегда приводит к более эффективному использованию ресурсов (Trenbath, 1974).

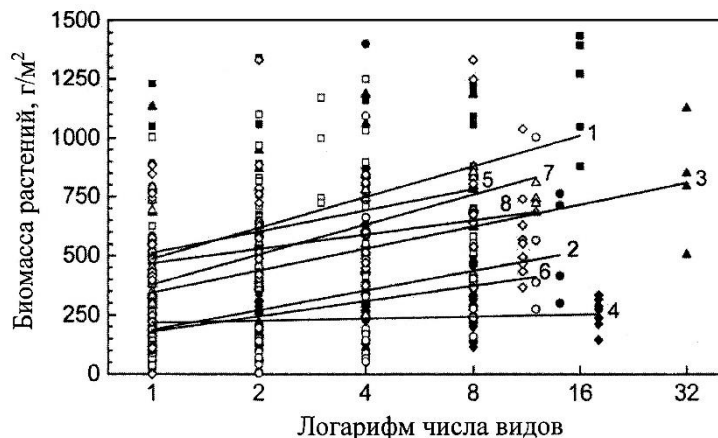


Рис. 1. Зависимость надземной биомассы трав, полученной экспериментальным выборочным способом, от видового обилия (Hector et al., 1999). Цифрами обозначены страны: Германия (1), Португалия (2), Швейцария (3), Греция (4), Ирландия (5), Швеция (6), Великобритания (7-8) (Loreau et al., 2001).

Тем не менее, во многих многовидовых растительных сообществах использование ресурсов носит взаимодополняющий, а не конкурентный характер (Trenbath, 1974, 1976; Willey, 1985). Это обеспечивается подбором видов разного светолюбия, разной фенологии, разной потребности во влаге и разных лимитирующих элементов питания (Ewel, 1986).

Несмотря на эти качественные, временные и пространственные способы распределения ресурсов между растениями, по-прежнему считается очевидным, что тропические леса содержат гораздо больше видов, чем требуется для полного использования имеющихся ресурсов. Именно два других преимущества, вытекающие из видового обилия, делают целесообразным рассмотрение вопроса о создании определенной избыточности в экосистемах (Ewel, 1986).

Первый из них - защита от вредителей, которую вид может получить в соседстве с другими (Atsatt, O'Dowd, 1976), и повышение устойчивости сообщества из-за подверженности растущих совместно видов разным видам вредителей.

Компенсаторный рост, вторая желательная особенность, является результатом наличия большего количества видов в сообществе, чем требуется для полного использования ресурсов местообитания. Если один вид поддается болезням, нападению вредителей, экстремальной погоде, старению, другой вид может заполнить пустоту и полностью использовать имеющиеся ресурсы (Perrin, 1977; McNaughton, 1977; Ewel, 1986).

## 2. Терминология

М. Лаурила-Панта с соавторами (Laurila-Panta et al., 2015) сделали экскурс в терминологию в области биоразнообразия. Они отмечают, что термин "биологическое разнообразие" широко используется с 1980-х годов (Lovejoy, 1980; Norse et al., 1986), в то время как использование термина "биоразнообразие" начало распространяться позднее (Harper, Hawksworth, 1995). Эти два термина - "биологическое разнообразие" и "биоразнообразие" - часто используются как взаимозаменяемые (Harper, Hawksworth, 1995; Magurran, 2004). Разделение биоразнообразия на три сферы - генетическое (внутривидовое), видовое (количество видов) и экосистемное разнообразие (разнообразие сообществ) - широко используется с момента его запуска в «Конвенции о биологическом разнообразии» на "Саммите Земли" в 1992 году.

В «Конвенции» термин «биоразнообразие» означает «изменчивость живых организмов всех видов, включая, в частности, наземные, морские и другие водные экосистемы, а также экологические комплексы, частью которых они являются; оно включает

разнообразие в пределах вида, между видами и экосистемами" (UNEP, 1992). Конвенция гласит, что основой биоразнообразия является внутривидовое разнообразие, которое относится к генетической изменчивости в популяции и среди популяций вида (Féral, 2002). Генетическая изменчивость имеет жизненно важное значение для обеспечения эволюции популяций в ответ на изменения окружающей среды (Reed, Frankham, 2003; Laikre et al., 2008). Видовая изменчивость - это уровень биоразнообразия, учитывающий количество видов (видовое богатство) и их пропорциональное обилие (разнообразие неоднородности) (Gray, 2000). Этот тип биоразнообразия предоставляет ценную информацию о структуре групп организмов в экосистеме. Разнообразие экосистем охватывает разнообразие мест обитания, различных биотических сообществ и экологических процессов в биосфере и относится к разнообразию экосистем в данном местообитании (Pearce, Moran, 1994). Разнообразие экосистем также включает в себя неоднородность системы, которая показывает пространственное распределение сообществ, а также устойчивость, продуктивность и стабильность системы (Folke et al., 1996). В дополнение к вышеупомянутым подразделениям наиболее часто предлагаемое разделение происходит на уровне молекулярного биоразнообразия, которое отражает молекулярное богатство жизни (Campbell, 2003). Сохранение молекулярного разнообразия жизненно важно, поскольку без него невозможна эволюция.

Другим важным аспектом биоразнообразия является функциональное разнообразие, которое представляет собой богатство функционально различных типов организмов (например, с различными кормовыми нишами, местообитаниями или позициями в пищевых сетях) (Pearce, Moran, 1994). Функционально разнообразные сообщества устойчивы к стрессу и с меньшей вероятностью изменяют свое поведение (Folke et al., 1996; Nunes, van den Bergh, 2001). Кроме того, Д. Тильман с соавторами (Tilman et al., 1997) обнаружили, что виды различаются по своей способности изменять экосистемные процессы, при этом некоторые виды с определенными функциональными признаками оказывают большее влияние, чем другие.

Можно также изучать биоразнообразие на различных пространственных уровнях - альфа, бета и гамма, характеризующих соответственно разнообразие внутри среды обитания, дифференциацию между средами обитания и общее видовое разнообразие в ландшафте (Whittaker, 1960; Magurran, 2004). В экологическом управлении пространственный аспект имеет первостепенное значение, поскольку территориально-пространственное планирование или землепользование может сохранять или не сохранять биоразнообразие (Forman, Collinge, 1997; Theobald et al., 2000; Geneletti, 2008). Однако для этого требуются достаточные пространственные данные о биоразнообразии (т. е. данные о видах и местообитаниях).

Наиболее распространенным понятием сохранения разнообразия является сосуществование в одном и том же пространственном регионе видов, имеющих схожую экологию. Эти виды находятся на одном и том же трофическом уровне и имеют перекрывающиеся потребности в ресурсах (Simberloff, Dayan, 1991). Другое значение сохранения разнообразия относится не к сосуществованию фиксированного видового состава, а к сохранению видового обилия и выравниваемости в течение длительного времени, что требует рассмотрения темпов видообразования и вымирания (Chesson, Case, 1986; Hubbell, 1997). Многие модели сосуществования видов рассматриваются как модели сосуществования в определенной локальной области. Однако, чтобы иметь какой-либо смысл, рассматриваемый район должен быть достаточно большим, чтобы динамика численности популяции в пределах района не слишком сильно страдала от миграций через его границу (Loreau, Mouquet, 1999).

Механизмы сосуществования реализуются двумя основными способами: они могут быть (а) *выравнивающими (equalizing)*, потому что стремятся свести к минимуму средние различия в толерантности видов, или (б) *стабилизирующими (stabilizing)*, уси-



ливающими отрицательные внутривидовые взаимодействия по отношению к отрицательным межвидовым взаимодействиям. Стабилизирующие механизмы имеют важное значение для сосуществования видов и включают такие механизмы, как разделение ресурсов и хищничество, а также механизмы, зависящие от колебаний численности популяции и экологических факторов в пространстве и времени. Выравнивающие механизмы способствуют стабильному сосуществованию, поскольку они снижают большие различия в толерантности видов, которые могут свести на-нет эффекты стабилизирующих механизмов. Модели неустойчивого сосуществования, в которых видовое разнообразие медленно падает с течением времени, почти полностью сосредоточены на механизмах выравнивания. Эти модели были бы более надежными, если бы включали также стабилизирующие механизмы. Модели нестабильного сосуществования предлагают более широкий взгляд на поддержание разнообразия, включая смену видов (Chesson, 2000).

В начале 1990-х годов были сформулированы три основные гипотезы относительно того, как видовое обилие в качестве суррогата биологического разнообразия (как независимой переменной хозяйственного управления) может повлиять на экосистемные процессы (в качестве зависимой переменной реакции), а именно: разнообразие показывает, что (1) нет никакого эффекта (нуль-гипотеза), (2) имеется линейная связь между разнообразием и экосистемными процессами и (3) существует асимптотическое соотношение, когда виды на более высоких уровнях разнообразия могут быть лишними в функционировании системы (Scherer-Lorenzen, 2005). Эти гипотетические соотношения М. Шерер-Лоренсен делит на три класса:

- *Виды в основном избыточны*: утрата видов компенсируется другими видами с аналогичной функцией. И наоборот, добавление таких видов ничего нового в систему не привносит. Графическое представление показывает асимптотическую зависимость, нечувствительную к изменениям разнообразия. В основе этой точки зрения лежит классификация видов на функциональные группы, в которых виды, входящие в одну группу, выполняют аналогичную функцию в системе. Для поддержания функционирования экосистемы необходим минимальный набор функциональных групп, но виды внутри группы по крайней мере частично замещаемы и, следовательно, "избыточны". Хотя это может быть верно в стабильных условиях окружающей среды, такие "избыточные" виды могут заменять виды, которые выбывают в изменяющихся условиях, таких как нарушение равновесия в системе или изменение климата. Следовательно, "страховая гипотеза" предсказывает более стабильное функционирование экосистем с более высоким разнообразием в условиях флуктуации окружающей среды (Yachi, Loreau, 1999), подчеркивая контекстно-зависимую "гипотезу избыточности". К этому классу гипотез относится так называемая "гипотеза заклепок", которая сравнивает роль видов с заклепками, скрепляющими машину: некоторые заклепки (виды) избыточны в своей функции, увеличивая надежность системы. Однако, после того как число заклепок уменьшается ниже некоторого порога, система терпит неудачу (Scherer-Lorenzen, 2005).

- *Виды в основном уникальны*: утрата или добавление видов вызывает заметные изменения в темпах экосистемных процессов, т. е. виды вносят уникальный вклад в функционирование экосистем. Графические представления имеют положительный (или отрицательный, в зависимости от исследуемого процесса) наклон линии регрессии. Уникальные виды с экстремальными воздействиями - это «краеугольные» виды или «инженеры» экосистемы, первые из которых имеют непропорциональное воздействие на экосистемы по отношению к их численности (например, хищники, контролирующие доминирование других видов), а последние изменяют доступность ресурсов для других членов сообщества путем изменения среды обитания (например, бобры) (Lawton, 1994).

- *Воздействие видов зависит от контекста и, следовательно, специфично*: воздействие исчезновения или добавления видов зависит от условий окружающей среды

(например, состава сообщества, плодородия почв, режима возмущения). Графическое представление не показывает четкой тенденции. Гипотеза неопределенного ответа не означает, однако, что не существует эффекта разнообразия (т. е. наличия "нулевой гипотезы"), а означает, что бывает трудно предсказать последствия из-за сложности ролей видов в экосистемах (Scherer-Lorenzen, 2005).

Д.Б. Гелашвили с соавторами (2010) описывают таксономическое разнообразие в качестве фрактального, или самоподобного объекта. Предложено два подхода. Первый из них – “сэмплинговый” (sampling – выборочный учет) учитывает динамику выборочного процесса при исследовании разнообразия и основан на реальной экологической практике изучения структуры сообществ. Показано, что закономерности, полученные ранее для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества, в известной мере справедливы и для спектра родовой структуры. Второй подход – “топологический”, базируется на абстрактном представлении результатов эволюционного процесса в виде филогенетического дерева, обладающего фрактальной (т. е. отличающейся от регулярной) топологической структурой. Полученные результаты означают, что таксономическое разнообразие, как отражение естественного разнообразия фрактально организованного органического мира, обладает самоподобной (фрактальной) структурой. Тем не менее, авторы отмечают, что аргументы в поддержку выдвинутого положения нуждаются в дополнительной доказательной базе (Гелашвили и др., 2010).

### 3. Индексы разнообразия

Для количественного выражения разнообразия было предложено ошеломляющее разнообразие индексов, небольшое подмножество из них стало популярным и в настоящее время широко используется, часто без особого статистического или теоретического обоснования. Теоретические разработки по использованию индексов разнообразия в основном обсуждались в 1960-70-е годы. По мнению М. Хилла (Hill, 1973), первое обобщение индексов разнообразия было предложено Альфредом Реньи (Rényi, 1961) и известно в математике как формула энтропии Реньи. Однако Г.С. Розенберг (2010), в своем историческом экскурсе происхождения индекса разнообразия, проследил его историю, начиная с XIX века, когда термин «энтропия» был впервые введен Р. Клаузиусом в рамках термодинамики. Последователи Р. Клаузиуса в различных областях естественных наук, каждый «стоя на плечах» предшественника, вносили свою лепту в рамках разных приложений и интерпретаций. В итоге Г.С. Розенберг выстраивает следующую последовательность авторов и интерпретаторов информационного индекса: Р. Клаузиус – Л. Больцман – Р. Хартли – А.Н. Колмогоров – Д. фон Нейман – В.А. Котельников – Р. Фишер – Н. Винер, К. Шеннон, У. Уивер.

Хотя тема индексов разнообразия продолжает обсуждаться по сей день, к 1990-м годам их популярность в теоретических экологических работах снизилась. В отличие от этой утраты интереса со стороны теоретиков-экологов, индексы разнообразия стали частью стандартной методологии во многих прикладных областях экологии, таких как загрязнение и другие антропогенные воздействия. Они вошли в природоохранное законодательство и вновь привлекают к себе внимание на рубеже веков в связи с повышением интереса к биоразнообразию и непрекращающимися поисками показателей состояния окружающей среды (Heip et al., 1998).

Классические индексы биоразнообразия (или функции, учитывающие относительные частоты видов, присутствующих в местообитании), которые описывают взвешенные показатели обилия и распределения видов (Heip et al., 1998), включают индексы разнообразия Шеннона (Hill, 1973; Heip et al., 1998), Симпсона (Simpson, 1949; Hill, 1973; Heip et al., 1998), Бергера–Паркера (Hill, 1973; Magurran, 2004), взвешенный индекс Рича–Джини–Симпсона (Guiasu, Guiasu, 2014), а также индекс равномерности (вы-

равненности – evenness) согласно Пилу (Pielou, 1969; Van Dyke, 2008). Классические индексы в основном описывают альфа-разнообразие (т. е. разнообразие в пределах местообитания или выборки). Однако индекс подобия Чекановского оценивает степень сходства между выборками, представляющую бета-разнообразие (Czekanowski, 1909; Schubert, 2013). Бета-разнообразие – это изменение видового состава вдоль градиента окружающей среды, которое описывает скорость изменения или круговорота в видовом составе (Whittaker, 1960, 1972). Последний автор впервые предложил вычислять отношение двух индексов разнообразия: бета-разнообразия =  $\gamma/\alpha$ , где  $\gamma$  (гамма-разнообразие) – это общее видовое разнообразие ландшафта, и  $\alpha$  (альфа-разнообразие) – это разнообразие видов в среде обитания. Гамма-разнообразие обычно рассчитывается с использованием выборок альфа-разнообразия из нескольких сообществ или списков видов (Whittaker, 1972; Legendre et al., 2005). Позднее был предложен индекс функционального разнообразия (Petchey, Gaston, 2002), который измеряет общую длину ветви функциональной дендрограммы, построенной на региональном наборе видов (Laurila-Panta et al., 2015).

Основная идея индекса разнообразия заключается в получении количественной оценки биологической изменчивости, которая может быть использована для сравнения биологических объектов, состоящих из дискретных компонентов, в пространстве или во времени. В соответствии с "политическим" определением биоразнообразия, этими субъектами могут быть генофонды, сообщества видов или ландшафты, состоящие соответственно из генов, видов и сред обитания. Однако на практике индексы разнообразия применяются главным образом к совокупностям или сообществам видов, или другим таксономическим единицам.

В этом случае общепризнанным вкладом в интуитивную концепцию разнообразия сообщества являются два различных аспекта: видовое богатство и равномерность (в соответствии с терминологией Пита (Peet, 1974)). Видовое богатство является мерой общего числа видов в сообществе (однако, фактическое количество видов в сообществе обычно неизмеримо). Равномерность показывает, насколько равномерно индивиды распределены в сообществе по различным видам. Некоторые индексы, называемые индексами неоднородности, включают оба аспекта, но по мнению С. Хейпа (Heip, 1974), чтобы быть полезным, индекс равномерности должен быть независимым от показателя видового обилия (Heip et al., 1998).

Поскольку важной целью часто является сопоставление объектов, индекс разнообразия должен в принципе удовлетворять условиям, позволяющим проводить достоверную статистическую обработку данных. Это также требует экстраполяции оценок от выборок на статистическую совокупность. Поэтому большое значение имеет статистическая характеристика (модель поведения) различных предложенных индексов. На практике возникает ряд проблем, таких как определение сущности изменчивости (виды, жизненные этапы или размерные категории в пределах одного вида, функциональных групп и т. д.), проблема разграничения сообществ и местообитаний, размер выборки и т. д. Их игнорирование препятствует правильному применению однофакторной статистики.

Основной отправной точкой почти при всех вычислениях является матрица, содержащая пробные участки в виде столбцов и биологические виды в виде строк, причем записи в основном представляют собой данные о численности или биомассе. Индексы разнообразия являются одномерными (и, следовательно, не содержат всей информации, содержащейся в матрице «виды×пробные участки»), но одна и та же матрица может использоваться в качестве отправной точки либо для одномерного (с использованием других сводных статистических данных), либо для многомерного анализа. Поэтому в современных экологических приложениях индексы разнообразия почти всегда используются в сочетании с многомерным анализом (Heip et al., 1998).

Основная проблема в получении оценок разнообразия заключается в базовых, зачастую кропотливых усилиях, необходимых для сбора проб в полевых условиях и для сортировки, взвешивания и определения организмов, присутствующих в выборке (пробе). Стоимость и трудоемкость расчетов в настоящее время сравнительно невелики. Общая доступность современной вычислительной техники и широкий спектр доступного программного обеспечения в настоящее время сделали вычисления, чрезвычайно трудоемкие еще 20 лет назад, очень оперативными. Опасность заключается в том, что зачастую условия применения программного обеспечения, например, проверка допущений и условий, необходимых для использования конкретных статистических тестов, на соответствие характеристикам имеющихся данных, не учитываются (Heip et al., 1998).

Если регистрировать численность различных видов в выборке (и оценивать их в сообществе), то неизменно обнаруживается, что некоторые виды редки, в то время как другие более многочисленны. Эта особенность экологических сообществ обнаруживается независимо от таксономической группы или исследуемой территории. Важная цель экологии - описать эти закономерности в различных сообществах и объяснить их с точки зрения взаимодействия с биотической и абиотической средой.

Можно определить "сообщество" как совокупность организмов в экологической общности (биотопе), но используемое определение всегда должно быть указано в соответствии с фактически возникающей ситуацией. В биосфере нет общностей с абсолютно закрытыми границами, т. е. без взаимодействий с другими ее частями. Поэтому всегда проводятся какие-то произвольные границы. Пилу (Pielou, 1975) рекомендует учитывать следующие особенности:

- 1) пространственные границы территории или пространства, занимаемого сообществом, и методы выборочного учета;
- 2) сроки, в течение которых сделаны измерения;
- 3) совокупность видов, принадлежащих к одному и тому же таксону, рассматривается как репрезентативная общность.

Результаты выборочного учета сообщества поступают в виде списков видов, указывающих для каждого вида меру его численности (обычно количество особей на единице поверхности и пространства, хотя возможны и другие меры, такие как биомасса). Для построения таких данных используется множество методов. Выбранный метод часто зависит от типа модели, которую требуется подогнать под фактические данные (Heip et al., 1998).

Когда говорят, что влажные тропики более разнообразны, чем тундра, то имеют в виду, что там больше видов. Точнее, имеется в виду, что виды во влажных тропиках имеют в среднем меньшую относительную численность, чем виды в тундре - факт, который хорошо виден невооруженным глазом и который может быть продемонстрирован с помощью любого применяемого критерия разнообразия. Но нет смысла просто подтверждать очевидное: цель определения разнообразия числовым индексом скорее состоит в том, чтобы обеспечить средство сравнения между менее четкими случаями. К сожалению, при поиске подходящего численного определения обнаруживается, что никакая конкретная формула не имеет явного преимущества и что все предложенные авторами индексы достаточно правдоподобны (Hill, 1973).

Наиболее часто используемые показатели разнообразия основаны на оценке относительного обилия видов в выборках. Относительное обилие может также использоваться как для графического, так и для математического представления взаимосвязей между видами и обилием, из которых также можно вывести индексы разнообразия. Наиболее распространенными в литературе являются индексы, описывающие обилие или количество видов и равномерность или разделение особей по видам, или комбинация тех и других (Heip et al., 1998).



Многие из предложенных индексов применяются только к подсчетам особей, а не к непрерывным количественным показателям. Нет очевидной интуитивной причины, почему это должно быть так, и Д. Гудолл (Goodall, 1970) отмечает, что в растительных сообществах подсчет особей часто невозможен. Действительно, в идеале хотелось бы рассчитать разнообразие выборки по сухой массе или продуктивности, а также по подсчету особей.

Другой момент, который часто отмечается и неоднократно игнорируется, заключается в том, что, хотя достаточно легко определить меру разнообразия, применимую к конкретной выборке, очень часто она теряет смысл, когда применяется ко всему сообществу. Если разнообразие измеряется числом видов в выборке, то по мере увеличения размера выборки почти беспредельно увеличивается и разнообразие. На этой основе Р. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) предлагают закон видо-территориальных отношений, согласно которому количество встречающихся видов пропорционально величине площади выборки. В символах это выглядит как

$$S \propto A^z, \quad (1)$$

где  $S$  - количество учтённых видов,  $A$  - площадь выборки,  $z$  - эмпирическая константа, варьирующая в пределах от 0,1 до 0,3. Поэтому, если мы хотим использовать индексы разнообразия для характеристики некоего признака гипотетически бесконечного сообщества, а не конкретной выборки, то мы должны учитывать сколь угодно большое количество видов (Hill, 1973).

Различные индексы измеряют различные аспекты распределения численности между видами. Индекс Симпсона, например, чувствителен к численности только более обильных видов в выборке и поэтому может рассматриваться как мера "концентрации доминирования" (Whittaker, 1965). Другая статистическая характеристика, такая как общее число видов, сильно зависит от наличия редко встречающихся особей. Р. Уиттакер считает, что распределение численности не может быть адекватно обобщено одной статистикой, а должно характеризоваться как "концентрацией доминирования", так и общим числом видов.

Другие авторы (Lloyd, Ghelardi, 1964) пошли дальше и предложили понятие "равномерности", которое фактически представляет собой сравнение между разнообразием, измеряемым общим числом видов, и разнообразием, измеряемым некоторой другой статистикой. В общем случае статистики, предложенные Р. Уиттакером, тесно связаны с энтропией Шеннона, и все три критерия связаны с оценкой количества видов, присутствующих в выборке. Они отличаются возможностью включать или исключать относительно редкие виды. Тогда равномерность переопределяется как отношение любых двух оценок, определение которых удовлетворяет важному интуитивному критерию (Hill, 1973).

Далее М. Хилл (Hill, 1973) переходит к обсуждению понятия равномерности. Для любого конкретного набора пропорциональных численностей  $p_1, p_2, \dots, p_n$  имеется континуум возможных чисел разнообразия  $N_a$ , соответствующий возможным значениям индекса  $a$ . Поскольку  $a$  варьирует от  $-\infty$  до  $\infty$ , то число разнообразия все более и более зависит от обильного вида и все меньше и меньше - от редкого. В "полностью равномерном" случае

$$p_1 = p_2 = \dots = p_n = 1/n, \quad (2)$$

где числа разнообразия всех порядков равны  $n$ . В общем случае, чем больше выравнены доли  $p_i$ , тем менее изменчивой будет  $N_a$  в диапазоне варьирования  $a$ . Можно определить двойной континуум критериев равномерности

$$E_{a,b} = N_a/N_b, \quad (3)$$

соответствующий всем возможным парам значений  $a, b$ . Обычно его определяют как соотношение (Pielou, 1966, 1969)

$$J = H/H_{max} = \ln(N_1)/\ln(N_0), \quad (4)$$

что не является мерой равномерности согласно уравнению (3). В литературе были рассмотрены некоторые из  $E_{a,b}$ , например, А. Шелдон (Sheldon, 1969) отмечает, что для этой цели вполне подходит  $E_{1,0}$ .

Использование статистики  $E_{a,b}$  представляет отход от стандартной практики и должно быть обосновано. Отношение вид  $\sim$  изобилие, обладает тем свойством, что каждому виду соответствует «двойник» одного и того же обилия. Можно, например, взять два пола двудомных организмов. Интуитивно это имеет ту же равномерность, что и соответствующее отношение вид  $\sim$  изобилие, в котором каждый вид и его «двойник» объединяются, образуя один «супервид». Статистики  $E_{a,b}$  удовлетворяют этому критерию, а  $J$  – нет (Hill, 1973).

По мнению Л. Джоста (Jost, 2010), определение и количественная оценка равномерности еще более сложны, чем количественная оценка разнообразия, и экологи не согласны с набором свойств, характеризующих равномерность. Однако в литературе существует общее мнение, что разнообразие – это составная величина, состоящая из компонентов обилия и равномерности, и что эти компоненты должны быть определены таким образом, чтобы быть независимыми друг от друга (Heip, 1974; Smith, Wilson, 1996; Gosselin, 2001, 2006). Б. Смит и Дж. Уилсон (Smith, Wilson, 1996) в своем исчерпывающем обзоре критериев равномерности, сделали этот принцип краеугольным камнем характеристики критериев равномерности, но у экологов все наоборот.

Л. Джост (Jost, 2010) доказывает, что стандартные критерии разнообразия невозможно разложить на независимые компоненты обилия и равномерности. Вместо этого видовое обилие может быть разложено на независимые компоненты разнообразия и равномерности. Он выводит критерии равномерности и неравенства, которые следуют из математики разнообразия, и показывает, что поскольку компоненты равномерности и обилия не могут быть независимыми друг от друга, имеет смысл рассматривать критерии “относительной равномерности”, которые дают величину равномерности относительно максимума и минимума, возможного с учетом наблюдаемого обилия. Многие рассуждения о достоинствах различных критериев равномерности исчезают сразу же, как только начинают различать относительную и абсолютную равномерность.

Вопреки выше приведенному комментарию М. Хилла (Hill, 1973), Л. Джост показал, что критерий равномерности  $J$ , по Пилу (Pielou, 1966), который часто отвергается по причине зависимости его от обилия, является превосходной мерой относительной равномерности. Этот и многие другие критерии равномерности и неравенства в экологии и экономике связаны с независимыми критериями равномерности и неравенства. Остается открытым вопрос, как оценить равномерность популяции при неполной выборке, и Л. Джост даёт свои предложения (Jost, 2010).

М. Хилл (Hill, 1973) подчеркивает, что его представление о разнообразии несколько шире, чем понятие эффективного числа присутствующих видов. Определяя число разнообразия как обратную величину среднего пропорционального обилия, он следует Реньи (Rényi, 1961) в использовании этого понятия, которое классифицирует названные числа в соответствии с возможностью включения или исключения более редких видов при их перечете. Различные средние – гармонические, геометрические и арифметические – соответствуют различным устоявшимся показателям разнообразия. Энтропии, которые являются логарифмами чисел разнообразия, эквивалентны, но ме-

нее легко визуализируются и, следовательно, менее подходят для общего использования (Hill, 1973).

Обращая внимание на утверждение Д. Гудолла (Goodall, 1970) о том, что будущее развитие теории видового разнообразия будет основываться на концепции ниши, М. Хилл с сожалением констатирует, что до сих пор понятие ниши игнорировалось. Свой довод он рассматривает не столько как вклад в теорию видового разнообразия, сколько как терминологический очерк. Не озадачиваясь явными провалами в термодинамике и энтропии, это позволяет избегать концептуальной путаницы, возникающей при использовании некорректных индексов равномерности; и это позволяет применять меры разнообразия с такой же уверенностью к показателю биомассы, как и к показателю численности (Hill, 1973). В отношении использования индексов равномерности консенсуса пока нет. Согласно С. Хейпу, равномерность должна быть независимой от видового богатства: число потенциальных индексов равномерности тогда сильно уменьшается. При этом расчет индексов разнообразия или равномерности должен служить простым описанием структуры сообщества и дополняться информацией об экологическом функционировании (Heip et al., 1998).

Но любой выбор термина связан с определенными, часто неустановленными, теоретическими обязательствами, и было бы неискренним утверждать, что определение нейтрально по отношению к взглядам разных авторов. Так, Р. Маргалеф (Margalef, 1968) утверждает, что "эколог видит в любой мере разнообразия выражение возможностей построения систем обратной связи или любого рода связей в данной совокупности видов" (с. 19). Р. Маргалеф, очевидно, имеет в виду, что разнообразие по существу является структурным понятием и что его нельзя отделить от теорий организации сообщества.

Свой очерк М. Хилл завершает следующим обобщением: «Сегодня разнообразие представляет теоретический интерес, потому что оно может быть связано со стабильностью, спелостью, продуктивностью, эволюционным временем, давлением хищников и пространственной неоднородностью. Это не обязательно предполагает обратную связь. Скорее, его следует рассматривать как измеримый параметр, наблюдаемые значения которого могут быть объяснены различными теориями. Даже связь между кибернетическими теориями и энтропией Шеннона в какой-то степени историческая - экология не является термодинамикой. Обобщенные энтропии Реньи сводят энтропию Шеннона к специальному случаю; и они склоняют к выводу, что в качестве меры разнообразия это ни в коей мере не исключение. Различия - это просто цифры, и их следует отличать от теорий, которые они поддерживают» (Hill, 1973. С. 431).

#### 4. Энтропия и разнообразие

Развивая основные положения М. Хилла (Hill, 1973) и С. Хейпа (Heip et al., 1998), Л. Джост (Jost, 2006) показывает, что энтропии, такие, как индексы Шеннона и Джини-Симпсона, сами по себе не являются характеристиками разнообразия. Преобразование их в эффективное число видов является ключом к единой и интуитивной интерпретации разнообразия.

Обилие индексов разнообразия и их противоречивое поведение привели выше упомянутого автора (Hurlbert, 1971) к выводу, что концепция разнообразия бессмысленна. Разнообразие не лишено смысла, но его понятие ошибочно смешивается с индексами, используемыми для его измерения; индекс разнообразия сам по себе не обязательно является «разнообразием». Радиус сферы является показателем ее объема, но сам по себе не является объемом, и использование радиуса вместо объема в инженерных уравнениях даст опасные, вводящие в заблуждение результаты. Именно это биологи сделали с индексами разнообразия. Наиболее распространенной мерой разнообра-

зия, индексом Шеннона, является энтропия, дающая неопределенность на выходе процесса выборочного учета. Когда он рассчитывается с использованием логарифмов по основанию 2, требуется минимальное количество вопросов «да/нет», в среднем необходимых для определения идентичности отобранного вида; это средняя глубина максимально эффективного дихотомического ключа. Б. Тотмереш (Tothmeresz, 1995), С. Рикотта (Ricotta, 2003) и С. Кейлок (Keylock, 2005) показали, что большинство других непараметрических индексов разнообразия также являются обобщенными энтропиями. Энтропии являются приемлемыми показателями разнообразия, но это не повод утверждать, что энтропия является разнообразием (Jost, 2006).

В физике, экономике, теории информации и других науках различие между энтропией системы и эффективным числом элементов системы является фундаментальным. Именно это последнее число, а не энтропия, лежит в основе концепции разнообразия в биологии. Простейший случай представляет сообщество, состоящее из  $S$  одинаково распространенных видов. Практически в любом биологическом контексте можно сказать, что сообщество с 16 одинаково распространенными видами вдвое разнообразнее сообщества с 8 одинаково распространенными видами. Таким образом, когда все виды одинаково распространены, разнообразие должно быть пропорционально количеству видов. Естественно установить константу пропорциональности для исследуемой общности, так что сообщество с 8 одинаково распространенными видами имеет разнообразие 8 видов, а сообщество с 16 одинаково распространенными видами имеет разнообразие 16 видов. Разница в поведении между энтропией и разнообразием здесь очевидна (Jost, 2006).

Энтропия Шеннона-Уивера

$$-\sum_{i=1}^S p_i \log_b p_i, \quad (5)$$

вычисленная с использованием логарифма по основанию  $b = 2$ , равна 3,0 для первого сообщества и 4,0 для второго сообщества; энтропия второго сообщества больше, чем первого, не в два раза: для любого выбора основания  $b$ , если энтропия первого сообщества равна  $x$ , энтропия второго сообщества равна  $x + \log_b 2$ . Энтропия дает неопределенность в видовой идентичности выборки, а не в количестве видов в сообществе (Jost, 2006).

Это не означает, что энтропия Шеннона является плохим индексом разнообразия; напротив, это самый глубокий и полезный из всех индексов разнообразия, но его значение дает неопределенность, а не разнообразие. Если он выбран в качестве индекса разнообразия, то все сообщества, которые соответствуют частному значению энтропии Шеннона, эквивалентны по отношению к их разнообразию (согласно этому индексу). Таким образом, индекс разнообразия создает классы эквивалентности между сообществами. В каждом из этих классов эквивалентности есть одно сообщество, все виды которого одинаково распространены. Приведенное интуитивное определение разнообразия применимо к этому сообществу, показывая, что его разнообразие равно числу его видов; все другие сообщества в классе эквивалентности должны иметь такое же разнообразие (Jost, 2006).

Таким образом, оценка разнообразия сообщества сводится к проблеме нахождения эквивалентного сообщества (того, который имеет то же значение индекса разнообразия, как и исследуемое сообщество), составленного из одинаково распространенных видов. Это вопрос арифметики: рассчитать индекс разнообразия для  $D$  одинаково распространенных видов (тогда каждый вид имеет частоту  $1/D$ ), установить результирующее выражение, равное фактическому значению индекса разнообразия, и решить это уравнение относительно  $D$ . Это значение  $D$  характеризует разнообразие сообщества согласно выбранному индексу. В таблице приведены результаты этого алгоритма для



некоторых общих индексов разнообразия. Число  $D$  было названо Р. Макартуром (MacArthur, 1965) «эффективным числом видов»; в физике это число состояний, связанных с данной энтропией, а в экономике оно называется «числовым эквивалентом» меры разнообразия (Patil, Taillee, 1982). Можно называть это просто разнообразием.

Таблица. Преобразование общих индексов в показатели истинного разнообразия (Jost, 2006)

Индекс $x$ :	Разнообразие в терминах $x$ :	Разнообразие в терминах $p_i$ :
Обилие видов $x \equiv \sum_{i=1}^S p_i^0$	$x$	$\sum_{i=1}^S p_i^0$
Энтропия Шеннона $x \equiv -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$	$\exp(x)$	$\exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right)$
Концентрация Симпсона $x \equiv \sum_{i=1}^S p_i^2$	$1/x$	$1/\sum_{i=1}^S p_i^2$
Индекс Джини-Симпсона $x \equiv 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$	$1/(1-x)$	$1/\sum_{i=1}^S p_i^2$
Энтропия Цаллиса $x \equiv \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^q\right)/(q-1)$	$[(1 - (q-1)x)]^{1/(1-q)}$	$\left(\sum_{i=1}^S p_i^q\right)^{1/(1-q)}$
Энтропия Реньи $x \equiv \left(-\ln \sum_{i=1}^S p_i^q\right)/(q-1)$	$\exp(x)$	$\left(\sum_{i=1}^S p_i^q\right)^{1/(1-q)}$

Далее Л. Джост (Jost, 2006) вводит понятие разнообразия  $q$ -порядка. Большинство непараметрических индексов разнообразия, используемых в науке (включая все обобщенные энтропии, используемые в биологии), являются монотонными функциями  $\sum_{i=1}^S p_i^q$ , или пределами таких функций при  $q \rightarrow 1$ . Они включают видовое обилие, энтропию Шеннона, все критерии Симпсона, все энтропии Реньи (Renyi, 1961; Pielou, 1975), все энтропии Цаллиса (цит. по: Keylock, 2005) и многие другие.

Когда ко всем этим критериям применяется выше упомянутый алгоритм, они дают одно выражение разнообразия:

$${}^qD \equiv \left(\sum_{i=1}^S p_i^q\right)^{1/(1-q)} \quad (6)$$

Их часто называют "числами Хилла", но они являются более общими по сравнению с тем, что предполагает вывод М. Хилла (Hill, 1973). Верхний индекс  $q$  в экспоненте можно назвать "порядком" разнообразия; для всех индексов, которые являются функциями  $\sum_{i=1}^S p_i^q$ , истинное разнообразие зависит только от значения  $q$  и частот видов, а не от функциональной формы индекса. Это означает, что при расчете разнообразия данного сообщества не имеет значения, используется ли концентрация Симпсона, обратная концентрация Симпсона, индекс Джини-Симпсона, энтропия Реньи второго порядка или индекс Херлберга-Смита-Грасса при  $m = 2$ ; все они дают один и тот же показатель разнообразия:

$${}^2D = 1/\left(\sum_{i=1}^S p_i^2\right) \quad (7)$$

Верхний индекс 2 при  $D$  означает многообразие 2-го порядка. Порядковый номер разнообразия указывает на его чувствительность к преобладающим и редким видам. Разнообразие нулевого порядка ( $q = 0$ ) совершенно нечувствительно к частотам видов и более известно, как видовое богатство. Все значения  $q < 1$  дают показатели разнообразия, которые непропорционально благоприятствуют редким видам, тогда как все значения  $q > 1$  непропорционально благоприятствуют наиболее распространенным видам (Tsallis, 2001; Keylock, 2005). Критическая точка, которая взвешивает все виды по их частоте, не отдавая предпочтения ни общим, ни редким видам, возникает при  $q = 1$ ; уравнение (6) не определяется при  $q = 1$ , но существует его предел, и он равен

$${}^1D = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) = \exp(H) \quad (8)$$

Здесь  $H$  - это экспонента энтропии Шеннона, но она получена естественным образом, без какой-либо ссылки на теорию информации. Центральная роль, которую эта величина играет в биологии, теории информации, физике и математике, не является вопросом определения, предпочтения или моды (как утверждали некоторые биологи), а скорее следствием ее уникальной способности взвешивать виды точно по их частоте, без непропорционально большого количества редких или преобладающих видов. Биологи обнаружили бы его и использовали в качестве основного индекса разнообразия, даже если бы теории информации не существовало (Jost, 2006).

Уравнение (6) обладает свойствами, интуитивно ожидаемыми от индекса разнообразия. Для всех значений  $q$  оно всегда дает ровно  $S$ , когда применяется к сообществу с  $S$  одинаково распространенными видами. Для всех значений  $q$  оно также обладает свойством «удвоения», введенным М. Хиллом (Hill, 1973): предположим, что мы имеем сообщество из  $S$  видов с их произвольными частотами  $p_1, \dots, p_i, \dots, p_s$ , с разнообразием  ${}^qD$ . Предположим, мы делим каждый вид на две равные группы, скажем, самцов и самок, и рассматриваем каждую группу как отдельный «вид». Интуитивно мы удвоили разнообразие сообщества этой реклассификацией, и в действительности разнообразие удвоенного сообщества, вычисленное в соответствии с уравнением (6), всегда равно  $2 \times {}^qD$ , независимо от величины  $p_i$ .

В заключение своего обзора Л. Джост (Jost, 2006) констатирует, что путаница с понятиями энтропии и разнообразия инициирует большую часть дебатов о критериях разнообразия, усложняет порядок полевых исследований и препятствует теоретическому прогрессу. Большинство индексов разнообразия - это энтропии, а не разнообразия, и их математическое поведение обычно не соответствует теоретической или интуитивной концепции биологического разнообразия. Все индексы могут быть преобразованы в истинные разнообразия, которые обладают единым набором математических свойств, соответствующим понятию разнообразия. Преобразование индексов в истинные разнообразия облегчает интерпретацию результатов. Если исследователи обнаруживают энтропию Шеннона до и после опыта соответственно 4,5 и 4,1, они обычно не идут дальше того, чтобы сказать, что разница мала, а затем возвращаются к статистическим тестам, чтобы увидеть, является ли разница статистически значимой. Более информативно было бы давать показатели разнообразия вместо энтропий; в этом случае разнообразие составляет 90 и 60 видов соответственно. Легко видеть, что разница между разнообразиями до и после опыта не мала, а огромна. Вопрос о реальном различии важен и отделен от его статистической значимости. Важно иметь информативные, поддающиеся интерпретации показатели разнообразия и сходства, с тем чтобы мы могли выйти за рамки простых статистических выводов (Jost, 2006).

Это особенно полезно для преобразования в истинные показатели разнообразия при работе с несколькими видами индексов. Если сообщество имеет видовое богатство 100, энтропию Шеннона 3,91 и индекс Джини-Симпсона 0,967, то корректность их сопоставления не очевидна. Их преобразование к показателям разнообразия дает 100, 50 и 30 видов; большие падения в разнообразиях по мере увеличения  $q$  указывают на высокую степень доминирования в сообществе. Если бы сообщества были полностью лишены доминирования (все виды одинаково вероятны), разнообразие составило бы 100 видов при всех значениях  $q$  (Jost, 2006).

Л. Джост считает, что каждый индекс разнообразия имеет уникальные свойства, которые полезны в определенных приложениях. Он не ставит цель оспаривать целесообразность использования необработанных индексов в видоспецифичных приложениях. Однако, поскольку необработанные индексы разнообразия демонстрируют большое

разнообразие математических моделей поведения, они не могут дать разумных результатов, если их непосредственно вставлять в общее уравнение или формулу разнообразия. Преобразование необработанных индексов в истинные показатели разнообразия (числа Хилла) даёт возможность построения значимых независимых от индекса общих уравнений, критериев или формул, связанных с разнообразием (Jost, 2006).

### 5. Разработка основных показателей биоразнообразия (ОПБ)

Сокращение темпов утраты биоразнообразия и предотвращение его опасных изменений являются мировыми приоритетами. В 2010 году стороны Конвенции о биологическом разнообразии приняли Стратегический план в области сохранения и устойчивого использования биоразнообразия на 2011-2020 годы. Это структура, рассчитанная на 10 лет, в рамках которой все страны и субъекты деятельности принимают меры к сохранению биоразнообразия и полезностей, обеспечиваемых им для всех людей. Однако не существует глобальной согласованной системы наблюдений для предоставления регулярных и своевременных данных об изменении биоразнообразия. Цель Межправительственной научно-политической платформы по биоразнообразию и экосистемным услугам (МПБЭУ) - разработка и обеспечение консенсуса по основным переменным биоразнообразия (ОПБ), которые могли бы лечь в основу программ мониторинга во всем мире (Pereira et al., 2013).

Несмотря на прогресс в области цифровой мобилизации данных о биоразнообразии, налицо недостаточная согласованность национального и регионального систем мониторинга биоразнообразия. Наряду с нехваткой людских и финансовых ресурсов, одним из основных препятствий является отсутствие консенсуса в отношении того, что следует контролировать. Несмотря на то, что собираются многочисленные данные, интегрируемые в глобальную сеть наблюдения за ОПБ, по-прежнему существуют значительные пробелы. Измерения проводят различные организации по соответствующим проектам, при этом некоторые важные аспекты, такие как генетическое разнообразие, часто отсутствуют (Feld et al., 2009).

Учитывая сложность процесса изменения биоразнообразия, задача разработки глобальной системы наблюдений может показаться непреодолимой (Pereira et al., 2012). Для целей Конвенции по биоразнообразию на период до 2020 года предложено около 100 показателей. В большинстве докладов, представленных сторонами Конвенции по биоразнообразию, не хватает доказательной информации об изменении биоразнообразия. ОПБ помогают выделить приоритеты, определяя минимальный набор основных измерений для отражения основных аспектов изменения биоразнообразия, дополняющих друг друга, а также другие инициативы по наблюдению за изменением окружающей среды.

Х. Перейра с соавторами (Pereira et al., 2013) определяют ОПБ как измерение, необходимое для изучения, отчетности и управления изменениями биоразнообразия. Сотни переменных потенциально подходят под это определение. Авторами разработан и протестирован процесс выявления наиболее важных из них. Отобраны десятки переменных биоразнообразия, отвечающих критериям масштабируемости, временной чувствительности, осуществимости и релевантности. Эти переменные оценены по важности, проверены на избыточность и объединены в шесть классов: генетический состав; популяции видов; видовые признаки; состав сообщества; структура экосистемы и функция экосистемы. Примерами ОПБ в каждом классе могут быть соответственно: аллельное разнообразие; обилие и распределение видов; фенология; таксономическое разнообразие; структура среды обитания и сохранение питательных веществ.

Часто не представляется возможным экстраполировать наблюдения точечных местоположений на уровень регионального масштаба. Поэтому выбранные ОПБ ис-

пользуют дистанционное зондирование для непрерывного измерения в пространстве (например, структуры среды обитания) или местные схемы выборочного учета, которые могут быть интегрированы в крупномасштабные обобщения. Функции экосистем или переменные состава сообществ часто нуждаются в интенсивных измерениях *in situ*, осуществимых лишь локально, но модели дистанционного зондирования могут быть использованы для экстраполяции с уровня точечных местоположений до регионального масштаба (Ferrier, 2011). Такие модели также важны для прогнозирования реакции ОПБ (например, распределения видов) на экологические факторы и могут использоваться для разработки сценариев, изучающих различные варианты политики, что является одним из основных видов деятельности МПБЭУ. Многие оценки биоразнообразия ориентированы на инвентаризацию видов, например, идентификацию всех видов в регионе, и предполагают удвоение усилий по описанию всех видов в мире. В рамках ОПБ выполняются повторные измерения в одних и тех же таксонах в тех же местах и регионах, в основном, на краткосрочных (от 1 до 5 лет) иногда среднесрочных (от 10 до 50 лет) временных интервалах (Pereira et al., 2013).

Ключевыми определителями в системе наблюдений являются количество переменных, нуждающихся в мониторинге, и их измеримость. Несмотря на то, что определение пятидесяти ОПБ требует сложных систем наблюдения и моделирования, конечный результат часто внешне прост (например, температура воздуха). Это также относится к тем ОПБ, которые связаны с экосистемными структурами и функциями. Однако ОПБ, относящиеся к популяциям или признакам видов и генетическому или популяционному составу, требуют репрезентативной выборки по таксономическим группам или типам сообществ. Эти ОПБ должны сбалансировать специфику и общность, что позволяет достоверно агрегировать данные из нескольких программ мониторинга. Выбранные ОПБ заполняют нишу, не охваченную глобальной инициативой наблюдений за окружающей средой. Для оценки экосистемных услуг требуются знания об изменениях полезных видов, функциональных групп или экосистемных процессов; дополнительные физические, социальные и экономические данные могут быть получены на основе оценочных исследований, обследований и национальной статистики (Pereira et al., 2013).

Идентификация ОПБ и определение протоколов выборочного учета осуществляются открытым процессом, который требует участия научных, политических и других сообществ. Важную роль могут играть МПБЭУ, национальные органы по биоразнообразию, космические агентства, неправительственные организации и сообщества ученых. Координация схем выборочного учета по странам и масштабам мониторинга может свести к минимуму затраты и повысить пространственную репрезентативность. Разработка приемлемых финансовых механизмов для распределения расходов между развивающимися странами, в которых наблюдается большая часть биологического разнообразия, и развитыми странами, которые получают экологические выгоды, но оказывают значительное давление на биосферу, будет играть ключевую роль в развитии постоянно глобальной системы (Pereira et al., 2013).

Таким образом, первичные данные натуральных наблюдений и дистанционного зондирования, предварительно обрабатываются и объединяются в виде ОПБ, представляющих собой промежуточный слой данных для согласования протоколов выборочного учета и систем измерений. В программу мониторинга биоразнообразия должны быть включены все классы ОПБ. Это обеспечивает информацию по многим показателям биоразнообразия и экосистемных услуг, необходимым согласно Айчинским целевым задачам по биоразнообразию — стратегическому плану, включающему 20 новых целей в области биоразнообразия до 2020 г. (Aichi Targets). Некоторые показатели требуют интеграции ОПБ с другими источниками информации, а именно, с данными о вспомогательных атрибутах биоразнообразия (медленно изменяющиеся переменные), движущих силах и



факторах давления, ответных мерах в области управления и политики, а также об оценках и спросах на экосистемные услуги. Прогнозы будущих движущих факторов и политических откликов могут быть использованы при разработке сценариев для оценки биоразнообразия и экосистемных услуг с использованием моделей, откалиброванных и проверенных на основе ОПБ (Pereira et al., 2013).

Развивая основные положения Х. Перейры (Pereira et al., 2013), Д. Шмеллер с соавторами (Schmeller et al., 2017) предложили определять ОПБ как переменную биологического состояния в трех ключевых измерениях (время, пространство и биологическая организация), что имеет решающее значение для точного контроля за изменением биоразнообразия. Как отмечалось выше, концепция ОПБ предлагает комплексный взгляд на биоразнообразии и задумывалась как промежуточный слой между данными первичных наблюдений и производными показателями (Pereira et al., 2013; Brummitt et al., 2016). В качестве уточнения, согласно Д. Шмеллеру с соавторами (Schmeller et al., 2017), ОПБ может быть определена как гармонизированная и стандартизированная совокупность всех биологических данных во времени и пространстве вдоль третьего измерения, представляющего уровень биологической организации (ген, индивидуум, вид, сообщество, экосистема, также известная как биологический компонент), в целом образуя куб ОПБ (рис. 2).

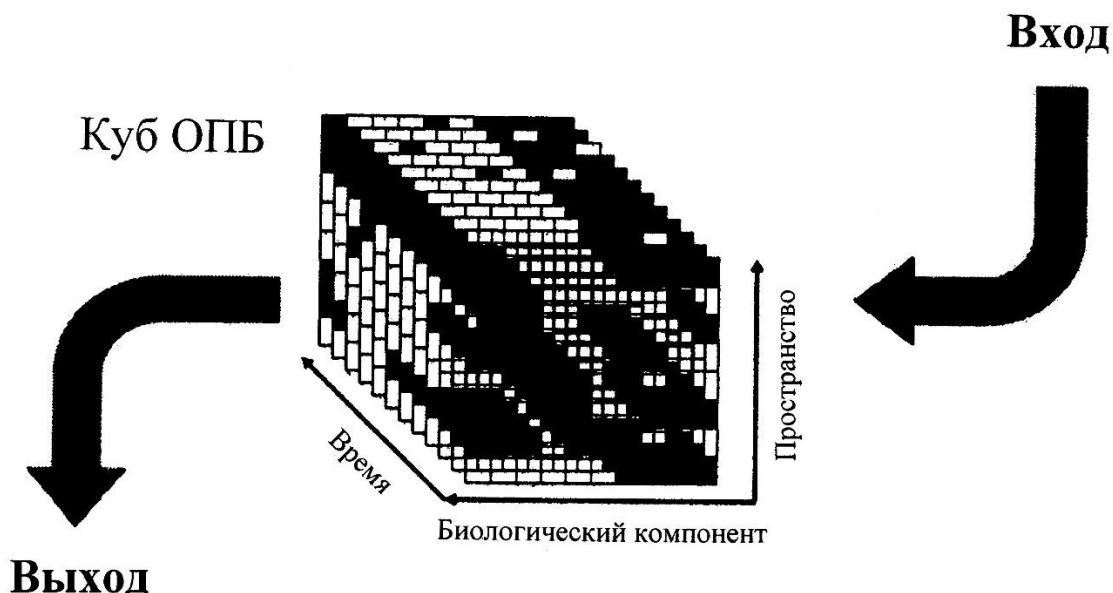


Рис. 2. Процесс практической реализации основных переменных биоразнообразия (Schmeller et al., 2017). Заполнение куба ОПБ требует сбора, мобилизации и обработки данных для последующего исследования (вход). После заполнения куба ОПБ данными он может облегчить измерение и моделирование изменений биоразнообразия и тем самым обеспечить информацией как ученых, так и особенно политиков (выход). Весь процесс от исходных данных до куба ОПБ также представляет собой важную информацию для научного сообщества при проведении ресурсо-эффективного анализа изменения биоразнообразия в более широких пространственных масштабах. Это включает количественную оценку основных факторов, влияющих на изменение биоразнообразия (Mace, Baillie, 2007), а также прогнозирование и моделирование воздействия изменений биоразнообразия на экосистемные услуги (Oliver et al., 2015). Эти анализы при периодических проверках будут затем использоваться в глобальных и региональных политических процессах для объяснения наблюдаемых изменений биоразнообразия, улучшения прогноза изменения биоразнообразия и подготовки глобальных оценочных докладов (Schmeller et al., 2017).

Куб ОПБ даёт многомерное представление о конкретной переменной биоразнообразия и состоит из измерений или оценок основных его аспектов, которые поддерживают сравнение состояний биоразнообразия в пространстве и во времени. Для содей-

ствия развитию ОПБ предлагается проводить четкое различие между ОПБ и переменными, описывающими нагрузки и реакции биоразнообразия, такие, как экосистемные услуги или режимы нарушений. Например, воздействия нагрузок, таких как потеря среды обитания или эксплуатация, могут быть связаны с изменениями в таких биологических показателях, как численность популяции, распределение видов и структура среды обитания, но сами нагрузки не несут биологического характера и, следовательно, находятся за пределами предложенного определения ОПБ. Для класса экосистемной функции ОПБ режим возмущения не входит в определение ОПБ, поскольку не является биологической переменной, в отличие от положений Х. Перейры с соавторами (Pereira et al. 2013).

Режим возмущения является, скорее, природным или антропогенным драйвером изменений в таких экологических процессах, как сукцессия и регенерация и, в конечном счете, в состоянии биоразнообразия. Что касается класса экосистемной структуры ОПБ, то он должен охватывать только биологические компоненты, но не должен включать абиотические переменные (химический состав, рельеф, климатические условия), несмотря на их важность для понимания того, почему ОПБ может изменяться в пространстве и во времени. Это уточнение является важным и полезным при установлении данных, которые должны быть приняты для расчета ОПБ. Это также позволило бы разбить массив данных о биоразнообразии на субкомпоненты, которые могут быть практически рассмотрены в реальном мире в рамках существующих ограничений, определяемых, например, административными границами, законодательными периодами, периодами международных отчетов и т. д. Эти ограничения могут определять области согласования ОПБ. Это облегчило бы измерение ОПБ в любом месте и в любое время таким образом, чтобы оно было последовательным и обобщаемым для соответствующих компонентов биоразнообразия в любой биологической системе.

Д. Шмеллерс соавторами (Schmeller et al., 2017) резюмируют:

1. ОПБ являются переменными биологического состояния: они не являются переменными внешнего давления (например, эксплуатации), полезностей (например, экосистемных услуг) или реакции (например, доли местообитания в охраняемых районах), но в последующих аналитических этапах ОПБ могут быть согласованы с ними.

2. ОПБ имеют важное значение, поскольку отбираются для учета изменений биоразнообразия в пределах определенного диапазона пространственных и временных границ. Они не агностичны к пространственному и временному масштабу вне этого диапазона.

В общих чертах процесс создания ОПБ начинается со стандартизации, гармонизации и интеграции необработанных биологических наблюдений (т. е. первичных данных) из различных источников в пространстве и времени и заканчивается, когда полностью документируются его пространственно-временные изменения. Разработка показателей и понимание причин документированных изменений не входят в рамки ОПБ, но являются следующим логическим шагом в использовании их данных. В совокупности ОПБ представляют репрезентативный набор важных компонентов биоразнообразия и, таким образом, помогут определить приоритетность методов сбора данных и управления ими. Окончательный набор ОПБ должен быть оценен на основе дополнительной полезности каждого ОПБ для всех остальных с использованием набора таких объективных критериев, как репрезентативность, комплементарность, актуальность политики, прогностическая способность, значимость изменений, чувствительность к изменениям и применимость в различных биологических сферах (Schmeller et al., 2017).

В заключительной части своего сообщения Д. Шмеллерс с соавторами (Schmeller et al., 2017) ещё раз напоминают, что уточнение концепции ОПБ является важным шагом на пути практической ее реализации и даёт четкое представление о том, что такое ОПБ по своей природе так же важно для его практической реализации, как и разработка техниче-

ских, аналитических и правовых способов разработки ОПБ. В противном случае в концепцию ОПБ будет включена любая экологическая переменная, что значительно ослабит ее потенциальную значимость и снизит возможности координации мониторинга биоразнообразия на глобальном уровне (Schmeller et al., 2015). Это обеспечит интегративный взгляд на биоразнообразии и предоставит заинтересованным сторонам ясную и простую информацию об его изменениях (Brummitt et al., 2016).

Наряду с предложением рассматривать ОПБ как строгие биологические переменные состояния, Д. Шмеллер с соавторами призывают ученых-биологов принять более прозрачное определение переменных биоразнообразия, будь то аналогичное или отличное от их предложения. Они также призывают ученых разрабатывать дополнительные существенные экологические переменные, которые охватывали бы другие важные аспекты нашей меняющейся планеты, не имеющие прямого отношения к биоразнообразию, такие как оценка экосистемных услуг или химический состав почвы и воды. Рамочная программа ОПБ позволит количественно оценить прежние тенденции и предоставить ключевые данные для прогнозирования будущих изменений в биоразнообразии, с тем чтобы давать информацию о политически значимых и всеобъемлющих показателях и прогнозах.

#### **6. Имитационное моделирование связи «продуктивность – обилие видов»**

Известно, что экосистемные процессы зависят как от количества, так и от характеристик видов, присутствующих в экосистеме, но математической теории, объясняющей этот феномен, нет (Tilman et al., 1997b). Опубликованные работы оставляют открытыми два основных вопроса:

- Является ли воздействие биоразнообразия на экосистемы логическим результатом фундаментальных экологических процессов, таких как межвидовая конкуренция за ресурсы, или же необходимо искать более глубокие объяснения?

- Каковы потенциальные последствия быстрого увеличения глобальных вымираний видов и крайних упрощений в функционировании антропогенных экосистем?

Поскольку функционирование экосистемы может зависеть как от специфики, так и от численности ее видов, осознается необходимость проводить различие между этими двумя зависимостями как в экспериментальных, так и в теоретических исследованиях. Это требует, во-первых, определения группы всех потенциальных видов, называемых 'видовым пулом'. Затем, чтобы приписать влияние на функционирование системы видовому разнообразию, эти влияния должны быть результатом сравнения реакций двух или более уровней разнообразия. На каждом уровне разнообразия должны существовать многочисленные воспроизводимые экосистемы, каждая из которых имеет случайное и независимое сочетание видов, выбранных из их пула. Имея много случайных комбинаций видов, взятых из большого пула видов, средняя реакция среди воспроизводимых экосистем на данном уровне разнообразия становится независимой от конкретных комбинаций видов. Различия между средними откликами для различных уровней разнообразия определяют эффект разнообразия. Дисперсия между различными комбинациями видов на данном уровне разнообразия определяет воздействие альтернативных видовых составов.

Исследование такого множества вариантов в полевых экспериментах или затруднительно, или невозможно, особенно в лесных экосистемах. Ответить на подобные вопросы можно лишь в ходе имитационных экспериментов. Д. Тильман с соавторами представили три имитационные модели межвидовых конкурентных взаимодействий в сообществах, содержащих различное количество случайно выбранных видов. Они показывают, что продуктивность экосистем, запас фитомассы и использование ресурсов зависят от видового разнообразия, как это было экспериментально установлено ранее (Tilman et al., 1996). Все три модели показывают также, что как видовая специфика, так

и биоразнообразию, одновременно влияют на функционирование экосистем, однако их относительная значимость сильно различается между моделями (Tilman et al., 1997b).

Первая модель описывает результат имитаций конкуренции за один ресурс (рис. 3а), вторая - результат конкуренции за два ресурса (рис. 3б). Для обеих моделей выведено прогнозируемое влияние разнообразия растений на равновесный общий показатель биомассы растений и на потребление питательных веществ экосистемой. Третья модель исследует случаи дифференциации видов по ортогональным осям ниш местобитания, в котором видовой состав ограничивают два ортогональных фактора - температура и pH почвы (рис. 3в).

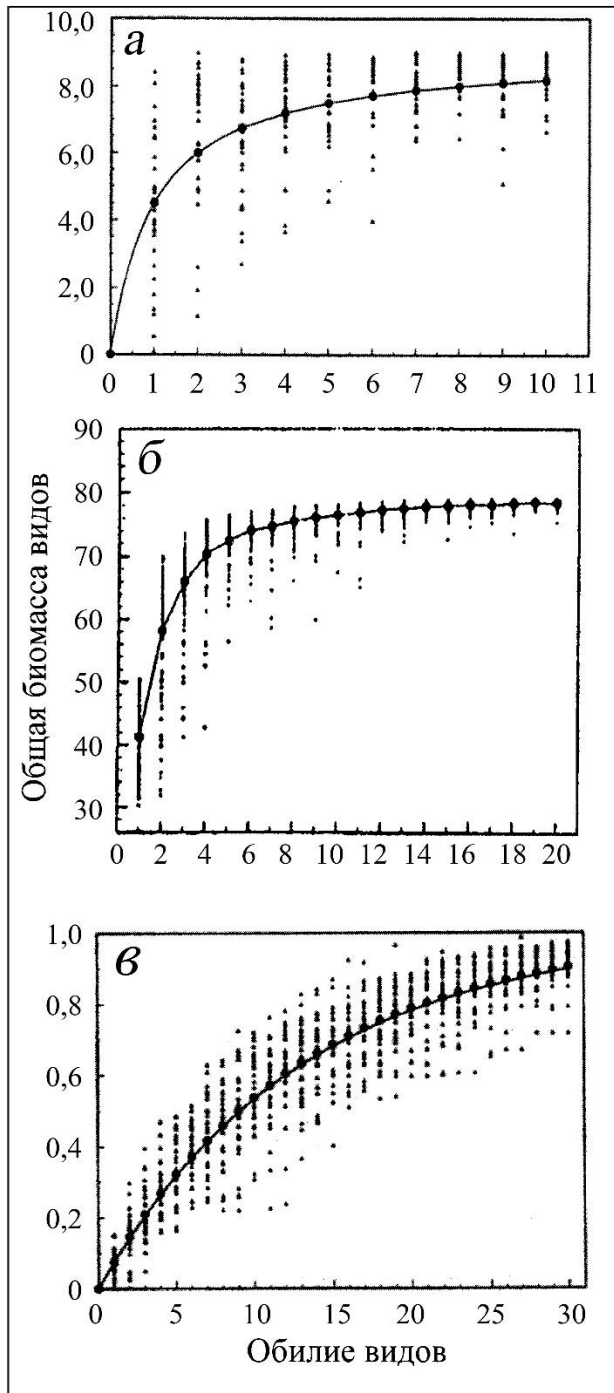


Рис. 3. Результаты имитационного моделирования конкуренции видов: (а) за один и тот же ресурс; (б) за два ресурса и (в) при наличии двух ортогональных факторов - температуры и pH почвы, ограничивающих видовой состав в нише. Во всех случаях биомасса сообщества увеличивается при возрастании видовой обилия по асимптоте или с приближением к ней (Tilman et al., 1997b).

Предположительно, из-за межвидовых физиологических и морфологических компромиссов и былых межвидовых взаимодействий каждый вид будет иметь какое-то сочетание этих двух факторов, при котором он продуцирует лучше. Каждый вид покрывает часть среды обитания, но ни один вид не может в полной мере использовать весь спектр условий окружающей среды. При отборе видов случайным образом модель показывает, что общая биомасса сообщества асимптотически увеличивается с ростом разнообразия, следуя закону уменьшения предельной выгоды (Hooper et al., 2005). Скорость приближения к асимптоте зависит от величины пространственной неоднородности по двум осям ниши.

Все три модели показывают, что в среднем продуктивность возрастает по мере увеличения биоразнообразия сообщества по асимптоте. Д. Тильман с соавторами выведенным закономерностям придают статус теории, подтверждающей экспериментальные результаты и показывающей,

что воздействие биоразнообразия на функционирование экосистем определяется известными экологическими процессами.



Авторы делают вывод, что, представленные ими теоретические прогнозы и их соответствие полевым экспериментам позволяют предположить, что нынешние быстрые темпы исчезновения видов в управляемых экосистемах могут оказывать значительное воздействие на их продуктивность и устойчивость (Tilman et al., 1997b).

### 7. Биоразнообразие и продуктивность: эффект взаимодополняемости и эффект выборки

Многочисленными экспериментами было установлено положительное соотношение между биоразнообразием и продуктивностью растительных сообществ (Wardle, 1999; Schwartz et al., 2000; Diaz, Cabido, 2001; Loreau et al., 2001, 2002; Hector, 2002; Schmid et al., 2002; Hooper et al., 2005; Spehn et al., 2005; Liang et al., 2016). Однако механизмы, лежащие в основе этого явления, обсуждаются до сих пор. Для выявления потенциальных механизмов объяснения причинно-следственной связи между биоразнообразием и экосистемными процессами, в частности, формированием биологической продуктивности, рассматриваются два разных класса механизмов – взаимодополняемость в нише (биологический механизм) и эффект выборки (статистический механизм) (Aarssen, 1997; Huston 1997; Tilman et al., 1997b, 2001; Loreau, 2000; Scherer-Lorenzen, 2005). Положительный эффект выборки проявляется в многовидовом растительном сообществе в повышении вероятности выборочного учета доминирующего вида с высокой биомассой, а положительный эффект комплементарности - в увеличении вероятности выборочного учета совокупности комплементарных (взаимодополняющих) видов. Каждая из гипотез предлагает экологически обусловленные механизмы как комплементарности взаимодействий двух или более видов, так и выборочного учёта, включающего наличие определенного вида.

При выяснении характера влияния биоразнообразия на функционирование экосистем самым простым вариантом является поиск сообществ, отличающихся по данному аспекту биоразнообразия, и сравнение их с точки зрения различных экосистемных процессов. Например, в соответствии с этим сравнительным подходом отбираются два типа леса с различным числом деревьев и видовым составом. Однако, если условия на участке не являются идентичными, при подобных сравнениях могут быть скрытые потенциальные эффекты, как следствие экологических различий между отобранными участками, которые сами по себе определяют разнообразие экосистемы. Таким образом, сравнительные исследования или выборочные обследования могут использоваться для постулирования любых корреляций между разнообразием и экологическими процессами, но они никогда не могут использоваться для установления причинно-следственной связи или основополагающих механизмов этой взаимосвязи (Scherer-Lorenzen, 2005).

Например, Дж. Касперсен и С. Пакала (Caspersen and Pacala, 2001), используя данные инвентаризации лесов в США, вывели асимптотическую зависимость годичной продукции древостоев от количества древесных видов в пологе (рис. 4). Это означает, что более выраженное разнообразие видов повышает продуктивность насаждения благодаря функциональным различиям между ними, приводящим к более интенсивному использованию наличных ресурсов местообитания и, следовательно, более интенсивному их росту. Эта аргументация соответствует гипотезе комплементарности (взаимодополняемости) видов в нише. Однако причинно-следственная связь может быть и противоположной: более продуктивные древостои могут просто допускать сосуществование большего числа видов. Таким образом, при экспериментальных и сравнительных исследованиях необходимо различать причину и следствие (Scherer-Lorenzen, 2005).

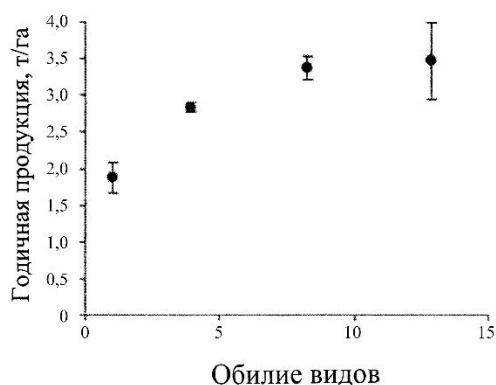


Рис. 4. Соотношение между обилием видов и годичной продукцией в лесах Северной Америки (Caspersen, Pacala, 2001).

Постановка вопроса о соотношении биологического и статистического механизмов при объяснении названной причинно-следственной связи далеко не случайна: в 2013 году крупнейшими зарубежными экологами были сформулированы 100 основных вопросов, на которые должна дать ответы экология XXI века. В конце перечня под номером 97 стоит вопрос: «В какой

степени хорошо изученные экологические закономерности распределений по богатству видов, соотношений между численностью вида и занимаемой им площади и т. п. определяются статистическими, а не экологическими закономерностями?» (Розенберг, Гелашвили, 2013).

В ходе одного из первых опытных подходов использовались так называемые "эксперименты по удалению", когда определенные виды или их функциональные группы удалялись из интактных природных систем, создавая тем самым градиент уровней разнообразия от естественного до расстроенного, однако правильный контроль за воздействиями является довольно сложным. Из-за этих трудностей в начале 1990-х годов были начаты эксперименты, согласно которым формирование разнообразия произвольно распределяют по пробным участкам в пределах одного местообитания, сохраняя условия окружающей среды как можно более постоянными. Только путем принятия такого "синтетического фитоценотического подхода" можно однозначно выявить последствия разнообразия для среды обитания. Вместе с тем, планирование эксперимента по формированию разнообразия разной степени сопряжено с трудностями, особенно в отношении лесов. Чтобы прийти к приемлемому соотношению "сигнал-шум" необходимо тщательный подбор местообитания в достаточном их количестве (Scherer-Lorenzen, 2005).

М. Шерер-Лоренсен рассматривает два класса названных механизмов на конкретных примерах реального эксперимента. При этом он ограничивает биоразнообразие одним трофическим и видовым уровнем, а экосистемные процессы - краткосрочной динамикой ресурсов, в частности, формированием первичной продуктивности.

*Взаимодополняемость видов в нише.* Моделирование эффекта «взаимодополняемости в нише» или «дифференциации в нише» уходит корнями в теорию сосуществования видов в конкурентных условиях. Различия между видами в их потребности в различных ресурсах вызывают взаимодополняющие взаимодействия, и в результате комбинация видов позволяет получить больше ресурсов, чем отдельный вид. Это приводит к увеличению производства биомассы и снижению уровня неиспользуемых ресурсов. Типичными примерами комплементарности в использовании ресурсов являются смешение растений с мелкими и глубокими корнями, высевание трав теплого и холодного сезонов, сочетание светолюбивого вида в основном ярусе с теневыносливым - в нижнем. Подобные виды с выраженными «экологическими комбинирующими способностями» испытывают меньшую конкуренцию при смешении с другими видами, что даёт в результате «сверхпродуктивность» (overyielding), или «прибавочную продуктивность» (Scherer-Lorenzen, 2005).

М. Шерер-Лоренсен (Scherer-Lorenzen, 2005) даёт механистическое объяснение взаимодополняемости в нише на примере местообитания с пространственной и временной неоднородностью двух ограничивающих рост растений факторов - температуры и pH почвы. Каждый вид занимает определенную область в этом двумерном пространстве ниши и продуцирует наилучшим образом при определенной комбинации

температуры и рН. Путем добавления все большего числа видов разнородная среда обитания будет занята более полно, и в итоге имеющиеся ресурсы используются всё полнее, и продуктивность сообщества будет всё выше. Если в имитационной модели виды выбираются случайным образом, то общая биомасса сообщества асимптотически возрастает с увеличением видового обилия до полного исчерпания пула ресурсов (см. **рис. 3 в**). Растения могут получить помощь от соседних видов также через мелиорацию физической и биотической окружающей среды. Поскольку трудно провести различие между стимулирующими или взаимодополняющими взаимодействиями, с одной стороны, и дифференциацией в нише – с другой, оба аспекта часто включаются в общую концепцию взаимодополняемости (Scherer-Lorenzen, 2005).

*Эффект выборки.* Второй класс механизмов, которые могут объяснить позитивную взаимосвязь между биоразнообразием и продуктивностью, связан, как уже отмечалось, со статистической вероятностью наличия вида в смешанном сообществе или его отсутствия. М. Шерер-Лоренсен (Scherer-Lorenzen, 2005) рассматривает сообщество, сформированное случайным образом из фиксированного пула видов. Тогда вероятность наличия видов с особыми важными признаками возрастает с увеличением видового обилия. Например, если пул состоит из десяти различных видов, вероятность иметь вид А в монокультуре составляет 0,1. При смешении пяти видов эта вероятность равна 0,5, а на уровне десяти видов 1,0 (при условии постоянного присутствия вида А). Таким образом, при более высоком разнообразии возрастает вероятность отбора из пула именно данного вида. Если присутствие этого конкретного вида существенно влияет на функционирование экосистемы, поскольку он является доминирующим или наиболее продуктивным конкурентом, система стремится функционировать по схеме, «навязанной» этим видом. Эти стохастические процессы, участвующие в сформированном сообществе, приводят к такой же модели соотношения разнообразия и продуктивности, как и модель взаимодополняемости в нише (см. **рис. 3а**). В то время как некоторые ученые рассматривают эффекты выборки как экспериментальные артефакты или скрытые методы вмешательства, другие утверждают, что они представляют собой простейший возможный механизм, связывающий разнообразие и функционирование экосистем (Scherer-Lorenzen, 2005).

М. Шерер-Лоренсен (Scherer-Lorenzen, 2005), а вслед за ним Дж. Фаргионе с соавторами (Fargione et al., 2007), утверждают, что эффекты выборки и комплементарности не являются взаимоисключающими, и оба эффекта могут действовать одновременно, влияя на продуктивность. Дж. Фаргионе с соавторами применили методику, разработанную М. Лоро и А. Гектором (Logeau, Hector, 2001) для количественной оценки относительного вклада комплементарности (эффект взаимодополняемости в нише, или биологический механизм) и доминирования (эффект выборки, или статистический механизм) того или иного вида. В 10-летнем эксперименте (1996-2005 гг.) Дж. Фаргионе с соавторами механизмы, лежащие в основе возрастающего позитивного влияния биоразнообразия на производство растительной биомассы со временем, сдвинулись от эффекта выборки к эффекту взаимодополняемости. Влияние разнообразия на биомассу растений было связано, в первую очередь, с накоплением в растениях более высоких запасов азота ( $\text{г/м}^2$ ) и, во вторую очередь, с более эффективным использованием азота в сообществах повышенного видового разнообразия. Накопление азота в биомассе живых растений было значительно ускорено за счет присутствия бобовых и разнотравья, а также тех и других совместно. Полученные результаты доказывают наличие возрастающего со временем эффекта взаимодополняемости и предлагается механизм, посредством которого разнообразие повышает взаимодополняемость благодаря увеличению и сохранению запаса азота в растениях.

В последнем исследовании, проведенном в лесах северо-восточного Китая, показано (Luo et al., 2019), что взаимосвязь между биоразнообразием и функционирова-

нием экосистем зависит от размера ниши в диапазоне от 0,01 до 1,00 га. На небольших площадях соотношение биоразнообразия и продуктивности определяется биологическими процессами (т. е. взаимодополняемостью и снижением предельной производительности), но по мере увеличения масштаба ниши на соотношение все большее влияние оказывают статистические механизмы.

М. Шерер-Лоренсен (Scherer-Lorenzen, 2005), подводя итоги дискуссии по вопросу о том, можно ли объяснить наблюдаемые закономерности взаимодополняемостью видов или эффектом выборки, констатирует, что поскольку никакие два вида не идентичны в их характеристиках (скорость роста, эффективность использования питательных веществ, продолжительность жизни хвои и т. д.), невозможно имитировать видовое обилие без выбора видов с различными характеристиками. Таким образом, *«магического эффекта числа видов как такового» не существует, и любой эффект будет протекать из функциональных различий между видами и из взаимодействия видов. Не может быть никакой связи между видовым обилием и экосистемными продукционными процессами при отсутствии функциональных различий между видами* (Scherer-Lorenzen, 2005).

## 8. Биоразнообразие и экосистемное управление

М. Лаурила-Панта с соавторами (Laurila-Panta et al., 2015), оценивая компромиссы между разными альтернативными стратегиями управления, анализируют количественные оценки затрат и выгод от их результатов, включая стоимость утраченного или сохраненного биоразнообразия. Альтернативные аспекты оценки биоразнообразия они рассматривают путем их разделения на три категории - социально-культурные, экономические и экологические -, а также анализируют взаимосвязь между этими тремя перспективами и предлагают интегрировать их в экосистемную программу управления, которая позволяла бы признать эколого-логические системы как богатое сочетание интерактивных элементов наряду с их социальными и экономическими аспектами. В этих целостных рамках социокультурные предпочтения могут служить инструментом выявления экосистемных услуг, наиболее актуальных для общества, в то время как денежная оценка предлагает более глобально сопоставимые и понимаемые ценности. Индикаторы биоразнообразия обеспечивают четкие количественные показатели и информацию о роли биоразнообразия в функционировании и здоровье экосистем. В предложенном ими многоцелевом подходе показатели биоразнообразия служат для определения пороговых значений, т. е. минимального уровня, необходимого для поддержания здоровой окружающей среды. Поскольку соответствующий набор критериев принятия решений и наилучший метод анализа решений зависят от контекста и рассматриваемой проблемы управления, предлагается последовательность шагов, которым необходимо следовать при количественной оценке управления окружающей средой с учетом биоразнообразия.

Основной идеей экологического менеджмента является сохранение и улучшение состояния окружающей среды, а также сохранение экономических и социальных полезностей экосистем (Elliott, 2011, 2013). Экосистемное управление смещает акцент в сторону более всеобъемлющих процессов принятия решений, признавая экологические системы в качестве благоприятного сочетания взаимодействующих элементов с учетом их социальных и экономических характеристик (Christensen et al., 1996; Ruckelshaus et al., 2008; Gregory et al., 2013). Поскольку предотвращение утраты биоразнообразия все чаще становится одной из важнейших целей экологического менеджмента, биоразнообразие должно определяться таким образом, чтобы облегчить постановку управленческих задач и оценку эффективности менеджмента.



Биоразнообразие по своей сути является многомерным понятием, охватывающим гены и виды, функциональные формы, адаптации, местообитания и экосистемы, а также различия внутри них и между ними. Все эти аспекты биоразнообразия тесно взаимосвязаны, влияя на состояние, стабильность и продуктивность как экосистемы, так и экосистемных услуг (Schneiders et al., 2012), что делает биоразнообразие не только экологической, но и социально-экономической проблемой.

Некоторые авторы рассматривают экосистемные услуги как средство количественной оценки биоразнообразия в экономическом плане, обычно определяемое как совокупность полезностей, которые люди могут извлечь из экосистем (Lamarque et al., 2011; Mace et al., 2012). «Экосистемная Оценка Миллениума» классифицирует полезности по четырем группам: услуги предоставления, регулирования, культурные и вспомогательные (MA, 2005). Биоразнообразие может играть три различные роли в экосистемных услугах: в качестве регулятора экосистемных процессов, в качестве конечной экосистемной услуги или в качестве товара (Mace et al., 2012). Но поскольку описание биологического разнообразия является сложной задачей, учет роли биоразнообразия или его воздействия на экосистемные услуги в целом не является однозначным (Laurila-Panta et al., 2015).

Проблемы рационального природопользования, как правило, носят сложный, междисциплинарный характер и сопряжены с различными неизбежными компромиссами и неопределенностями (Uusitalo et al., 2015) в процессе принятия обоснованных решений. Анализ решений может помочь структурировать проблему, интегрировать знания и любую преобладающую неопределенность, а также визуализировать результаты (Cooper, 2012; Lehikoinen et al., 2014; Rahikainen et al., 2014). Конечная цель анализа решений заключается в успешном выборе альтернативы управления, которая минимизирует риски и затраты при максимизации полезностей и общественного признания (Keeney, 1982; Burgman, 2005; Kiker et al., 2005). Однако применение анализа решений требует, чтобы целевые показатели управления, включая биоразнообразие, имели количественное выражение для обеспечения их сопоставимости.

В обзоре опубликованной литературы, предпринятом М. Лаурилла-Панта с соавторами (Laurila-Panta et al., 2015), рассмотрены три важные перспективы оценки биоразнообразия, охватывающие экономические, социально-культурные и экологические преимущества биоразнообразия. Первый подход заключается в оценке биоразнообразия с точки зрения услуг, предоставляемых обществу, тогда как второй подход заключается в оценке социально-культурных ценностей; последний подход охватывает биологический аспект. Однако интегративные подходы, учитывающие все три аспекта устойчивости, отсутствуют (Nieto-Romero et al., 2014), хотя это разделение точек зрения в научном и общественном аспектах обсуждается давно. Центральный вопрос заключается в том, как оценивать биоразнообразие. Должны ли мы оценивать все элементы биоразнообразия (например, существование вида, устойчивость сообществ и т.д.) в денежном выражении или они должны обладать внутренней ценностью независимо от антропогенной полезности (Nunes, van den Bergh, 2001; Bräuer, 2003; Nijkamp et al., 2008; Justus et al., 2009; Salles, 2011).

Одним из главных недостатков в подходах к экономической оценке является то, что цены на некоторые полезности или услуги, предоставляемые многовидовой экосистемой, трудно поддаются оценке, и научное понимание роли биоразнообразия в функционировании и здоровье экосистем, а также в предоставлении экосистемных услуг, остается неполным. В ходе публичных дискуссий биоразнообразие обычно представлено харизматичной, часто находящейся под угрозой исчезновения макрофауной, такой как гигантские панды, орланы-белохвосты или киты (Mikkelsen, Cracraft, 2001).

Однако, многие виды, находящиеся в опасности или под угрозой исчезновения, остаются неизвестными большинству людей, и их трудно оценить. Кроме того, защита

биоразнообразия часто сводится к обещанию не выявленных, но потенциальных экосистемных услуг, таких как возможность поиска новых лекарственных средств, что может показаться слишком неопределенным вложением средств. Поэтому необходимо дополнить денежный и социокультурный подходы к оценке биоразнообразия подходом, основанным на преобладающих естественнонаучных знаниях и понимании того, как функционируют экосистемы. Естественный подход видится в определении минимального уровня поддерживаемого биоразнообразия. Это потребует от исследователей измерения биоразнообразия, которое обычно осуществляется с помощью индексов, сводящих многогранные вопросы к нескольким ключевым переменным, описывающим определенный аспект явления (Heip et al., 1998).

В дополнение к классическим индексам биоразнообразия разработано много других его показателей, используемых для измерения биоразнообразия конкретных компонентов или сред обитания. Для всех вышеупомянутых классических показателей могут быть установлены пороговые уровни, которые диктуют минимальный уровень сохранения биоразнообразия. Эти пороговые значения служат тем минимальным уровнем биоразнообразия, который общество стремится сохранить. Поэтому определение такого порога представляет собой первый социальный аспект анализа (Laurila-Panta et al., 2015).

Комиссией по защите морской среды Балтии недавно опубликован базовый набор показателей биоразнообразия для оценки общего состояния Балтийского моря, и аналогичная работа ведется в других морях. Разработано руководство по отбору необходимых показателей для всех соответствующих экосистемных услуг, ориентированных на морскую среду, которые отражают изменения в состоянии экосистемы. Кроме того, в работе С. Хаттама с соавторами (Hattam et al., 2015) дан практический подход к использованию показателей, служащих для оценки аспектов окружающей среды, способствующих принятию управленческих решений и руководящих принципов политики (Gubba, 2004). В ряде предложений здоровье экосистем определяется с точки зрения функционального и структурного статуса, а также с точки зрения многоуровневого человеческого фактора в форме постановки целей и взвешивания (Laurila-Panta et al., 2015).

Морской трофический индекс свидетельствует о снижении среднего трофического уровня рыбопромысловых полей (Pauly et al., 1998; Pauly, Watson, 2005). Карты биологической оценки (КБО) помогают определить общую биологическую ценность вместе с экологической информацией из подрайонов, используя критерии оценки, которые учитывают редкость, последствия пригодности, агрегации, естественности и пропорциональной важности в данной области исследования (Derous et al., 2007; Pascual et al., 2011). Морская КБО показывает целостные биологические и экологические ценности от генетического до экосистемного уровня, объединяя данные о морских птицах, макробентосе, донных рыбах и эпибентосе (Derous et al., 2007). Индекс биоразнообразия (Oliver, Parkes, 2003), как модификация индекса «гектара местообитания», по Д. Паркесу с соавторами (Parkes et al., 2003), нацелен на оценку текущей ценности биоразнообразия среды обитания на основе знаний о состоянии растительности, природоохранной значимости и ландшафтного контекста.

Согласно подходу Р. Скулза и Р. Биггса (Scholes, Biggs, 2005) к индексу интактного биоразнообразия (ИИБ), рассчитывается общее состояние биоразнообразия в данном районе. ИИБ требует базовой информации (до оценки) о видовом богатстве в конкретном районе после расчета взвешенного воздействия антропогенной деятельности (например, катастрофических загрязнений) (после оценки) на популяцию группы организмов, которые затем сравниваются для оценки причиненного вреда. Эта методика в значительной степени применяется при изучении больших площадей суши. Одним из конкретных недостатков индекса ИИБ является то, что воздействие загрязнения или

изменения климата на биоразнообразии проявляется в течение длительного периода времени (Scholes, Biggs, 2005).

А. Обри и М. Эллиотт (Aubry, Elliott, 2006) предложили интегративный показатель, сочетающий в себе соответствующий набор показателей (включая физико-химические и биологические элементы) и использующий экспертную оценку для взвешивания и ранжирования этих показателей на основе их предполагаемой относительной важности. П. Тет с соавторами (Tett et al., 2013) предложили подход к пространству состояний для отслеживания изменений в экосистеме, а также для оценки устойчивости системы путем выбора переменных состояния. Первое требование - определить переменные, которые представляют состояние экосистемы, т. е. биоразнообразие и продуктивность исследуемой территории. Еще одним требованием является использование расширенных рядов для выявления межгодовой изменчивости, которое позволяет выявить устойчивость системы (Tett et al., 2013).

Подход к оценке показателя биоразнообразия имеет недостатки, аналогичные с подходом к денежной оценке, так как он также требует большого объема данных. Поскольку количество и качество данных, как правило, меняются как во времени, так и в пространстве, сравнение различных областей или сценариев оказывается несколько предвзятым (Collen et al., 2008). Еще один вопрос, который необходимо учитывать - это необходимость уточнения перехода системы из нормального состояния в импактное. Определение базового состояния окружающей среды проблематично, но важно для оценки изменения биоразнообразия (Parr et al., 2003; Vorja et al., 2012). В частности, трудность заключается в нахождении адекватного исторического набора данных или незатронутой контрольной области для обнаружения явления "смещения базовой линии" (Duarte et al., 2009; Carstensen et al., 2011).

При выборе конкретных показателей для использования в определенной сфере, аналитик должен решить, какие и сколько нужно включить таксономических и функциональных групп, а также мест обитания. Руководство, выработанное Евросоюзом по оценке показателя биоразнообразия (EU, 2010), является примером того, как этот сложный вопрос может быть конкретизирован в индикаторах. Руководство требует проведения оценки биоразнообразия на уровне видов, местообитаний и экосистем. На уровне видов оценка должна учитывать распределение, численность и состояние популяции, но включать подвиды и популяции отдельно, если они находятся под угрозой. Распределение популяции связано с наличием и качеством местообитаний, которые также нуждаются в охране. Состояние популяции относится к возрастной и половой структуре, выживаемости и воспроизводству, её генетической структуре. Местообитания, характеризующиеся абиотическими характеристиками, и связанные с ними биологические сообщества, а также комплексы местообитаний и функциональные местообитания (нерестилища или зоны кормления) должны оцениваться на предмет их распределения, протяженности и состояния, с особым акцентом на состоянии типичных видов и сообществ. Затем на уровнях экосистем рассматривается состав и относительные пропорции местообитаний и видов (Laurila-Panta et al., 2015).

Таким образом, три подхода к оценке биоразнообразия - экономический, социокультурный и экологический - обеспечивают различные и взаимодополняющие перспективы, каждая со своими преимуществами и ограничениями. В целом, данные показатели экологического биоразнообразия являются полезными количественными инструментами для оценки состояния биоразнообразия, а также для коммуникационного комплекса и экологических вопросов в целях их более тщательной интеграции в политические решения (UNEP, 2003). Многие разработанные индикаторы биоразнообразия уже включают некоторые социальные аспекты, что означает, что попытки полностью отделить человека от экосистемы являются искусственными (Laurila-Panta et al., 2015).

Когда дело доходит до оценки антропогенного использования окружающей среды и управления ею, мы неизбежно сталкиваемся с ситуацией, когда одной только биологической информации недостаточно. Поэтому с точки зрения анализа решений, три вышеупомянутых аспекта оценки биоразнообразия не могут быть полностью отделены друг от друга. Решения не могут быть оценены или ранжированы без предварительного определения целей, т. е. критериев принятия решений (Keeney, 1982). Выбор критериев, определение достаточно хорошего состояния окружающей среды, а также приемлемого риска неосуществимости поставленных целей - это социальный выбор, который сделали люди. Кроме того, в определенном смысле денежные ресурсы почти всегда ограничивают управление, поэтому полезно попытаться описать ценность целей - в данном случае биоразнообразия - и в денежном выражении (Laurila-Panta et al., 2015).

Помимо основы для коммуникации, денежные ресурсы позволяют проводить анализ экономической эффективности альтернативных стратегий управления. Иногда аспекты социокультурной оценки могут перекрывать другие аргументы (Mascia et al., 2003), признавая их огромное значение. Таким образом, в качестве основы для принятия решений, направленных на устойчивое использование окружающей среды, предложена многокритериальная оценка биоразнообразия, охватывающая все три аспекта экосистемного управления (Laurila-Panta et al., 2015).

Некоторые исследователи предлагают использовать показатели биоразнообразия в качестве основы для денежной оценки (Nunes, van den Bergh, 2001). Денежная ценность биоразнообразия, или конкретная ценность, которую оно обеспечивает для поддержки населения и его образа жизни, все чаще подвергается измерению путем оценки стоимости экосистемных услуг (Costanza et al., 1997). Такого рода всеобъемлющие денежные оценки биоразнообразия могли бы помочь более широкой аудитории понять важность защиты биоразнообразия, даже если значение индекса разнообразия неверно истолковано (Polasky, 2008). Проблема такого подхода заключается в правильном и исчерпывающем определении и оценке предоставляемых экосистемных услуг (Vihervaara et al., 2010; Seppelt et al., 2011).

Вслед за И. Бройером (Bräuer, 2003), М. Лаурилла-Панта с соавторами (Laurila-Panta et al., 2015) показывают, что денежная стоимость может служить полезным связующим звеном между экологическими проблемами и процессами принятия политических решений, хотя будущая задача заключается в определении общей основы для сравнения денежных и внутренних ценностей. Социальные и культурные факторы влияют не только на то, как люди ценят природу, но и на то, как они ценят свои деньги или насколько они не склонны к риску (Pratt, 1964; Chow, Sarin, 2002; Burgman, 2005). Следовательно, социально-культурная перспектива является неотъемлемой частью экосистемного подхода к оценке биоразнообразия. Социальные предпочтения могут служить инструментом выявления наиболее актуальных экосистемных услуг для людей (Martín-López et al., 2012; Martínez et al., 2013).

Управление экосистемными услугами не всегда следует приравнивать к управлению биоразнообразием, и наоборот. Наиболее желательным подходом было бы оптимизировать управление таким образом, чтобы оно могло достигать многих целей одновременно, с учетом того, что только биологическое разнообразие обеспечит некоторые экосистемные услуги (Mace et al., 2012). Кроме того, необходимо определить роль биоразнообразия и экосистемных услуг в управлении окружающей средой и ее сохранении (Geijzendorffer, Roche, 2013). Вопрос состоит в том, действительно ли биоразнообразие имеет внутреннюю ценность независимо от какой-либо полезности или функции, или же биоразнообразие ценно только в той мере, в какой оно может предоставлять экосистемные услуги или поддерживать их предоставление? Следует ли в качестве альтернативы рассматривать биоразнообразие отдельно от экосистемных услуг, но на равной основе с точки зрения рационального природопользования? Ответ на эти вопро-



сы покажет, действительно ли нам нужны оценки или индикаторы биоразнообразия, или же они служат лишь посредниками при оценках экосистемных услуг (Laurila-Panta et al., 2015).

Хотя интеграция подходов, основанных на показателях социально-культурного, денежного и экологического биоразнообразия, может дать некоторые полезные результаты, их объединение следует тщательно продумывать. Денежная оценка часто дает свои результаты в непрерывном масштабе, в то время как показатели биоразнообразия часто дают результаты в двоичной шкале "пройдено/не пройдено". Следовательно, последний подход не отдает предпочтения варианту управления, когда ценность биоразнообразия едва или намного ниже порогового значения. Поэтому при разработке моделей анализа решений необходимо проявлять осторожность, особенно в тех случаях, когда поиск вариантов управления, которые привели бы к достижению желаемого биоразнообразия, маловероятен (Laurila-Panta et al., 2015).

Подход, раскрывающий вероятность того, что индикатор остается в определенном состоянии, может предложить одно из возможных решений проблемы (Lehikoinen et al., 2014). Это обеспечило бы биологический запас прочности для достижения минимального уровня биоразнообразия, величина которого зависела бы от нежелания рисковать лицами, принимающими решения, или обществом. После достижения определенного биологического минимума с приемлемым уровнем определенности, полезности, полученные на каждую дополнительную единицу, могут быть выражены в денежном выражении, а рентабельность вариантов управления может быть оценена в свете этой информации. В будущем заслуживают изучения соответствующие платформы для такого инструмента принятия решений, учитывающие неопределенности и позволяющие определить правила оптимизации на различных этапах процесса. Байесовские сети (Jensen, Nielsen, 2007) могут быть одним из методов изучения этой идеи (Laurila-Panta et al., 2015).

Таким образом, в настоящее время отсутствуют исследования, использующие количественные значения биоразнообразия как инструмента для прогнозирования последствий альтернативных управленческих решений, если не считать редких исключений (см.: Nicholson et al., 2012; Ressurreição et al., 2011, 2012). В таком случае ценность биоразнообразия как источника информации об отдельных видах или естественной среде обитания соответствующих видов становится проблематичной. В рамках большинства этих оценочных исследований учитывается лишь малая часть существующего биоразнообразия (например, в отношении серого кита, популяции атлантического лосося или места отдыха и рыболовства), что не раскрывает правды об общем биоразнообразии. Этого может быть недостаточно для принятия надежных управленческих решений (Laurila-Panta et al., 2015).

## 9. Вместо заключения

Автор предложенного обзора, не являясь «математизированным экологом», изначально не претендовал на всеобъемлющий анализ проблемы биоразнообразия: его цель состояла в том, чтобы дать своеобразную прелюдию к проблеме соотношения биологического разнообразия и биологической продуктивности лесов в контексте климатогенной биогеографии – проблемы, краткий анализ которой дан в следующей статье выпуска.

Для специалистов-экологов широкого круга интересов можно порекомендовать статью В.К. Шитикова и Г.С. Розенберга «Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения» (2005), по-видимому, одной из лучших обзорных публикаций в отечественной литературе по проблеме биоразнообразия. Вместо резюме по изложенному выше материалу полагаю возможным процитировать малоутешительное заключение статьи В.К. Шитикова и Г.С. Розенберга, с которыми автор во многом солидарен:

«1. Оценка биоразнообразия в пространстве видов в значительной мере некорректна, в первую очередь потому, что никак не учитывается морфологическое, функциональное, экологическое сходство/различие между самими видами. Каждый вид представляется как изолированный таксон, информационно равноудаленный от всех остальных.

2. Индексы разнообразия, базирующиеся на лучшей (по некоторым данным) мере энтропии по Шеннону, основываются на экологически сомнительной концепции: в качестве эталона принимается экосистема с равными обилиями всех видов, что не вполне соответствует структуре реальных природных сообществ.

3. Модели разнообразия, основанные на тех или иных аналитических формулах распределения популяционной плотности, остаются лишь интерпретацией весьма частных гипотез их авторов и не могут служить фундаментом для формально строгой методики оценки биоразнообразия.

4. Приходится констатировать, что со времен Р. Уиттекера, заложившего вербальную основу понятий разнообразия для совокупности местообитаний, сколько-нибудь строгих методов количественной оценки бета- или гамма-разнообразия до настоящего времени не выработано.

5. Отсутствуют также общепринятые методические разработки для расчета средней популяционной плотности и списка характерных видов произвольного сообщества организмов, которые должны являться неотъемлемыми «кирпичиками» построения любой количественной концепции биоразнообразия» (Шитиков, Розенберг, 2005. С. 129).

Проблема биоразнообразия, таким образом, остается открытой и ждет приемлемого решения, хотя за прошедшие 14 лет со времени выхода работы В.К. Шитикова и Г.С. Розенберга по многим их заключительным пунктам наметился существенный прогресс. "Конвенция о биологическом разнообразии", принятая на Конференции ООН по окружающей среде и развитию, требует от научного сообщества положительных решений как по определению, так и по сохранению биологического разнообразия планетарной биоты.

#### Список использованной литературы

Гелашивили Д.Б., Якимов В.И., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А., Саксонов С.В., Снегирева М.С. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 2. С. 115–130.

Розенберг Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 2. С. 4-25.

Розенберг Г.С., Гелашивили Д.Б. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. 2013. Т. 5. № 4. С. 375-384.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова) / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91-129.

Aarssen L.W. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? // Oikos. 1997. Vol. 80. P. 182–183.

Atsatt P.R., O'Dowd D.J. Plant defense guilds // Science. 1976. Vol. 193. P. 2429.

Aubry A., Elliott M. The use of environmental integrative indicators to assess seabed disturbance in estuaries and coasts: application to the Humber Estuary, UK // Marine Pollution Bulletin. 2006. Vol. 53 (1). P. 175–185.

Borja Á., Dauer D.M., Grémare A. The importance of setting targets and reference conditions in assessing marine ecosystem quality // Ecological Indicators. 2012. Vol. 12 (1). P. 1–7.

*Bräuer I.* Money as an indicator: to make use of economic evaluation for biodiversity conservation // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2003. Vol. 98 (1). P. 483–491.

*Brummitt N., Regan E., Weatherdon L.V., Martin C.S., Geijzendorffer I.R., Rocchini D., Gavish Y., P. Haase P., Marsh C.J., Schmeller D.S.* Taking stock of nature: essential biodiversity variables explained // *Biological Conservation*. 2016. Vol. 213. Part B. P. 252–255.

*Burgman M.* *Risks and Decisions for Conservation and Environmental Management*. Cambridge University Press, Cambridge, 2005. 488 p.

*Butchart S.H., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P., Almond R.E., Watson R.* Global biodiversity: indicators of recent declines // *Science*. 2010. Vol. 328 (5982). P. 1164–1168.

*Butt N., Beyer H.L., Bennett J.R., Biggs D., Maggini R., Mills M., Possingham H.P.* Biodiversity risks from fossil fuel extraction // *Science*. 2013. Vol. 342 (6157). P. 425–426.

*Campbell A.K.* Save those molecules! Molecular biodiversity and life // *Journal of Applied Ecology*. 2003. Vol. 40 (2). P. 193–203.

*Carstensen J., Sánchez-Camacho M., Duarte C.M., Krause-Jensen D., Marbà N.* Connecting the dots: responses of coastal ecosystems to changing nutrient concentrations // *Environmental Science & Technology*. 2011. Vol. 45 (21). P. 9122–9132.

*Caspersen J.P., Pacala S.W.* Successional diversity and forest ecosystem function // *Ecological Research*. 2001. Vol. 16. Issue 5. P. 895–903.

*Chesson P.* Mechanisms of maintenance of species diversity // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2000. Vol. 31. P. 343–366.

*Chesson P.L., Case T.J.* Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence // *Community Ecology* (ed. J. Diamond, T.J. Case). New York: Harper & Row, 1986. P. 229–39.

*Chow C.C., Sarin R.K.* Known, unknown and unknowable uncertainties // *Theory and Decision*. 2002. Vol. 52. P. 127–138.

*Christensen N.L., Bartuska A.M., Brown J.H., Carpenter S., D'Antonio C., Francis R., Woodmansee R.G.* The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management // *Ecological Applications*. 1996. Vol. 6 (3). P. 665–691.

*Collen B., Loh J., Whitmee S., McRae L., Amin R., Baillie J.E.* Monitoring change in vertebrate abundance: the living planet index // *Conservation Biology*. 2008. Vol. 23 (2). P. 317–327.

*Cooper P.* The DPSWR Social-Ecological Accounting Framework: Notes on its Definition and Application. Policy Brief No. 3. 2012. EU FP7 KNOWSEAS Project. ISBN: 0-9529089-5-6.

*Costanza R., d'Arge R., De Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., van den Belt M.* The value of the world's ecosystem services and natural capital // *Nature*. 1997. Vol. 387 (6630). P. 253–260.

*Czekanowski J.* Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe // *Korrespondenzblatt der deutschen Gesellschaft für Anthropologie. Ethnologie und Urgeschichte*. 1909. Vol. 40. P. 44–47.

*Derous S., Agardy T., Hillewaert H., Hostens K., Jamieson G., Lieberknecht L., Degraer S.* A concept for biological valuation in the marine environment // *Oceanologia*. 2007. Vol. 49 (1). P. 99–128.

*Diaz S., Cabido M.* Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem functioning // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. Vol. 16 (11). P. 646–655.

*Duarte C.M., Conley D.J., Carstensen J., Sánchez-Camacho M.* Return to Neverland: shifting baselines affect eutrophication restoration targets // *Estuaries and Coasts*. 2009. Vol. 32 (1). P. 29–36 (<http://dx.doi.org/10.1007/s12237-008-9111-2>).

*Duffy J.E., Cardinale B.J., France K.E., McIntyre P.B., Thébault E., Loreau M.* The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10 (6). P. 522–538.

*Elliott M.* Marine science and management means tackling exogenic unmanaged pressures and endogenic managed pressures—a numbered guide // *Marine Pollution Bulletin*. 2011. Vol. 62 (4). P. 651–655.

*Elliott M.* The 10-tenets for integrated, successful and sustainable marine management // *Marine Pollution Bulletin*. 2013. Vol. 74 (1). P. 1–5.

EU COMMISSION DECISION on criteria and methodological standards on good environmental status of marine waters. 2010/477/EU.

*Ewel J.J.* Designing agricultural systems for the humid tropics // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 1986. Vol. 17. P. 245–271.

*Fargione J., Tilman D., Dybzinski R., Lambers J. H.R., Clark Ch., Harpole W.S., Knops J.M.H., Reich P.B., Loreau M.* From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007. Vol. 274. P. 871–876.

*Feld C.K., da Silva P.M., Sousa J.P., De Bello F., Bugter R., Grandin U., Hering D., Lavorel S., Mountford O., Pardo I., Partel M., Rombke J., Sandin L., Jones K.B., Harrison P.* Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales // *Oikos*. 2009. Vol. 118. P. 1862–1871.

*Féral J.P.* How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity? // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2002. Vol. 268 (2). P. 121–145.

*Ferrier S.* Extracting more value from biodiversity change observations through integrated modeling // *Bioscience*. 2011. Vol. 61. P. 96–97.

*Folke C., Holling C.S., Perrings C.* Biological diversity, ecosystems, and the human scale // *Ecological Applications*. 1996. Vol. 6. No. 4. P. 1018–1024.

*Forman R., Collinge S.* Nature conserved in changing landscapes with and without spatial planning // *Landscape and Urban Planning*. 1997. Vol. 37 (1/2). P. 129–135.

*Geijzendorffer I.R., Roche P.K.* Can biodiversity monitoring schemes provide indicators for ecosystem services? // *Ecological Indicators*. 2013. Vol. 33. P. 148–157.

*Geneletti D.* Incorporating biodiversity assets in spatial planning: methodological proposal and development of a planning support system // *Landscape and Urban Planning*. 2008. Vol. 84 (3–4). P. 252–265.

*Goodall D.W.* Statistical ecology // R.F. Johnston (ed.). *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 1: Annual Reviews. Palo Alto, Calif., 1970. P. 99–124.

*Gosselin F.* An assessment of the dependence of evenness indices on species richness // *Journal of Theoretical Biology*. 2006. Vol. 242. P. 591–597.

*Gosselin F.* Lorentz partial order: the best known logical framework to define evenness indices // *Community Ecology*. 2001. Vol. 2. P. 197–207.

*Gray J.S.* The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2000. Vol. 250 (1). P. 23–49.

*Gregory A.J., Atkins J.P., Burdon D., Elliott M.* A problem structuring method for ecosystem-based management: The DPSIR modelling process // *European Journal of Operational Research*. 2013. Vol. 227. P. 558–569.

*Guiasu R.C., Guiasu S.* Weighted Gini-Simpson Quadratic Index of Biodiversity for Interdependent Species // *Natural Science*. 2014. Vol. 6. P. 455–466.

*Harper J.L., Hawksworth D.L.* Preface // Hawksworth D.L. (Ed.). *Biodiversity: Measurement and Estimation*. London: Chapman and Hall, 1995. P. 5–12.



Hattam C., Atkins J.P., Beaumont N., Börger T., Böhnke-Henrichs A., Burdon D., Groot R.D., Hoefnagel E., Nunes P.A.L.D., Piwowarczyk J., Sastre S., Austen M.C. Marine ecosystem services: linking indicators to their classification // *Ecological Indicators*. 2015. Vol. 49. P. 61–75.

Hector A. Biodiversity and the functioning of grassland ecosystems: multi-site comparisons // *The functional consequences of biodiversity* (eds. A.P. Kinzig, S. Pacala & D. Tillman). Princeton, NJ: Princeton University Press. 2002. Vol. 33. P. 71–95.

Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Höglberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands // *Science*. 1999. Vol. 286 (5442). P. 1123 – 1127.

Hector A., Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality // *Nature*. 2007. Vol. 448 (7150). P. 188–190.

Heip C.H.R. A new index measuring evenness // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1974. No. 54. P. 555-557.

Heip C.H.R., Herman P.M.J., Soetaert K. Indices of diversity and evenness // *Oecologia*. 1998. Vol. 24 (4). P. 61–88.

Hill M.O. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences // *Ecology*. 1973. Vol. 54. No. 2. P. 427-432. (<https://doi.org/10.2307/1934352>)

Hooper D.U., Chapin F.S., III, Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer R.J., Wardle D.A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecological Monographs*. 2005. Vol. 75 (1). P. 3–35.

Hooper D.U., Vitousek P.M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes // *Science*. 1997. Vol. 277. P. 1302-1305.

Hubbell S.P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs // *Coral Reefs*. 1997. Vol. 16. P. 9–21.

Hurlbert S.H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. 1971. Vol. 52. P. 577-586.

Huston M.A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity // *Oecologia*. 1997. Vol. 108. P. 449–460.

Jensen F.V., Nielsen T.D. Bayesian networks and decision graphs. 2<sup>nd</sup> edition. New York: Springer-Verlag, 2007. 463 p.

Jost L. Entropy and diversity // *Oikos*. 2006. Vol. 113 (2). P. 363-375.

Jost L. The relation between evenness and diversity // *Diversity*. 2010. Vol. 2. P. 207-232 (doi:10.3390/d2020207).

Justus J., Colyvan M., Regan H., Maguire L. Buying into conservation: intrinsic versus instrumental value // *Trends in Ecology & Evolution*. 2009. Vol. 24 (4). P. 187–191.

Keeney R.L. Feature article—decision analysis: an overview // *Operations Research*. 1982. Vol. 30 (5). P. 803–838.

Keylock C. Simpson diversity and Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy // *Oikos*. 2005. Vol. 109. P. 203-207.

Kiker G.A., Bridges T.S., Varghese A., Seager T.P., Linkov I. Application of multicriteria decision analysis in environmental decision making // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2005. Vol. 1 (2). P. 95–108.

Kremen C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8 (5). P. 468–479.

*Laikre L., Larsson L.C., Palmé A., Charlier J., Josefsson M., Ryman N.* Potentials for monitoring gene level biodiversity: using Sweden as an example // *Biodiversity and Conservation*. 2008. Vol. 17 (4). P. 893–910.

*Lamarque P., Quetier F., Lavorel S.* The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management // *Comptes Rendus Biologies*. 2011. Vol. 344. P. 441–449.

*Laurila-Panta M., Lehikoinen A., Uusitalo L., Venesjärvi R.* How to value biodiversity in environmental management? // *Ecological Indicators*. 2015. Vol. 55. P. 1–11.

*Lawton J.H.* What do species do in ecosystems? // *Oikos*. 1994. Vol. 71. P. 367–374.

*Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P.R.* Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data // *Ecological Monographs*. 2005. Vol. 75 (4). P. 435–450.

*Lehikoinen A., Helle I., Klemola E., Mäntyniemi S., Kuikka S., Pitkänen H.* Evaluating the impact of nutrient abatement measures on the ecological status of coastal waters: a Bayesian network for decision analysis // *International Journal of Multicriteria Decision Making*. 2014. Vol. 4 (2). P. 114–134.

*Liang J., Crowther T. W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.-D., McGuire A. D., Bozzato F., Pretsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C. B., Glick H. B., Hengeveld G. M., Nabuurs G.-J., Pfautsch S., Viana H., Vibrans A. C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N. M., Fischer M., Watson J. V., Chen H. Y. H., Lei X., Schelhaas M.-J., Lu H., Gianelle D., Parfenova E. I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H. S., Bruelheide H., Coomes D. A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E. B., Neldner V. J., Ngugi M. R., Baraloto C., Frizzera L., Balazy R., Oleksyn J., Zawila-Niedzwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jaroszewicz B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A. M., Peri P. L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E. H., Marshall A. R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P. A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N. L., Ferreira L. V., Odeke D. E., Vasquez R. M., Lewis S. L., Reich P. B.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. V. 354. Issue 6309. P. 196–208.

*Lindberg D.R., Estes J.A., Warheit K.I.* Human influences on trophic cascades along rocky shores // *Ecological Applications*. 1998. Vol. 8 (3). P. 880–890.

*Lloyd M., Ghelardi R.J.* A table for calculating the "equitability" component of species diversity // *Journal of Animal Ecology*. 1964. Vol. 33. P. 217–225.

*Loreau M.* Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // *Oikos*. 2000. Vol. 91. P. 3–17 (doi:10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x).

*Loreau M., Hector A.* Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments // *Nature*. 2001. Vol. 412. P. 72–76 (doi:10.1038/35083573)

*Loreau M., Mouquet N.* Immigration and the maintenance of local species diversity // *The American Naturalist*. 1999. Vol. 154. P. 427–440.

*Loreau M., Naeem S., Inchausti P.* (eds). Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford, UK: Oxford University Press, 2002. 294 p.

*Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science*. 2001. Vol. 294 (5543). P. 804–808. (doi:10.1126/science.1064088).

*Lotze H.K., Lenihan H.S., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R.G., Kay M.C., Jackson J.B.* Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas // *Science*. 2006. Vol. 312 (5781). P. 1806–1809.

*Lovejoy T.E.* Changes in biological diversity // The Global 2000 Report to the President / G.O. Barney (ed.). The technical report, 2. Penguin, Harmondsworth, United Kingdom, 1980. P. 327–332.

*Luo W., Liang J., Gatti R.C., Zhao X., Zhang Ch.* Parameterization of biodiversity-productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data // *Journal of Ecology*. 2019. January. DOI: 10.1111/1365-2745.13129.

MA. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being. Washington, DC: Island Press, 2005.

*MacArthur R.* Patterns of species diversity // *Biological Reviews*. 1965. Vol. 40. P. 510-533.

*MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press., 1967. 203 p.

*Mace G.M., Baillie J.E.* The 2010 biodiversity indicators: challenges for science and policy // *Conservation Biology*. 2007. Vol. 21. P. 1406–1413.

*Mace G.M., Norris K., Fitter A.H.* Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship // *Trends in Ecology & Evolution*. 2012. Vol. 27 (1). P. 19–26.

*Magurran A.E.* Measuring Biological Diversity. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.

*Margalef R.* Perspectives in ecological theory. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1968. 111 p.

*Martínez A.C., García-Llorente M., Martín-López B., Palomo I., Iniesta-Arandia I.* Multidimensional approaches in ecosystem services assessment // *Earth Observation of Ecosystem Services*. 2013. Vol. 441. P. 441-468.

*Martín-López B., Iniesta-Arandia I., García-Llorente M., Palomo I., Casado-Arzuaga I., Del Amo D.G., Montes C.* Uncovering ecosystem service bundles through social preferences // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7 (6), e38970.

*Mascia M.B., Brosius J.P., Dobson T.A., Forbes B.C., Horowitz L., McKean M.A., Turner N.J.* Conservation and the social sciences // *Conservation Biology*. 2003. Vol. 17 (3). P. 649–650.

*McNaughton S.J.* Diversity and stability of ecological communities: A comment on the role of empiricism in ecology // *The American Naturalist*. 1977. Vol. 111. P. 515-525.

*Mikkelsen P.M., Cracraft J.* Marine biodiversity and the need for systematic inventories // *Bulletin of Marine Science*. 2001. Vol. 69 (2). P. 525–534.

*Nicholson E., Collen B., Barausse A., Blanchard J.L., Costelloe B.T., Sullivan K.M., Milner-Gulland E.J.* Making robust policy decisions using global biodiversity indicators // *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7 (7), e41128.

*Nieto-Romero M., Oteros-Rozas E., González J.A., Martín-López B.* Exploring the knowledge landscape of ecosystem services assessments in Mediterranean agroecosystems: insights for future research // *Environmental Science & Policy*. 2014. Vol. 37. P. 121–133.

*Nijkamp P., Vindigni G., Nunes P.A.* Economic valuation of biodiversity: a comparative study // *Ecological Economics*. 2008. Vol. 67 (2). P. 217–231.

*Norse E.A., Rosenbaum K.L., Wilcove D.S., Wilcox B.A., Romme W.H., Johnston D.W., Stout M.L.* Conserving Biological Diversity in Our National Forests. Washington, DC: The Wilderness Society, 1986. 116 p.

*Nunes P.A., van den Bergh J.C.* Economic valuation of biodiversity: sense or non-sense? // *Ecological Economics*. 2001. Vol. 39 (2). P. 203–222.

*Oliver I., Parkes D.* A Prototype Toolkit for Scoring the Biodiversity Benefits of Land Use Change. NSW Department of Infrastructure Planning and Natural Resources, Parramatta, 2003. 40 p.

*Oliver T.H., Heard M.S., Isaac N.J., Roy D.B., Procter D., Eigenbrod F., Freckleton R., Hector A., Orme C.D.L., Petchey O.L., Proença V., Raffaelli D., Suttle K.B., Mace G.M.,*

*Martín-López B., Woodcock B.A., Bullock J.M.* Biodiversity and resilience of ecosystem functions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2015. Vol. 30 (11). P. 673–684.

*Pandolfi J.M., Bradbury R.H., Sala E., Hughes T.P., Bjorndal K.A., Cooke R.G., Jackson J.B.* Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems // *Science*. 2003. Vol. 301 (5635). P. 955–958.

*Parkes D., Newell G., Cheal D.* Assessing the quality of native vegetation: the ‘habitat hectares’ approach // *Ecological Management and Restoration*. 2003. Vol. 4 (1). S29–S38.

*Parr T.W., Sier A.R., Battarbee R.W., Mackay A., Burgess J.* Detecting environmental change: science and society—perspectives on long-term research and monitoring in the 21st century // *Science of the Total Environment*. 2003. Vol. 310 (1). P. 1–8.

*Pascual M., Borja A., Eede S.V., Deneudt K., Vincx M., Galparsoro I., Legorburu I.* Marine biological valuation mapping of the Basque continental shelf (Bay of Biscay), within the context of marine spatial planning // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2011. Vol. 95 (1). P. 186–198.

*Patil G., Taillie C.* Diversity as a concept and its measurement // *Journal of the American Statistical Association*. 1982. Vol. 77. P. 548–561.

*Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R., Torres F.* Fishing down marine food webs // *Science*. 1998. Vol. 279 (5352). P. 860–863.

*Pauly D., Watson R.* Background and interpretation of the ‘Marine Trophic Index’ as a measure of biodiversity // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2005. Vol. 360 (1454). P. 415–423.

*Pearce D.D.W., Moran D.* The economic value of biodiversity. London: Earthscan Publications Ltd, 1994. 106 p.

*Peet R.K.* The measurements of species diversity // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1974. No. 5. P. 285–307.

*Pereira H.M., Ferrier S., Walters M., Geller G.N., Jongman R.H.G., Scholes R.J., Bruford M.W., Brummitt N., Butchart S.H.M., Cardoso A.C., Coops N.C., Dulloo E., Faith D.P., Freyhof J., Gregory R.D., Heip C., Höft R., Hurtt G., Jetz W., Karp D., McGeoch M.A., Obura D., Onoda Y., Pettorelli N., Reyers B., Sayre R., Scharlemann J.P.W., Stuart S.N., Tura E., Walpole M., Wegmann M.* Essential biodiversity variables // *Science*. 2013. Vol. 339. P. 277–278.

*Pereira H.M., Navarro L.M., Martins I.S.* Global biodiversity change: The good, the bad and the unknown // *Annual Review of Environment and Resources*. 2012. Vol. 37. P. 25–50.

*Perrin R.M.* Pest management in multiple cropping systems // *Agro-Ecosystems*. 1977. Vol. 3. P. 93–118.

*Petchey O.L., Gaston K.J.* Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. 2002. Vol. 5 (3). P. 402–411.

*Pielou E.* The measurement of diversity in different types of biological collections // *Journal of Theoretical Biology*. 1966. Vol. 13. P. 131–144.

*Pielou E.C.* An introduction to mathematical ecology. New York: Wiley-Interscience, 1969. 286 p.

*Pielou E.C.* Ecological diversity. New York: Wiley, 1975. 165 p.

*Pinto R., de Jonge V.N., Marques J.C.* Linking biodiversity indicators, ecosystem functioning, provision of services and human well-being in estuarine systems: application of a conceptual framework // *Ecological Indicators*. 2014. Vol. 36. P. 644–655.

*Polasky S.* Valuing Nature: Biophysical or Monetary Measures? Economics and Conservation in the Tropics: A Strategic Dialogue. San Francisco, 2008. 7 p.

*Pratt J.W.* Risk aversion in the small and in the large // *Econometrica*. 1964. Vol. 32 (1–2). P. 122–136.



*Rahikainen M., Helle I., Haapasaari P., Oinonen S., Kuikka S., Vanhatalo J., Mäntyniemi S., Hoviniemi K.-M.* Towards integrative management advice of water quality, oil spills, and fishery in the Gulf of Finland: a Bayesian approach // *Ambio*. 2014. Vol. 43. P. 115–123.

*Reed D.H., Frankham R.* Correlation between fitness and genetic diversity // *Conservation Biology*. 2003. Vol. 17 (1). P. 230–237.

*Rényi A.* On measures of entropy and information. // J. Neyman (ed.). 4<sup>th</sup> Berkeley symposium on mathematical statistics and probability. Vol. 1: Contributions to the Theory of Statistics. Berkeley: University of California Press, 1961. P. 547–561.

*Ressurreição A., Gibbons J., Dentinho T.P., Kaiser M., Santos R.S., Edwards-Jones G.* Economic valuation of species loss in the open sea // *Ecological Economics*. 2011. Vol. 70 (4). P. 729–739.

*Ressurreição A., Gibbons J., Kaiser M., Dentinho T.P., Zarzycki T., Bentley C., Edwards-Jones G.* Different cultures, different values: the role of cultural variation in public's WTP for marine species conservation // *Biological Conservation*. 2012. Vol. 145 (1). P. 148–159.

*Ricotta C.* Parametric scaling from species relative abundances to absolute abundances in the computation of biological diversity: a first proposal using Shannon's entropy // *Acta Biotheoretica*. 2003. Vol. 51. P. 181–188.

*Ruckelshaus M., Klinger T., Knowlton N., DeMaster D.P.* Marine ecosystem-based management in practice: scientific and governance challenges // *Bioscience*. 2008. Vol. 58 (1). P. 53–63.

*Salles J.M.* Valuing biodiversity and ecosystem services: why put economic values on nature? // *Comptes Rendus Biologies*. 2011. Vol. 334 (5). P. 469–482.

*Scherer-Lorenzen M.* Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles // *Biodiversity: structure and function*. Encyclopedia of life support systems. Vol. 1. (eds. W. Barthlott, K.E. Linsenmair, S. Porembski). Oxford, UK: EOLSS. 2005. P. 68–88.

*Schmeller D.S., Juillard R., Bellingham P.J., Böhm M., Brummitt N., Chiarucci A., Couvet D., Elmendorf S., Forsyth D.M., Moreno J.G., Gregory R.D., Magnusson W.E., Martin L.J., McGeoch M.A., Mihoub J.-B., Pereira H.M., Proença V., van Swaay C.A.M., Yahara T., Belnap J.* Towards a global terrestrial species monitoring program // *Journal for Nature Conservation*. 2015. Vol. 25. P. 51–57 (10.1016/j.jnc.2015.03.003).

*Schmeller D.S., Mihoub J.-B., Bowser A., Arvanitidis Ch., Costello M.J., Fernandez M., Geller G.N., Hobernd., Kissling W.D., Regan E., Saarenmaa H., Turak E., Isaac N.J.B.* An operational definition of essential biodiversity variables // *Biodiversity and Conservation*. 2017. Vol. 26. P. 2967–2972 (DOI 10.1007/s10531-017-1386-9).

*Schmid B., Roshi J., Schlapfer F.* Empirical evidence for biodiversity – ecosystem functioning relationships // *The functional consequences of biodiversity* (eds. A.P. Kinzig, S. Pacala, D. Tilman). Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002. P. 120–150.

*Schneiders A., Van Daele T., Van Landuyt W., Van Reeth W.* Biodiversity and ecosystem services: complementary approaches for ecosystem management? // *Ecological Indicators*. 2012. Vol. 21. P. 123–133.

*Scholes R.J., Biggs R.* A biodiversity intactness index // *Nature*. 2005. Vol. 434 (7029). P. 45–49.

*Schubert A.* Measuring the similarity between the reference and citation distributions of journals // *Scientometrics*. 2013. Vol. 96 (1). P. 305–313.

*Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D.* Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology // *Oecologia*. 2000. Vol. 122. P. 297–305.

*Seppelt R., Dormann C.F., Eppink F.V., Lautenbach S., Schmidt S.* A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead // *Journal of Applied Ecology*. 2011. Vol. 48 (3). P. 630–636.

*Sheldon A.L.* Equitability indices: dependence on the species count // *Ecology*. 1969. Vol. 50. P. 466-467.

*Simberloff D., Dayan T.* The guild concept and the structure of ecological communities // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1991. Vol. 22. P. 115-43.

*Simpson E.H.* Measurement of diversity // *Nature*. 1949. Vol. 163. P. 688.

*Smith B., Wilson J.* A consumer's guide to evenness indices // *Oikos*. 1996. Vol. 76. P. 70-82.

*Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid D B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högborg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmborg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz A., Read D.J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H.* Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands // *Ecological Monographs*. 2005. Vol. 75. P. 37-63.

*Tett P., Gowen R.J., Painting S.J., Elliott M., Forster R., Mills D.K., Wilkinson M.* Framework for understanding marine ecosystem health // *Marine Ecology Progress Series*. 2013. Vol. 494. P. 1-27.

*Theobald D., Hobbs N., Bearly T., Zack J., Shenk T., Riesame W.* Incorporating biological information in local land-use decision making: designing a system for conservation planning // *Landscape Ecology*. 2000. Vol. 15 (1). P. 35-45.

*Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes // *Science*. 1997a. Vol. 277 (5330). P. 1300-1302.

*Tilman D., Lehman C., Thomson K.T.* Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1997b. Vol. 94. P. 1857-1861 (doi:10.1073/pnas.94.5.1857).

*Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C.* Diversity and productivity in a longterm grassland experiment // *Science*. 2001. Vol. 294. P. 843-845 (doi:10.1126/science.1060391).

*Tilman D., Wedin D., Knops J.* Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems // *Nature*. 1996. Vol. 379. P. 718-720.

*Tothmeresz B.* Comparison of different methods for diversity ordering // *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. P. 283-290.

*Trenbath B.R.* Plant interactions in mixed crop communities // *Multiple Cropping (Spec. Publ.)*. 1976. Vol. 27. P. 129-169. (Madison, Wis.: Am. Soc. Agron.).

*Trenbath B.R.* Biomass productivity of mixtures // *Advances in Agronomy*. 1974. Vol. 26. P. 177-210.

*Tsallis C.* Nonextensive statistical mechanics and thermodynamics: historical background and present status // S. Abe, Y. Okamoto (eds.). *Nonextensive statistical mechanics and its applications, series lecture notes in physics*. Springer-Verlag, 2001. P. 3-98.

*Tylianakis J.M., Didham R.K., Bascompte J., Wardle D.A.* Global change and species interactions in terrestrial ecosystems // *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11 (12). P. 1351-1363.

UNEP. The 1992 United Nations Convention on Biological Diversity. Nairobi, 1992.

*Uusitalo L., Lehikoinen A., Helle I., Myrberg K.* An overview of methods to evaluate uncertainty of deterministic models in decision support // *Environmental Modelling and Software*. 2015. Vol. 63. P. 24-31.

*Van Dyke F.* *Conservation Biology: Foundations, Concepts, Applications*. Berlin: Springer, 2008. 477 p.

*Vihervaara P., Rönkä M., Walls M.* Trends in ecosystem service research: early steps and current drivers // *Ambio*. 2010. Vol. 39 (4). P. 314-324.

*Wardle D.A.* Is “sampling effect” a problem for experiments investigating biodiversity - ecosystem function relationships? // *Oikos*. 1999. Vol. 87. P. 403–407.

*Whittaker R.H.* Dominance and diversity in land plant communities // *Science*. 1965. Vol. 147. P. 250-260.

*Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. Vol. 21 (2/3). P. 213–251.

*Whittaker R.H.* Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California // *Ecological Monographs*. 1960. Vol. 30 (3). P. 279–338.

*Willey R.W.* Evaluation and presentation of intercropping advantages // *Experimental Agriculture*. 1985. Vol. 21. P. 119-133.

*Worm B., Barbier E.B., Beaumont N., Duffy J.E., Folke C., Halpern B.S., Watson R.* Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services // *Science*. 2006. Vol. 314 (5800). P. 787–790.

*Yachi S., Loreau M.* Biodiversity and Ecosystem Productivity in a Fluctuating Environment: the Insurance Hypothesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1999. Vol. 96. P. 57-64.

*Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.*

**Рецензент статьи:** доктор сельскохозяйственных наук, профессор С.В. Залесов.