



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 3 (37). Сентябрь, 2020

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов
A. Gugolek B.
J. B. Jakovlev
R. Krasnov
J. P. Kurhinen

Службы поддержки

А. А. Зорина
А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание № 3. 2020

От редакции

Наша динамика

3

Материалы конференции 9 октября 2020 г.

- | | | |
|---|--|---------|
| Байбар А. С.,
Черненко Т. В.,
Пузаченко М. Ю.,
Беляева Н. Г. | <i>Соотношение и факторы континуальности и дискретности растительного покрова на примере южно-таежных ландшафтов валдайской возвышенности</i> | 4 – 15 |
| Кренке А. Н. | <i>Выявление инвариантных состояний агроландшафтов на основе иерархического факторного анализа дистанционной информации</i> | 16 – 27 |
| Пузаченко А. Ю. | <i>Закон шеннона – хартли и предел внутренней упорядоченности биологических систем</i> | 28 – 44 |
| Пузаченко М. Ю.,
Широня И. И. | <i>Организация и динамика органогенного рельефа верхового болота</i> | 45 – 55 |
| Сандлерский Р. Б. | <i>Термодинамическая система тропических листопадных лесов южного вьетнама по данным мультиспектральной дистанционной информации</i> | 56 – 70 |
| Хорошев А. В. | <i>Пространственная структура как фактор стабильности биопродукционного функционирования степных геосистем (на примере айтуарской степи, южный урал)</i> | 71 – 86 |

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|---|----------|
| Воскобойникова И. В.,
Телепина Ю. В.,
Калижук В. А. | <i>Эколого-рекреационная оценка парка им. И. М. Поддубного в г. Ейске</i> | 87 – 97 |
| Дрозденко Т. В.,
Михалап С. Г.,
Бугеро Н. В. | <i>Видовая структура и разнообразие фитопланктона дельты реки великой (псковская область, россия)</i> | 98 – 112 |

Вести

НИКИТА ГЕННАДЬЕВИЧ ЧЕЛИНЦЕВ

113 – 115



Выпуск № 3

От редакции

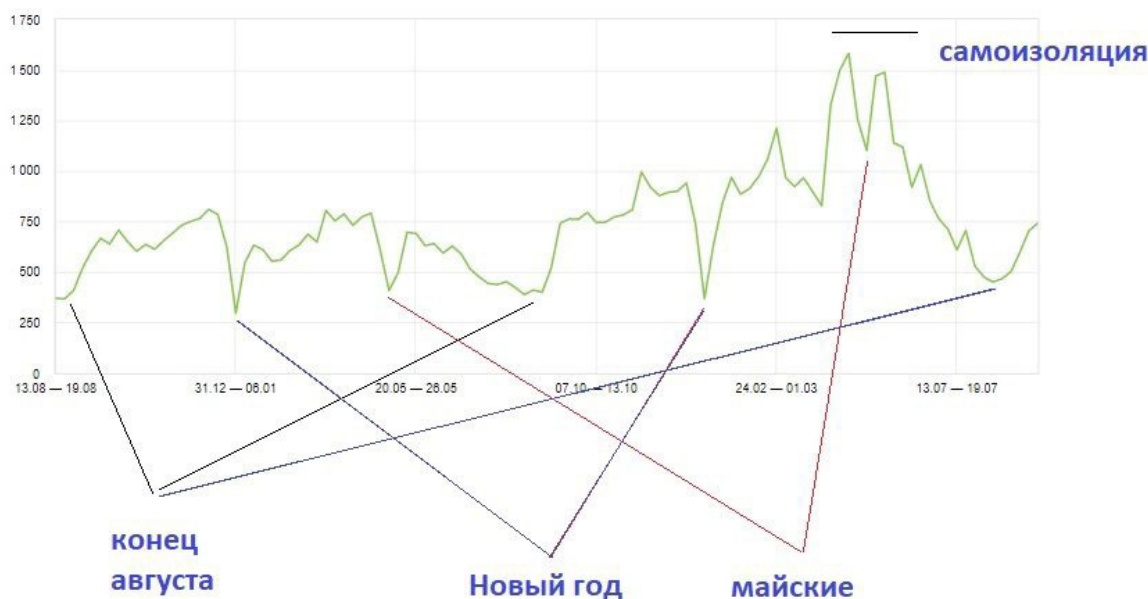
НАША ДИНАМИКА

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Наш журнал вновь (теперь уже на общих основаниях) включен в Перечень ВАК (<http://perechen.vak2.ed.gov.ru/dblist>).

Текущий выпуск составлен из двух блоков статей. Как и планировалось, в него включены статьи участников семинара, посвященного 80-летию со дня рождения Юрия Георгиевича Пузаченко, который пройдет в Москве 9 октября 2020 г. К этим материалам предъявлялись обычные наши требования. Второй блок призван дополнить объем выпуска до планового и составлен из статей, накопленных в журнальном «портфеле».

Время от времени мы анализируем посещаемость нашего сайта. Обычно этот показатель сильно коррелирует с традиционным народным времяпровождением, что видно по депрессиям в периоды майских дачных развлечений, новогодних праздников и летних отпусков. Сложный текущий год добавил крутую волну во время самоизоляции. Похоже, все идет к тому, что этой осенью, к сожалению, читаемость журнала вновь возрастет.



*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК 911.5/9

СООТНОШЕНИЕ И ФАКТОРЫ КОНТИНУАЛЬНОСТИ И ДИСКРЕТНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ПРИМЕРЕ ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

БАЙБАР

Анастасия Сергеевна

МГУ им. М. В. Ломоносова, baybaranastasia@yandex.ru

ЧЕРНЕНЬКОВА

Татьяна Владимировна

Институт географии РАН, chernenkova50@mail.ru

ПУЗАЧЕНКО

Михаил Юрьевич

Институт географии РАН, puzak@bk.ru

БЕЛЯЕВА

Надежда Георгиевна

Институт географии РАН, nadejda.beliaeva2012@yandex.ru

Ключевые слова:

континуальность
и дискретность
растительного покрова
ЦЛГБЗ
границы растительного
покрова
эколого-морфологические
группы
рельеф
влажность почвы
гранулометрический состав
почвы

Аннотация: В статье рассмотрено соотношение континуальности и дискретности растительного покрова южно-таежных ландшафтов юга Валдайской возвышенности на примере трансекта длиной 1.72 км (87 точек с шагом описания 20 м), расположенного в ядре Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область, Россия). На территории исследования сохранились достаточно большие участки лесов, не испытывавших антропогенное воздействие и воспроизводящих ход естественных экосистемных процессов. Описания лесных сообществ сгруппированы на основе эколого-фитоценотической классификации, выполнен анализ синтаксонов с использованием диагностических видов с показателем IndVal более чем 25 %. В качестве дифференцирующих факторов со стороны условий экотопа оценены морфометрические показатели рельефа (относительная высота и крутизна склонов), относительная влажность верхнего горизонта почвы и гранулометрический состав почвы. Результаты кластерного анализа состава выделенных синтаксонов способствовали распознаванию дискретных границ между отдельными классами. В целом на рассматриваемом трансекте преобладали дискретные границы (61 %), связанные главным образом с резкими изменениями форм рельефа и, следовательно, влажностью верхнего горизонта почвы. Континуальные границы наблюдаются при незначительных градиентах высоты для переходных сукцессионных состояний сообществ в процессе зарастания вывалов, а также вследствие изменения мощности и характера органоаккумуляции верхней части почвенного профиля и гранулометрического состава его средней и нижних частей. Анализ показал, что для заболоченных слабо дрени-

рованных еловых лесов южно-таежных ландшафтов юга Валдайской возвышенности рельеф и гранулометрический состав почв можно отнести к основным дифференцирующим факторам наземных ярусов растительного покрова.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 9 июля 2020 года

Подписана к печати: 30 сентября 2020 года

Введение

Континуальность и дискретность – два неотъемлемых свойства как ландшафтного покрова, так и растительного, почвенного в частности (Арманд и др., 1969; Komarkova, 1980; Scott, 1995; Van der Maarel, 2005). Они находятся в диалектическом единстве, т. е. их можно рассматривать как дополняющие друг друга: где сильнее выражена непрерывность, дискретность проявляется слабее, и наоборот (Ипатова, Кирикова, 1985а).

Оценка соотношения континуальности и дискретности – один из основных, фундаментальных вопросов. Рассматривая историю его решения, можно выделить несколько этапов. Первый связан с социальным запросом на физико-географическое, геоботаническое, почвенное и другие виды районирования территории, подразумевающие наличие четких однозначных границ. В это время были разработаны способы выделения ландшафтов и их морфологических единиц, в первую очередь базируясь на свойствах морфолитогенной основы и ее генезисе (Хорошев, 2016). Например, ландшафтоведы были убеждены, что существуют однозначно выделяемые, дискретные границы, к которым жестко адаптируются биокосные и биотические компоненты ландшафта (Видина, 1962).

Однако во второй половине XX в. сугубо детерминистические модели перестали удовлетворять большинство исследований. Появились представления о стохастических, опосредованных временем связях между компонентами ландшафта. Следовательно, границы стали рассматриваться не только как однозначные дискретные, но и как размытые, нечеткие континуальные. В это время получили широкое распространение принцип полиструктурности ландшафта, а также представление о разночастотности элементов и компонентов ландшафта (Исаченко, 1997).

На сегодняшний день вопрос о соотношении континуальности и дискретности не потерял своей актуальности и получил дальнейшее развитие благодаря возможности использования новых измерительных при-

боров. Большинство специалистов уже признают тот факт, что всем типам геосистем свойственны различные соотношения континуальности и дискретности в зависимости от физико-географических условий, в которых они находятся (Бакланов, 2015).

Несмотря на то что уже сформировались различные подходы к проведению границ между соседними геосистемами по их характеристикам (Геохимия..., 2012; Дьяконов, 2002; Ипатов, Кирикова, 1985б; Пузаченко, 1997; Ретеюм, 1975; Сысуев, 2002), возникают новые методы, ориентированные в первую очередь на статистическую обработку данных. Одним из таких методов является кластерный анализ, который показал свои возможности при классификации лесной растительности (Zebre, Wirth, 2006; Mills et al., 2011; Lee et al., 2014; Feng et al., 2016).

Цель нашего исследования – оценить соотношение континуальности и дискретности растительного покрова южно-таежных ландшафтов юга Валдайской возвышенности по полевым данным. Для ее реализации поставлены следующие задачи: 1) классификация растительных сообществ; 2) кластерный анализ для уточнения классификации; 3) выявление вариабельности основных дифференцирующих факторов среды (рельеф, влажность верхнего горизонта и гранулометрический состав почвы) и их связи с изменением растительного покрова нижних ярусов.

В работе рассматривается гипотеза, что рельеф является дифференцирующим фактором растительного покрова, т. к. перераспределение тепла и влаги оказывает сильное влияние на эффективность использования лесом фотосинтетически активной радиации (Дьяконов и др., 2017), а следовательно, и на биологическую продуктивность (Байбар, Харитонов, 2017). Из почвенных характеристик в качестве возможных дифференцирующих факторов оценена относительная влажность верхнего горизонта почвы, т. к. она является прямым индикатором переувлажнения, и гранулометрический состав, от которого зависит наличие водоупоров.

Материалы

Исследование реализовано в естествен-

ных южно-таежных ландшафтах юга Валдайской возвышенности, в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике. Территория исследования представлена тремя типами местностей: озерными и флювиогляциальными равнинами с произрастающими на них бореальными еловыми лесами, моренными грядами (московское оледенение) с южно-таежными лиственно-еловыми лесами (Пузаченко, Козлов, 2007). Широко представлены верховые болота. Территория ядра заповедника является уникальной, т. к. на ней сохранились большие участки еловых лесов, не испытавших антропогенного воздействия, для которых характерны исключительно естественные факторы динамики – ветровые валы, охватывающие большие площади, и деятельность насекомых. Так, на выбранной нами территории исследования можно наблюдать за еловыми лесами, воспроизводящими естественный ход восстановительных сукцессий.

Полевые работы выполнены на трансекте длиной 1.72 км (56°30'12" с. ш., 32°56'30" в. д.) регулярным шагом опробования 20 м (87 точек) на площадках размером 5 x 5 м. На каждой точке производилось описание растительности наземных ярусов (А – древесный ярус (генеративные и сенильные особи), В – кустарниковый ярус и подрост (виргинильные деревья, виргинильные и генеративные кустарники высотой 1–10 м); С – травяно-кустарниковый ярус (в том числе имматурные особи деревьев и кустарников ниже 1 м); D – мохово-лишайниковый ярус), бурение почвы (до глубины 1.35 м) с отбором проб из каждого почвенного горизонта и описанием их гранулометрического состава. Относительная влажность верхнего горизонта почвы измерена при помощи почвенного влагомера TDR300 (TDR300..., 2020) в течение короткого временного промежутка (1.5–2 ч), осадков до и в момент измерения не наблюдалось. Съёмка высот рельефа выполнена лазерным нивелиром, на ее основе рассчитана крутизна склонов.

Методы

Выполнена классификация сообществ с учетом преобладающих эколого-морфологических групп (Черненко Т. В., Морозова, 2017). Диагностические виды для групп ассоциаций выделены в программе PC-ORD по методу (Dufrêne, Legendre, 1997). Критерием для расчета служила комбинация показателей частоты встречаемости вида и его

обилия, выраженная через проективное покрытие (%). Виды со значением $IndVal > 25\%$ ($p < 0.005$) рассматривались как диагностические.

Кластеризация групп выполнена Ward методом (Ward's optimal agglomeration method) по показателю активности видов (A) всего видового состава сообществ в пределах выделенных синтаксонов, рассчитанному по формуле $A = \sqrt{FxD}$, где F – относительная встречаемость вида на всех площадках в совокупности описаний, D – среднее значение обилия вида (%) для площадок, где этот вид отмечен (Малышев, 1973). В качестве меры близости между объектами взята корреляция Пирсона.

Влияние на видовой состав растительной группы таких факторов, как влажность верхнего горизонта почвы и рельеф, выявлено при помощи дискриминантного и регрессионного анализа, гранулометрического состава – построения таблиц кросс-табуляции для каждой глубины (от 1 до 5 см глубины – мощность рассматриваемого пласта 1 см, от 5 до 7 см – 2 см, от 7 до 10 см – 3 см, от 10 до 135 см – 5 см) (STATISTICA 12).

Результаты

Описания наземного яруса растительности лесных сообществ сгруппированы на основе эколого-фитоценотической классификации, в ходе которой были выделены 10 групп ассоциаций. В качестве диагностических признаков выделенных синтаксонов служило соотношение эколого-морфологических групп, а также набор диагностических видов (табл. 1). Точность распознавания на основе дискриминантного анализа выделенных синтаксонов по обилию видов равна 90.7 %.

Кластерный анализ показал, что на рассматриваемом трансекте можно выделить несколько классов: 1-й класс включает в себя кустарниковую мелкотравно-зеленомошную и мелкотравно-зеленомошную группы, 2-й – кустарничково-мелкотравную и мелкотравно-широкоотравную, 3-й – широкоотравную, 4-й – влажноотравную, 5-й – кустарничковую зеленомошно-сфагновую, кустарничковую мелкотравно-сфагновую, сфагновую, 6-й – травяно-сфагновую группу. Таким образом, полученные нами классы объединяют группы, для которых наблюдается сходная величина показателя активности видов, например, 1-й класс объединяет группы с высокими показателями активности *Hylocomium splendens*, 5-й – *Vaccinium*

Таблица 1. Классификация растительности наземных ярусов вдоль трансекта в ельниках ЦЛГБЗ и значение индикаторных видов (*IndVal* или *IV*) в рамках выделенных групп сообществ

Название группы	Вид (<i>IV</i>)
1. Кустарничковая (мелкотравно)-зеленомошная	<i>Hylocomium splendens</i> (27), <i>Vaccinium myrtillus</i> (25)
2. Мелкотравно-зеленомошная	<i>Luzula pilosa</i> (43), <i>Plagiochila porelloides</i> (34), <i>Sphagnum squarrosum</i> (34), <i>Linnaea borealis</i> (31), <i>Hylocomium splendens</i> (31), <i>Equisetum sylvaticum</i> (25)
3. (Кустарничково)-мелкотравная	<i>Dryopteris carthusiana</i> (27), <i>Oxalis acetosella</i> (26)
4. Мелкотравно-широко-котравная	<i>Stellaria holostea</i> (62), <i>Pulmonaria obscura</i> (46), <i>Galeobdolon luteum</i> (42), <i>Sciuro-hypnum curtum</i> (41), <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (39), <i>Asarum europaeum</i> (38), <i>Circaea alpine</i> (35), <i>Fragaria vesca</i> (35), <i>Phegopteris connectilis</i> (32), <i>Rubus saxatilis</i> (31), <i>Lonicera xylosteum</i> (31), <i>Ribes nigrum</i> (31), <i>Lathyrus vernus</i> (29), <i>Rubus idaeus</i> (29), <i>Aconitum septentrionale</i> (28), <i>Acer platanoides</i> (28), <i>Athyrium filix-femina</i> (27), <i>Plagiomnium affine</i> (26), <i>Aegopodium podagraria</i> (26), <i>Plagiomnium medium</i> (25)
5. Широко-котравная	Группа с единичным описанием объединена с 4-й группой
6. Влажнотравная	<i>Filipendula ulmaria</i> (73), <i>Ranunculus repens</i> (57), <i>Alnus incana</i> (48), <i>Cirsium oleraceum</i> (46), <i>Athyrium filix-femina</i> (43), <i>Chrysosplenium alternifolium</i> (40), <i>Scirpus sylvaticus</i> (40), <i>Stellaria nemorum</i> (40), <i>Climacium dendroides</i> (38), <i>Lysimachia vulgaris</i> (36), <i>Alnus incana</i> (31)
7. Кустарничковая зеленомошно-сфагновая	<i>Melampyrum pratense</i> (50), <i>Rosa majalis</i> (33), <i>Picea abies</i> (31), <i>Vaccinium myrtillus</i> (30), <i>Sphagnum russowii</i> (29), <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (28), <i>Pleurozium schreberi</i> (20)
8. Кустарничково-(мелкотравно)-сфагновая	<i>Sphagnum girgensohnii</i> (43), <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (32), <i>Vaccinium myrtillus</i> (21)
9. Сфагновая	<i>Polytrichum commune</i> (35), <i>Picea abies</i> (20), <i>Salix caprea</i> (20), <i>Sphagnum girgensohnii</i> (19)
10. Травяно-сфагновая	Группа с единичным описанием объединена с 6-й группой

Примечание. В скобках указана величина индикаторного значения вида (*IndVal* или *IV*). Указаны только виды со значением *IndVal* > 25 % ($p < 0.005$).

myrtillus, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum girgensohnii* и т. д. Соответственно, границу между группами ассоциаций в пределах одного класса на основе сходства видового состава можно считать континуальной, т. к. результаты кластерного анализа показывают, что у соседних групп схожий набор диагностических видов с почти одинаковым показателем активности, а между разными классами – дискретный. В первую очередь это касается сообществ, имеющих переходный пространственно-временной статус и отнесенных к следующим синтаксонам: мелкотравно-зе-

лено-мошной (2), кустарничково-мелкотравной (3) и мелкотравно-широко-котравной (4) группам ассоциаций.

Выявленная строгая упорядоченность классов ассоциаций на трансекте (рис. 1) позволяет нам выделить резкие и плавные границы между кластерами наземной растительности на трансекте. Например, граница между мелкотравно-зеленомошной и влажнотравной группами отнесена к дискретным (84–85 точка трансекта), т. к. на соседних точках описаний разный набор диагностических видов. А между кустарничковой

мелкотравно-сфагновой и кустарничковой зеленомошно-сфагновой – континуальной (54–55 точка) ввиду близкой величины показателя активности основных видов. Таким образом, анализ сменяемости синтаксонов

разного уровня – групп и классов – показал, что на рассматриваемом участке исследования можно выделить 57 границ, из которых 35 (61 %) являются дискретными и 22 континуальными (39 %) (см. рис. 1).

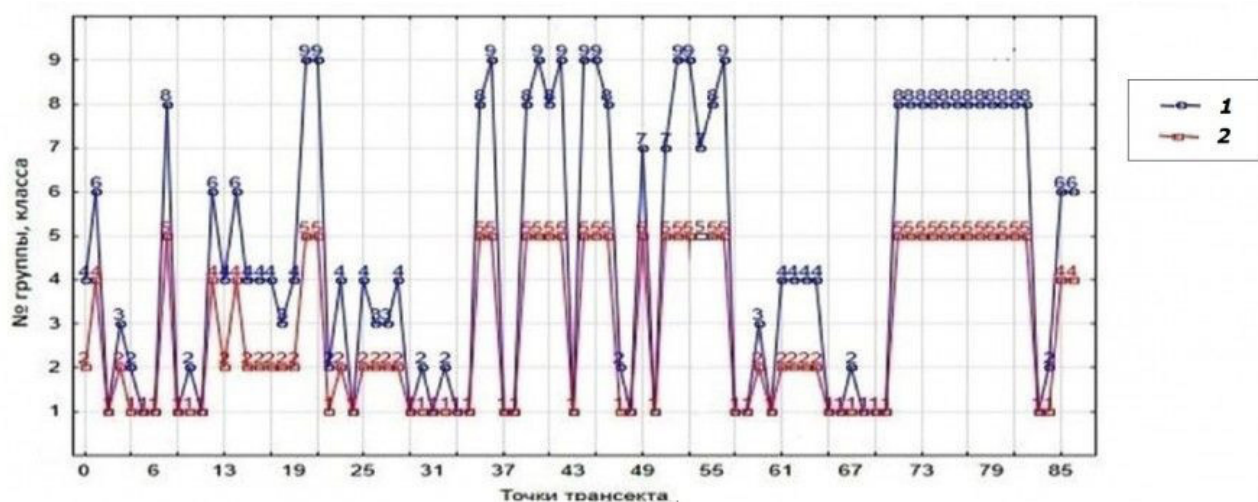


Рис. 1. Расположение групп ассоциаций (1), выделенных на основе эколого-фитоценотической классификации и полученных в результате кластерного анализа классов растительности (2).

Группы: 1 – кустарничковая (мелкотравно)-зеленомошная, 2 – мелкотравно-зеленомошная, 3 – (кустарничково)-мелкотравная, 4 – мелкотравно-широколистная и широколистная, 6 – влажно-травная и травяно-сфагновая, 7 – кустарничковая зеленомошно-сфагновая, 8 – кустарничково- (мелкотравно)-сфагновая, 9 – сфагновая. Классы: 1 – 1-я и 2-я группы; 2 – 3, 4, 5-я группы; 4 – 6-я и 10-я группы; 5 – 7, 8, 9-я группы

Fig. 1. The location of vegetation groups (1) selected based on ecological-phytocenotic classification, and classes (2) obtained from cluster analysis. Groups: 1 – dwarf shrubs – (small herb) – green moss, 2 – small herb – green moss, 3 – (dwarf shrubs) – small herb, 4 – small herb – broad herb and broad herb, 6 – moist herb and herb – sphagnum, 7 – dwarf shrubs – green moss – sphagnum, 8 – dwarf shrubs – small herb – sphagnum, 9 – sphagnum. Classes: 1 – 1, 2 group; 2 – 3, 4, 5 group; 4 – 6, 10 group; 5 – 7, 8, 9 group

Для проверки гипотезы значимости рельефа в качестве дифференцирующего фактора растительного покрова были рассчитаны коэффициенты детерминации от индикационных видов наземного яруса, а также выполнен дискриминантный анализ для установления возможности оценки точности распознавания растительной группы такими показателями, как относительная высота точки описаний (за 0 принят уровень дна местного водотока – р. Межи), крутизна склонов и влажность верхнего горизонта почвы.

Множественный регрессионный анализ показал тесную связь обилия индикационных видов и характеристик рельефа. В частности, характеристики видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов с высокими показателями *IndVal* наилучшим образом (более чем на 50 % ($R^2 = 0.7231$)) связаны с величиной относительной высоты точки описания. Чуть

хуже проявляется связь с крутизной склонов ($R^2 = 0.4532$) и влажностью верхнего горизонта почвы ($R^2 = 0.5807$).

При помощи дискриминантного анализа выявлено, что статистически достоверно группы различаются только по относительной высоте ($F = 3.5526$, $p = 0.0023$) (рис. 2а) и влажности верхнего горизонта почвы ($F = 3.81$, $p = 0.0076$) (рис. 2б). Результаты дискриминантного анализа по равным вероятностям для групп показали, что суммарный процент распознавания растительных групп составляет 27.1 %, при этом кустарничковая зеленомошно-сфагновая группа диагностируется на 100 %, кустарничковая мелкотравно-сфагновая – на 66.7 %, влажнотравная – на 60 %, кустарничково-мелкотравная – на 40 %, сфагновая – на 20 %, остальные не распознаются.

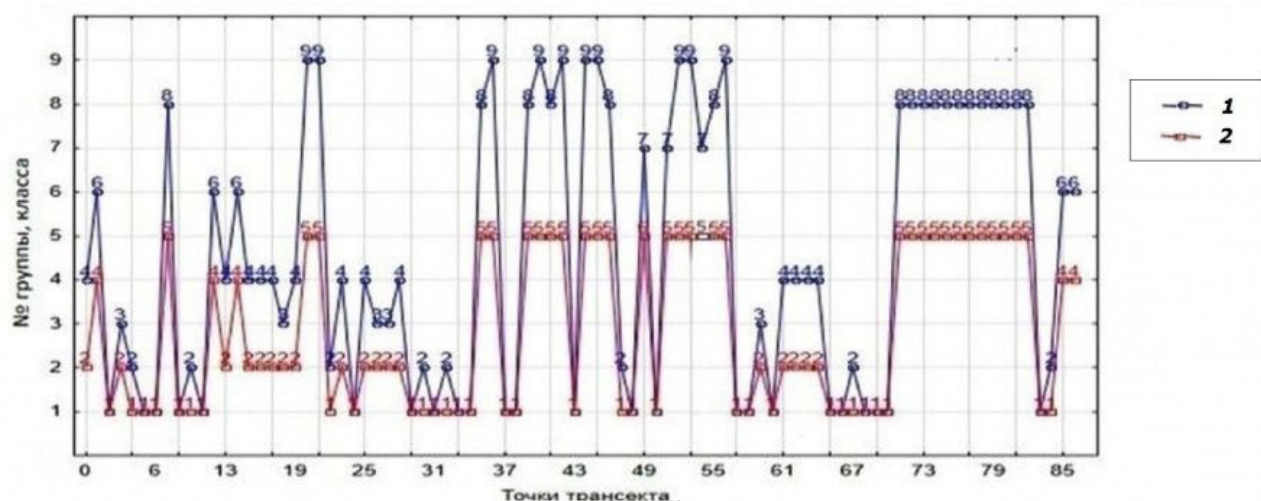


Рис. 2. Диаграмма размаха: сгруппированные по группам растительности а) относительная высота, б) влажность верхнего горизонта почвы. Группы: 1-я - кустарничковая (мелкотравно)-зеленомошная, 2-я – мелкотравно-зеленомошная, 3-я – (кустарничково)-мелкотравная, 4-я – мелкотравно-широколистная и широколистная, 6-я – влажнотравная и травяно-сфаговая, 7-я – кустарничковая зеленомошно-сфаговая, 8-я – кустарничково-(мелкотравно)-сфаговая, 9-я – сфаговая. 1 – среднее значение, 2 – среднее $\pm$ стандартная ошибка, 3 – среднее $\pm$ 2 стандартных отклонения, 4 – выбросы

Fig. 2. Box plot: arranged by vegetation groups a) relative elevation; b) humidity of the upper soil horizon. Groups: 1 – dwarf shrubs – (small herb) – green moss, 2 – small herb – green moss, 3 – (dwarf shrubs) – small herb, 4 – small herb – broad herb and broad herb, 6 – moist herb and herb – sphagnum, 7 – dwarf shrubs – green moss – sphagnum, 8 – dwarf shrubs – small herb – sphagnum, 9 – sphagnum. 1 – Mean, 2 – Mean $\pm$ SE, 3 – Mean $\pm$ 2SD, 4 – Outliers

Для оценки связи характера растительного покрова и свойств почв разных горизонтов были проанализированы таблицы кросс-табуляции, где в строках отражаются группы растительности, в колонках – встречаемость того или иного гранулометрического состава слоя почв на разной глубине. Выявлено, что кустарничковая мелкотравно-зеленомошная, мелкотравно-зеленомошная, мелкотравная, мелкотравно-широколистная и влажнотравная группы преимущественно встречаются на почвах с преобладанием легкого суглинка с глубиной залегания до 40 см и супеси – от 45 до 135 см.

В итоге выявлены следующие закономерности связи растительности выделенных синтаксонов с почвами определенного гранулометрического состава. Во-первых, только мелкотравно-широколистная группа произрастает на почвах с грубым гумусом (мор) мощностью до 15 см. Во-вторых, группы хорошо дифференцируются по мощности торфа почвенного горизонта: наиболее частое распространение кустарничковой мелкотравно-сфаговой группы соответствует местообитаниям с сильно разложившимся торфом до 30 см, сфаговой и кустарничковой зеленомошно-сфаговой – до 25 см, кустарничковой мелкотравно-зеленомошной – до

15 см. В-третьих, наличие тяжелого суглинка в почвенных горизонтах зафиксировано в местообитаниях влажнотравной группы (на глубине почвенного горизонта в диапазоне 60–75 см), а также кустарничковой мелкотравно-сфаговой (100–135 см), кустарничковой мелкотравно-зеленомошной (105–135 см) и сфаговой (130–135 см). В то же время на пониженных участках рельефа в конце трансекта отмечается наличие речного и крупнозернистого песка у кустарничково-мелкотравной группы (от 115 см), мелкотравно-широколивной (от 125 см) (рис. 3).

Распознавание групп растительности от гранулометрического состава на основе дискриминантного анализа составляет 70.6 %. Лучше всего диагностируется кустарничково-зеленомошно-сфаговая группа (100 %), мелкотравно-зеленомошная и влажнотравная (по 75 %), кустарничково-мелкотравно-зеленомошная, мелкотравно-широколистная, кустарничково-мелкотравно-сфаговая и сфаговая (по 70 %), хуже всего – кустарничково-мелкотравная (40 %).

Анализ совместного влияния рельефа (относительная высота), влажности верхнего горизонта почвы и гранулометрического состава почвы показал, что распространение выделенных синтаксонов тесно связано с

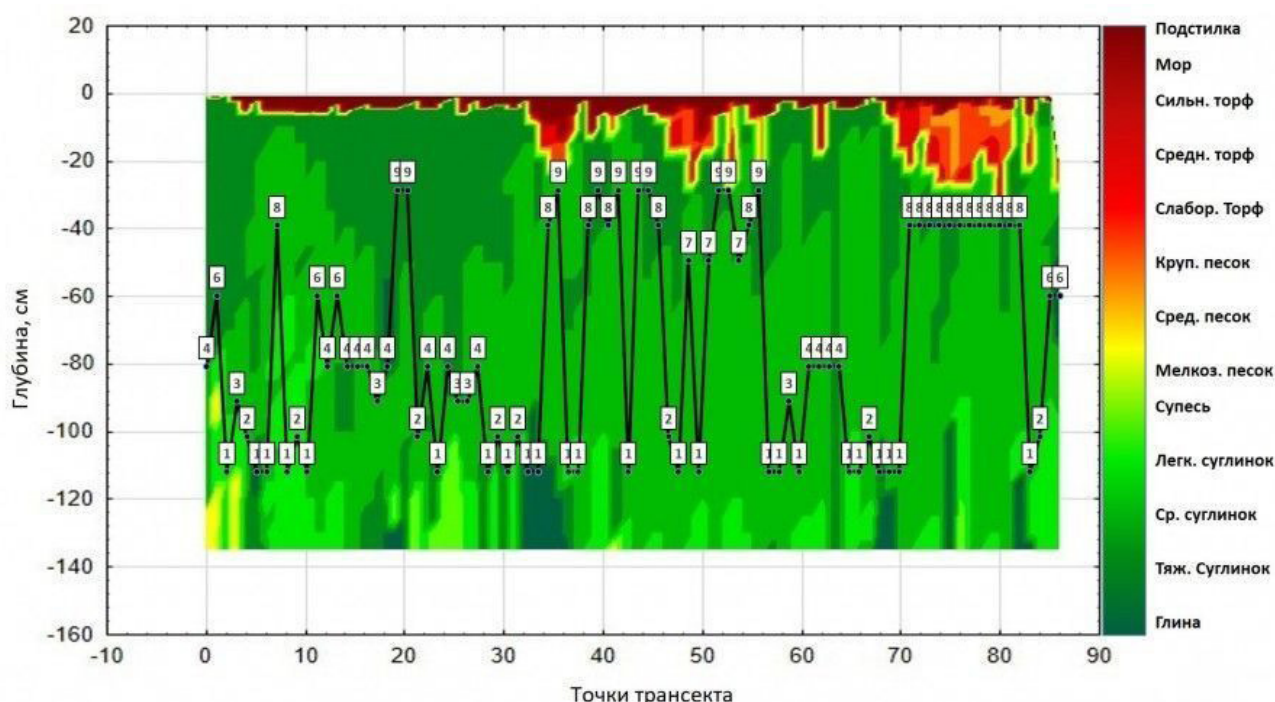


Рис. 3. Зависимость между группами растительности и гранулометрическим составом почвы. Группы: 1 – кустарничковая (мелкотравно)-зеленомошная, 2 – мелкотравно-зеленомошная, 3 – (кустарничково)-мелкотравная, 4 – мелкотравно-широкотравная и широкоотравная, 6 – влажнотравная и травяно-сфагновая, 7 – кустарничковая зеленомошно-сфагновая, 8 – кустарничково-(мелкотравно)-сфагновая, 9 – сфагновая

Fig. 3. The dependence between groups of vegetation and granulometric composition of soil. Groups: 1 – dwarf shrubs – (small herb) – green moss, 2 – small herb – green moss, 3 – (dwarf shrubs) – small herb, 4 – small herb – broad herb and broad herb, 6 – moist herb and herb – sphagnum, 7 – dwarf shrubs – green moss – sphagnum, 8 – dwarf shrubs – small herb – sphagnum, 9 – sphagnum

данными характеристикам. А классификация способна распознать растительность на 80 % (табл. 2). Из табл. 2 следует, что все группы растительности по набору рассматриваемых нами характеристик местообитания правильно определяются более чем в 40 % случаев. При этом кустарничково-мелкотравная группа достаточно часто определяется как кустарничковая (мелкотравно)-зеленомошная, мелкотравно-широкотравная или сфагновая группа (по 20 % случаев), влажнотравная – как сфагновая (25 % случаев), мелкотравно-зеленомошная – как мелкотравно-широкотравная и сфагновая (по 12.5 % случаев).

Заключение

В результате выполненных исследований можно сделать несколько выводов.

1. Вопрос континуальности и дискретности растительного покрова – это не только вопрос масштаба, как установили многие геоботаники и ландшафтоведы (Кафанов, 2005, 2006; Кузяхметов, 2008; Хорошев, 2014, 2016), но и вопрос метода. Для вы-

полнения качественной классификации необходимо перебирать разные метрики и контролировать семантику выделяемых классов. Использование статистических методов, в частности кластерного анализа (Ward's method) по корреляции Пирсона, позволяет выделить четкие резкие границы при распределении растительности наземного покрова в условиях южно-таежного ландшафта заповедной территории.

2. Связь рельефа, влажности верхнего горизонта почвы и выделенных групп растительности неоднозначна. Регрессионный анализ показал, что рельеф и влажность почвы более чем на 50 % диагностируются показателями обилия индикаторных видов трав и мхов. Также в результате дискриминантного анализа установлено, что группы могут статистически достоверно быть различимы по данным показателям. При этом хорошо диагностируются только кустарничковая зеленомошно-сфагновая, кустарничковая мелкотравно-сфагновая и влажнотравная группы, т. е.

Таблица 2. Качество распознавания групп растительности факторами среды – рельефом (относительной высотой), влажностью верхнего горизонта почвы и гранулометрическим составом почвы (процент распознавания группы)

№	Группы растительности							
	1	2	3	4	6	7	8	9
1	79.2	4.2	12.5	0	0	4.2	0	0
2	0	75	0	12.5	0	0	0	12.5
3	20	0	40	20	0	0	0	20
4	16.7	0	0	83.3	0	0	0	0
6	0	0	0	0	75	0	0	25
7	0	0	0	0	0	100	0	0
8	5.6	0	0	0	5.6	0	88.9	0
9	0	0	10	10	0	0	0	80

сообщества с ярко выраженными условиями местообитания и специфическим набором видов.

3. Анализ таблиц кросс-табуляции показал, что группы растительности приурочены к местообитаниям с определенным гранулометрическим составом почвы. Например, для кустарничковой мелко-травно-сфагновой и близкой к ней кустарничковой мелко-травно-зеленомошной групп характерно наличие в верхнем почвенном горизонте слоя торфа мощностью 20–30 см и тяжелого суглинка от 100 см до конца почвенного разреза, мелко-травно-широко-травная преимущественно дифференцируется почвами с мором мощностью до 15 см и тяжелым суглинком от 120 до 135 см, влажнотравная – с тяжелым суглинком на глубине от 60 см и т. д. Все это свидетельствует, что гранулометрический состав почвы может быть рассмотрен как один из факторов дифференциации растительного покрова. Это утверждение также подтверждается дискриминантным анализом.

4. Совместное рассмотрение рельефа по показателю относительной высоты,

влажности верхнего горизонта почвы и гранулометрического состава позволяет с точностью 80 % выявить связь с типом наземного покрова.

Таким образом, для заболоченных слабо дренированных еловых лесов южно-таежных ландшафтов Валдайской возвышенности рельеф можно отнести к дифференцирующим факторам наземных ярусов растительного покрова, т. к. он определяет степень и характер увлажнения. Этот факт также подтверждается высокими показателями связи групп растительности и влажности верхнего горизонта почвы. Все это свидетельствует, что дискретные границы на изучаемой территории связаны с резкими перегибами рельефа, а следовательно, с изменениями уровня грунтовых вод и типа увлажнения. Континуальные границы наблюдаются при незначительных градиентах высоты для переходных сукцессионных состояний сообществ в процессе зарастания вывалов, а также вследствие изменения мощности и характера органоаккумуляции верхней части почвенного профиля и гранулометрического состава его средней и нижних частей.

Библиография

- Арманд Д. Л., Преображенский В. С., Арманд А. Д. Природные комплексы и современные методы их изучения // Известия АН СССР. Сер. геогр. 1969. № 5. С. 5–16.
- Байбар А. С., Харитонов Т. И. Методические подходы к оценке продуктивности лесных экосистем (на примере ландшафтов Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника) // Landscape dimensions of sustainable development: science-planning-governance: Proceedings of international conference Dedicated to the 70th Anniversary of professor Nikolaz (Niko) Beruchashvili. Tbilisi, Georgia, 2017. С. 613–619.
- Бакланов П. Я. Подходы и основные принципы структуризации географического пространства // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2015. № 5. С. 7–18.
- Видина А. А. Методические указания по полевым крупномасштабным ландшафтным исследованиям. М.: МГУ, 1962. 120 с.
- Геохимия ландшафтов и география почв / Под ред. Н. С. Касимова, М. И. Герасимовой. М.: АПР, 2012.

600 с.

- Дьяконов К. Н. Взаимодействие структурного, эволюционного и функционального направлений в ландшафтных исследованиях // Вестник Московского университета. Сер. 5: геогр. 2002. № 11. С. 13–21.
- Дьяконов К. Н., Байбар А. С., Харитонов Т. И. Внутривековая динамика эффективности использования лесами Мещеры фотосинтетически активной радиации // Вестник Московского университета. Сер. 5: геогр. 2017. № 5. С. 12–23.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова // Ботанический журнал. 1985а. Т. 70. № 7. С. 885–895.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Статистический анализ квантованности растительного покрова // Ботанический журнал. 1985б. Т. 70. № 2. С. 255.
- Исаченко Г. А. Дискретность и континуальность в теории ландшафтоведения // Структура, функционирование, эволюция природных и антропогенных ландшафтов: Тезисы X ландшафтной конференции. М.; СПб., 1997. С. 23–25.
- Кафанов А. И. Континуальность и дискретность геоморфологии: биоморфический и биотический аспекты // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66. № 1. С. 28–54.
- Кафанов А. И. Континуальность и дискретность живого покрова: проблема масштаба // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 4. С. 311–313.
- Кузяхметов Г. Г. Непрерывность и дискретность в разных масштабах пространственной организации почвенных водорослей // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008. С. 55.
- Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.
- Пузаченко Ю. Г. Приложения теории фракталов к изучению ландшафтов // Известия РАН. 1997. № 2. С. 24–40.
- Пузаченко Ю. Г., Козлов Д. Н. Геоморфологическая история развития региона. Комплексные исследования в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике: их прошлое, настоящее и будущее // Материалы совещания: Труды Центрально-Лесного заповедника. Вып. 4. Тула: Гриф и К, 2007. С. 125–159.
- Ретеюм А. Ю. Физико-географическое районирование и выделение геосистем // Вопросы географии. Вып. 98. Количественные методы изучения природы. М.: Мысль, 1975. С. 5–27.
- Сысуев В. В. Структурообразующие геосистемные процессы: характерные масштабы и моделирование // Вестник Московского университета. Сер. 5: геогр. 2002. С. 22–28.
- Хорошев А. В. К дискуссии о неоландшафтоведении: детерминированность, полимасштабность, полиструктурность // Известия Русского географического общества. 2014. Т. 146. № 4. С. 58–69.
- Хорошев А. В. Полимасштабная организация географического ландшафта. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 416 с.
- Черненко Т. В., Морозова О. В. Классификация и картографирование ценотического разнообразия лесов // Лесоведение. 2017. № 4. С. 243–255.
- Dufrêne M and Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. P. 345–366.
- Feng J. et al. Dynamic assessment of forest resources quality at the provincial level using AHP and cluster analysis // Computers and Electronics in Agriculture. 2016. Vol. 124. P. 184–193.
- Komarkova V. Classification and ordination in the indian peaks area, Colorado rocky mountains // Classification and Ordination. Springer, Dordrecht, 1980. P. 149–163.
- Lee J. M., Hwang K. M., Kim J. H. The classification of forest by cluster analysis in the natural forest of the southern region of Baekdudaegan Mountains // Journal of Korean Society of Forest Science. 2014. Vol. 103 (1). P. 12–22.
- Mills R. T. et al. Cluster analysis-based approaches for geospatiotemporal data mining of massive data sets for identification of forest threats // Procedia Computer Science. 2011. Vol. 4. P. 1612–1621.
- Scott D. Vegetation: a mosaic of discrete communities, or a continuum? // New Zealand Journal of Ecology. 1995. P. 47–52.
- Van der Maarel E. Vegetation ecology – an overview // Vegetation ecology. 2005. P. 1–51.
- Zerbe S., Wirth P. Non-indigenous plant species and their ecological range in Central European pine (*Pinus sylvestris* L.) forests // Annals of Forest Science. 2006. Vol. 63 (2). P. 189–203.
- TDR300 Soil Moisture Meter. Product Manual // Агрола. Лабораторное оборудование для сельского хозяйства. URL: <http://www.agrolla.ru/userfiles/file/Spectrum/ManualTDR300.pdf> (дата обращения: 25.06.2020).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 18-17-00129, ГЗ ИГ РАН. Авторы выражают благодарность коллегам, принявшим участие в отборе и анализе почвенных образцов (Р. Б. Сандлерский, А. А. Чмыхов, А. Н. Кренке) и описании растительности (В. Кренке), а также В. Э. Федосову за определение мохообразных.

RATIO AND FACTORS OF CONTINUITY AND DISCRETENESS OF VEGETATION COVER ON THE EXAMPLE OF SOUTHERN TAIGA LANDSCAPES OF THE VALDAI HILLS

BAIBAR

Anastasia Sergeevna

Lomonosov Moscow State University, baybaranastasia@yandex.ru

CHERNENKOVA

Tatyana Vladimirovna

*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,
chernenkova50@mail.ru*

PUZACHENKO

Mikhail Yuryevich

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, puzak@bk.ru

BELIAEVA

Nadezhda Georgievna

*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,
nadejda.beliaeva2012@yandex.ru*

Keywords:

continuity and
discreteness of vegetation
vegetation boundaries
Central Forest State
Biosphere Reserve
ecological and
morphological groups
landforms
soil moisture
granulometric composition
of soil

Summary: The article considers the ratio of continuity and discreteness of vegetation cover in the southern taiga landscapes of the South of Valdai hills on the example of a 1.72 km long transect (87 points with a description step of 20 m) located in the core of the Central forest state natural biosphere reserve (Tver region, Russia). On the territory of the study, quite large areas of forests that have not experienced anthropogenic impact and reproduce the course of natural ecosystem processes have been preserved. Descriptions of forest communities are grouped based on ecological and phytocenotic classification, and syntaxones are analyzed using diagnostic species (species with IndVal > 25 %). Morphometric parameters of the relief (relative height and steepness of slopes), relative humidity of the upper soil horizon, and granulometric composition of the soil were evaluated as differentiating factors from the ecotope conditions. The results of cluster analysis of the composition of selected syntaxons contributed to the recognition of discrete boundaries between individual classes. In general, on transect in question, discrete boundaries (61%) dominated, mainly associated with sharp changes in landforms and, consequently, the humidity of the upper soil horizon. Continuous boundaries were observed at insignificant height gradients for transitional successional states of communities. It occurred in the process of overgrowth of dumps, as well as due to changes in the capacity and nature of organoaccumulation of the upper part of the soil profile and the granulometric composition of its middle and lower parts. The analysis showed that for swampy poorly drained spruce forests of the southern taiga landscapes of the South of Valdai hills, the relief and granulometric composition of soils can be attributed to the main differentiating factors of ground tiers of vegetation cover.

Received on: 09 July 2020

Published on: 30 September 2020

References

- Armand D. L. Preobrazhenskiy V. S. Armand A. D. Natural complexes and modern methods of their study, *Izvestiya AN SSSR. Ser. geogr.* 1969. No. 5. P. 5–16.
- Baklanov P. Ya. Approaches and basic principles of geographic space structuring, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser. geogr.* 2015. No. 5. P. 7–18.
- Baybar A. S. Haritonova T. I. Methodological approaches to assessing the productivity of forest ecosystems (on the example of landscapes in Central Forest State Natural Biosphere Reserve), *Landscape dimensions of sustainable development: science-planning-governance: Proceedings*

- of international conference Dedicated to the 70th Anniversary of professor Nikolaz (Niko) Beruchashvili. Tbilisi, Georgia, 2017. P. 613–619.
- Chernen'kova T. V. Morozova O. V. Classification and mapping of coenotic diversity of forests, *Lesovedenie*. 2017. No. 4. P. 243–255.
- D'yakonov K. N. Baybar A. S. Haritonova T. I. Intra-century dynamics of using photosynthetically active radiation efficiency in Meshchera forests, *Vestnik Moskovskogo universiteta*. Ser. 5: geogr. 2017. No. 5. P. 12–23.
- D'yakonov K. N. Interaction of structural, evolutionary and functional directions in landscape research, *Vestnik Moskovskogo universiteta*. Ser. 5: geogr. 2002. No. 11. P. 13–21.
- Dufrène M and Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach, *Ecological Monographs*. 1997. P. 345–366.
- Feng J. et al. Dynamic assessment of forest resources quality at the provincial level using AHP and cluster analysis, *Computers and Electronics in Agriculture*. 2016. Vol. 124. P. 184–193.
- Geochemistry of Landscapes and Geography of Soils, Pod red. N. P. Kasimova, M. I. Gerasimovoy. M.: APR, 2012. 600 p.
- Horoshev A. V. On the discussion of neolandscape studies: determinacy, poly-scale, polystructural character, *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva*. 2014. T. 146. No. 4. P. 58–69.
- Horoshev A. V. Poly-scale organization of geographic landscape. M.: *Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK*, 2016. 416 p.
- Ipatov V. S. Kirikova L. A. On the issue of continuum and discreteness of vegetation cover, *Botanicheskiy zhurnal*. 1985a. T. 70. No. 7. P. 885–895.
- Ipatov V. S. Kirikova L. A. Statistical analysis of vegetation quantization, *Botanicheskiy zhurnal*. 1985b. T. 70. No. 2. P. 255.
- Isachenko G. A. Discreteness and continuity in the theory of landscape science, *Struktura, funkcionirovanie, evolyuciya prirodnih i antropogennykh landshaftov: Tezisy X landshaftnoy konferencii*. M.; SPb., 1997. P. 23–25.
- Kafanov A. I. Continuity and discreteness of geomerida: bionomic and biotic aspects, *Zhurnal obschey biologii*. 2005. T. 66. No. 1. P. 28–54.
- Kafanov A. I. Continuity and discreteness of the living cover: the problem of scale, *Zhurnal obschey biologii*. 2006. T. 67. No. 4. P. 311–313.
- Komarkova V. Classification and ordination in the indian peaks area, Colorado rocky mountains, *Classification and Ordination*. Springer, Dordrecht, 1980. P. 149–163.
- Kuzyahmetov G. G. Continuity and discreteness at different scales of the spatial organization of soil algae, *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka*. Petrozavodsk, 2008. P. 55.
- Lee J. M., Hwang K. M., Kim J. H. The classification of forest by cluster analysis in the natural forest of the southern region of Baekdudaegan Mountains, *Journal of Korean Society of Forest Science*. 2014. Vol. 103 (1). P. 12–22.
- Malyshev L. I. Floristic zoning based on quantitative traits, *Botanicheskiy zhurnal*. 1973. T. 58. No. 11. P. 1581–1588.
- Mills R. T. et al. Cluster analysis-based approaches for geospatiotemporal data mining of massive data sets for identification of forest threats, *Procedia Computer Science*. 2011. Vol. 4. P. 1612–1621.
- Puzachenko Yu. G. Kozlov D. N. Geomorphological history of regional development. Integrated research in the Central Forest State Natural Biosphere Reserve: their past, present and future, *Materialy soveschaniya: Trudy Central'no-Lesnogo zapovednika*. Vyp. 4. Tula: Grif i K, 2007. P. 125–159.
- Puzachenko Yu. G. Applications of the theory of fractals to the study of landscapes, *Izvestiya RAN*. 1997. No. 2. P. 24–40.
- Reteyum A. Yu. Physical-geographical regionalization and identification of geosystems, *Voprosy geografii*. Vyp. 98. *Kolichestvennye metody izucheniya prirody*. M.: Mysl', 1975. P. 5–27.
- Scott D. Vegetation: a mosaic of discrete communities, or a continuum?, *New Zealand Journal of Ecology*. 1995. P. 47–52.
- Sysuev V. V. Structure-forming geosystem processes: characteristic scales and modeling, *Vestnik Moskovskogo universiteta*. Ser. 5: geogr. 2002. P. 22–28.
- TDR300 Soil Moisture Meter. Product Manual, Agrola. Laboratornoe oborudovanie dlya sel'skogo hozyaystva. URL: <http://www.agrolla.ru/userfiles/file/Spectrum/ManualTDR300.pdf> (data obrascheniya: 25.06.2020).
- Van der Maarel E. Vegetation ecology – an overview, *Vegetation ecology*. 2005. P. 1–51.
- Vidina A. A. Guidelines for large-scale field landscape research. M.: MGU, 1962. 120 p.
- Zerbe S., Wirth P. Non-indigenous plant species and their ecological range in Central European pine (*Pinus sylvestris* L.) forests, *Annals of Forest Science*. 2006. Vol. 63 (2). P. 189–203.



УДК 574.474, 630.11, 574.474

ВЫЯВЛЕНИЕ ИНВАРИАНТНЫХ СОСТОЯНИЙ АГРОЛАНДШАФТОВ НА ОСНОВЕ ИЕРАРХИЧЕСКОГО ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА ДИСТАНЦИОННОЙ ИНФОРМАЦИИ

КРЕНКЕ

Александр Николаевич

кандидат наук, Институт географии РАН,
krenke-igras@yandex.ru

Ключевые слова:

дистанционное зондирование
агроэкологические условия
инвариант
факторный анализ

Аннотация: Предлагаемая работа показывает возможности анализа временных рядов мультиспектральных космических снимков среднего разрешения для выявления инвариантных пространственных структур в условиях сильного антропогенного воздействия. На примере многолетних рядов данных LANDSAT показана процедура выделения пространственных инвариантов. Процедура основана на применении метода иерархического факторного анализа многомерного пространства исходных переменных и сегментации полученного факторного пространства на дискретные состояния. Так как каждое мультиспектральное изображение – срез состояния ландшафтного покрова и его способности преобразовывать солнечную энергию, то у каждого такого среза должен быть собственный набор пространственных инвариантов, описывающих большую часть информации о работе поверхности. Из инвариантов, описывающих отдельные срезы, можно построить новые инварианты, описывающие стационарные состояния временного ряда в целом. С помощью итеративной процедуры классификации к-средних можно выделить пространственную дифференциацию данных состояний. Число таких состояний определяется принципом максимума энтропии. Устойчивость полученных дискретных состояний исследуется с помощью дискриминантного анализа, когда полученные по одному временному ряду инвариантные состояния служат обучающей выборкой для другого временного ряда снимков для той же территории. В данной статье с помощью этого подхода исследуются агроландшафты района Самарской области. Демонстрируется высокая повторяемость дискретных пространственных инвариантов в пространстве интегральных факторов для временных рядов, разделенных во времени на 10 лет. Независимо проведенные полевые исследования позволяют утверждать, что выделенные стационарные состояния могут быть соотнесены с типами почв. Проведение такого рода анализа позволяет установить с помощью дистанционных методов генетические свойства территории даже под сильным антропогенным воздействием.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 июля 2020 года

Подписана к печати: 01 октября 2020 года

Введение

Проблема организации сложных пространственно-временных географических динамических систем является одной из

ключевых проблем современной географии. Выделению устойчивых соотношений между множеством наблюдаемых свойств с использованием дистанционной инфор-

мации, в том числе и для агроландшафтов, посвящено множество работ (Yufeng et al., 2011; Stasyuk et al., 2017; Nawar et al., 2015; Пузаченко и др., 2003). Мультиспектральная дистанционная информация представляет собой уникальный для современной географии инструмент, позволяющий с использованием временных рядов проследить пространственно-временную динамику отражательной способности поверхности. Исходя из представления о географическом пространстве как открытой термодинамической диссипативной неравновесной системе (Jorgensen, Svirezhev, 2004; Пузаченко и др., 2019), можно рассматривать отражательную способность поверхности как проявление основных биофизических параметров, выраженных в преобразовании солнечной энергии. Возможность одновременно наблюдать изменение характеристик поверхности как во времени, так и в пространстве за счет использования дистанционной информации позволяет рассматривать ее как основу статистического моделирования широкого спектра биосферных процессов (Кренке и др., 2011; Пузаченко и др., 2006). Анализ длительных временных рядов мультиспектральных данных позволяет описать состояние и поведение экосистемы по времени. Интерпретация этих данных дает возможность определить строение экосистемы, оценить ее функциональные характеристики, в конечном счете – описать ее структуру и свойства.

В исследовании естественных экосистем с использованием данного подхода предпринято несколько успешных попыток (Козлов и др., 2008; Пузаченко, Черненко, 2016). Одним из возможных путей анализа является применение иерархического факторного анализа, позволяющего выделить независимые относительно друг друга пространственные отражения основных механизмов, определяющих пространственную дифференциацию свойств ландшафтного покрова.

В данной работе демонстрируется подход решения такой задачи для сельскохозяйственных земель, т. е. территорий, существенно преобразованных человеком. Основным условием решения такой задачи является разделение «динамических» и «стационарных» компонент организации ландшафтного покрова. К динамическим компонентам можно отнести человеческую деятельность, результаты погодной изменчивости и т. п., тогда как стационарные компоненты отражают генетические свойства

ландшафта. Мы намеренно применяем исключительно мультиспектральную дистанционную информацию (исключая дополнительные возможности, которые дает, например, цифровая модель рельефа и ее производные) для демонстрации возможностей анализа структуры отраженной солнечной радиации для выделения агроэкологических условий на основе дистанционной информации. Структура отраженной солнечной радиации отражает состояние растительного покрова и, следовательно, условия его произрастания. Таким образом, для агроландшафтов существует возможность дифференцировать условия произрастания сельскохозяйственных культур, т. е. выделить агроэкологические разности.

Цель данной статьи – продемонстрировать возможность выделения стабильных во времени интерпретируемых состояний в условиях сильного антропогенного воздействия на основе дистанционной информации.

Материалы

В качестве района исследования был выбран Большеглушицкий район Самарской области. Общая площадь с/х угодий района – 235 тыс. га. Реки района (кроме р. Большой Иргиз) маловодны и имеют нестабильный сток. Климатические условия засушливые, летом наблюдаются высокие температуры с малым количеством выпадающих осадков и сильными иссушающими ветрами. Основные почвы – степной чернозем и южные карбонатные почвы. Эрозионная сеть характеризуется лугово-черноземными почвами и почвами надпойменных террас. Район представляет собой комбинацию богатых черноземных почв высокой степени инсоляции в вегетационный период и малого количества воды. Эти условия дают возможность эффективно выращивать зерновые культуры: озимую рожь, яровую пшеницу, ячмень. При этом качество планирования использования земель приобретает особую роль. В условиях низкого увлажнения ошибки в использовании почвенных ресурсов приводят к тяжелым и трудноисправимым последствиям: переуплотнение почв, вынос органической фракции и т. п. Существенную опасность представляют также эрозионные процессы.

Для данного района было обработано два временных ряда дистанционной информации: описывающий современное состояние в рамках трехлетнего периода 2017–2018 гг. (18 сцен LANDSAT) и описывающий

ретроспективное состояние за 2008–2010 гг. (11 сцен). Оба набора данных содержат снимки, описывающие бесснежные периоды за годы наблюдений. Для семантической интерпретации были использованы материалы полевых исследований – 243 геопозиционированных почвенных разреза, на основе которых составлена карта типов почв для северо-западного участка района, в котором располагается опытное хозяйство «Степные зори». Глубина разрезов – до 120 см (до достижения почвенного горизонта В). Для каждого разреза определялся тип почв. Разрезы были привязаны с помощью средств GPS и внесены в базу данных проекта. Данные разрезы были выполнены сотрудниками Института почвоведения им. В. В. Докучаева в рамках коммерческой работы по разработке плана адаптивного земледелия в данном хозяйстве.

Методы

Основным затруднением в выделении стационарных структур агроландшафтов, обладающих устойчивой во времени совокупностью свойств, с помощью данных дистанционного зондирования является высокая изменчивость их отражательной способности. Высокая изменчивость агроландшафтов продиктована взаимосвязанными факторами погодных условий (в момент съемки и в течение года), применяемыми агротехнологиями, экономической конъюнктурой и т. п. Значения каналов спутниковой съемки (и производные индексы), измеренные в каждый конкретный момент времени, отличаются друг от друга в каждой точке пространства в той или иной степени, и коэффициенты парных корреляций сцен за разные сроки наблюдения всегда меньше единицы, а в случае агроландшафтов демонстрируют особо большую изменчивость. Можно сказать, что временные серии данных дистанционного зондирования и любых производных можно рассматривать как отображение динамической системы ландшафта. Множество зафиксированных состояний отражают преобразование свойств ландшафта как в пространстве, так и во времени. С другой стороны, на достаточно большом наборе наблюдений и интервале времени можно проследить часть неизменной информации – инвариантную ко времени составляющую, отражающую устойчивые пространственные структуры. Задача выделения стационарных компонент в подобных наборах данных может быть решена поэтапным применением

процедур сокращения размерности или иерархического факторного анализа. Суть такого подхода – в поэтапном обобщении факторного пространства: от факторов, описывающих отдельную сцену, к факторам, описывающим совокупность сцен за исследуемый период. Данная процедура позволяет в том числе осуществлять прямые сравнения различных видов спутниковых данных, например данных LANDSAT 5 и LANDSAT 8. Таким образом, открывается возможность детального анализа изменений ландшафтного покрова на всю глубину архивных данных мультиспектральной съемки. В основном процедура выделения факторов методом главных компонент подобна вращению, максимизирующему дисперсию исходного пространства переменных путем поиска линии регрессии. После того как определена линия регрессии, для которой дисперсия максимальна, вокруг нее остается некоторый разброс данных. И процедура повторяется вновь: после того как первый фактор выделен, то есть после того, как первая линия регрессии проведена, определяется следующая линия, максимизирующая остаточную вариацию (разброс данных вокруг первой прямой), и т. д. Таким образом, факторы последовательно выделяются один за другим. Так как каждый последующий фактор определяется таким образом, чтобы максимизировать изменчивость, оставшуюся от предыдущих, то факторы оказываются взаимонезависимыми, или ортогональными. В результате в процессе последовательного выделения факторов они включают в себя все меньше и меньше изменчивости (дисперсии). В качестве критерия для отбора значащих факторов в данной работе используется критерий «каменистой осыпи», который является графическим методом, впервые предложенным Р. Б. Кеттеллем. В соответствии с данным методом строится ранговое распределение дисперсий факторов от их порядкового номера, далее определяется такое место на графике, где убывание собственных значений слева направо максимально замедляется. Предполагается, что справа от этой точки находится значимое число факторов; прочие факторы несут незначительную информацию. Таким образом, происходит отбор ведущих переменных, описывающих изменчивость исходных переменных, в данном случае значений каналов мультиспектральной съемки. В результате проведенного таким образом факторного анализа исходный набор переменных заменяется

другим, меньшим набором переменных, в максимальной степени описывающим (интегрирующим) исходные. В рамках факторного анализа на основе регрессионных (факторных) коэффициентов для каждой точки территории рассчитываются значения факторов, признанных интегральными для групп свойств. Далее проводится интеграция факторов, описывающих отдельные сроки съемки в обобщающие факторы, и повторяется процедура отбора наиболее значащих из них: из этих факторов отбираются те, которые имеют высокую степень связи с каждым сроком наблюдения. Как правило, первые два фактора для всех периодов показывают высокую степень связанности со всеми соответствующими сроками. Таким образом, получается набор переменных, описывающий стационарные характеристики земель за конкретный период (как правило, трех-четырёхлетний диапазон). Этот набор переменных рассматривается как инвариантный для данной территории. Другая группа значимых факторов – динамическая, это такие факторы, которые также содержат значительную информацию, но при этом имеют неравномерную систему коэффициентов, связывающих их с исходными данными. Такие факторы описывают изменчивость состояний рассматриваемой территории за взятый период наблюдений. Таким образом, получены две группы факторов, обобщающих информацию дистанционного зондирования и морфометрических характеристик рельефа за весь период наблюдения. Как правило, количество таких переменных не превышает двух-трех для каждой группы. Одновременно с этим происходит фильтрация информации, которая не попадает в описание ведущими факторами. Как правило, это локальные изменения или различные «шумовые» с точки зрения описания характеристики земель в целом процессы (например, запечатленная на снимке частичная распашка поля в конкретный момент времени). Необходимо упомянуть, что комбинаторика факторного пространства в значительной степени зависит от масштаба наблюдения. Так, например, для крупных территорий (районы, области) стационарные факторы будут иметь наибольший вес и ведущее значение в целом, а при проведении анализа на уровне хозяйства ведущими могут оказаться динамические факторы. Это явление объясняется тем, что региональный масштаб охватывает, как правило, целые статистические ансамбли агроэкологических

систем, и для таких ансамблей характерны общие закономерности поведения, в то время как масштаб отдельных хозяйств выхватывает отдельные компоненты таких систем и ведущими факторами дифференциации становятся неоднородные хозяйственные процессы. Схема иерархического факторного анализа представлена на рис. 1.

Для того чтобы перейти от пространства инвариантных свойств к дискретным ландшафтным объектам, необходимо провести классификацию полученного отображения. Полученные интегральные факторы подвергаются процедуре беспороговой итеративной классификации методом *k*-средних. Данный алгоритм порождает бесконечное количество (до установленного порога делимости или числа анализируемых объектов) вложенных классов по основанию 2. Оптимальный уровень классификации (т. е. количество делений) можно определить исходя из критерия максимума энтропии. Выявление степени стационарности выбранных объектов производится с помощью дискриминантного анализа. Дискриминантный анализ с помощью построения т. н. дискриминантных функций соотносит значения дискретной переменной (например, различных классов объектов) с набором непрерывных свойств (например, данных ДЗЗ). Дискриминантные функции могут рассматриваться как наиболее эффективные проекции, позволяющие разделить дискретные классы по их свойствам. Результатом дискриминантного анализа является вычисление вероятности того, что каждый конкретный случай отображения того или иного класса соответствует самому себе, и с какой вероятностью это отображение переходит в другой класс. В данном случае мы можем использовать в качестве обучающей выборки полученные дискретные классы для одного периода, а в качестве независимых переменных – континуальные факторы, полученные для другого периода. Полезным инструментом для изучения результатов дискриминантного анализа является так называемая таблица спутанности – эта таблица отражает переходы классов друг в друга, которые произошли по результатам анализа. По диагонали таблицы – «точные попадания» классов самих в себя. Если классы ранжированы по каким-то характеристикам или имеют качественные взаимосвязи, то по переходам можно установить, насколько достоверно изначально был задан класс и каковы типичные для него переходы в другие состояния. Полученная

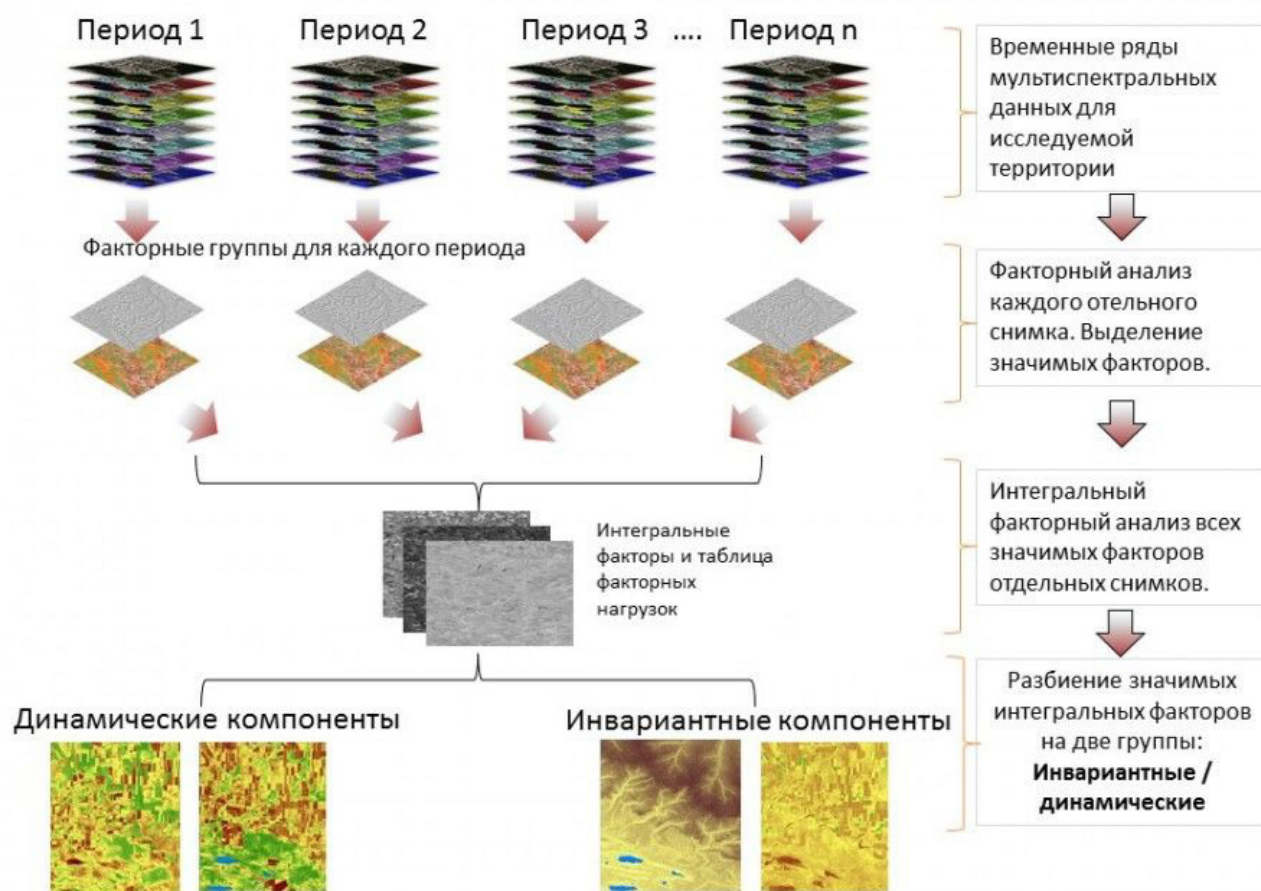


Рис. 1. Схема проведения иерархического факторного анализа

Fig. 1. Scheme of hierarchical factor analysis

классификация может рассматриваться как пространственная изменчивость устойчивых во времени свойств ландшафтов (на наблюдаемом промежутке). Физический смысл данных классов (как и образующих их инвариантов) можно установить через анализ их связи с известными физически интерпретируемыми индексами дистанционного зондирования или полевыми наблюдениями.

Результаты

Согласно методике были рассчитаны интегральные факторы для двух периодов: современный (2018–2020 гг.) и ретроспективный (2008–2010 гг.).

Агроэкологические разности были получены на основе классификации интегральных факторов «современного» периода для нескольких иерархических уровней дихотомической классификации к-средних. Исходя из критерия максимума энтропии оптимальные уровни разбиения соответствуют 3-й и 4-й степеням основания классификации, т. е. 8-му и 16-му классам.

Полученная классификация была подвергнута процедуре дискриминантного анализа с использованием ретроспективного периода как реферативного. Дискриминантный анализ показывает хорошую воспроизводимость полученной классификации для состояния 10-летней давности: общее качество распознавания для 8 классов составило 72.3 % а для 16 классов – 64.9 %. Результаты анализа для 8 классов представлены в соответствующей таблице спутанности (табл. 1).

Таким образом, классы, полученные на основе интегральных факторов периода 2017–2019 гг., с высокой достоверностью распознаются через факторы, полученные на основе данных 2008–2010 гг. Можно заключить, что полученные классы описывают стационарные ядра пространственных ландшафтных состояний, или в данном случае агроэкологических разностей, повторяющихся на большом отрезке времени.

Чтобы выявить связи между полученными через ДЗЗ агроэкологическими разностями и типами почв, определенными в поле,

Таблица 1. Таблица спутанности распознавания 8 классов состояний

Класс	Классификация: строки – исходная выборка, колонки – результат распознавания								
	Процент совпадения	1	2	3	4	5	6	7	8
1	81.5	81.5	13.2	0.5	0	4.7	0	0	0
2	68.9	15.5	68.9	15.5	0.2	0	0	0	0
3	75.5	2.9	12.5	75.5	9.1	0	0	0	0
4	75.1	3.8	1.8	16.3	75.1	0	0	0.6	2.4
5	57.5	24.2	0.2	0.1	0	57.5	18	0.1	0
6	77.6	4.4	0	0	0	11.2	77.6	6.7	0
7	84.6	5.6	0.1	0.2	0.2	0.8	3.7	84.6	4.7
8	60.1	3.6	0.2	1	12.3	0	0	22.7	60.1
Всего	72.3								

использовался метод анализа соответствий. Данный метод совмещает идеологию факторного анализа и метода многомерного шкалирования. Суть метода заключается в анализе частотных таблиц сопряженности, т. е. того, как объекты из набора данных А пересекаются с объектами из набора данных Б. Наборы пересечений дают возможность построить взаимные дистанции между всеми объектами наборов данных А и Б. Имея набор дистанций, можно смоделировать искусственный базис с минимальным количеством осей, позволяющий разместить все объекты с учетом их взаимных расстояний. Исходя из положения наборов объектов в этом искусственном базисе, можно сделать заключение о том, какие из них близки друг другу. Если же какие-то объекты не имеют близких пар из другого набора данных, то это означает, что они в нем не отображаются. Значимость каждой оси задается параметром «инерции», который по своей сути похож на вес фактора в факторном анализе.

В нашем случае первые две оси имеют совокупную инерцию 71 %, т. е. дают возможность взаиморазместить объекты с данной точностью. Если рассматривать три оси, то они описывают 82.7 % размещений. Результат такого размещения по двум первым осям представлен на рис. 2.

Используя полученное отображение, мы можем составить таблицу соответствий (табл. 2). В скобках указаны значения, полученные с использованием третьей оси.

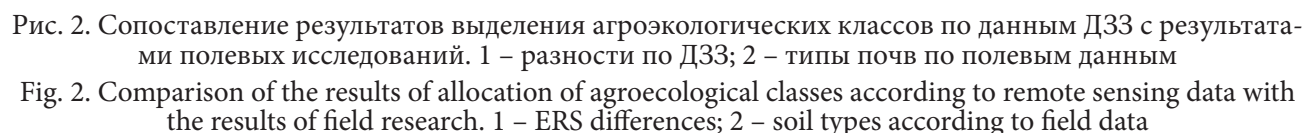
Используя приведенную таблицу, становится возможным определить семантику выделенных по данным ДЗЗ агроэкологических разностей с точки зрения почвенных типов и классов почв. Можно отметить, что, исходя из рис. 3 и данных табл. 2, выделен-

ные агроэкологические разности непротиворечиво размещаются в пространстве классов почв. Полученный результат (с учетом семантической интерпретации данных ДЗЗ) представлен на рис. 3.

Обсуждение

Ключевым результатом представленного сообщения является выделение пространственных структур, надежно повторяющихся во времени и обладающих интерпретируемой семантикой. То, что классификация, полученная на основе интегральных факторов за трехлетний период 2017–2019 гг., с высокой точностью воспроизводится через интегральные факторы 2008–2010 гг., означает, что через ряды дистанционной информации достаточной длины можно выделить стационарные структуры даже для территорий с сильной спектральной изменчивостью во времени. Также это доказывает существование пространственных инвариантов, комбинирующих антропогенные и естественные факторы дифференциации ландшафтов, отражение которых содержится в дистанционной информации. Полученные инварианты могут использоваться как базовая структура, которую можно соотносить как с варьированием внутри породившего ее временного ряда, так и с варьированием относительно более широкого наблюдаемого диапазона. Таким образом решается важная задача разделения относительно стационарных и динамических компонент агроландшафтов.

Результирующая карта инвариантных состояний может быть интерпретирована в виде устойчивых агроэкологических разностей. Необходимо отметить, что наблюдаемая картина отличается от равновесного рельефу состояния почвенного покрова. В



качество отраслевого почвенного картографирования относительно традиционных методов, которые прежде всего опираются на экстраполяцию полученных данных исходя из свойств рельефа и генетических свойств почв.

В данном сообщении показана возможность интерпретации факторного пространства, интегрирующего временные ряды данных ДЗЗ для агроландшафтов. Полученные разности обладают явной связью с полевыми данными, что подтверждает их осмысленность. Существенным преимуществом методики является возможность выявить дифференциацию агроэкологических свойств без

Таблица 2. Результаты сопоставления классов земель, рассчитанных по данным ДЗЗ, с результатами полевых исследований

Классы земель (почв. карта)	Название	Классы земель по данным ДЗЗ
1	Аллювиальная дерновая слоистая солончаковатая слабозасоленная легкоглинистая	13
2	Комплекс: 1. Чернозем южный карбонатный малогумусный маломощный легкоглинистый; 2. Солонец черноземный	9
3	Луговато-черноземная малогумусная среднемощная легкоглинистая	(8)
4	Лугово-черноземная солончаковатая сильнозасоленная малогумусная мощная легкоглинистая	8
5	Солонец черноземный глубокосолончаковатый сильнозасоленный мелкий среднеглинистый	3
6	Чернозем обыкновенный малогумусный маломощный легкоглинистый	5, 1, 2
7	Чернозем южный малогумусный маломощный легкоглинистый	15, 14, 11
8	Чернозем южный карбонатный малогумусный маломощный легкоглинистый	4, 7, 10
9	Чернозем южный карбонатный слабогумусированный маломощный	12, 6
10	Чернозем южный остаточно-солонцеватый слабогумусированный среднемощный легкоглинистый	0

использования сторонних соображений о свойствах почвенного покрова, таким образом, полевые данные и тематические карты служат как инструменты выявления семантики и проверки полученных результатов, а не определяют их. Это преимущество позволяет выйти за пределы доступных знаний о территории и отразить реальные процессы трансформации почвенного покрова на больших площадях с учетом структуры землепользования и фактически позволяют смоделировать историю землепользования, что чрезвычайно важно для корректного планирования хозяйства. С точки зрения изучения динамических природных систем показана возможность выделения обобщающих факторов в условиях сложной, затронутой человеком динамики. Полученные факторы сами обладают физически интерпретируемым

смыслом и могут рассматриваться как отражения взаимонезависимых процессов, имеющих разную скорость и пространственную иерархию. Дальнейшее направление работ лежит в области идентификации этого физического смысла и построения карт процессов и свойств почвенного покрова, таких как эрозия, динамика содержания органического материала в почве, режим увлажнения и дренажа и т. д. Составление соответствующих карт процессов на основе интегральных факторов совместно с дифференциацией агроэкологических разностей создает основу для организации интенсивного сельского хозяйства и мониторинга деградации почв, при этом формирование данной основы существенно дешевле и оперативнее традиционных методов.

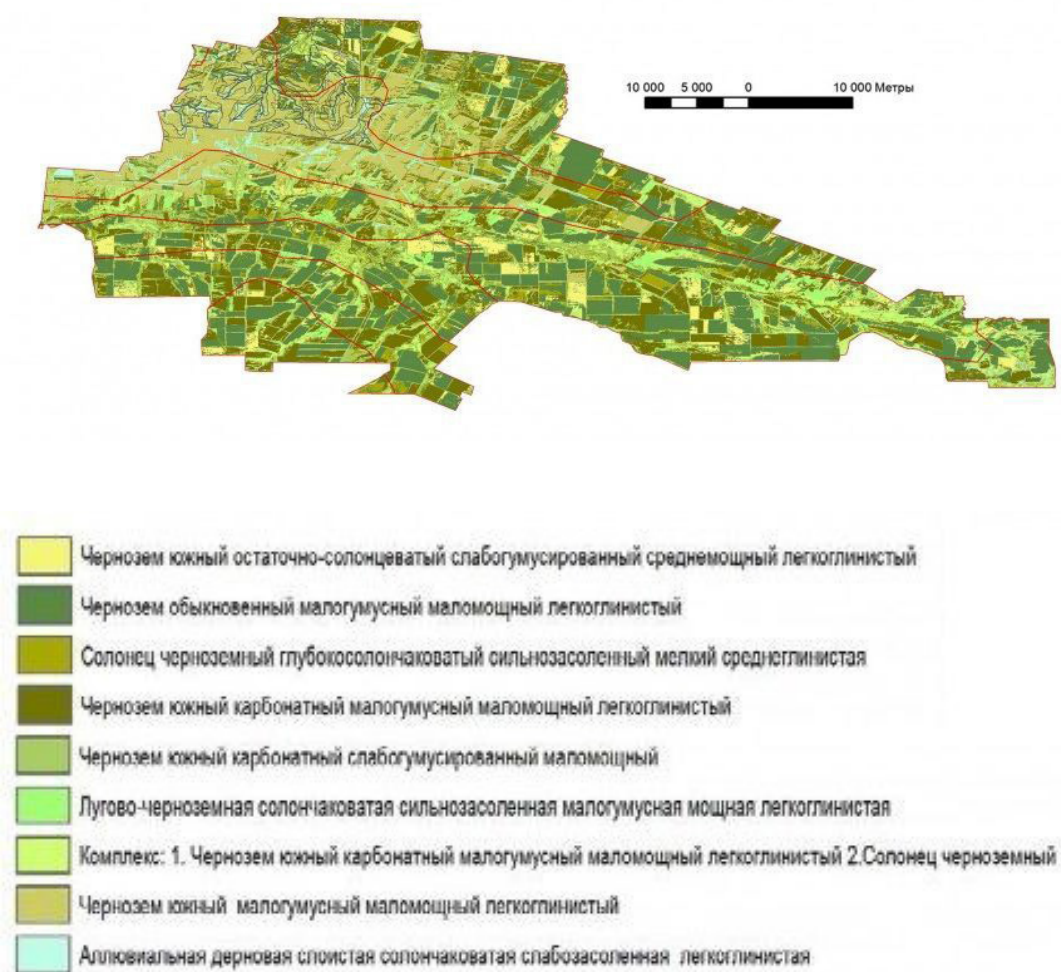


Рис. 3. Полученная карта агроэкологических (почвенных) разностей

Fig. 3. The resulting map of agroecological (soil) differences

Библиография

- Козлов Д. Н., Пузаченко М. Ю., Федяева М. В., Пузаченко Ю. Г. Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2008. № 4. С. 112–124.
- Кренке А. Н., Пузаченко М. Ю., Пузаченко Ю. Г. Уточнение содержания тематических карт на основе данных дистанционного зондирования // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2011. № 4. С. 86–96.
- Пузаченко М. Ю., Черненко Т. В. Определение факторов пространственного варьирования растительного покрова с использованием ДДЗ, ЦМР и полевых данных на примере центральной части Мурманской области // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13. № 5. С. 167–191.
- Пузаченко М. Ю., Пузаченко Ю. Г., Козлов Д. Н., Федяева М. В. Картографирование мощности органического и гумусового горизонтов лесных почв и болот южнотоежного ландшафта (юго-запад Валдайской возвышенности) на основе трехмерной модели рельефа и дистанционной информации (LANDSAT 7) // Исследование Земли из космоса. 2006. № 4. С. 70–79.
- Пузаченко Ю. Г., Байбар А. С., Варлагин А. В. и др. Тепловое поле южно-таежного ландшафта Русской равнины // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2019а. № 2. С. 51–68.
- Пузаченко Ю. Г., Кренке А. Н., Пузаченко М. Ю. и др. Оценка термодинамических параметров ландшафтного покрова по мультиспектральным измерениям отраженной солнечной радиации (landsat) на основе неэкстенсивной статистической механики // Доклады Академии наук. 2019б. Т. 487. № 3. С. 310–316.
- Пузаченко Ю. Г., Хорошев А. В., Алещенко Г. М. Анализ организации ландшафта на основе космиче-

- ского снимка // Исследование Земли из космоса. 2003. № 3. С. 63–71.
- Jorgensen S. E., Svirezhev Yu. M. *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems*. Oxford: Elsever, 2004. 366 p.
- Nawar S., Buddenbaum H., Hill J. Digital Mapping of Soil Properties Using Multivariate Statistical Analysis and ASTER Data in an Arid Region // *Remote Sensing*. 2015. Vol. 7 (2). P. 1181–1205.
- Stasyuk N. V., Tseits M. A., Konyushkova M. V., and Marechek M. S. Verification of predicted dynamics of soil degradation using satellite imagery // *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2017. Vol. 72 (4). P. 161–164.
- Yufeng Ge, Thomasson J., Ruixiu Sui. Remote Sensing of Soil Properties in Precision Agriculture: A Review // *Frontiers of Earth Science*. 2011. Vol. 5. P. 229–238.

Благодарности

Статья подготовлена по теме Государственного задания 0148-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8) «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования». Исследование полевых данных выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 20-16-00211А.

IDENTIFICATION OF INVARIANT STATES OF AGRICULTURAL LANDSCAPES BASED ON HIERARCHICAL FACTOR ANALYSIS OF REMOTE SENSING INFORMATION

KRENKE
Alexander Nikolaevich

PhD, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,
krenke-igras@yandex.ru

Keywords:

remote sensing
agroecological conditions
invariant
factor analysis

Summary: The proposed work shows the possibilities of analyzing the time series of multispectral satellite images of medium resolution to identify invariant spatial structures under conditions of strong anthropogenic impact. The procedure for selecting spatial invariants is shown on the example of multi-year LANDSAT data series. The procedure is based on applying the method of hierarchical factor analysis of the multidimensional space of initial variables and segmentation of the resulting factor space into discrete states. Since each multispectral image is a cross-section of the state of the landscape cover and its ability to convert solar energy, each cross-section must have its own set of spatial invariants that describe most of the information about the work of the surface. From the invariant describing individual cross-sections, it is possible to construct new invariants that describe the stationary states of the time series as a whole. Using an iterative K-means procedure, the spatial differentiation of these states can be distinguished. The number of such states is determined by the principle of maximum entropy. The stability of the obtained discrete states is investigated using discriminant analysis, when the invariant states obtained from one time series serve as a training sample for another time series of images for the same territory. In this article, this approach is used to study the agricultural landscapes of the Samara region. We demonstrate high repeatability of discrete spatial invariants in the space of integral factors for time series separated in time by 10 years. Independently conducted field studies suggest that the selected stationary states can be correlated with soil types. This type of analysis makes it possible to establish the genetic properties of a territory, using remote methods, even under strong anthropogenic influence.

Received on: 22 July 2020

Published on: 01 September 2020

References

- Jorgensen S. E., Svirezhev Yu. M. *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems*. Oxford: Elsevier, 2004. 366 p.
- Kozlov D. N. Puzachenko M. Yu. Fedyaeva M. V. Puzachenko Yu. G. Display of spatial variation of landscape cover properties based on remote sensing information and digital elevation model, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser. geogr.* 2008. No. 4. P. 112–124.
- Krenke A. N. Puzachenko M. Yu. Puzachenko Yu. G. Correction of the content of thematic maps based on remote sensing data, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser. geogr.* 2011. No. 4. P. 86–96.
- Nawar S., Buddenbaum H., Hill J. Digital Mapping of Soil Properties Using Multivariate Statistical Analysis and ASTER Data in an Arid Region, *Remote Sensing*. 2015. Vol. 7 (2). P. 1181–1205.
- Puzachenko M. Yu. Chernen'kova T. V. Determination of factors of spatial variation of vegetation cover using remote sensing data, digital elevation models and field data on the example of the central part of the Murmansk region, *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*. 2016. T. 13. No. 5. P. 167–191.
- Puzachenko M. Yu. Puzachenko Yu. G. Kozlov D. N. Fedyaeva M. V. Mapping the thickness of the organogenic and humus horizons of forest soils and bogs in the southern taiga landscape (southwest of the Valdai hills) based on a three-dimensional relief model and remote sensing information (LANDSAT 7), *Issledovanie Zemli iz kosmosa*. 2006. No. 4. P. 70–79.
- Puzachenko Yu. G. Baybar A. S. Varlagin A. V. The thermal field of the southern taiga landscape of the Russian Plain, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Ser. geogr.* 2019a. No. 2. P. 51–68.
- Puzachenko Yu. G. Horoshev A. V. Aleschenko G. M. Analysis of organization of landscape on the basis of

- satellite images, *Issledovanie Zemli iz kosmosa*. 2003. No. 3. P. 63–71.
- Puzachenko Yu. G. Krenke A. N. Puzachenko M. Yu. Estimation of thermodynamic parameters of landscape cover from multispectral measurements of reflected solar radiation (landsat) based on non-extensive statistical mechanics, *Doklady Akademii nauk*. 2019b. T. 487. No. 3. P. 310–316.
- Stasyuk N. V., Tseits M. A., Konyushkova M. V., and Marechek M. S. Verification of predicted dynamics of soil degradation using satellite imagery, *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2017. Vol. 72 (4). P. 161–164.
- Yufeng Ge, Thomasson J., Ruixiu Sui. Remote Sensing of Soil Properties in Precision Agriculture: A Review, *Frontiers of Earth Science*. 2011. Vol. 5. P. 229–238.



УДК 57.011, 574.1

ЗАКОН ШЕННОНА – ХАРТЛИ И ПРЕДЕЛ ВНУТРЕННЕЙ УПОРЯДОЧЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

ПУЗАЧЕНКО
Андрей Юрьевич

д. б. н., Институт географии РАН, puzak@igras.ru

Ключевые слова:

закон Шеннона – Хартли
самоорганизация
биологические системы

Аннотация: Биологические системы относятся к особому классу физических систем, которые характеризуются способностью одновременно и к самоорганизации, и к эволюции. Любые взаимодействия материальных систем сопровождаются синтезом – передачей – приемом информации. Закон Шеннона – Хартли ограничивает пропускную способность информационного канала. Вслед за У. Р. Эшби мы связываем саморегуляцию/самоорганизацию с ограничениями пропускной способности системного регулятора. Предполагается, что пропускная способность регулятора может быть косвенно определена на основе величины избыточности Шеннона (= мера организованности, R). Теоретическая величина R для точки перегиба графика пропускной способности составляет около 0.31. Предполагается, что самоорганизация сопровождается ростом упорядоченности. Эта гипотеза была проверена на примерах сильной внутренней организации (черепа и метаподиальные кости млекопитающих). Показано, что регулятор не обеспечивает жесткого контроля размеров/формы черепа и костей посткrania, но поддерживает неожиданно высокое разнообразие этих морфологических систем ($R < 0.31$). Исследование меры организованности в постнатальном онтогенезе черепа бобра и обыкновенного слепыша (Rodentia) подтверждает это положение. Мы предположили, что пропускная способность регулятора сложных систем ограничена сверху (точка перегиба на графике пропускной способности), а уровень разнообразия самой системы – асимптотическим максимумом пропускной способности на том же графике. По уровню внутренней упорядоченности исследованные системы относятся к категории вероятностно-детерминированных. При обсуждении результатов мы использовали идеи из работ Ю. Г. Пузаченко.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Г. С. Розенберг
Рецензент: Ю. Н. Литвинов

Получена: 16 июня 2020 года

Подписана к печати: 28 сентября 2020 года

Введение

Современные научные представления (модели) о живой форме стандартной материи включают понятия, сформулированные ранее в процессе изучения неживой формы той же стандартной материи. Целесообразность применимости тех или иных «физических» моделей к биологическим объектам

или к любым объектам и процессам, в которых прямо или косвенно принимает участие живое вещество, определяется прагматическими возможностями обобщения разнообразных исходных данных, получения прогноза эволюции исследуемых объектов и формулировки системы критериев выделения и сравнительной оценки их состоя-

ний. Экстремальная сложность структуры и функционирования живой материи, ощущаемая биологами, вызывает психологическое отторжение «простых» физических моделей. Во второй половине XX в. физики (Э. Шрёдингер), а затем кибернетики (У. Р. Эшби, Х. Фёрстер, Л. фон Берталанфи) предлагали «глобальные» решения проблемы эволюции жизни и человеческого сознания. Эти модели оказали существенное влияние на развитие отдельных направлений научной мысли внутри биологии и современной информационной технологии в целом, но не стали основой для общей теории эволюции, которой не существует и в настоящее время. Показательно, что С. Хокинг (Hawking, 2002) в курсе лекций «Теория всего. Происхождение и судьба Вселенной» избегает тематики эволюции жизни, а Э. Майр в одной из последних работ «What evolution is?» (Mayr, 2001) выражает сомнение в том, что законы физики способны объяснить биологическую эволюцию.

Биологические объекты относятся к особому классу физических систем, которые характеризуются как открытые, находящиеся далеко от состояния термодинамического равновесия, демонстрируют нелинейную динамику с резкими изменениями значений параметров, обладают способностью одновременно и к самоорганизации, и к эволюции. Большинство физических моделей имеют явные «решения» для систем в состоянии равновесия или в области стационарной динамики (без изменения величин параметров системы). Детерминистская идея нового времени (XVI–XIX вв.) о том, что знание «законов природы» дает возможность делать точный прогноз ее эволюции, оказалась неверной в отношении даже физических в узком смысле, но нелинейных систем с высокой чувствительностью к начальным условиям и с высоким вкладом стохастической и нестационарной компонент в их динамике (Майнцер, 2009).

Мы полагаем аксиоматически (Пузаченко, 2016), что возникновение и эволюция живого вещества на Земле является частью более общего явления – эволюции стандартной материи. Максимальный уровень сложности организации и функционирования достигается на уровне живой формы материи. Способность именно стандартной материи к формированию сложных систем обусловлена разнообразием (максимально возможным?) типов физических взаимодействий,

которые при определенных условиях возникают между состоящими из нее материальными системами. В этом и заключается ее принципиальное отличие от любых других форм материи.

Существует преемственность ограничений, возникших эволюционно, между последовательными стадиями эволюции сложности материальных систем. Совокупность этих ограничений составляет «память» материальных систем. Преемственность ограничений подразумевает возможность передачи сохраненной информации между системами, в том числе разного уровня сложности.

Вне зависимости от «физической природы» и иерархического уровня сложности систем, изменение их состояния в результате взаимодействий сопровождаются синтезом – передачей – приемом энтропии-информации.

В основе эволюции лежат процессы, имеющие стохастическую природу. Поэтому эволюция в целом не может адекватно интерпретироваться как телеономический процесс. В процессе эволюции область всевозможных реализаций стохастических процессов ограничена, с одной стороны, значениями физических параметров среды, а с другой – «памятью» системы. По этой причине для внешнего наблюдателя эволюционный процесс выглядит целенаправленным, детерминированным.

В данной работе мы показываем наличие фундаментальных (физических) ограничений процесса самоорганизации в сложных системах, которые являются следствием закона Шеннона – Хартли о пропускной способности информационного канала с шумом.

Материалы

Исследованы 7507 черепов взрослых экземпляров 35 видов, относящихся к 14 семействам четырех отрядов млекопитающих – Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla и Rodentia. Данные по элементам посткраниального скелета (кости плюсны, пясти и таранная кость) включают измерения 3830 костей, принадлежащих пещерным медведям (*Ursus deningeri*, *U. spelaeus*, *U. kudarensis*) и кабаллоидным лошадям (плейстоценовые *Equus ferus* и современные *E. f. przewalskii*). Материал для исследования постнатального онтогенеза включал: 493 черепа бобра (*Castor fiber*) и 261 череп обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus*).

Методы

Базовые сведения о формальной основе развиваемой нами общей модели приведены в (Пузаченко, 2000, 2001, 2011, 2013, 2016; Puzachenko, Markova, 2011; Abramov, Puzachenko, 2012; Puzachenko, Korablev, 2014). Теоретические основания для модели мы находим в основном в результатах математической теории связи по К. Шеннону и кибернетике. В последнем случае особое значение имеет теория, изложенная в ряде работ У. Р. Эшби (Ashby, 1947, 1962).

Содержание понятия информации/энтропии в отношении биологических систем по-разному интерпретируется в зависимости от методологии научного исследования, его задачи и особенностей объекта исследования (Atlan, 1977; Пузаченко Ю., 1992, 2009; Schneider, 2000; McCowan et al., 2002; Collier, 2008; Puzachenko J., 2008; Tkačik, Bialek, 2016). Рассматривать информацию как особую физическую переменную впервые предложил Н. Винер (Винер, 1983). Л. Бриллюэн (1960) с учетом общих математических свойств и ограничений приравнял информацию к отрицательной энтропии (Schrödinger, 2012), назвал ее «негэнтропией» и предложил измерять ее в одних и тех

же физических единицах. Для целей настоящей работы будет наиболее приемлемым подход к определению информации, который независим (инвариантен) от конкретных особенностей объекта исследования. Ю. Г. Пузаченко рассматривал информацию как «отображение, преобразование одних структур в другие, как взаимоограничение взаимодействующих явлений и событий» (Пузаченко Ю., 1992, с. 13). Эта трактовка, будучи содержательно шире, соответствует понятию информации в «узком смысле» в теории передачи сигналов или теории информации К. Шеннона (Shannon, 1948, 1949; Shannon, Weaver, 1949).

Процессы самоорганизации биологических систем, имеющие результатом как усложнение, так и упрощение структуры систем, реализуются на любом уровне организации стандартной материи и не являются исключительным атрибутом живого вещества. По Х. Фёрстеру (Foerster, 1960), эти части большой системы должны потреблять энергию и порядок из окружающей среды. В качестве среды может выступать другая подсистема (другие подсистемы) внутри системы или другая система (другие системы). Третьим важным условием является неоднородность самой среды.

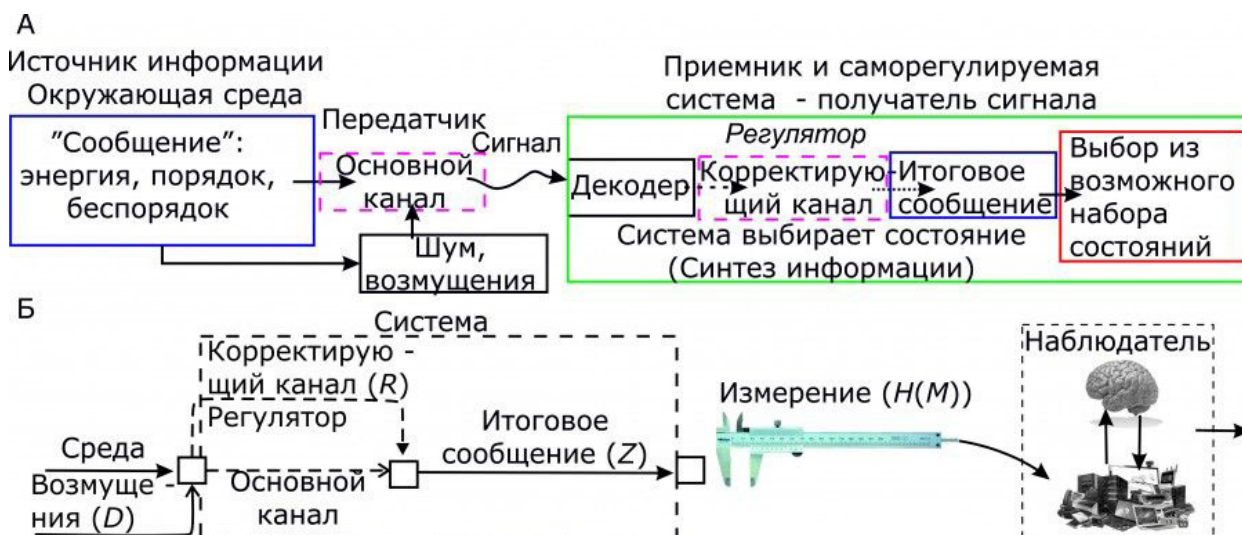


Рис. 1. Схема информационных каналов между «средой» и «системой» (приемник). А – обобщенная схема информационных потоков; Б – кибернетическая интерпретация информационных потоков и «измерений» объекта, производимых наблюдателем: $H(Z)$, $H(D)$, $H(R)$, $H(M)$ – энтропии объекта (измеряемых переменных), среды, регулятора, измерений и энтропия ошибок измерения ($H(\text{ошибки})$) соответственно; $H(Z) \geq H(D) - H(R)$, $H(M) = H(Z) + H(\text{ошибки})$

Fig. 1. The scheme of information channels between the “environment” and the “system” (receiver). А – generalized scheme of information flows; Б – cybernetic interpretation of information flows and “measurements” of an object made by an observer: $H(Z)$, $H(D)$, $H(R)$, $H(M)$, is the entropy of an object (measured variables), environment, controller, measurements and entropy of measurement errors ($H(\text{errors})$), respectively; $H(Z) \geq H(D) - H(R)$, $H(M) = H(Z) + H(\text{errors})$

Как показано на рис. 1А, основной канал связи может быть частью «среды» относительно системы – приемника «сообщения». В самоорганизующихся и не только системах сигнал обрабатывается (декодируется) в форму сигнала, который может интерпретироваться в качестве семантической информации (порядка) для изменения (выбора из возможного множества) того или иного ее состояния.

Проблема подавления шума или исправление ошибок в системе возникает не только в процессе самоорганизации, но и при поддержании стационарного состояния, т. е. поддержания достигнутого уровня порядка (гомеостаз). Подсистема, обеспечивающая поддержание гомеостатического (стационарного) состояния системы, в кибернетике обозначается понятием «регулятор». Регулятор – это абстрактный преобразователь информации в общем случае неизвестной природы, влияющий в конечном итоге на выбор системой того или иного состояния. Регулятор формирует свой информационный канал, который на рис. 1А обозначен как «корректирующий». В соответствии с теорией, поддержание стационарных значений переменных системы происходит как противодействие внешним или внутренним возмущениям и возможно исключительно за счет роста внутреннего разнообразия (энтропии, сложности организации) самого регулятора (закон необходимого разнообразия – *requisite variety* (Ashby, 1956)).

Если известна величина энтропии-информации (H), синтезируемая системой, то на ее основе можно получить оценку «избыточности» сообщения (*redundancy*, R), или «вырожденности кода» сообщения (Shanon, 1948): $R = 1 - H/H_{max} = 1 - [(-\sum p_i \log_2 p_i)]/(-\log_2 N)$, где H – энтропия системы, p_i – оценка вероятности i -го состояния системы, H_{max} – максимальная энтропия. Максимальная энтропия пропорциональна логарифму числа элементов системы (Foerster, 1960): $N (H_{max} = C_1 + C_2 \log_2 N)$, где C_1 и C_2 – константы. Отношение энтропии к ее теоретическому максимуму К. Шеннон назвал «относительной энтропией» (Shanon, 1948).

Согласно модели Х. Фёрстера (Foerster, 1960), в самоорганизующейся системе происходит рост R , что соответствует положительности производной R по времени. Поэтому R можно интерпретировать и как меру внутренней упорядоченности или организованности системы.

Пропускная способность информационно-

го канала – важнейшая характеристика, которая не зависит от природы канала и природы самого сигнала. Г. Т. Найквист установил (Nyquist, 1924, 1928), что число независимых импульсов («точек» и «тире») в единицу времени, которые могут быть переданы через телеграфный канал без ошибок, ограничено удвоенной максимальной частотой дискретизации непрерывного сигнала. Практически одновременно Р. Хартли (Hartley, 1928) ввел меру информации, передаваемой по каналу с помощью электрических импульсов разной мощности ($\sim$ амплитуды), которая пропорциональна мощности импульса источника сигнала и обратно пропорциональна точности, с которой приемник может различать сигналы разной мощности. Но наиболее общий подход в этой области теории был предложен К. Шенноном (Shannon, 1949). Он определил скорость передачи M сигналов за время T (M/T) как $\log_2 M/T$. Максимальное (предельное) количество сигналов при T , стремящихся к бесконечности, он обозначил как емкость или пропускную способность информационного канала (*channel capacity*): $C = \lim(\log_2 M/T) (T \rightarrow \infty)$.

К. Шеннон связал величину C с полосой частот сигнала, мощностью сигнала и шумом в информационном канале. Пропускная способность прямо пропорциональна ширине полосы частот ($W = \sum w_i$) передачи сигналов и логарифму отношения мощности сигнала ($P = 1/2TW$) к мощности шума (N): $C = W \log_2 K^2 (1 + P/N) = W \log_2 K^2 [1 + P/(N_0 W)]$, где N_0 – удельная мощность теплового («белого», гауссовского) шума на единицу полосы частот (1 Гц), а K – небольшая близкая к 1 константа, зависящая от требуемого качества передачи сигнала.

При увеличении/сокращении полосы частот W пропорционально возрастает/снижается мощность теплового шума: $N = N_0 W$. Введя обозначение $W_0 = P/N_0$ для частоты, при которой мощность сигнала (P) равна мощности теплового шума (N_0), и приравняв K к 1, выражение для пропускной способности можно переписать в виде (Shannon, 1949): $C/W_0 = W/W_0 \log_2 (1 + W_0/W)$. По мере увеличения полосы частот W от 0 до 1 пропускная способность быстро увеличивается до того момента, когда мощность шума становится равной мощности сигнала ($W/W_0 = 1$), где $C = 1$. После этого, несмотря на увеличение полосы частот, прирост пропускной способности снижается. С ростом W величина C приближается к асимптотическому значению $\log_2 e \approx 1.443$.

Необходимо отметить и ограничения в приложении рассмотренной модели для реальных объектов, явлений и их моделей – систем. Область определения модели К. Шеннона ограничена эргодическими процессами. Другими словами, предполагается, что передача сигнала – процесс как минимум стационарный. На описание передачи сигнала для сильно неравновесных нелинейных процессов эта модель не распространяется (Ashby, 1958). Однако в большинстве случаев и большую часть своей жизни наблюдаемые нами сложные системы находятся в стационарных состояниях. Поэтому ограничения, связанные с законом Шеннона – Хартли, распространяются на подавляющее большинство случаев, но не на неравновесные переходы от одного стационарного состояния к другому стационарному состоянию.

Согласно У. Р. Эшби (Ashby, 1956, 1958), «разнообразие» (variety) в кибернетике имеет значение числа различных элементов некоторого множества или логарифм этого числа, например, по основанию 2. Из этого прямо следует, что кибернетическое разнообразие соответствует энтропии/информации в теории информации. У. Р. Эшби вывел базовые ограничения возможных способов управления и организации сложных систем, ввел понятие «существенных переменных» (essential variables) как фундаментальных переменных, значения которых должны поддерживаться в определенных «физиологически» допустимых границах, обеспечивающих выживание системы (устойчивость, гомеостаз). Последнее в этой модели рассматривается как цель регуляции. Эта цель определяет параметры работы и внутреннее разнообразие гипотетического «регулятора» (см. рис. 1А).

В общем случае содержание понятия регулятора (= абстрактный преобразователь информации) соответствует модели саморегуляции на уровне выделенной системы и в этом смысле является моделью самой системы (Conant, Ashby, 1970). Регулятор должен управлять дисперсией сигналов, исходящих из «среды», которая пропорциональна величине энтропии/информации. Возмущения (disturbances), которые поступают в систему из среды, образуют множество, которое может быть распознано регулятором. С одной стороны, физическое и биофизическое (на Земле) разнообразие внешней среды огромно. С другой стороны, большинство потенциальных сигналов среды не влияют на суще-

ственные переменные системы. Поэтому в существовании универсального регулятора, «на все случаи жизни» нет необходимости, но нет и теоретической возможности для его осуществления. Сложность самого регулятора должна находиться в соответствии со сложностью, образно говоря, сигнального поля среды, имеющего значение для существования системы. Другими словами, регулятор может достичь своей цели исключительно за счет увеличения своего внутреннего разнообразия (энтропии) или сложности (Ashby, 1956).

Закон необходимого разнообразия регулятора в терминах теории информации утверждает, что способность регулятора ограничена его пропускной способностью, как если бы он представлял из себя (в модели системы) информационный канал (Ashby, 1958). Это определяет и ограничение возможностей регулирования, и варианты улучшения регулирования в случае роста энтропии/информации в среде.

Пропускная способность изучаемой системы может быть записана как линейная функция от ее меры организованности: $C = (1 - R) \log_2 e$. Величина R в точке перегиба графика ($W/w_0 = 1$, $C/w_0 = 1$) равна: $R = 1 - H/H_{max} = 1 - 1/\log_2 e \approx 1 - 0.693 = 0.307$.

Эффективность работы канала передачи информации (ϵ_R) прямо пропорциональна его пропускной способности (C) и обратно пропорциональна отношению мощностей сигнала и шума: $R = C/PN^{-1}$.

Наблюдатель/исследователь, проводящий измерения и анализ данных (в самом широком понимании содержания понятий «измерение» и «анализ»), может быть «встроен» в информационную систему «среда – система – наблюдатель», как это показано на рис. 1Б. Если у наблюдателя имеются данные только об энтропии (разнообразии) измеряемой переменной (переменных) ($H(M)$), он может только косвенно оценить работу регулятора Эшби по тому, насколько велика или низка эта энтропия, так сказать, «на выходе» системы. При этом: $H(M) \geq H(Z) \geq H(D) - H(R)$. Чем больше информации (порядка) может извлечь сам наблюдатель из этого информационного потока, тем более сложно организован его «регулятор». В этом, собственно, и заключена сущность работы исследователя – поиск порядка на фоне «хаоса» случайных событий и явлений, или, как говорил Ю. Г. Пузаченко, «борьба с энтропией».

Результаты

Рассмотрим конкретные примеры, в которых в качестве объектов исследования выступает совокупность измерений черепа, пястных и плюсовых костей млекопитающих. Основным техническим приемом, позволяющим решить поставленную задачу, является построение многомерной модели (морфопространства) изменчивости первичных измерений методом неметрического многомерного шкалирования (Пузаченко, 2016). Рассмотрены две модели: (1) модель разнообразия размеров черепа и (2) модель разнообразия формы черепа. В первом случае в качестве метрики используем евклидову дистанцию, во втором – ранговую корреляцию Кендалла (τ_b).

Распределения параметров разнообразия на рис. 2 построены на основе 126 их значений для моделей морфопространств изменчивости размеров и 126 значений для моделей морфопространств изменчивости формы черепа.

Каждая координата модельного морфопространства (d) может быть интерпретирована как «существенная переменная» морфосистемы «черепа». Координаты морфопространства могут интерпретироваться и как «параметры порядка» или «степени свободы» системы в контексте синергетики (Хакен, 1991).

С позиции теории информации число координат модели (размерность) соответствует числу независимых информационных каналов между системой и наблюдателем. Суммарная энтропия ($H = \sum H_i$) координат модели отражает разнообразие реализованных микросостояний системы «черепа» (особей) и поэтому косвенно характеризует работу гипотетического регулятора Эшби на уровне выборки.

Удельная энтропия ($H_d = H/d$) (см. рис. 2) тоже содержательно связана с пропускной способностью морфорегулятора. После подстановки эмпирических значений в формулу для ϵ_R получаем, что величина медианы ϵ_R , «эффективности» регулирования разнообразия размеров черепа, составляет 42.7 %, а его формы – 39 % (см. рис. 2). Чем выше ϵ_R , тем эффективнее работа регулятора, тем выше его внутреннее разнообразие и пропускная способность как информационного канала и тем ниже энтропия – информация на «выходе» системы.

R – относительно слабо варьирующая переменная (рис. 2); подавляющее число эм-

пирических значений R существенно меньше критического значения (≈ 0.31 , рис. 2 и 3).

Эмпирическая медиана пропускной способности для случая разнообразия размеров черепа составляет 1.17, а для разнообразия его формы – 1.27 (рис. 3).

Относительно черепа, состоящего из множества костей, метаподии и таранная кость представляют собой заведомо более простые морфологические структуры. Это отражается в более высоком, чем у черепа, значении R в случае разнообразия размеров (медиана – 0.227) (рис. 3). Однако этот детерминизм отчасти компенсируется относительно низким значением R разнообразия формы этих костей (0.122), близким к значению R для черепа (0.119).

То, что самоорганизация не обязательно связана с ростом внутреннего порядка, а напротив, предполагает непостоянство величины организованности, продемонстрируем на примере постнатального онтогенеза черепа бобра и обыкновенного слепыша (рис. 4). Для обоих видов в процессе роста черепа до половозрелой стадии отмечаются сильные флуктуации меры организованности как размеров, так и формы черепа. У взрослых животных величина R не остается постоянной, но ее изменения происходят в трех случаях из четырех с меньшей амплитудой.

Обсуждение

Обе полученные нами величины S для разнообразия размеров и формы черепа лежат выше критического значения 1. Следовательно, регулятор не обеспечивает жесткий контроль размеров или пропорций черепа, но поддерживает относительно высокое разнообразие морфологической системы в целом (разнообразие на уровне выборки). Реализованная пропускная способность регулятора ($H(R)$) обеспечивает, вероятно, оптимальное соотношение между разнообразием сигналов, поступающих из «среды» ($H(D)$), и величиной результирующего разнообразия системы ($H(Z)$), при котором морфологическая система остается в стационарном режиме.

Около 80 % эмпирических значений R лежат в интервалах 0.1–0.25 (разнообразие размеров) и 0.09–0.15 (разнообразие формы). Для систем с $R > 0.3$ типично детерминированное поведение и высокая эффективность работы регулятора, которая ограничивается только его пропускной способностью. Для систем с $R < 0.1$ предполагается доминирование стохастического (вероятностного)

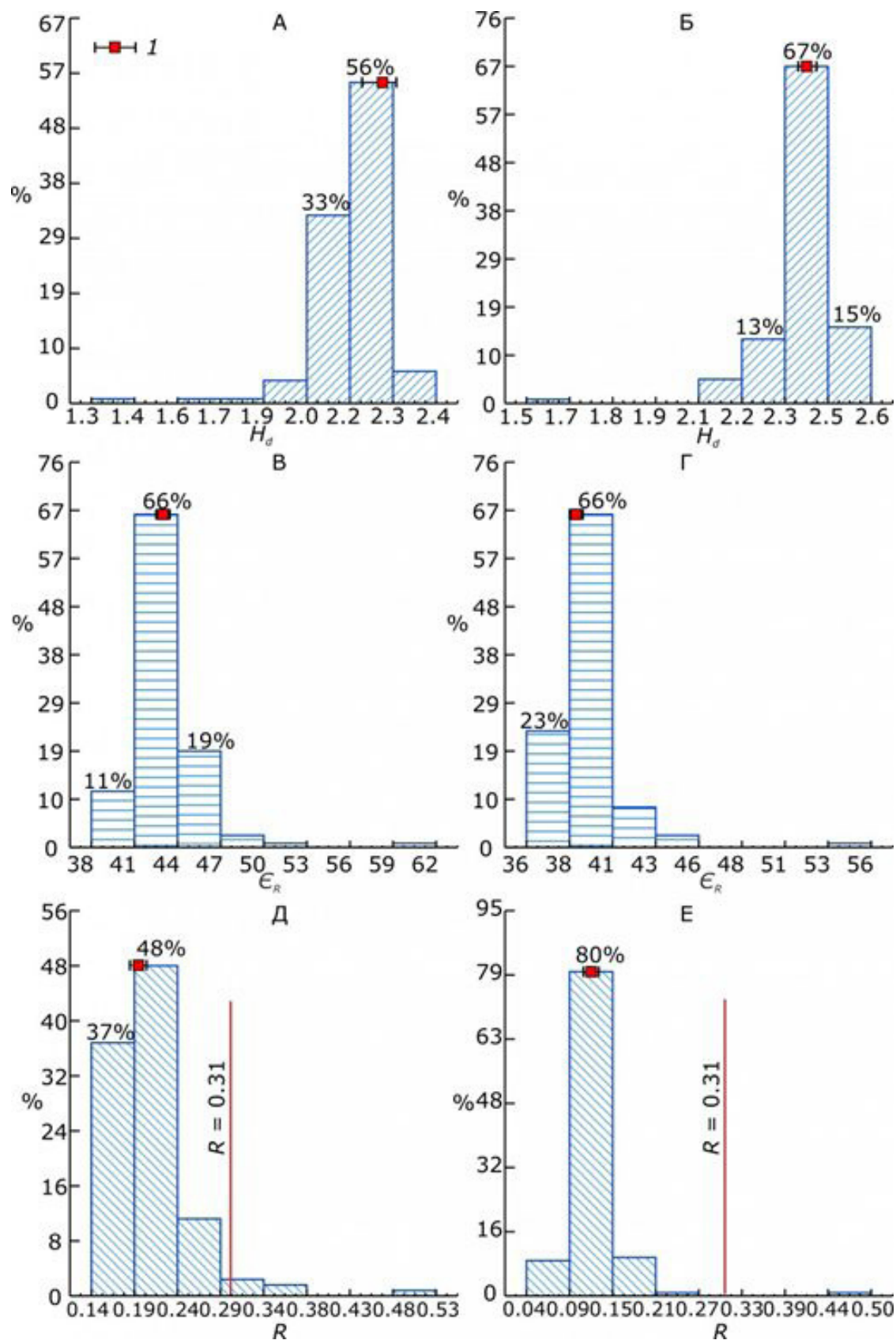


Рис. 2. Распределения величин параметров разнообразия размеров и формы черепа у 35 видов млекопитающих (число моделей морфопространств во всех случаях равно 126): А, Б – H_d , удельная энтропия (H/d) морфосистем разнообразия размеров и формы черепа соответственно; В, Г – E_R , эффективность регулирования морфосистем системы размеров и пропорций черепа соответственно; Д, Е – R , мера избыточности Шеннона или организации разнообразия морфосистемы размеров и формы черепа соответственно. Все значения параметров приведены (откалиброваны) к стандартному объему выборки

(число «элементов» в моделях морфопространств), $N = 50$ (экземпляров) (Пузаченко, 2016). 1 – медиана и бутстрэп-оценка ее 95 % доверительного интервала: H_{σ} , разнообразие размеров – 2.19, 2.16–2.21, разнообразие формы – 2.39, 2.38–2.40; ϵ_R , разнообразие размеров – 42.7, 42.3–43.1, разнообразие формы – 39.0, 38.8–39.1; R , разнообразие размеров – 0.193, 0.188–0.199, разнообразие формы – 0.119, 0.115–0.124

Fig. 2. Distributions of the size and shape diversity parameters of the skull in 35 species of mammals (the number of morphospace models is 126 in both cases). A, Б – H_{σ} , specific entropy (H/d) of morphosystems diversity for sizes and shapes of the skull, respectively; B, Г – ϵ_R , the efficiency of regulation of morphosystem of the skull size and shape system, respectively; Д, Е – R , Shannon's redundancy or measure of the organization of morphosystems diversity for the skull sizes and shapes, respectively. All parameter values were calibrated to the standard sample size (the number of "elements" in a morphospace model), $N = 50$ (specimens) (Puzachenko, 2016). 1 – median value and bootstrap evaluation of its 95 % confidence interval: H_{σ} , size diversity – 2.19, 2.16–2.21, shape diversity – 2.39, 2.38–2.40; ϵ_R , size diversity – 42.7, 42.3–43.1, shape diversity – 39.0, 38.8–39.1; R , size diversity – 0.193, 0.188–0.199, shape diversity – 0.119, 0.115–0.124

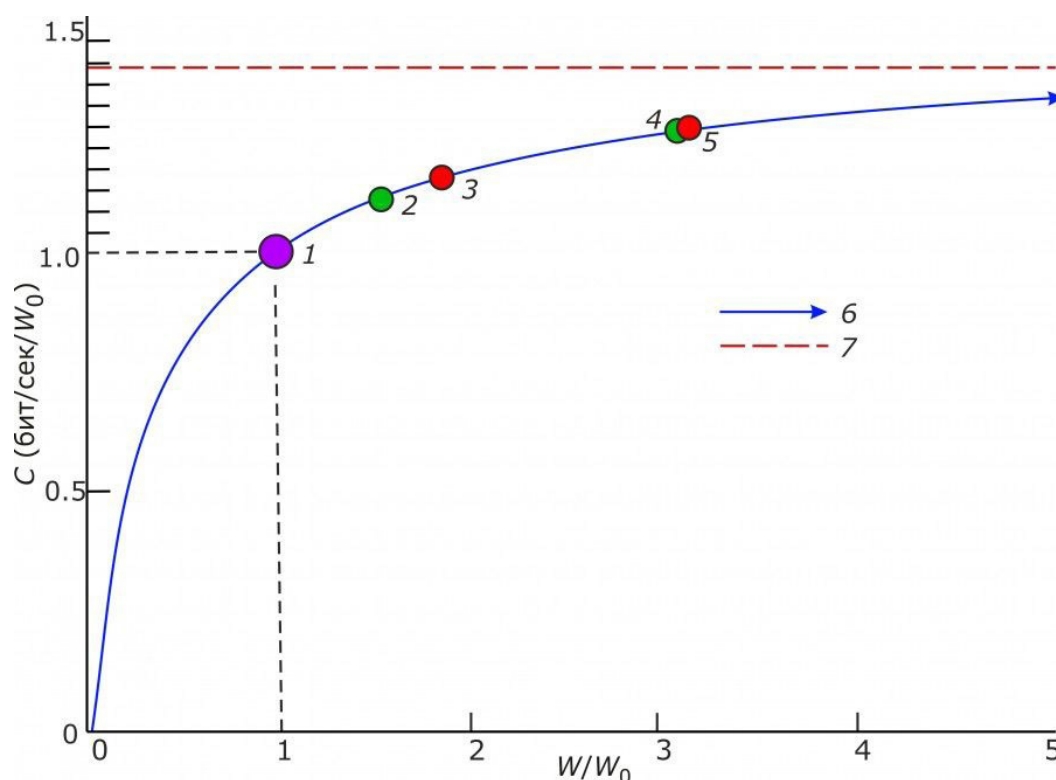


Рис. 3. Зависимость пропускной способности (C) от отношения полосы частот W к полосе частот шума в канале связи (w_0) в соответствии с законом Шеннона – Хартли: 1 – пропускная способность при мощности шума, равной мощности сигнала; 2, 4 – медианы C для морфосистем разнообразия размеров ($C = 1.12$) и пропорций ($C = 1.26$) посткраниальных элементов (оценка по 71 модели морфопространств) соответственно; 3, 5 – медианы для морфосистем разнообразия размеров ($C = 1.17$) и пропорций ($C = 1.27$) черепа (оценка по 126 моделям морфопространств) соответственно; 6 – теоретическая зависимость C от W/W_0 ($W_0 = P/N_0$); 7 – асимптотическое значение $C \approx 1.443$

Fig. 3. Dependence of throughput capacity (C) on the ratio of the frequency band W and frequency of white noise (w_0) in accordance with the Shannon – Hartley law: 1 – channel capacity when the noise power is equal to the signal power; 2, 4 – medians of C of diversity morphosystems for sizes ($C = 1.12$) and shapes ($C = 1.26$) of postcranial elements (evaluation based on 71 models of morphospace), respectively; 3, 5 – medians of C for size ($C = 1.17$) and shape ($C = 1.27$) diversity of the skull (evaluation based on 126 models of morphospace), respectively; 6 – theoretical dependence between C and W/w_0 ; 7 – asymptotic value of $C \approx 1.443$

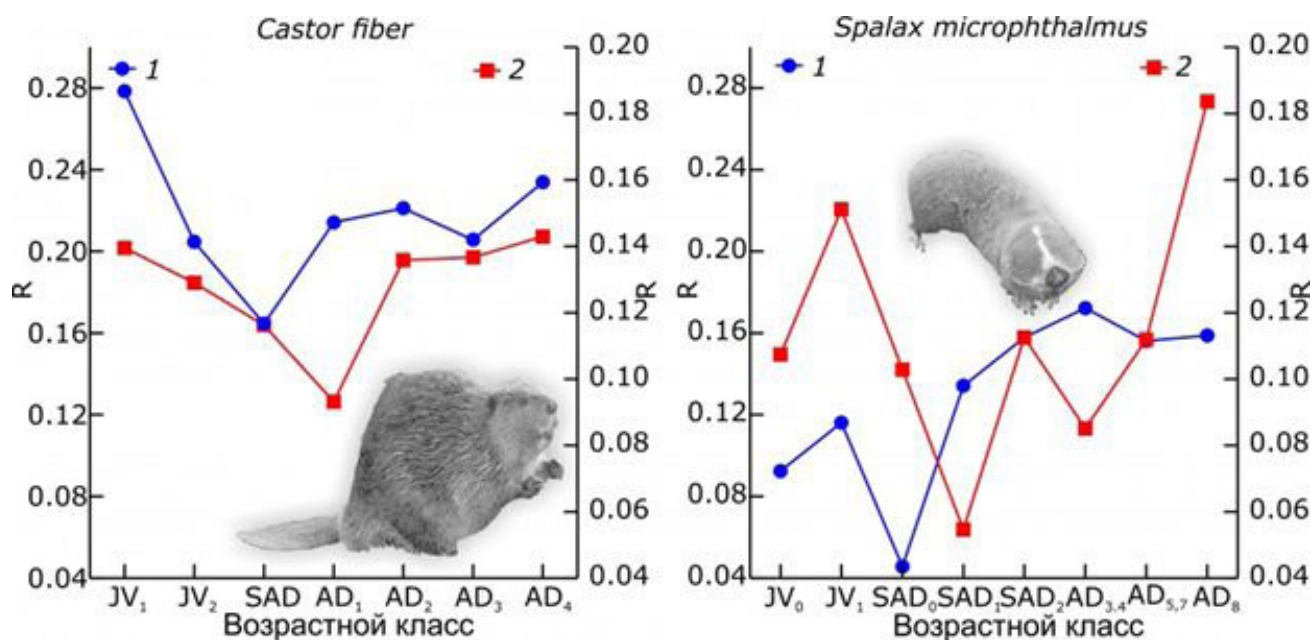


Рис. 4. Изменение меры организации (R) разнообразия размеров (1) и формы (2) черепа евразийского бобра и обыкновенного слепыша в постнатальном онтогенезе. Все значения параметров приведены (откалиброваны) к стандартному объему выборки (число «элементов» в моделях морфопространств), $N = 50$ (экземпляров) (Пузаченко, 2016)

Fig. 4. Changes in measure of organization (R) of the size (1) and shape (2) diversity of the skull in Eurasian beaver and greater mole-rat in postnatal ontogeny. All values of R were calibrated to the standard sample size (the number of "elements" in a morphospace model), $N = 50$ (specimens) (Puzachenko, 2016)

поведения и низкая эффективность саморегулирования. Соответственно, морфологическая система черепа млекопитающих относится к третьей, промежуточной категории, а именно к категории вероятностно-детерминированных систем (Бир, 1963). Другими словами, исследованные системы «балансируют» между гранями хаоса и порядка.

Рассмотренный нами пример, вероятно, иллюстрирует общую, фундаментальную закономерность – ограничение возможности эффективности саморегуляции по мере роста сложности организации систем. Это ограничение, в свою очередь, приводит к необходимости возникновения внутренней иерархии в системе, позволяющей частично преодолеть его (Aulin, 1979).

В целом степень внутренней организованности (упорядоченности, детерминизма) обратно пропорциональна сложности системы. Для живой формы материи (живого вещества) это утверждение означает, что его разнообразие содержит две компоненты – случайную (стохастическую) и упорядоченную (детерминированную, «запомненную»). Именно сочетание обоих компонент создает предпосылки для адаптации и эволюции. Эволюция в направлении усиления детерминированной компоненты (самоупо-

рядочивания) есть не что иное, как специализация. Однако сильно специализированные системы с очень эффективным регулятором, с высокой пропускной способностью теряют способность к адекватной реакции на глобальные долговременные изменения в среде или на локальное усиление мощности сигнала из среды. В результате они обречены на относительно быстрое вымирание или на существование в рамках очень узкой экологической ниши.

Результаты исследований постнатального онтогенеза черепа не поддерживают гипотезу о непрерывном возрастающем уровне внутреннего «порядка» в процессе самоорганизации (в данном случае онтогенеза) сложных систем (Ashby, 1962), но поддерживают представление о разной роли стохастической и детерминированной компонент разнообразия в этом процессе, характеризующемся сменой более и менее упорядоченных состояний.

В заключение рассмотрим модель, развиваемую в серии работ Ю. Г. Пузаченко (Пузаченко Ю., 1982, 1992, 2006, 2007, 2009, 2016) на основе теоретических построений статистической термодинамики (термостатики), в том числе нелинейной, и теории информации. В рамках информационной интерпре-

тации принимается, что пропускная способность канала связи есть функция мощности действия «окружающей среды», влияющей на систему. Ошибки биологической системы в восприятии средового сигнала могут выступать фактором, ограничивающим выживание (приспособленность). Причиной ошибок является «шум» (с очень широкой содержательной нагрузкой этого понятия). Как следует из теории, ошибка есть функция ширины полосы частот. Далее, постулируется стремление системы максимизировать время пребывания в стационарном состоянии. Из закона о пропускной способности следует, что одним из способов повышения устойчивости является уменьшение полосы частот (аналог – размерность системы), т. е. снижение шума. Следствием этого является снижение скорости передачи информации, что, в свою очередь, уменьшает внутреннее разнообразие системы и может приводить к потере устойчивости. Следовательно, при заданной мощности средового сигнала должна существовать некоторая оптимальная полоса частот, для которой внутреннее разнообразие (сложность) системы достаточно для обеспечения ее устойчивости.

Максимизируя устойчивость в заданных условиях среды, система достигает определенного уровня специализации, но только такого, который достаточен для поддержания необходимой для выживания минимальной пропускной способности регулятора: $C_{sust} = \log_2 P/W$, где $W = kw_i$ – полоса частот всей системы (полосы частот w_i у разных каналов не перекрываются). Таким образом, при большом k , чем больше мощность среды, тем больше может быть число разнообразных классов систем (например, видов в сообществе, подвидов в ареале вида и т. д.).

В рассматриваемой модели предельное число специализированных каналов i (число степеней свободы, размерность системы) есть функция среды, а их возникновение и общая информация в системе рассматриваются как результат самоорганизации в паре «среда – система».

Для особей внутри популяции одного вида внутривидовые взаимодействия выступают наряду с другими в качестве сигналов «среды». В этом случае мощность сигнала будет пропорциональна плотности популяции. Модель с такими начальными условиями может иметь информационную интерпретацию, аналогичную приведенной выше. Одним из следствий модели будет, например, разделение пространства между осо-

биями или времени активности разных половозрастных групп и т. п. В случае положительных взаимодействий (например, образования группировок или стай у животных и, возможно, тесных одновидовых сообществ у растений) возникают системы более высокого уровня сложности, имеющие возможность существенно увеличить полосу частот приема сигналов из среды без существенного относительного прироста шума и возможности к дальнейшей самоорганизации. Результатом может стать рост устойчивости (выживания) образующих ее особей и самой системы в целом. Аналогичная логика может быть применена и в моделях межвидовых взаимодействий на уровне экосистемы.

Выражение для пропускной способности канала связи используется (Пузаченко Ю., 2009) для оценки роста таксономического разнообразия семейств в масштабе эволюционного времени. Рост разнообразия описывается гипергеометрической зависимостью. Рост затрат энергии на основной обмен описывается экспоненциальной зависимостью (Зотин, Зотин, 1999). Таким образом, рост структурного разнообразия живого вещества опережает рост внутренних энергетических затрат (диссипированной энергии) на его поддержание. На основании допущения оптимизации соотношения роста информации и энергетических затрат (бит/дж) Ю. Г. Пузаченко (1976) сформулировал гипотезу о том, что в процессе макроэволюции оно должно снижаться. Модель предсказывает наличие длительного латентного состояния с последующим относительно быстрым синтезом таксономического разнообразия. Ю. Г. Пузаченко предполагал, что в это время происходит «стохастический поиск удачных устойчивых комбинаций элементов, на основе запоминания которых возникает основание для ускорения синтеза новых форм».

Следуя принятой выше аксиоматике (Пузаченко, 2016), результаты нашего исследования, в случае их справедливости, должны находиться в соответствии с наблюдаемой эволюцией разнообразия стандартной материи в целом. На рис. 5 очень схематично изображен эволюционный рост разнообразия материи от условного момента «большого взрыва» до «современности», как она реализуется на нашей планете. Наиболее адекватная функция зависимости логарифма числа разнокачественных материальных систем (от элементарных частиц до видов) от логарифма времени имеет, скорее всего, S-образную форму. При этом действи-

тельно можно выделить «латентный период» между образованием элементарных частиц и возможностью синтеза атомов химических элементов, а затем простых веществ. Максимальное разнообразие стандартной материи объективно связано с живым веществом. Вероятно, на этом уровне и достигается «технический» предел сложности ее организации.

Обращает на себя внимание обратная за-

висимость между сложностью материальных систем, энергий их взаимодействия и температурой. Как известно, биологические системы способны взаимодействовать с относительно низкими энергетическими затратами по сравнению с неживыми системами, но при этом могут существовать только в относительно узком диапазоне температур (и других физических переменных).

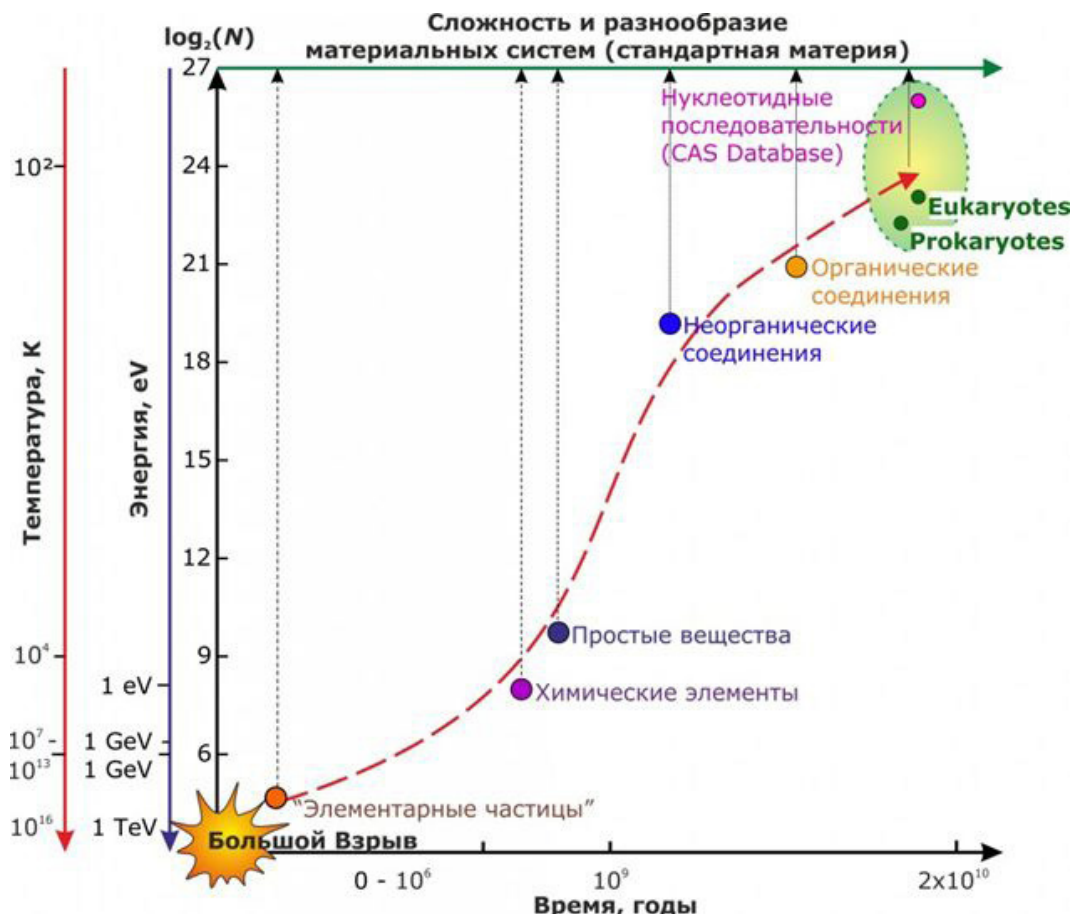


Рис. 5. Обобщенная схема увеличения разнообразия стандартной материи
Fig. 5. Generalized scheme for increasing the diversity of standard matter

Заключение

Биологические системы относятся к особому классу физических систем, которые характеризуются способностью одновременно и к самоорганизации, и к эволюции. Есть ли пределы структурной упорядоченности подобных сложных систем? На этот вопрос мы склонны дать положительный ответ. Биологические и социальные системы «максимизируют» свою устойчивость за счет специализации по отношению к вещественно-информационным ресурсам среды, что сопровождается/обеспечивается усилением внутреннего порядка и ростом эффективности

механизмов регуляции. Упорядоченность, а после определенного предела переупорядоченность снижают возможности системы к восприятию изменений во внешней среде и одновременно способность к эволюционным преобразованиям. В конечном итоге такие высоко адаптированные к определенным условиям системы теряют устойчивость даже к небольшим возмущениям среды, за пределами значений параметров их узкой ниши. «Возникновение когерентного поведения специализированных... частных (информационных. – А. П.) каналов приводит к большой чувствительности, к малым возмущением всей системы и к высокой вероят-

ности ее перехода в хаотическое термодинамически равновесное состояние и к гибели отдельных гиперспециализированных подсистем» (Пузаченко Ю., 2009).

Уровень внутренней упорядоченности исследованных нами в качестве примера морфологических систем позволяет отнести их к категории вероятностно-детерминированных (квазидетерминированных). Костные структуры, особенно сложные и полифункциональные, такие как череп млекопитающих, обычно демонстрируют высокую коррелированность изменчивости отдельных «элементов». Однако даже в этих случаях эффективность работы их обобщенного регулятора Эшби оказалась не столь высока, как этого можно было бы ожидать. В целом они не существуют в режиме детерминированного управления. Для менее интегрированных сложных систем можно ожидать еще более низкой относительной эффективности работы регулирующих механизмов.

Промежуточный вариант решения «проблемы» устойчивости состоит в усложнении внутренней иерархии системы, с разделением целей управления на разных уровнях при усилении роли «горизонтальных» информационных и вещественных потоков. Это повышает внутреннее разнообразие системы, но может способствовать ее переходу в хаотическое состояние при возникновении дефицита существенных ресурсов. При этом внутри каждого уровня иерархии и, следовательно, на уровне системы в целом сохраняются все ограничения, вытекающие из

закона Шеннона – Хартли. Кроме этого возникают аналогичные проблемы при передаче информации между иерархическими уровнями.

Формальное ограничение на рост внутреннего порядка сложной системы вытекает из закона о предельной пропускной способности информационного канала связи, если сводить модель системы к модели ее регулятора. Закон Шеннона – Хартли определяет предел возможности роста пропускной способности (сложности) регулятора, а в качестве следствия этого ограничения – возможности самоупорядочивания.

Подчеркнем, что процесс самоорганизации не сводится только к самоупорядочиванию. Помимо этой компоненты он включает в себя противоположно направленную компоненту разупорядочивания. Обе компоненты могут находиться в разных отношениях в пространстве и во времени.

Отметим в заключение, что в социальных системах неоднократно предпринимались и предпринимаются попытки перехода к типу «вертикального» управления. Все они в конечном итоге заканчивались в прошлом разрушением таких «переупорядоченных» социумов. При этом на сопоставимых исторических интервалах времени эти социальные системы могли быть локально успешными за счет потребления (по большей части малоэффективного) огромного количества ресурсов из внешней по отношению к ним среды.

Библиография

- Бир С. Кибернетика и управление производством . М.: Физматгиз, 1963. 275 с.
- Бриллюэн Л. Наука и теория информации . М.: Гос. изд-во физико-математической лит-ры, 1960. 392 с.
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине . 2-е изд. М.: Наука, 1983. 344 с.
- Зотин А. И., Зотин А. А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции: Термодинамические основы . М.: Наука, 1999. 317 с.
- Майнцер К. Сложносистемное мышление: Материя, разум, человечество. Новый синтез . М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 464 с.
- Пузаченко А. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоологический журнал. 2001. Т. 80 (3). С. 1–15.
- Пузаченко А. Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих) : Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2013. 417 с.
- Пузаченко А. Ю. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих // Териофауна России и сопредельных территории: Материалы Междунар. совещ. (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 384.
- Пузаченко А. Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54 / Под ред. И. Я. Павлинова, М. В. Калякина, А. В. Сысоева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 229–268.
- Пузаченко А. Ю. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической

- изменчивости // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Под ред. А. К. Агаджаняна, В. Н. Орлова. М.: РАСХН, 2000. С. 137–140.
- Пузаченко Ю. Г. Проблемы исследования биологического разнообразия горных территорий // Млекопитающие горных территорий: Материалы Междунар. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 256–266.
- Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1 (1). С. 025–038.
- Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю. Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Пузаченко Ю. Г. Общие методологические вопросы информации // Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / Под ред. акад. В. Е. Соколова. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. С. 7–84.
- Пузаченко Ю. Г. Принципы анализа информации // Статистические методы исследования геосистем. Владивосток, 1976. С. 38–46.
- Пузаченко Ю. Г. Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная статистическая механика // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54 / Под ред. И. Я. Павлинова, М. В. Калякина, А. В. Сысоева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 42–71.
- Хакен Г. Информация и самоорганизация: Макроскопический подход к сложным явлениям. М.: Мир, 1991. 240 с.
- Abramov A. V., Puzachenko A. Y. Species Co-Existence and Morphological Divergence in West Siberian Mustelids (Carnivora, Mustelidae) // Mammal Study. 2012. Vol. 37 (3). P. 255–259.
- Ashby W. R. Principles of the self-organizing system // Principles of Self-organization: Transactions of the University of Illinois Symposium / Eds. H. Von Foerster, G. W. Zopf. London: Pergamon Press, 1962. P. 255–278.
- Ashby W. R. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall, 1956. 295 p.
- Ashby W. R. Requisite variety and its implications for the control of complex systems // Cybernetica. 1958. Vol. 1 (2). P. 83–99.
- Ashby W. R. Principles of the self-organizing dynamic system // Journal of General Psychology. 1947. Vol. 37. P. 125–128.
- Atlan H. Sources of Information in Biological Systems // IFAC Proceedings Volumes. 1977. Vol. 10 (12). P. 177–184.
- Collier J. Information in Biological Systems // Handbook of Philosophy of Science. Vol. 8: Philosophy of Information. Amsterdam: Elsevier, 2008. P. 763–787.
- Conant R. C., Ashby R. W. Every good regulator of a system must be a model of that system // International Journal of Systems Science. 1970. Vol. 1 (2). P. 89–97.
- Foerster H. von. On Self-Organizing Systems and Their Environments // Self-Organizing System. 1960. Vol. 50. P. 31–50.
- Hartley R. V. L. Transmission of Information // Bell System Technical Journal. 1928. Vol. 7 (3). P. 535–563.
- Hawking S. The Theory of Everything: The Origin and Fate of the Universe. California, Beverly Hills: New Millennium Press, 2002. 176 p.
- Mayr E. What evolution is. NY: Basic Books, 2001. 318 p.
- McCowan B., Hanser S. F., Doyle L. R. Using information theory to assess the diversity, complexity, and development of communicative repertoires // Journal of Comparative Psychology. 2002. Vol. 116 (2). P. 166–172.
- Nyquist H. Certain Factors Affecting Telegraph Speed // Bell System Technical Journal. 1924. Vol. 3 (2). P. 324–346.
- Nyquist H. Certain Topics in Telegraph Transmission Theory // Transactions of the American Institute of Electrical Engineers. 1928. Vol. 47 (2). P. 617–644.
- Puzachenko A. Y., Korablev N. P. Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia) // Russian Journal of Developmental Biology. 2014. Vol. 45 (3). P. 149–162.
- Puzachenko A. Y., Markova A. K. Using multidimensional analysis and information functions for macro description of European natural complexes in the second part of the Late Pleistocene and the Holocene // Doklady Earth Sciences. 2011. Vol. 437 (1). P. 380–382.
- Puzachenko J. G. Information and information flows in the biosphere // Encyclopedia of Ecology / Eds. S. E. Jørgensen, B. D. Fath. Oxford: Elsevier, 2008. P. 108–110.
- Schneider E. D. Evolution of biological information // Nucleic Acids Research. 2000. Vol. 28 (14). P. 2794–2799.
- Schrödinger E. What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. N. Y.: Cambridge University Press, 2012. P. 1–90.

- Shannon C. E. A Mathematical Theory of Communication // Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shannon C. E. Communication in the Presence of Noise // Proceedings of the IRE. 1949. Vol. 37 (1). P. 10–21.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, IL: University of Illinois Press, 1949. 35 p.
- Tkačik G., Bialek W. Information Processing in Living Systems // Annual Review of Condensed Matter Physics. 2016. Vol. 7 (1). P. 89–117.

Благодарности

Статья подготовлена по теме Государственного задания 0148-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8) «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования».

THE SHANNON–HARTLEY LAW AND THE LIMIT OF SELF-ORDERING OF BIOLOGICAL SYSTEMS

PUZACHENKO
Andrey Yuryevich

DSc, Geography institut RAS, puzak@igras.ru

Keywords:

Shannon – Hartley Law
self-organisation
biological systems

Summary: Biological systems belong to a special class of physical systems that are characterized by the ability to simultaneously self-organize and evolve. Any interaction of material systems is accompanied by the synthesis-transmission-reception of information. The Shannon – Hartley law limits the throughput capacity of an information channel. Following W. R. Ashby, we associate self-regulation/self-organization with the limitations of the system controller's throughput capacity. It is assumed that the throughput capacity of the controller can be indirectly determined based on the Shannon redundancy value (= measure of organization, R). The theoretical value of R for the inflection point of the throughput graph is about 0.31. It is assumed that self-organization is accompanied by an increase in order. This hypothesis was tested on examples of strong internal organization (mammalian skulls and metapodial bones). It was shown that the controller does not provide strict control of the size/shape of the skull and postcranial bones, but supports an unexpectedly high variety of these morphological systems ($R < 0.31$). The study of the measure of organization in the postnatal ontogenesis of the beaver and common mole rat (Rodentia) confirms this position. We assumed that the throughput of the controller of complex systems is bounded from above (the inflection point on the throughput graph), and the level of diversity of the system itself is the asymptotic maximum of the throughput capacity on the same graph. According to the level of internal ordering, the studied systems belong to the category of probabilistic-deterministic ones. During the discussion of the results we used the ideas from the works of Yu. Puzachenko.

Reviewer: G. S. Rozenberg

Reviewer: Y. N. Litvinov

Received on: 16 June 2020

Published on: 28 September 2020

References

- Abramov A. V., Puzachenko A. Y. Species Co-Existence and Morphological Divergence in West Siberian Mustelids (Carnivora, Mustelidae), *Mammal Study*. 2012. Vol. 37 (3). P. 255–259.
- Ashby W. R. Principles of the self-organizing system, *Principles of Self-organization: Transactions of the University of Illinois Symposium*, Eds. H. Von Foerster, G. W. Zopf. London: Pergamon Press, 1962. P. 255–278.
- Ashby W. R. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall, 1956. 295 p.
- Ashby W. R. Principles of the self-organizing dynamic system, *Journal of General Psychology*. 1947. Vol. 37. P. 125–128.
- Ashby W. R. Requisite variety and its implications for the control of complex systems, *Cybernetica*. 1958. Vol. 1 (2). P. 83–99.
- Atlan H. Sources of Information in Biological Systems, *IFAC Proceedings Volumes*. 1977. Vol. 10 (12). P. 177–184.
- Bir S. Management cybernetics. M.: Fizmatgiz, 1963. 275 p.
- Brillyuen L. Science and information theory. M.: Gop. izd-vo fiziko-matematicheskoy lit-ry, 1960. 392 p.
- Collier J. Information in Biological Systems, *Handbook of Philosophy of Science*. Vol. 8: Philosophy of Information. Amsterdam: Elsevier, 2008. P. 763–787.
- Conant R. C., Ashby R. W. Every good regulator of a system must be a model of that system, *International Journal of Systems Science*. 1970. Vol. 1 (2). P. 89–97.
- Foerster H. von. On Self-Organizing Systems and Their Environments, *Self-Organizing System*. 1960. Vol. 50. P. 31–50.
- Haken G. [Information and self-organization: a macroscopic approach to complex systems. M.: Mir, 1991.

- 240 p.
- Hartley R. V. L. Transmission of Information, *Bell System Technical Journal*. 1928. Vol. 7 (3). P. 535–563.
- Hawking S. *The Theory of Everything: The Origin and Fate of the Universe*. California, Beverly Hills: New Millenium Press, 2002. 176 p.
- Mayncer K. *Complex system thinking: matter, mind, humanity. New synthesis*. M.: Knizhnyy dom «LIBROKOM», 2009. 464 p.
- Mayr E. *What evolution is*. NY: Basic Books, 2001. 318 p.
- McCowan B., Hanser S. F., Doyle L. R. Using information theory to assess the diversity, complexity, and development of communicative repertoires, *Journal of Comparative Psychology*. 2002. Vol. 116 (2). P. 166–172.
- Nyquist H. Certain Factors Affecting Telegraph Speed, *Bell System Technical Journal*. 1924. Vol. 3 (2). P. 324–346.
- Nyquist H. Certain Topics in Telegraph Transmission Theory, *Transactions of the American Institute of Electrical Engineers*. 1928. Vol. 47 (2). P. 617–644.
- Puzachenko A. Y., Korablev N. P. Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia), *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014. Vol. 45 (3). P. 149–162.
- Puzachenko A. Y., Markova A. K. Using multidimensional analysis and information functions for macro description of European natural complexes in the second part of the Late Pleistocene and the Holocene, *Doklady Earth Sciences*. 2011. Vol. 437 (1). P. 380–382.
- Puzachenko A. Yu. Application of multidimensional scaling in the analysis of the structure of morphological diversity, *Sistematika i filogeniya gryzunov i zayceobraznyh*, Pod red. A. K. Agadzhanlyana, V. N. Orlova. M.: RASHN, 2000. P. 137–140.
- Puzachenko A. Yu. Informational variables of mammals morphometric diversity, *Teriofauna Rossiya i sopredel'nyh territorii: Materialy Mezhdunar. sovesch. (IX S'ezd Teriologicheskogo obschestva pri RAN)*. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2011. P. 384.
- Puzachenko A. Yu. Intrapopulation variability of the skull in the common mole rat *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Method of data analysis, not age-related variability of males, *Zoologicheskii zhurnal*. 2001. T. 80 (3). P. 1–15.
- Puzachenko A. Yu. Invariants and dynamics of morphological diversity (on the example of the mammalian skull): *Dip. ... d-ra biol. nauk. M.*, 2013. 417 p.
- Puzachenko A. Yu. The quantitative patterns of the morphological diversity of the mammalian skull, *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU*. T. 54, Pod red. I. Ya. Pavlinova, M. V. Kalyakina, A. V. Sysoeva. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016. P. 229–268.
- Puzachenko J. G. Information and information flows in the biosphere, *Encyclopedia of Ecology*, Eds. S. E. Jørgensen, B. D. Fath. Oxford: Elsevier, 2008. P. 108–110.
- Puzachenko Yu. G. Biodiversity, sustainability and functioning, *Problemy ustoychivosti biologicheskikh sistem*. M.: IEMEZH AN SSSR, 1982. P. 5–32.
- Puzachenko Yu. G. Biological diversity in the biosphere: systemological and semantic analysis, *Biosfera*. 2009. T. 1 (1). P. 025–038.
- Puzachenko Yu. G. General methodological issues of information, *Ekoinformatika. Teoriya. Praktika. Metody i sistemy*, Pod red. akad. V. E. Sokolova. SPb.: Gidrometeoizdat, 1992. P. 7–84.
- Puzachenko Yu. G. Global biological diversity and its spatial and temporal variability, *Sovremennyye global'nye izmeneniya prirodnoy sredy*. T. 2. M.: Nauchnyy mir, 2006. P. 306–377.
- Puzachenko Yu. G. Principles of information analysis, *Statisticheskie metody issledovaniya geosistem*. Vladivostok, 1976. P. 38–46.
- Puzachenko Yu. G. Problems in the study of biological diversity in mountain regions, *Mlekopitayushchie gornyyh territoriy: Materialy Mezhdunar. konf.* M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2007. C. 256–266.
- Puzachenko Yu. G. Rank distributions in ecology and non-extensive statistical mechanics, *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU*. T. 54, Pod red. I. Ya. Pavlinova, M. V. Kalyakina, A. V. Sysoeva. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016. P. 42–71.
- Schneider E. D. Evolution of biological information, *Nucleic Acids Research*. 2000. Vol. 28 (14). P. 2794–2799.
- Schrödinger E. *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell*. N. Y.: Cambridge University Press, 2012. P. 1–90.
- Shannon C. E. A Mathematical Theory of Communication, *Bell System Technical Journal*. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shannon C. E. Communication in the Presence of Noise, *Proceedings of the IRE*. 1949. Vol. 37 (1). P. 10–21.
- Shannon C. E., Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Urbana, IL: University of Illinois

Press, 1949. 35 p.

Tkačik G., Bialek W. Information Processing in Living Systems, Annual Review of Condensed Matter Physics. 2016. Vol. 7 (1). P. 89–117.

Viner N. Cybernetics, or control and communication in the animal and machine. 2-e izd. M.: Nauka, 1983. 344 p.

Zotin A. I. Zotin A. A. Direction, speed and mechanisms of progressive evolution: Thermodynamic foundations. M.: Nauka, 1999. 317 p.



УДК 551.312.22(470.331)

ОРГАНИЗАЦИЯ И ДИНАМИКА ОРГАНОГЕННОГО РЕЛЬЕФА ВЕРХОВОГО БОЛОТА

ПУЗАЧЕНКО
Михаил Юрьевич

к. г. н., *Институт географии РАН, m.yu.puzachenko@igras.ru*

ШИРОНИЯ
Иван Иванович

*Институт проблем экологии и эволюции РАН,
ivan.shironya@gmail.com*

Ключевые слова:
верховое болото
трансект
рельеф
уровень болотных вод
прирост мха

Аннотация: Работа посвящена исследованию организации структуры и динамики рельефа верхового болотного массива на основе многократных измерений на трансекте с регулярным шагом 5 м и длиной 575 м. Трансект субширотно пересекает склон болотного массива с перепадом высот около 1 м от краевых частей к его центру. Многолетние измерения высот показали их значительное варьирование с амплитудой до 40 см. Для выявления возможных механизмов, определяющих варьирование высот, в течение 5 лет измерялись приросты мха и уровень болотных вод по точкам измерения высот рельефа. На основе измерений высот рельефа с помощью факторного анализа выделены его инвариантная и динамическая компоненты в пространстве-времени. Получено, что для средне-низкочастотных составляющих спектра инвариантной и динамической компонент высот рельефа размерность является топологической. Высокочастотная составляющая спектра инвариантной компоненты рельефа имеет размерность немного ниже топологической, а для динамической компоненты она немного выше бурого шума. По измерениям приростов мха и уровня болотных вод также выделены их инвариантные и динамические компоненты, размерность спектра которых для всех частот сходна и немного выше бурого шума. Совместный анализ измерений высот поверхности болота, приростов мха и уровня болотных вод показал, что инвариантная и динамическая компоненты рельефа практически полностью описываются от уровня болотных вод и приростов мха. При этом инвариантные и динамические компоненты приростов мха и уровня болотных вод определяются от остальных переменных только для больших и средних периодов их варьирования. Таким образом, выделяется два основных механизма организации рельефа поверхности болота, различающихся для его микро- и мезомакроформ. Для приростов мха и уровня болотных вод возможно наличие дополнительных механизмов организации и динамики для малых периодов их варьирования.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 июля 2020 года

Подписана к печати: 01 октября 2020 года

Введение

Работа посвящена исследованию организации органогенного рельефа верхового болота как динамической системы. Исследу-

ется пространственно-временная структура рельефа поверхности болота и рассматриваются возможные факторы ее формирования и динамики. На основе трансекта с регу-

лярным шагом в течение нескольких лет за вегетационный период измерены основные характеристики поверхности верхового болота, такие как координаты фиксированных точек, уровень болотных вод и прирост мха. Зафиксированы значительные колебания высоты поверхности болота, не описанные в литературе, в связи с чем высока актуальность и научная новизна полученных результатов.

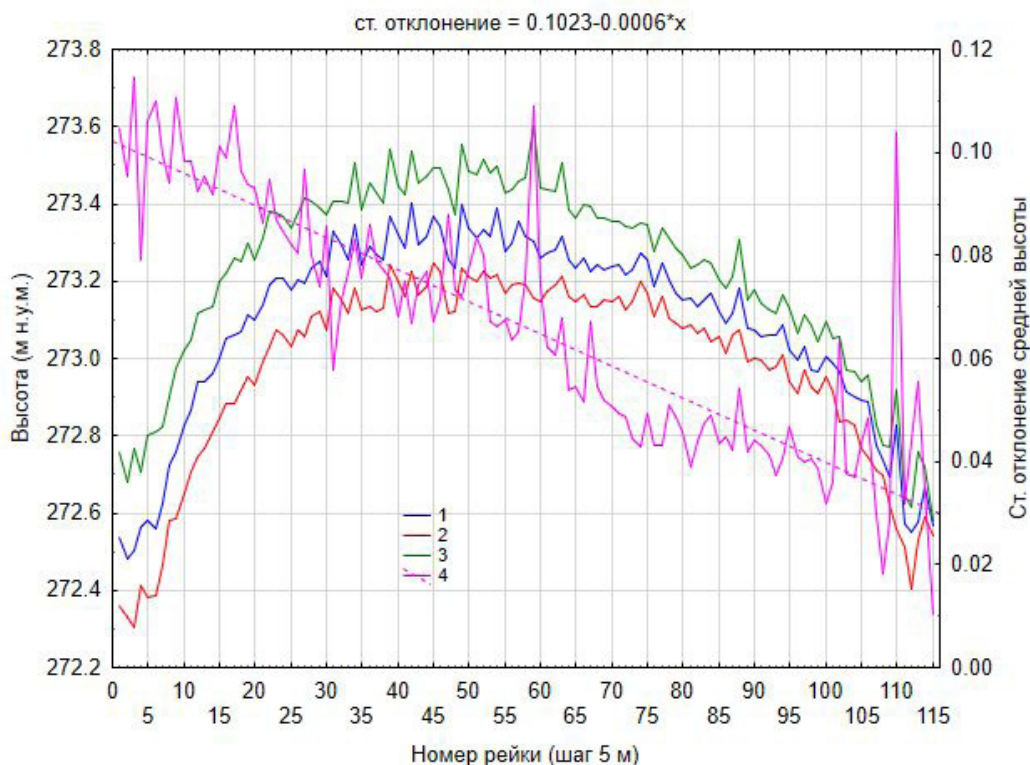
Материалы

Исследование проводилось на субширотном трансекте с регулярным шагом, расположенном в средней части склона верхового болотного массива в системе болотных массивов «Старосельский мох». Массив находится в восточной части Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область). Краевые части исследуемого массива заняты сосновым редколесьем, основная поверхность, пушицево-сфагновая, осложнена грядами с присутствием клюквы, кочками с долгомошниками и очередниково-сфагновыми западинами. В центральной части болота, в рамках трансекта, мощность торфа достигает 420–430 см при калиброванном возрасте около 10 тыс. лет (определение возраста проводилось в Институте географии РАН), на краях при 40–50 см – 20–140 лет. С востока трансект ограничен минеральным островом с елово-мелколиственным лесом, с запада – основной поверхностью водораздела под мелколиственно-еловым лесом. Измерение поверхности рельефа болота по трансекту с регулярным шагом началось с 2006 г., когда были проведены первые измерения высот участка верхового болота на трансекте с шагом 10 м и длиной 570 м. После засухи 2010 г., в 2011 г., было проведено повторное измерение высот поверхности с шагом в 5 м (115 точек). Получено, что высота поверхности выросла относительно 2006 г. в среднем на 14 см, что не могло быть обеспечено только приростами мха. При этом высота западного склона болота повысилась в среднем на 20 см, восточного – на 10 см. Дальнейшие измерения проводились один-два раза в год с шагом опробования 5 м по фиксированным точкам и 1 м по поверхности болота. В 2015 г. с помощью цифрового тахеометра были установлены снегомерные рейки с погрешностью позиционирования до 3 см на фиксированную глубину 30 см с шагом 5 м. Это позволило дополнительно, помимо измерений горизонтального и вертикального сме-

щения оснований и вершин рек, измерять прирост мха и уровень болотных вод (УБВ). С середины 2017 г. измерение положения рек осуществляется роботизированным тахеометром с привязкой по двум реперным точкам и корректировкой по третьему независимому реперу. С конца 2015 г. проводятся полустационарные измерения координат оснований рек, прироста мха и УБВ в течение вегетационного периода. В результате получено 30 сроков измерений координат поверхности болота (более 10 тыс. измерений), из них 14 с шагом 1 м, 13 сроков измерений УБВ (1500 измерений) и 18 сроков измерений прироста мха (2000 измерений). Для исследования структуры нанорельефа поверхности болота были произведены измерения высот трех участков трансекта с различной степенью выраженности нанорельефа с шагом в 10 см и длиной 10 м.

Сравнение высот, измеренных в течение последних 10 лет, показывает среднюю амплитуду колебаний поверхности болота около 20 см (рисунок). Изменения уровня поверхности болота показывают различия в вертикальном движении его частей и достигают амплитуды 40 см в западной части трансекта, 20 см в центральной и менее 10 см в восточной части. Все эти движения происходят на фоне роста поверхности в связи с развитием акротельма. Расчет равновесного профиля куполообразного верхового болота, выполненный по модели, полученной К. Е. Ивановым при интегрировании одномерного уравнения Дарси, показал (среднеголетний модуль стока для болота принят 200 мм/год; проточность $q = 0.7\text{--}2$ л/сек; модуль проточности $M = 1.4\text{--}2.5$ см²/сек; $y_{\max} = 110.3$ см), что для центральной части болота четко наблюдается более плоский характер поверхности, т. е. поверхность болота пологовыпуклая (Сысцев, Пузаченко, 2019). Также значительно превышение наблюдаемой поверхности болота на западе трансекта от модельных значений.

Проведенные измерения прироста мха по рейкам трансекта показывают средний вертикальный прирост более чем на 2 см за год. Крайняя западная часть трансекта демонстрирует наибольший прирост мха – в среднем на 2.5 см за год. В центральной части болота прирост составляет чуть более 2 см за год. Крайняя восточная часть трансекта имеет наименьшие приросты мха – в среднем около 1.5 см за год. При этом для отдельных точек отмечаются приросты до 6.5 см за год, наряду с точками, где прирост



Высоты поверхности болота по трансекту (нумерация реек с запада на восток). 1 – средняя, 2 – минимальная, 3 – максимальная, 4 – ст. отклонение средней высоты с линейной аппроксимацией

The height of the bog surface along the transect (numbering of rods from West to East). 1 – average, 2 – minimum, 3 – maximum, 4 – std. deviation of the mean height with linear approximation

составил от 0 до 0.5 см. Горизонтальный рост мха и, соответственно, рост площади болота отмечаются для его западного края со скоростью около 2 м в год. Для этой же области отмечается максимальный прирост вертикальной высоты мха, составивший в среднем 15 см за год.

Средний уровень болотных вод колеблется от 7 до 16 см при среднем многолетнем 10 см. Уровень болотных вод максимален в крайней западной части трансекта, где они выходят на поверхность, и минимален в его восточной части. Верхняя часть западного склона болота в среднем имеет большие глубины болотных вод (7–13 см), чем восточная (5–7 см). Также значительна локальная дифференциация УБВ в зависимости от форм рельефа поверхности болота: на кочках УБВ в среднем на 15–20 см ниже, чем в западинах.

Для определения структуры торфяных отложений произведено непосредственное исследование их профиля с помощью пробоотборника с закрывающейся крышкой для семи точек трансекта, а также измерения мощности торфа с шагом в 10 м. Было получено, что с глубины 60–70 см до 110–130 см между акротельмом и катотельмом рас-

полагается сильно обводненный горизонт, практически лишенный органического материала. Дополнительно было проведено исследование профиля торфяных отложений георадаром ОКО-2, антенной 250 МГц с шагом по профилю 10 см и накоплением 16, которое показало, помимо основных элементов строения профиля торфяных отложений, наличие внутреннего слоя с резкими границами в верховом торфе с глубины 60–70 см и мощностью 45–60 см, который может быть связан с обводнением. Данный слой выклинивается на поверхность в крайней западной части трансекта в виде ручья, текущего по закрайке болота на юг. Для восточной части трансекта явного выхода этого горизонта к поверхности болота не наблюдается.

Таким образом, собран значительный объем данных по нескольким переменным, позволяющий провести их совместный статистический анализ и интерпретировать полученные результаты.

Методы

Накопленные к настоящему моменту данные позволяют провести статистический анализ организации и динамики поверхности верхового болота и определить ее связь с другими измеренными характеристика-

ми. На первом этапе анализа каждая из характеристик обобщается методом главных компонент факторного анализа за все сроки измерений. В результате первая компонента содержит информацию об общем состоянии характеристики (инвариант) за все сроки наблюдений, а последующие – различия между сроками или сроки с аномальными значениями некоторых точек. Далее значимые факторы подвергаются спектральному анализу для оценки числа механизмов организации характеристик болота. Для этого использован показатель Хёрста, отражающий наклон спектра: чем больше наклон спектра, тем выше его значение и тем более взаиморегулирована анализируемая характеристика. Значимые различия показателя Хёрста для частей спектра могут указывать на различные механизмы формирования исследуемой характеристики для разных пространственных масштабов. Общность или различия показателя Хёрста для спектров разных характеристик могут показывать общность и различия в механизмах их организации и динамики. Для определения пространственной структуры исследуемых переменных их главные компоненты раскладываются на периодические составляющие с помощью вейвлет-анализа с последующей реконструкцией. На основе мультирегрессионного анализа определяются уровень и характер связи исследуемых характеристик. В результате такой подход дает возможность выделить как общую составляющую для всех сроков измерений, так и различия между ними, а также возможные факторы наблюдаемой организации и динамики поверхности болота.

Результаты

Факторный анализ методом главных компонент измерений высот поверхности болота с шагом в 1 м за все сроки наблюдений показал наличие одного преобладающего фактора, который описывает около 97 % варьирования высот поверхности по срокам измерений. Соответственно он максимально положительно связан со всеми сроками наблюдений и отражает инвариантное состояние высот рельефа. Второй фактор, описывающий около 2 % варьирования высот, положительно определяет сроки съемки с 2013 по начало мая 2015 г. и слабо отрицательно все остальные сроки измерений, кроме мая 2016 г., с которым связь существенна. Таким образом, второй фактор отражает динамические изменения высоты поверхности

болота и выделяет западную часть трансекта положительными значениями, в то время как восточная часть находится в отрицательной области второго фактора. Учитывая факторные нагрузки, получаем, что с 2013 по начало 2015 г. западная часть трансекта была несколько выше инвариантного состояния болота, в то время как восточная – ниже. В мае 2016 г. наблюдалась обратная ситуация. Остальные сроки измерений близки к инварианту, отображаемому первым фактором.

Разложение выделенных факторов высот поверхности болота на частотные составляющие проводится в программе AutoSignal на основе вейвлет-фильтрации и реконструкции значений фактора по непрерывным интервалам частот с наиболее выраженной плотностью значений, выражаемой в децибелах. В результате для первого фактора выделено шесть частотных интервалов с периодами менее 5 м, 5–14 м, 14–36 м, 36–125 м, 125–200 м, 200–385 м и тренд более 385 м. Наибольшая амплитуда значений приходится на периоды колебаний фактора от 125 м и выше. Тренд первого фактора рельефа отражает колоколообразный характер основной поверхности болота с максимумом высот в его центральной части и минимумом на краях. Наиболее низкочастотная составляющая первого фактора рельефа максимальными значениями выделяет средние части склонов болота. Минимальными значениями выделяются края болота, а также его центральная часть. Периоды первого фактора 125–200 м и 36–125 м выделяют максимальными значениями нижние части склонов болота, а минимальными – его края. Высокочастотная составляющая первого фактора с периодами от 36 до 2 м отражает локальное варьирование высот, амплитуда которых максимальна для средней части болота, а также для его краевых частей. Спектральный анализ показал небольшие различия в наклоне спектра на периодах от 2 до 36 м и в его остальной части. В результате для высоких (показатель Хёрста 0.94) и средних и низких (1.13) частот можно предположить несколько различающиеся механизмы формирования соответствующих структур рельефа болота.

Второй фактор рельефа, отражающий основные различия между сроками съемки, раскладывается на 7 периодов (менее 4 м, 4–6 м, 6–20 м, 20–59 м, 59–143 м, 143–250 м, 250–400 м) и тренд более 400 м. В отличие от первого фактора, амплитуды колебаний составляющих второго фактора практически одинаковы. Тренд выделяет наиболее

высокие значения второго фактора высот рельефа для западной части трансекта и низкие для восточной. Низкочастотная составляющая с периодом 250–400 м максимальными значениями выделяет нижние части склонов болота при минимальных значениях на краях болота и в центральной части. Период 143–250 м высокими значениями выделяет центральную часть болота, а также западный край болота и нижнюю часть восточного склона. Период 59–143 м выделяет высокими значениями западный край болота, среднюю часть склонов болота и его центральную часть. Минимальные значения характерны для восточного края болота. Период 20–59 м максимальными значениями выделяет западный край болота и его центральную часть при минимальных значениях для восточного края болота и его центральной части. Высокочастотная составляющая второго фактора высот поверхности болота с периодами менее 20 м показывает высокую амплитуду в центральной части болота, на его западном склоне, а также для его краевых частей. Показатель Хёрста для высокочастотной части спектра (2–20 м) второго фактора рельефа составил 0.83, для средне- и низкочастотной 1.15. В результате для средних и низких частот факторных компонент рельефа можно предположить сходные механизмы формирования, в то время как для высокочастотных составляющих они могут различаться.

Исследование структуры рельефа на наиболее технически возможном высокочастотном уровне по трем участкам трансекта со слабо-, средне- и сильновыраженными наноформами рельефа длиной 10 м и шагом 10 см дает возможность оценить сходства и различия в организации рельефа на наиболее высокочастотном уровне с организацией рельефа всего болота. Первый участок расположен на восточном склоне болота и имеет средневыраженные наноформы рельефа с амплитудой около 17 см и std. отклонением 4 см. Анализ спектра показал, что он имеет единую размерность с показателем Хёрста 0.96, что близко к значению, полученному для высокочастотной составляющей первого фактора высот для всего трансекта. Второй участок расположен в центральной части болота с выраженными наноформами рельефа с амплитудой около 25 см и std. отклонением 7 см. Для всего спектра наклон однороден и показатель Хёрста составляет 1.06, что говорит об очень высокой детерминированности рельефа. Третий уча-

сток высокодетальной съемки рельефа расположен на западном склоне болота, имеет наименее выраженные наноформы рельефа с амплитудой высот около 10 см и std. отклонением 2 см. Спектр для этого участка неоднороден, для высокочастотной области (до 1 м) показатель Хёрста составляет 1.06, что свидетельствует о высоком самоподобии рельефа на периодах до 1 м. Для средне- и низкочастотной составляющей спектра показатель Хёрста составляет 0.71, т. е. средний уровень самоподобия высот рельефа для периодов более 1 м. Таким образом, в отличие от первых двух участков, третий, с наименее выраженным нанорельефом, имеет мультифрактальный спектр, включающий высокочастотную составляющую с высоким самоподобием и средне-низкочастотную с более низким уровнем пространственных взаимосвязей.

В результате проведенного анализа высокочастотной структуры рельефа на трех участках с различным проявлением наноформ рельефа получено, что в целом она имеет однородную структуру с показателем Хёрста, близким к полученному для высокочастотной составляющей всего рельефа трансекта. При этом для участка с невыраженными наноформами рельефа показатель Хёрста меняется для высокочастотной и средне-низкочастотной составляющих. Наиболее выражены периоды от 1 до 5 м, а высокочастотная составляющая имеет малые амплитуды высот. Наряду с этим для каждого участка как выделяемые периоды, так и их выраженность несколько различаются. С учетом полученных данных предельным шагом съемки для всего трансекта можно принять значение 50 см, при том что съемка с шагом в 1 м охватывает основные выраженные периоды рельефа на самых высоких частотах. Шаг опробования в 5 м также достаточно полно охватывает основное варьирование наноформ рельефа, а с учетом его самоподобия до пределов возможности измерений позволяет использовать такой шаг для описания всего спектра частот рельефа.

Факторный анализ прироста высоты мха по рейкам за все сроки измерений показал наличие двух факторов, определяющих 82 % и 8 % варьирования прироста за все сроки измерений соответственно. Первый фактор определяется максимальными положительными нагрузками по всеми сроками измерений. Второй фактор положительно определяется поздними сроками измерений и отрицательно-ранними. Таким образом,

первый фактор отражает средний прирост мха, накопленный за период измерений, а второй – различия между минимальными и максимальными высотами мха, соответствующими начальному и конечному периодам измерений.

Вейвлет-разложение первого фактора высоты мха позволяет выделить семь периодов с высокими плотностями значений и тренд более 385 м. Наибольшая амплитуда характерна для периода 20–50 м, при этом низкочастотные составляющие имеют наименьшие амплитуды колебаний. Тренд первого фактора выделяет положительными значениями восточную часть трансекта, а отрицательными – западную. Для периода 250–385 м характерны высокие значения для начала трансекта и его центральной части и низкие для склонов болота. Третий период 167–250 м высокими значениями выделяет западный край и средние части склонов болота. Низкими значениями выделяются восточный склон болота, его центральная часть и восточная окраина. Для периода 67–167 м характерны четыре выраженных максимума первого фактора в начале трансекта, в его центре и на восточном склоне болота и четыре минимума. Период 50–67 м имеет небольшие амплитуды колебаний, наиболее выраженные на краях трансекта. Характеризующийся максимальными амплитудами период 20–50 м наиболее выражен в начале трансекта, в его средней части и на восточном склоне болота. Высокочастотные составляющие от 20 до 10 м наиболее выражены для склонов болота. Показатель Хёрста является общим для всего спектра первого фактора высоты мха и составляет 0.83, что совпадает с показателем Хёрста для высокочастотной составляющей второго фактора рельефа. Таким образом, первый фактор высоты мха отражает незначительный положительный тренд в его росте для восточной части болота при максимальной выраженности средних и, особенно, высоких частот, характеризующих локальные условия роста мха, возможно, связанные с соответствующими частотами рельефа поверхности болота.

Для второго фактора высоты мха выделены 9 периодов и тренд более 385 м. Он выделяет максимальными значениями центральную часть болота, минимальными – западную часть трансекта и его восточный край. Период 250–385 м выделяет высокими значениями склоны болота, а минимальными – его центральную часть и края. Период

143–250 м высокими значениями выделяет склоны и центральную часть болота. Период 100–143 м имеет небольшую амплитуду с пятью максимумами. Периоды менее 100 м имеют большие амплитуды значений второго фактора высоты мха, выраженные на всем протяжении трансекта. Таким образом, можно отметить более быстрый рост мха в центральной части болота на фоне выраженных локальных колебаний его прироста. Показатель Хёрста для всего спектра второго фактора является общим и составляет 0.83, как и для первого фактора высоты мха. В результате можно с большой долей уверенности предположить единый механизм формирования приростов мха на всем частотном диапазоне измерений.

Факторный анализ измерений УБВ по рейкам трансекта показал наличие одного статистически значимого фактора, описывающего 65 % варьирования. Он имеет максимальные положительные связи со всеми рассматриваемыми сроками измерений. Таким образом, чем выше значения первого фактора, тем выше УБВ. Второй фактор, описывающий около 10 % варьирования, определяется сроками измерений с различающейся пространственной структурой УБВ при его среднем уровне около 10 см. Высокие значения фактора отражают низкий УБВ (более 10 см) для нижней части западного склона болота в середине октября 2017 и 2019 гг. и в конце ноября 2019 г.; низкие – высокий УБВ (менее 10 см) для того же участка болота для начала сентября 2016 г. и середины июля 2017 и 2019 гг. Особенно эти различия увеличиваются для положительных форм рельефа, где достигают 5 см. Остальные участки болота в эти сроки практически не различаются по УБВ. В результате, с учетом среднего УБВ за эти сроки измерений, можно определить, что второй фактор отражает противоположные тенденции УБВ для нижней части западного склона болота при среднем УБВ около 10 см.

Вейвлет-разложение и реконструкция первого фактора уровня болотных вод, измеренного по рейкам трансекта, показали наличие семи периодов и тренда более 385 м. Максимальные амплитуды характерны для высокочастотных составляющих с периодом менее 63 м. Тренд первого фактора выделяет более высокий УБВ для восточной части трансекта. Период 217–385 м выделяет высокий УБВ для нижней части восточного склона болота и верхней части западного склона. Для периода 111–217 м характер-

ны высокие значения в начале трансекта, верхней части восточного склона болота, центральной части болота и средней части восточного склона. Период 63–111 м практически не выражен на восточном склоне болота при максимальных значениях для начала трансекта. Периоды менее 63 м имеют наибольшую амплитуду на краях болота, в верхней части восточного склона и прилегающей к нему центральной части, а также в верхней части западного склона болота. Таким образом, в среднем УБВ выше для восточной части болота при его высоком варьировании на малых периодах. Для периодов менее 63 м показатель Хёрста составил 0.83, для остальных – 0.87. Учитывая небольшие различия в наклоне спектра, можно предположить единый механизм формирования УБВ на всем спектре частот первого фактора УБВ с тем же показателем Хёрста, что были получены для высокочастотной составляющей второго фактора рельефа и факторов высоты мха.

Для второго фактора УБВ выделено шесть периодов и тренд более 416 м. Максимальные амплитуды колебаний второго фактора отмечаются для периода 63–143 м и менее 20 м. Тренд выделяет высокие значения второго фактора для западной части болота и низкие для восточной. Таким образом, при высоком среднем УБВ их уровень для западной части болота будет выше, а для восточной – ниже среднего уровня, и наоборот. Период 250–416 м высокими значениями выделяет средние части склонов болота, что определяет более высокий УБВ для этих позиций при их высоком среднем уровне. Для периода 143–250 м характерны максимальные значения для нижних участков склона болота и повышенные для его центральной части. Периоды 63–143 и 39–63 м максимальными значениями выделяют краевые части болота. Для периодов менее 39 м наибольшие амплитуды значений УБВ характерны для краевых частей болота и его центральной части. В результате можно отметить, что при высоком и низком среднем УБВ для различных частей болота проявляются различные тенденции изменения УБВ. Большие амплитуды высокочастотных составляющих факторов УБВ, по сравнению с низкочастотными составляющими, отражают высокую изменчивость УБВ на фоне общих закономерностей их распределения, в определенной степени различающихся для высокого и низкого УБВ в целом. Показатель Хёрста для второго фактора УБВ однороден для всех пе-

риодов и составляет 0.81, что практически совпадает с его значениями, полученными для первого фактора УБВ, высокочастотной составляющей второго фактора рельефа и факторов высоты мха.

Таким образом, в результате вейвлет-разложения и реконструкции получены основные периоды, описывающие как инвариантные состояния рассматриваемых характеристик, так и их динамические составляющие. Оценка показателя Хёрста, факторных обобщений рассматриваемых характеристик показала возможность наличия общего механизма формирования высокочастотной составляющей динамической компоненты высот рельефа, приростов мха и УБВ. Для формирования инварианта высот болота можно предположить наличие двух основных механизмов, различающихся для высоких и средних-низких частот. Динамическая компонента высот поверхности болота также определяется двумя механизмами, различными для высокочастотной составляющей и для остальных частот. Таким образом, механизм, формирующий средне- и низкочастотные структуры рельефа для его инвариантной и динамической составляющих, является общим и отсутствует для других рассматриваемых характеристик. В результате можно выделить как минимум два независимых механизма (процесса), определяющих варьирование рассматриваемых характеристик в пространстве и времени: 1) механизм формирования средне-низкочастотных составляющих инварианта и динамической компоненты высот рельефа с показателем Хёрста 1.13–1.15, отражающим высокую степень связанности системы; 2) механизм формирования высокочастотной составляющей динамической компоненты рельефа, приростов мха и УБВ с показателем Хёрста 0.81–0.87, отражающим средний уровень связанности системы. Высокочастотная составляющая спектра частот первого фактора рельефа с показателем Хёрста 0.94, возможно, является результатом комбинированного воздействия обоих процессов.

Полученные вейвлет-реконструкции факторных обобщений рассматриваемых характеристик используются для установления возможных взаимосвязей между ними на основе мультирегрессионного анализа. Для их определения каждый фактор рассматриваемых характеристик аппроксимируется от периодов остальных характеристик. Первый фактор рельефа практически полностью (исправленный $R^2 = 0.97$) описывается

от периодов факторов УБВ и приростов мха. Наибольший положительный вклад в описание дают тренд второго фактора УБВ, тренд и период 250–385 м второго фактора высоты мха. Таким образом, чем выше скорость прироста высоты мха, тем выше поверхность болота при низком УБВ для нижней части западного склона болота в периоды высокого среднего УБВ. Второй фактор рельефа также описывается на высоком уровне (исправленный $R^2 = 0.83$) от периодов факторов УБВ и высоты мха. Наибольшая связь – отрицательная с трендом первого фактора высоты мха. Таким образом, чем больше средний прирост высоты мха, тем ниже высота поверхности болота в период его высокого среднего уровня.

Первый фактор прироста высоты мха описывается от периодов факторов рельефа и УБВ на среднем уровне (исправленный $R^2 = 0.45$). Регрессионная модель хорошо отражает его низко- и среднечастотные составляющие. Наибольший вклад в модель с отрицательным знаком дают периоды от 2 до 36 м первого фактора рельефа. В результате средний прирост мха меньше при больших высотах микроформ рельефа. Второй фактор прироста мха также описывается на среднем уровне (исправленный $R^2 = 0.5$). В первую очередь модель описывает низко- и среднечастотные составляющие второго фактора высоты мха. Наибольший вклад в модель с отрицательным знаком дает наиболее высокочастотная составляющая первого фактора рельефа и его период 36–125 м. Как и для первого фактора высоты мха, при больших высотах рельефа для нано- и мезоформ рельефа скорость прироста мха замедляется.

Первый фактор УБВ достаточно хорошо определяется от факторов рельефа и высоты мха (исправленный $R^2 = 0.76$). Наибольший вклад в модель с отрицательным знаком дают высокочастотные составляющие первого фактора рельефа, а также среднечастотная составляющая первого фактора высоты мха. Наибольший положительный вклад в модель дает среднечастотная составляющая второго фактора рельефа. Таким образом, чем выше микроформы рельефа и приросты мха для мезоформ рельефа, тем ниже УБВ. При больших значениях высот мезоформ рельефа для нижней части западного склона болота УБВ повышается. Второй фактор уровня болотных вод описывается от периодов факторов рельефа и мха несколько хуже, чем первый (исправленный $R^2 = 0.57$).

В результате высокочастотная составляющая второго фактора уровня болот описана слабо. Наибольший положительный вклад в модель дают наиболее высокочастотная и среднечастотная составляющие первого фактора рельефа. Наибольший отрицательный – тренд первого фактора мха и среднечастотная составляющая второго фактора мха. Таким образом, чем выше высота нано- и мезоформ рельефа и ниже скорость прироста мха для мезоформ и в целом, тем ниже УБВ для нижней части западного склона болота при его высоком среднем уровне.

Обсуждение

Полученные результаты статистического анализа показывают высокую степень описания рельефа болота высотой уровня болотных вод и интенсивностью роста мха. Прирост мха описывается от составляющих рельефа и уровня болотных вод на наиболее низком уровне. Уровень болотных вод описывается от высот рельефа и приростов мха несколько лучше. В результате можно сделать вывод, что высота поверхности исследуемого верхового болота практически полностью детерминирована от уровня болотных вод и прироста мха. Приросты мха определяются УБВ и высотами поверхности только для мезо- и макроформ рельефа, а для уровня нано- и микроформ рельефа эти переменные становятся незначимы. Сходная ситуация и с уровнем болотных вод.

С учетом числа и характера выделенных механизмов организации исследуемых переменных можно предположить, что организацию мезо- и макроформ инварианта рельефа определяет механизм с положительным контуром обратной связи в системе роста мха, накопления торфа и увеличения уровня болотных вод (Иванов, 1975). Это классический механизм образования олиготрофных болот, при котором накопление торфа ведет к подъему уровня грунтовых вод, что, в свою очередь, приводит к благоприятным условиям для роста сфагновых мхов, увеличению мощности торфа и дальнейшему подъему уровня воды. Для остальных форм рельефа и переменных, исходя из анализа их спектров, характерен другой общий механизм их организации.

Исходя из имеющихся данных и результатов их анализа, можно предположить, что на высокочастотном уровне динамика рельефа болота определяется локальными условиями роста мха, определяемыми, в свою очередь, высокочастотной составляющей

щей рельефа и связанным с ним локальным варьированием уровня болотных вод, а также саморазвитием растительного покрова. Оптимум уровня болотных вод для произрастания сфагновых мхов для исследуемого болотного массива, исходя из проведенных измерений, около 7–10 см. При большем среднем уровне болотных вод рост мха замедляется в первую очередь для западин рельефа, где происходит подъем УБВ выше поверхности мха. При меньшем УБВ также происходит замедление роста мха, в первую очередь для гряд и кочек, где УБВ падает глубже 15 см. При среднем уровне болотных вод ниже 15 см рост мха практически прекращается. В результате точки активного роста мха превращаются в кочки, на которых скорость роста мха замедляется, практически прекращаясь при достижении высоты кочки 10–15 см над основной поверхностью болота. Вследствие лучшей аэрации органический материал кочки разлагается быстрее, в результате кочка «проваливается» в своей центральной части, образуя понижение, где возобновляется рост мха. Для нано- и микроформ инварианта рельефа этот механизм совмещается с механизмом, выделенным для мезо- и макроформ рельефа, и, таким образом, его структура является результирующей этих процессов.

Большая амплитуда колебаний высот поверхности в нижней части западного склона болота, возможно, связана с активным горизонтальным ростом болота в западном направлении (около 2 м в год) и колебанием УБВ. Резкое повышение уровня поверхности болота может отражать процесс поднятия акротельма из-за повышения УБВ, связанного с подпором грунтовых вод болотными. Таким образом, акротельм при резком повышении УБВ всплывает, что и повышает высоту поверхности болота. Такая гипотеза подтверждается данными о наличии на глубинах с 60–70 до 110–130 см сильно обводненного горизонта, разделяющего акротельм и катотельм. В результате динамические изменения мощности этого горизонта могут отражаться на уровне поверхности болота. Также, учитывая нахождение болотного массива в западине водораздела, для его западной части, граничащей с основной поверхностью водораздела, возможен латеральный приток грунтовых вод, что может отражаться как на УБВ, так и на высоте поверхности болота.

Заключение

Проведенные измерения характеристик поверхности болота показали комплексный характер организации и динамики высот его поверхности, различающийся для макро-мезоформ и нано-микроформ рельефа. В целом во времени высота поверхности болота практически инвариантна по своей структуре, с небольшими ее нарушениями для западного склона болота. Высоты поверхности болота практически полностью описываются УБВ и приростом мха. При этом прирост мха и УБВ не в полной мере определяются остальными переменными. Таким образом, эти переменные, особенно на высокочастотном уровне, могут зависеть от других факторов, непосредственно не учтенных в данных измерениях, или, в случае мха, являться процессом саморазвития растительного покрова болота.

Выделяется два основных механизма формирования и динамики поверхности болота. Первый, ответственный за выпуклую форму поверхности всего болотного массива и мезоформы рельефа, определяется классическим процессом с положительной обратной связью в системе растительности, накопления торфа и уровня болотных вод. Этот процесс порождает структуру рельефа с топологической размерностью (показатель Хёрста около 1), что отражает его высокую детерминированность. Второй процесс менее детерминирован (показатель Хёрста 0.81–0.87) и определяется локальными особенностями соотношения скоростей роста сфагнумов и уровня болотных вод на фоне саморазвития растительного покрова. Совместно с первым, по всей видимости, он определяет рельеф поверхности болота для его нано- и микроформ.

Динамические изменения высоты поверхности болота в целом связываются с изменениями мощности водонасыщенного горизонта, расположенного между акротельмом и катотельмом. Наибольшая амплитуда высот поверхности характерна для западного склона с активно продвигающимся на основную поверхность водораздела краем болота и высоким варьированием уровня болотных вод при более низком их среднем уровне, что, видимо, связано с периодическим подпором грунтовых вод при нарастании болота на водораздел. Также не исключено влияние латерального стока с прилегающих к болоту территорий, что требует дальнейших исследований.

Библиография

Иванов К. Е. Водобмен в болотных ландшафтах . Л.: Гидрометиздат, 1975. 280 с.

Сысуев В. В., Пузаченко М. Ю. Динамика поверхности и свойства геосистемы верхового болота // Географические основы и экологические принципы региональной политики природопользования. Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2019. С. 258–263.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ 17-05-00790 А и ГЗ 0148-2019-0007 Института географии РАН.

ORGANIZATION AND DYNAMICS OF ORGANOGENIC RELIEF OF THE RAISED BOG

PUZACHENKO
Andrey Yuryevich

*PhD, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences,
m.yu.puzachenko@igras.ru*

SHIRONYA
Ivan Ivanovich

*A.N. Severtsov Institute of ecology and evolution of Russian Academy of
the Sciences, ivan.shironya@gmail.com*

Keywords:

raised bog
transect
relief
bog water level
moss accretion

Summary: The work is devoted to the study of the organization of the relief structure and dynamic of the raised bog massif based on multiple measurements on a transect with a regular step of 5 m and a length of 575 m. The transect crosses the slope of the bog massif with a height difference of about 1 m from the edge parts to its center in the sub-latitudinal direction. Long-term measurements of heights showed their significant variation with amplitude of up to 40 cm. To identify possible mechanisms that determine the variation of heights, we measured the moss accretions and the level of bog water at the points of elevation measurement for 5 years. Based on measurements of terrain heights using factor analysis, its invariant and dynamic components in space-time were distinguished. It was found that for the medium-low frequency components of the spectrum of the invariant and dynamic components of the terrain heights, the dimension was topological. The high-frequency component of the spectrum of the invariant component of the terrain had a dimension slightly lower than the topological dimension, and for the dynamic component it was slightly higher than brown noise. The measurements of moss accretions and bog water level also revealed their invariant and dynamic components, which spectrum dimension was similar for all frequencies and slightly higher than brown noise. A joint analysis of measurements of bog surface heights, moss accretions, and bog water levels showed that the invariant and dynamic components of the terrain were almost completely described by the bog water level and moss accretions. At the same time, the invariant and dynamic components of moss accretions and bog water level are determined from the other variables only for large and medium periods of their variation. Thus, there are two main mechanisms for organizing the topography of the bog surface, which differ for its micro and meso-macro forms. Additional mechanisms of organization and dynamics for small periods of their variation may be available for moss growth and bog water level.

Received on: 05 Jule 2020

Published on: 06 October 2020

References

- Ivanov K. E. Water exchange in bog landscapes. L.: Gidrometizdat, 1975. 280 p.
Sysuev V. V. Puzachenko M. Yu. Surface dynamics and properties of the raised bog geosystem, Geograficheskie osnovy i ekologicheskie principy regional'noy politiki prirodopol'zovaniya. Irkutsk: Izd-vo Instituta geografii im. V. B. Sochavy SO RAN, 2019. P. 258–263.



УДК 574.46, 577.34, 911.52, 528.813

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ТРОПИЧЕСКИХ ЛИСТОПАДНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА ПО ДАННЫМ МУЛЬТИСПЕКТРАЛЬНОЙ ДИСТАНЦИОННОЙ ИНФОРМАЦИИ

САНДЛЕРСКИЙ
Роберт Борисович

к. б. н., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, srobert_landy@mail.ru

Ключевые слова:

поглощенная солнечная радиация
неравновесность
самоорганизация
эксергия
инвариант

Аннотация: Рассматриваются термодинамические характеристики муссонных тропических лесов национального парка Каттъян, рассчитанные по 19 срокам съемки спутников семейства Landsat с 2000 по 2018 г. Методом главных компонент получены инварианты (параметры порядка) отдельных переменных и системы в целом и на их основе выделены типы термодинамической системы, соответствующие основным типам ландшафтного покрова территории. Показано существование двух режимов работы системы: конец влажного сезона и конец сухого сезона.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Погорелов

Получена: 01 июля 2020 года

Подписана к печати: 28 сентября 2020 года

Введение

Появление мультиспектральной дистанционной информации в значительной степени расширило возможности исследователей-географов и экологов. Однако техническое развитие средств измерений, с одной стороны, опережало развитие средств обработки, а с другой – во многом определялось практическими нуждами картографирования и инвентаризации природных ресурсов. В результате сложившаяся за последние десятилетия практика анализа мультиспектральной информации опирается преимущественно на оценки коэффициентов спектральной яркости в съемочных каналах и различных индексов, отражающих их соотношения. По сути такой подход основан на эмпирических и полуэмпирических знаниях об отражательной способности в различных диапазонах спектра, и его развитие сводится к описанию многообразия состояний отражательной поверхности в зависимости от различных внешних усло-

вий и уточнению связей между индексами и заданными свойствами экосистем. Соответственным образом развивается и методология обработки, сводящаяся к совершенствованию алгоритмов распознавания спектральных образов и их классификации (нейронные сети, метод опорных векторов, random forest и др.). По большому счету фундаментальная наука оказалась методологически не готова использовать мультиспектральные данные в качестве системы прямых измерений биофизических параметров экосистем – для оценки процессов функционирования (преобразования энергии) экосистемами использовались исключительно тепловые каналы (Price, 1982; Holbo, Luvall, 1989; Quattrochi, Luvall, 1999; Ma et al., 2003 и др.), при этом информация из каналов видимого спектра, если и использовалась, то только для оценки состояния растительного покрова. По-видимому, одной из основных причин, длительное время сдерживавших развитие «биофизической интерпретации»

мультиспектральных данных, было отсутствие теоретико-методологической основы, позволившей бы выйти за рамки традиционных климатических моделей, пренебрегавших мультиспектральными измерениями ввиду неполноты охватываемого спектра. Такую основу смогли предложить два выдающихся модельера С. Э. Йоргенсен и Ю. М. Свиричев в монографии «Towards a thermodynamic theory for ecological systems» (Jorgensen, Svirezhev, 2004). Опираясь на представления об экосистеме как открытой термодинамической диссипативной неравновесной системе, функционирующей благодаря преобразованию приходящей солнечной энергии, они обосновали и продемонстрировали возможность оценки основных ее биофизических параметров (термодинамических переменных): составляющих ее энергетического баланса и характеристик ее организации – производства энтропии и приращения информации.

В 2005 г. автор настоящего сообщения под руководством Юрия Георгиевича Пузаченко в своей бакалаврской работе адаптировал эту методологию к многоспектральной съемке Landsat 5, 7 и применил для южно-таежных ландшафтов Центрально-лесного заповедника (Сандлерский, 2005), где на тот момент уже был накоплен большой массив полевой информации о свойствах экосистем, а с 1998 г. функционировал комплекс пульсационных измерений потоков тепла и углерода eddy covariance. В наших первых работах по этой методике была проверена выполняемость основных балансовых соотношений и рассмотрены общие закономерности работы основных типов экосистем южно-таежного ландшафта: хвойных и лиственных лесов, лугов и верховых болот (Сандлерский, Пузаченко, 2009), оценена сезонная динамика термодинамических характеристик, вклад в них погоды, рельефа и состава растительности (Сандлерский, Пузаченко, 2014). В дальнейшем методика была адаптирована к съемочной системе Terra MODIS и применена для анализа термодинамической системы биосферы в целом (Puzachenko et al., 2011) и для ландшафтов Европейской равнины (Puzachenko et al., 2016). Результаты этих работ, с одной стороны, подтвердили универсальность термодинамической модели для различных съемочных систем и пространственных масштабов, с другой – позволили уточнить механизмы работы системы «климат – биосфера», показав вклад растительного покрова и лесной раститель-

ности в формирование общей циркуляции атмосферы, в том числе за счет механизма биотического насоса Горшкова (Makarieva, Gorshkov, 2006). При этом было показано, что изменчивость состояний растительного покрова на локальном уровне направлена на максимизацию поглощения энергии в области фотосинтетически активной радиации и, соответственно, производства биологической продукции. Таким образом, в соответствии с принципом необходимого разнообразия Эшби, разнообразие растительности является условием стабильного функционирования биосферы (Puzachenko et al., 2016). Дальнейшее развитие данного направления исследований видится нам, с одной стороны, в усложнении используемой модели до неэкстенсивной термостатики (Tsallis, 2009), допускающей нелинейность взаимодействия между ее элементами (пробные расчеты осуществлены для южно-таежных ландшафтов Центрально-лесного заповедника и Европейской равнины (Sandlersky et al., 2020)), с другой – расширении набора исследуемых биомов. В последнем отношении особый интерес представляет сравнение работы уже довольно хорошо изученной нами термодинамической системы бореальных лесов с работой тропических лесов.

В настоящем сообщении приводятся первые результаты анализа работы термодинамической системы тропических листопадных лесов Южного Вьетнама, где в национальном парке Каттьен (11°26' с. ш., 107°24' в. д.) с 2012 г. функционирует комплекс для измерения потоков тепла и парниковых газов методом турбулентных пульсаций (eddy covariance) лаборатории биогеоэкологии им В. Н. Сукачева и Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тропический центр) ИПЭЭ РАН. На территории парка в рамках работ Тропцентра с конца 1980-х гг. проводились многочисленные зоологические и ботанические исследования, а с 2017 г. автором настоящего сообщения начаты полевые исследования структуры и состава его растительного покрова на трансекте с регулярным шагом опробования 20 м. Таким образом, исследование термодинамической системы Каттьена на основе мультиспектральной информации дает возможность расширить наши представления о функционировании тропических экосистем с опорой на многолетние натурные наблюдения.

Материалы

Исследование осуществлено для экосистем национального парка Каттьен (входит в состав биосферного заповедника Донгнай), расположенного в 150 км к северо-западу от Хошимина (рис. 1а). Национальный парк представляет собой относительно целостный массив муссонного листопадного леса, занимающего южные отроги Центрального плато и долину реки Донгнай (рис. 1б). Ландшафты парка можно разделить на три основных вида (обобщено по: Кузнецов, Кузнецова, 2011 и Khokhlova et al., 2017): плоская равнина с базальтовым основанием, частично перекрытым раннеголоценовыми туфами под лагестроемиевыми (*Lagerstroemia* spp.), диптерокарповыми (*Dipterocarpaceae*) и их производными лесами (западная часть парка с основными абсолютными высотами 120–150 м) на бурых тропических маломощных глинистых и темноцветных глинистых почвах; сланцевая грядово-холмистая равнина с диптерокарповыми и их производными лесами на выпуклых и плоских поверхностях и бамбучниками на склонах на желтых ферралитных и тропических маломощных слаботоразвитых глинистых почвах (восточная часть с высотами до 300–350 м, т. н. Тигро-

вые холмы); озерно-аллювиальная равнина, занятая преимущественно грассландами, болотами и сезонно-заливаемыми низкоствольными лесами на аллювиальных супесчаных и глинистых почвах (северо-западная часть долины реки Донгнай и прилегающая к ней котловина озера Баусай). По сведениям А. Н. и С. П. Кузнецовых (2011, с. 17), во время Вьетнамской войны (1961–1975) растительный покров Каттьена подвергался воздействию дефолиантов, а в период с конца войны до 1989 г. его равнинная часть – выборочным вырубкам. В то же время некоторые исследователи (Vandekerkhove et al., 1994; Blanc et al., 2000) полагают, что западная, плоская часть парка представляет собой в значительной степени вторичные леса на месте расчисток. Оппонируя им, А. Н. и С. П. Кузнецовы (2011) утверждают, что вырубки были преимущественно приисковыми, и, опираясь на свой опыт исследования других лесных массивов Вьетнама, считают лесные древостои Каттьена «первичными долинными сезонно-заливаемыми, пройденными выборочными рубками, а также подвергшимися в годы войны США во Вьетнаме обработкам фитотоксикантами» (Кузнецов, Кузнецова, 2011, с. 42).

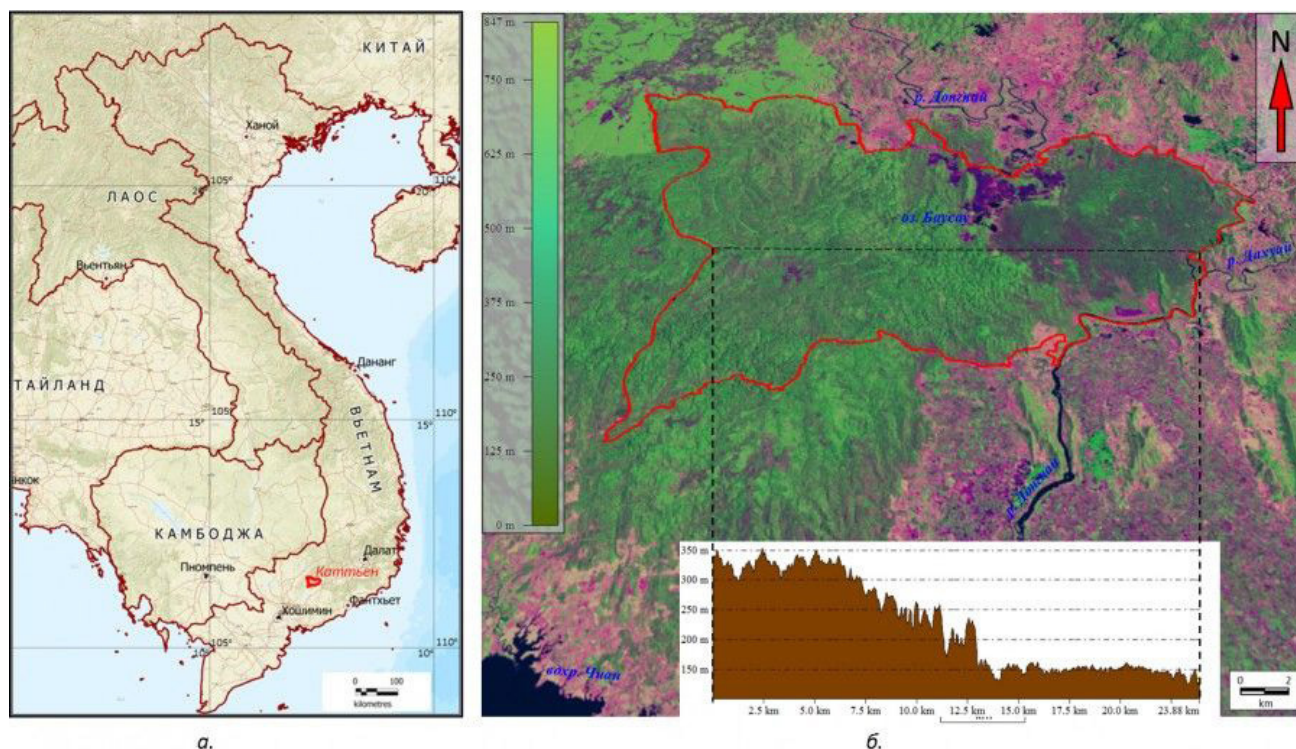


Рис. 1. Исследуемая территория: а – географическое положение Национального парка Каттьен; б – территория заповедника Каттьен, снимок Landsat 8 от 04.04.2020 (псевдоцвета) на цифровой модели рельефа SRTM. Пространственное разрешение 30 x 30 м

Fig. 1. Study area: a – Cat Tien National park geographical position; б – Cat Tien National park, Landsat 8 image on 04.04.2020 (false color image) on digital elevation model SRTM. Spatial resolution 30 x 30 m

Климат территории тропический муссонный с ярко выраженными влажным (май – октябрь) и сухим (ноябрь – апрель) сезонами (рис. 2). Среднегодовая сумма осадков – 2400–2500 мм/год, среднегодовая температура – 26.4 °С, наиболее холодный месяц –

декабрь (23.9 °С), наиболее теплый – апрель (29.1 °С). Сумма осадков в месяцы влажного сезона – до 440 мм/мес., сухого – от 10–15 мм/мес. Относительная влажность воздуха в сухой сезон – 70–75 %, во влажный – 80–90 % (Deshcherevskaya et al., 2013).

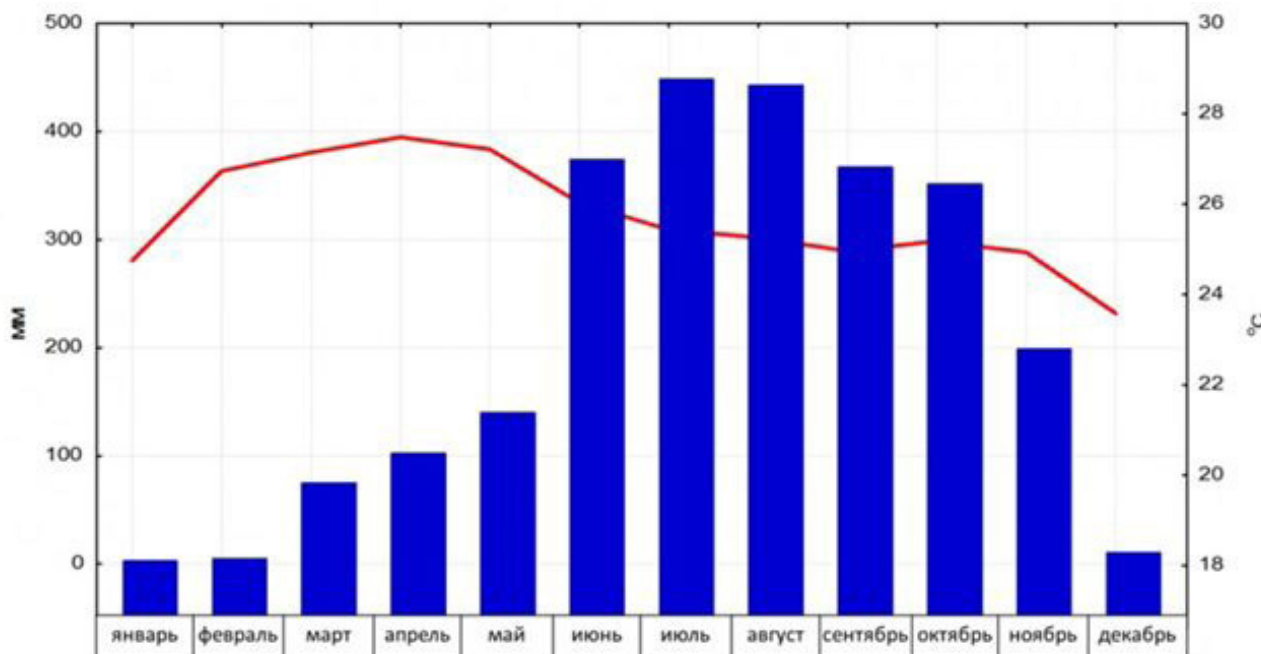


Рис. 2. Типичный годовой ход температуры и осадков по комплексу измерения потоков тепла и парниковых газов eddy covariance (Flux tower) в Национальном парке Каттьен, 2013 г.

Fig. 2. Typical annual variation of temperature and precipitations by the measuring complex of Eddy covariance (Flux tower) heat and greenhouse gas fluxes. Cat Tien National park, 2013

В качестве измерительной системы использована мультиспектральная съемка спутников семейства Landsat 5, 7, 8 с пространственным разрешением 30 x 30 м с 2000 по 2018 г. Было отобрано 19 безоблачных снимков, приходящихся на сухой сезон с октября по май (табл. 1). Сенсор Landsat 8 отличается шириной спектральных каналов от остальных, поэтому абсолютные значения полученных переменных для этих сцен отличаются от полученных для Landsat 5 и 7, что учитывается при анализе. По калибровочным постоянным сенсоров значения яркостей всех каналов, кроме теплового, пересчитываются в радиацию, отраженную деятельной поверхностью и зафиксированную сенсорами съемочной системы (Вт/м²). Значения яркости теплового канала пересчитываются в тепловой поток от деятельной поверхности и ее температуру. Приход солнечной радиации в каналах рассчитывается по солнечной постоянной для каждого канала с учетом высоты солнца и расстояния между Солнцем и Землей в момент съемки. Соответственно энергия, поглощенная в каждом

канале, рассчитывается как разность между приходом и отражением солнечной радиации.

Методы

Термодинамические характеристики для экосистем рассчитываются по методике, предложенной С. Е. Ергенсеном и Ю. М. Свиричевым (Jorgensen, Svirezhev, 2004) и скорректированной для сенсоров семейства Landsat (Сандлерский, Пузаченко, 2009). В простейшем виде энергетический баланс неравновесной системы (B) включает эксергию (EX), связанную энергию (STW), не способную совершать работу, и внутреннюю энергию системы (U):

$$B = EX + STW + U.$$

Так как речь идет об одномоментной оценке термодинамических переменных в момент съемки, то правильнее говорить о приращениях этих величин. Эксергия – энергия, способная совершать полезную работу, которой в экосистеме является поддержание круговорота влаги. Связанная энергия – рассеяние энергии в среду с тепловым потоком

Таблица 1. Параметры используемых сцен съемочных систем семейства Landsat

Дата съемки	День от начала года (day)	Высота солнца, °	Приходящая солнечная энергия по каналам Landsat, Вт/м ²	Съемочная система
16 января 2009 г.	16	42.22	134.24	Landsat 5 TM
7 февраля 2011 г.	38	48.92	141.84	Landsat 5 TM
15 февраля 2008 г.	46	50.6	145.01	Landsat 5 TM
28 февраля 2007 г.	59	54.41	151.69	Landsat 5 TM
2 марта 2008 г.	62	54.22	151.15	Landsat 5 TM
18 марта 2008 г.	78	57.93	156.55	Landsat 5 TM
1 апреля 2007 г.	91	61.7	161.41	Landsat 5 TM
16 апреля 2001 г.	106	60.34	157.91	Landsat 5 TM
29 апреля 2000 г.	120	59.87	156.05	Landsat 5 TM
3 мая 2007 г.	123	64.51	162.61	Landsat 5 TM
11 мая 2010 г.	131	63.51	160.6	Landsat 5 TM
28 сентября 2000 г.	272	61.35	163.34	Landsat 5 ETM+
8 октября 2018 г.	281	61.9	97.43	Landsat 8 OLI
26 октября 2013 г.	299	58.34	94.99	Landsat 8 OLI
18 ноября 2004 г.	322	50.37	144.26	Landsat 5 TM
24 ноября 2006 г.	328	50.57	145.01	Landsat 5 TM
10 декабря 2006 г.	344	47.83	139.86	Landsat 5 TM
18 декабря 2009 г.	352	46.36	136.72	Landsat 5 TM
20 декабря 2004 г.	354	45.42	134.66	Landsat 5 TM

и энтропией, приращение внутренней энергии – аккумуляция энергии, по-видимому, в форме накопления органического вещества. Эксергия оценивается как функция неравновесности спектров приходящей и отраженной солнечной радиации (приращение информации Кульбака). Чем более сходны эти спектры, тем более равновесен приемник (экосистема) потоку приходящей энергии и, соответственно, тем меньше приращение информации. Приращение информации, по Кульбаку, для съемки Landsat (K , нит):

$$K = \sum p_i^{\text{out}} \ln p_i^{\text{out}} / p_i^{\text{in}},$$

где $p_i^{\text{out}} = e_i^{\text{in}} / E^{\text{in}}$ – доля пришедшей энергии (e_i^{in}) в канале i от суммарной поступившей энергии (E^{in}), а $p_i^{\text{out}} = e_i^{\text{out}} / E^{\text{out}}$ – доля отраженной энергии (e_i^{out}) в канале i от суммарной отраженной энергии (E^{out}).

Эксергия солнечной радиации (Ex) рассчитывается как:

$$Ex = E^{\text{out}}(K + \ln A) + B,$$

где E^{in} – приходящая солнечная энергия, Вт/м², E^{out} – отраженная солнечная энергия,

Вт/м², $B = E^{\text{in}} - E^{\text{out}}$ – поглощенная энергия, A – альбедо – $E^{\text{out}} / E^{\text{in}}$.

Для оценки связанной энергии – диссипации энергии с тепловым потоком и энтропией – необходимо оценить энтропию отраженной солнечной радиации. Чем больше энтропия потока отраженной солнечной радиации, тем более равновесен поток отраженной солнечной радиации. Энтропия (S_{out} , нит) оценивается как:

$$S = - \sum p_i^{\text{out}} \ln p_i^{\text{out}}.$$

Связанная энергия (STW , Вт/м²):

$$STW = TWS,$$

где TW – тепловой поток от деятельной поверхности, зафиксированный тепловым каналом.

Приращение внутренней энергии системы (DU) – переход поглощенной солнечной энергии во внутреннюю энергию системы, оценивается как остаток в балансовом уравнении поглощенной энергии (B):

$$DU = B - Ex - STW.$$

Для оценки биологической продуктивно-

сти использовалось стандартное соотношение каналов – разность отражения в ближнем инфракрасном (*NIR*) и красном каналах (*RED*):

$$VI = NIR - RED.$$

Таким образом, в работе рассматривается пространственно-временное варьирование термодинамических переменных: поглощенная солнечная энергия (Вт/м^2), приращение информации (нит), энтропия отраженной солнечной радиации (нит), тепловой поток от деятельной поверхности (Вт/м^2), эксергия солнечной радиации (Вт/м^2), связанная энергия ($\text{Вт/м}^2\text{нит}$), приращение внутренней энергии (Вт/м^2).

Также рассчитывалась самоорганизация по Фёрстеру:

$$R = 1 - H/H_{\max},$$

где энтропия системы $H = -\sum p_i \log_2 p_i$, а $H_{\max}$ – максимальная энтропия – $\log_2 p_i k$, где k – количество дискретных классов. Соответственно, уровень самоорганизованности в системе возрастает при $dR/dt > 0$.

Анализ пространственно-временного варьирования термодинамических переменных осуществлялся в рамках представлений об экосистемах как о динамических системах, элементами которых является пиксель съемки (элементарная территориальная единица). Рассматривая временную динамику каждого элемента в пространстве термодинамических переменных, получаем их фазовые траектории, что дает возможность выделять устойчивые в пространстве-времени структуры. Для выделения и анализа этих структур и отношений, их порождающих, используются представления синергетики о параметрах порядка (инвариантных состояний) и управляющих параметрах (внешних факторов, таких как климат и рельеф). В качестве инструмента выделения параметров порядка (инвариантов) в анализе использован метод главных компонент.

Результаты

На рис. 3 приведен сезонный ход средних значений термодинамических переменных для территории в целом в зависимости от приходящей солнечной энергии. Сезонный ход составляющих баланса поглощенной энергии (рис. 3а) и вегетационного индекса (рис. 3б) сходен и варьирует в зависимости от прихода. Пониженный приход солнечной энергии в октябре (см. табл. 1) и сопутствующие ему пониженные значения переменных обусловлены более узкими спектральными

диапазонами Landsat 8 по сравнению с остальными. Структурно-информационные характеристики демонстрируют в целом сходную динамику: к маю растут самоорганизация и приращение информации и падает энтропия отраженной солнечной радиации. Температура деятельной поверхности варьирует довольно хаотично, не следуя за приходом радиации, что свидетельствует, по-видимому, о влиянии на нее господствующих локальных воздушных масс. В отдельные сроки она опускается до 16–17 °С, что обусловлено дымкой, не различаемой сенсорами в видимой и ближней инфракрасной частях спектра. Средняя температура не поднимается выше 24 °С даже в самом конце сухого сезона, когда среднемесячные температуры по многолетним измерениям и измерениям на Flux tower стремятся к 29 °С (см. рис. 2). Видимо, этот факт обусловлен, с одной стороны, ранним временем съемки по местному времени (≈10:00), а с другой стороны, тем, что в отличие от Flux tower измерения тепловых каналов сенсоров семейства Landsat, как было показано в работе Ю. Г. Пузаченко с соавторами (2019) при сравнении серии измерений Landsat и данных eddy covariance в ельнике сфагново-черничном, отображают тепловое поле приземного слоя атмосферы, охлаждаемого мощным потоком испарения от леса, а не собственно надкоронового пространства.

В целом можно констатировать увеличение активности работы рассматриваемой термодинамической системы с увеличением приходящей солнечной энергии, с одной стороны, а с другой – по мере возрастания количества осадков. Оценить вклад приходящей солнечной энергии (E/N) можно на основе регрессионной модели, так, для затрат энергии на эвапотранспирацию (эксергия, EX):

$$EX = 27.53 + 0.43E/N, \text{ при } R^2 = 0.77 \text{ (модель без 2-х сроков Landsat 8).}$$

Зависимость вегетационного индекса (VI) от прихода солнечной радиации:

$$VI = -1.31 + 0.062 \text{ при } R^2 = 0.54 \text{ (модель без 2-х сроков Landsat 8).}$$

Структурно-информационные параметры и температура не зависят от прихода солнечной энергии. Наш опыт анализа зависимости термодинамических характеристик от погоды для бореальных экосистем в вегетационный период (Сандлерский, Пузаченко, 2014) показывает, что варьирование этих параметров связано с накопленными осадками и

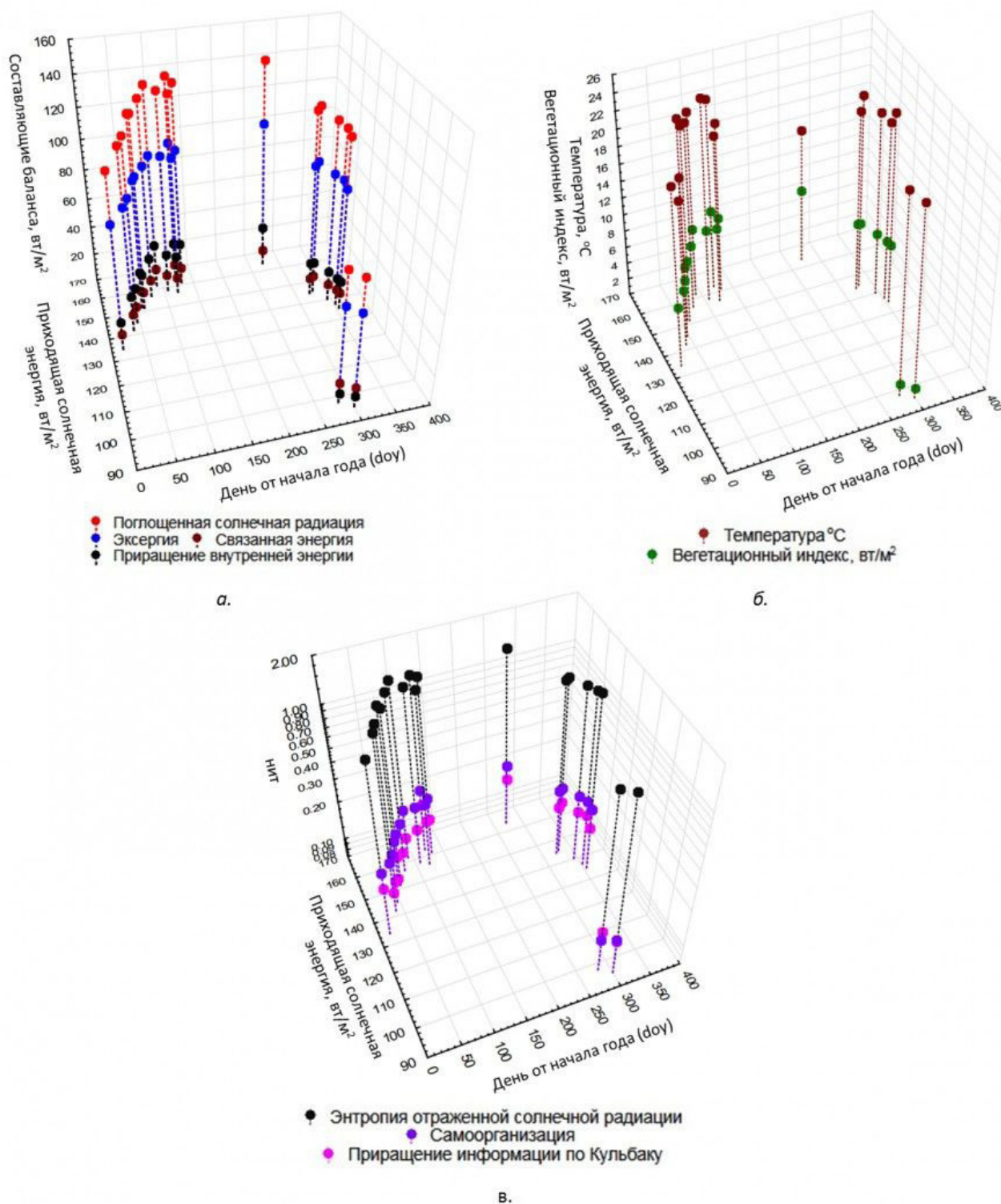


Рис. 3. Сезонный ход средних для территории значений термодинамических переменных в зависимости от прихода солнечной радиации: а – составляющие баланса; б – температура и продуктивность; в – структурно-информационные характеристики

Fig. 3. Seasonal variation of mean thermodynamic variables depending on incoming solar radiation: а – balance components; б – temperature and productivity; в – structural and informational characteristics

температурами. К сожалению, время работы Flux tower (с 2012 г.) не позволяет пока рассмотреть их влияние, однако по мере накопления новых съемок эта проблема будет решена. Другой сложностью при анализе се-

зонного варьирования термодинамических переменных в условиях муссонного климата стало отсутствие пригодных для обработки сцен в течение основного влажного сезона с июня по август, что, безусловно, мешает

оценке полной картины. Фактически пока мы не можем оценить одно из «экстремальных» состояний системы – с максимальными влагообеспеченностью и приходом солнечной радиации.

Для анализа пространственно-временного варьирования термодинамических переменных по всем срокам (19 сроков) обобщим каждую из них методом главных компонент. В табл. 2 приведены проценты варьирования, описываемые первыми двумя параметрами порядка (инвариантами) для каждой термодинамической переменной и основные сроки съемки, определяющие их. Также обобщим все переменные для всех сроков. Из таблицы видно, что пространственно-временное варьирование каждой переменной в среднем описывается двумя параметрами порядка на 70–80 %. Для большей части переменных первый инвариант определяет их пространственное варьирование в период с сентября по февраль (март), т. е. в конце влажного сезона. Эти переменные – поглощенная солнечная радиация, приращение внутренней энергии, вегетационный индекс и информационные характеристики. Выбываются из этого ряда затраты энергии на эвапотранспирацию (эксергия), для ко-

торой в эти сроки варьирование определяет второй инвариант (6.69 %), и связанная энергия с температурой (тепловой поток), для которых первый инвариант определяет варьирование в период с ноября по май. Вторые инварианты, соответственно, описывают остальную часть сроков, т. е. конец сухого сезона. Таким образом, можно сделать два вывода: термодинамическая система рассматриваемого ландшафта может находиться в двух различных состояниях – конец влажного сезона и конец сухого сезона. На рис. 4 показано соотношение инвариантов для эксергии и вегетационного индекса для двух состояний в зависимости от инварианта поглощенной солнечной энергии. В целом для территории можно констатировать, что их соотношение меняется только в локальных областях, и предположить, что состояние системы в течение недоступного нам в наблюдениях влажного сезона принципиально не отличается.

Таблица 2. Инварианты (параметры порядка) для термодинамических переменных: процент варьирования, описываемый инвариантом, и сроки съемки по факторным нагрузкам, их определяющие (по 19 срокам съемки, табл. 1)

Таблица 2. Инварианты (параметры порядка) для термодинамических переменных: процент варьирования, описываемый инвариантом, и сроки съемки по факторным нагрузкам, их определяющие (по 19 срокам съемки, табл. 1)

Термодинамическая переменная	Инвариант 1		Инвариант 2	
	%	сроки	%	сроки
Поглощенная радиация, Вт/м ²	60.47	сентябрь – февраль	8.24	февраль – май
Эксергия, Вт/м ²	65.73	февраль – май	6.69	сентябрь – февраль
Связанная энергия, Вт/м ²	78.39	ноябрь – май	4.03	май – ноябрь
Приращение внутренней энергии, Вт/м ²	58.42	сентябрь – февраль	7.35	февраль – май
Температура (тепловой поток), °C	61.34	ноябрь – май	10.06	май – ноябрь
Вегетационный индекс, Вт/м ²	67.58	сентябрь – февраль	9.43	февраль – май
Приращение информации по Кульбаку, нит	72.68	сентябрь – февраль	9.43	март – май
Энтропия отраженной солнечной радиации, нит	76.59	сентябрь – февраль	5.29	февраль – май
Самоорганизация, нит	68.33	сентябрь – март	9.84	март – май
Все переменные	45.66		19.65	

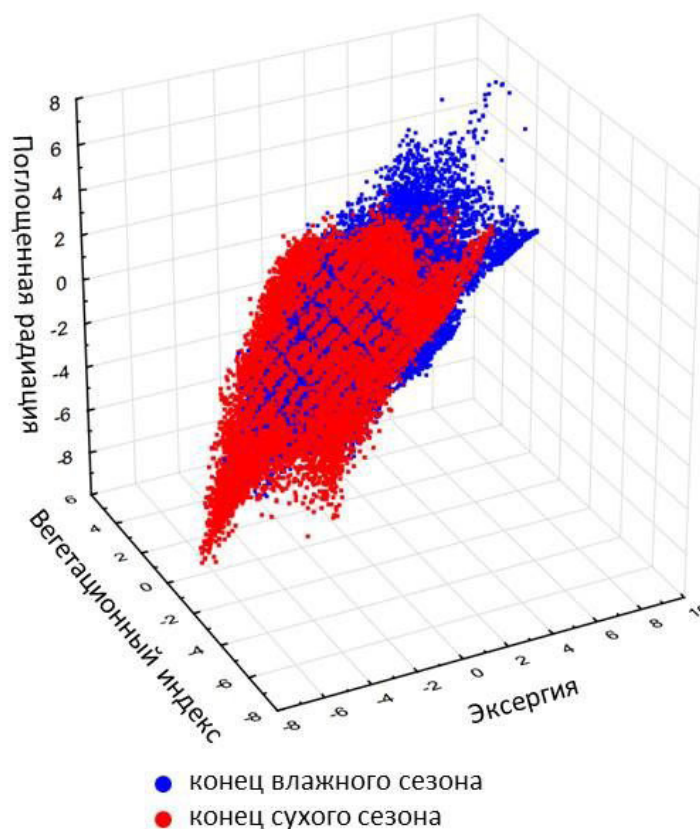


Рис. 4. Соотношение инвариантов поглощенной солнечной энергии, эксергии и вегетационного индекса для конца сухого и конца влажного сезонов

Fig. 4. The ratio between invariants of absorbed solar energy, exergy and vegetation index for the end of the dry and the end of the wet season

Для интегральной оценки термодинамической системы выделим параметры порядка по всем переменным всех сроков (по девять переменных для каждого из 19 сроков). Первые два инварианта описывают 45.66 и 19.65 % варьирования переменных. Первый инвариант определяет варьирование структурно-информационных характеристик и вегетационного индекса, а второй – составляющих энергетического баланса. При этом анализ факторных нагрузок показал, что тепловое поле (температура) в достаточной степени не описывается ни одним фактором, ни несколькими при увеличении их количества. Изображения инвариантов приведены на рис. 5. Согласно изображению, наиболее неравновесные, самоорганизованные и продуктивные экосистемы располагаются на склонах возвышенности в восточной части парка (Тигровых холмов) западной экспозиции и отдельных сланцевых грядах (гряда на юго-западе, на противоположном от парка берегу р. Донгнай). По-видимому, они представляют собой бамбучники с участием диптерокарпусов. Грассланды в районе

оз. Баусау, сельскохозяйственные культуры и прочие безлесные антропогенизированные территории на левом берегу Донгнай, не относящиеся к парку, имеют минимальную продуктивность, неравновесность и самоорганизацию. Значения этих переменных для лесов с преобладанием лагерьстремиевых сообществ на плоской западной части парка находятся на среднем уровне. Значение второго инварианта, отображающего пространственное варьирование составляющих поглощенной солнечной радиации, т. е. главным образом затрат энергии на эвапотранспирацию (эксергия), максимально для водных объектов (оз. Баусау и р. Донгнай) и эрозионной сети Тигровых холмов. Некоторое повышение его значений наблюдается также по сезонно-затопляемым понижениям на плоской западной части парка. Так же, как и в случае с первым инвариантом, антропогенизированные территории на левобережье Донгнай имеют минимальное поглощение и затраты энергии на эвапотранспирацию.

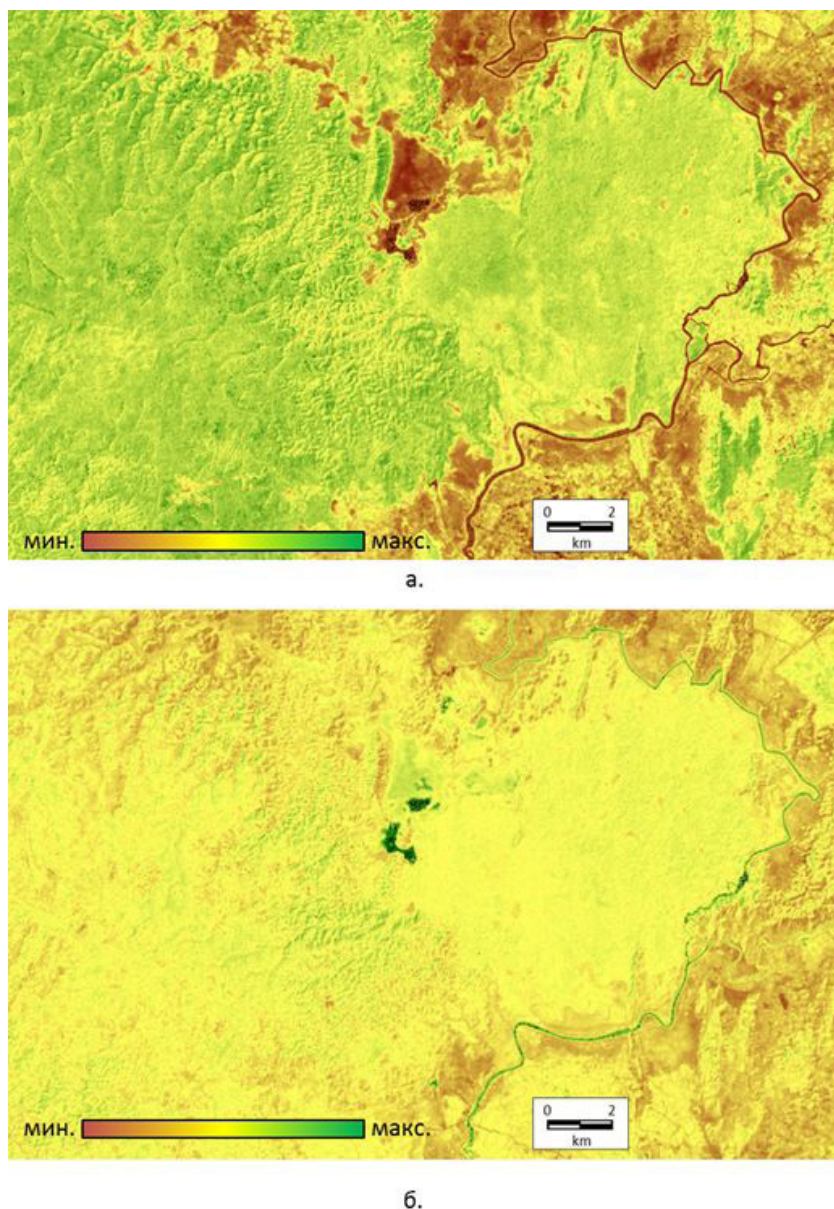


Рис. 5. Инварианты (параметры порядка) термодинамической системы: а – первый инвариант (45.66 %) – структурно-информационные характеристики и вегетационный индекс; б – второй инвариант (19.65 %) – поглощенная энергия и эксергия

Fig. 5. Invariants (order parameters) of thermodynamic system: а – the first invariant (45.66 %) – structural and informational characteristics and vegetation index; б – second invariant (19.65 %) – absorbed energy and exergy

На основе соотношения параметров порядка (инвариантов) в каждом пикселе можно выделить типы термодинамической системы. На рис. 6 приведен результат дихотомической классификации территории (третий уровень) по значениям двух инвариантов, обобщающих варьирование всех переменных и соотношение средних значений инвариантов для полученных типов. Основываясь на знании территории, визуальном дешифрировании снимков открытого доступа с высоким разрешением и общих представлениях о закономерностях варь-

рования термодинамических характеристик, можно интерпретировать полученные классы следующим образом:

1 – сельскохозяйственные земли (плантации кофе, гевеи, орехов и т. д.) и земли поселений с минимальными самоорганизацией, биологической продуктивностью и затратами энергии на эвапотранспирацию;

2 – луга, в том числе под выпасами, грасланды (слоновья трава) с невысокими самоорганизацией, продуктивностью и затратами на эвапотранспирацию;

3 – бамбучники с максимальными про-

дуктивностью и самоорганизацией и низкими затратами на эвапотранспирацию;

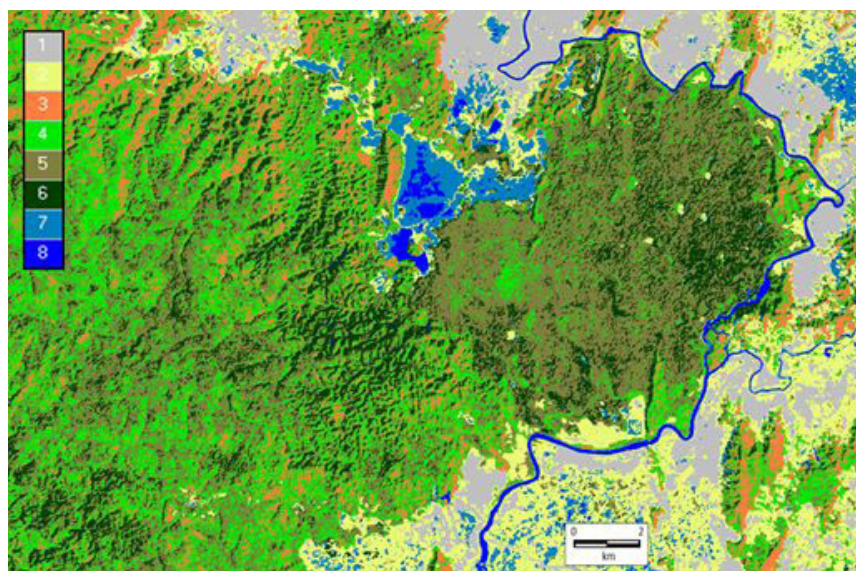
4 – молодые леса сложного состава со средними самоорганизацией и продуктивностью и средними затратами на эвапотранспирацию;

5 – леса с преобладанием лагерстреимии со средними самоорганизацией и продуктивностью и высокими затратами на эвапотранспирацию;

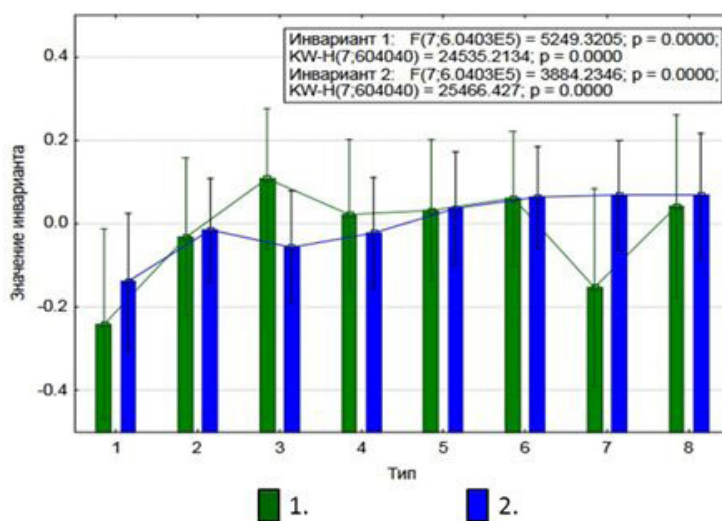
6 – леса с участием диптерокарповых с высокими продуктивностью, самоорганизацией и затратами на эвапотранспирацию;

7 – сезонно-заливаемые участки, занятые кустарниками и грассландами, с низкими продуктивностью и самоорганизацией и высокими затратами на эвапотранспирацию;

8 – водные объекты – оз. Баосау и р. Донгнай.



а.



б.

Рис. 6. а – типы термодинамической системы: 1 – сельскохозяйственные земли и селитьбы, 2 – луга и грассланды, 3 – бамбучники, 4 – молодые леса, 5 – лагерстреимиевые леса, 6 – диптерокарповые леса, 7 – грассланды сезонно-заливаемые, 8 – водные объекты; б – box-plots для значений инвариантов по типам термодинамической системы: 1 – первый инвариант – структурно-информационные характеристики и вегетационный индекс, 2 – второй инвариант – поглощенная энергия и эксергия

Fig. 6. а – types of thermodynamic system: 1 – agricultural lands and settlements, 2 – meadows and grasslands, 3 – bamboos, 4 – young forests, 5 – lagestroemia forests, 6 – dipterocarp forests, 7 – seasonally flooded grasslands, 8 – water objects; б – box-plots for invariant values by the type of thermodynamic system: 1 – the first invariant – structural informational characteristics and vegetation index, 2 – the second invariant – absorbed energy and exergy

Можно говорить о том, что полученные типы термодинамической системы соответствуют основным типам сообществ для исследуемой территории, а их пространственная конфигурация в целом соответствует не только нашим представлениям, но и результатам других исследователей. Так, для территории Каттьена в 1993 г. на основе снимка Landsat 5 TM за 1990 г. была выполнена классификация ландшафтного покрова с верификацией по полевым геоботаническим описаниям (Vandekerkhove et al., 1993). Приведенная там картосхема в целом сходна с полученной нами.

Заключение

Осуществленный анализ показал сходство устройства термодинамической системы листопадного тропического леса с работой бореальных лесов в аспекте существования двух функциональных подсистем: собственно термодинамической, отвечающей за транспорт влаги, и структурно-информационной, связанной с производством биологической продукции. Как и для бореальных лесов, для тропических выделяется два различных состояния системы, однако, если для бореальных наличие этих состояний обусловлено сезонным варьированием прихода солнечной энергии и напрямую определяется соотношением теплового потока (температуры) от деятельной поверхности и затрат тепла на испарение (зимой чем боль-

ше поглощение и затраты тепла на испарение, тем больше тепловой поток, а летом наоборот – чем больше поглощение и затраты на испарение, тем тепловой поток меньше), то для тропических лесов такой закономерности нет. Как в конце сухого сезона, так и в конце влажного температурное поле в целом слабо положительно связано с приходом солнечной энергии, ее поглощением и затратами на испарение, что свидетельствует о его регуляции режимом локальной циркуляции и осадков. Выделенные типы термодинамической системы являются хорошей основой планирования дальнейшего анализа сезонной динамики переменных, а также планирования полевых исследований для оценки свойств экосистем, определяющих их варьирование. В то же время полученное их отображение (см. рис. 6) заставляет предполагать наличие искажений, обусловленных ранним временем съемки. Так, территории с наибольшим поглощением и, соответственно, затратами энергии на эвапотранспирацию приурочены к склонам, обращенным на северо-запад, т. е. наиболее затененным. Таким образом, для дальнейшего исследования необходимо оценить вклад рельефа в термодинамические характеристики, что осуществляется на основе стандартных статистических методов анализа цифровой модели рельефа и ее производных морфометрических характеристик.

Библиография

- Кузнецов А. Н., Кузнецова С. П. Лесная растительность: видовой состав и структура древостоев // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам) / Под общ. ред. А. В. Тиунова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 16–43.
- Пузаченко Ю. Г., Байбар А. С., Варлагин А. В., Кренке А. Н., Сандлерский Р. Б. Тепловое поле южно-таежного ландшафта Русской равнины // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2019. № 2. С. 51–68.
- Сандлерский Р. Б. Сезонная динамика энергетических характеристик ландшафта по данным дистанционного зондирования // Вестник молодых ученых. Вып. II. Сборник лучших докладов Международной научной конференции студентов, аспирантов, и молодых ученых «Ломоносов – 2005». М.: МАКС Пресс, 2005. С. 62–71.
- Сандлерский Р. Б., Пузаченко Ю. Г. Термодинамика биогеоценозов на основе дистанционной информации // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 2. С. 121–142.
- Сандлерский Р. Б., Пузаченко Ю. Г. Термодинамика ландшафта на основе данных дистанционного зондирования // Вопросы географии. Вып. 138: Горизонты ландшафтоведения. М.: Издательский дом «Кодекс», 2014. С. 185–214.
- Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J.-P. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: An analysis of the successional trends // Journal of Biogeography. 2000. Vol. 27. P. 141–157.
- Deshcherevskaya O. A., Avilov V. K., Dinh Ba Duy, Tran Cong Huan, Kurbatova J. A. Modern climate of the Cát Tiên National Park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies // Izvestiya Atmospheric and Oceanic Physics. 2013. Vol. 49. P. 819–838.
- Holbo H. R., Luvall J. C. Modeling surface temperature distributions in forest landscapes // Remote Sensing of Environment. 1989. Vol. 27. P. 11–24.

- Jorgensen S. E., Svirezhev Y. M. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Oxford, 2004. 369 p.
- Ma Y., Wang J., Huang R., Wei G., Menenti M., Su Z., Hu Z., Gao F., Wen J. Remote sensing parameterization of land surface heat fluxes over arid and semi-arid areas // *Advances in Atmospheric Sciences*. 2003. Vol. 20. № 4. P. 530–539.
- Makarieva A. M., Gorshkov V. G. Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land // *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 2006. № 3. P. 2621–2673.
- Khokhlova O. S., Myakshina T. N., Gubin S. V., Kuznetsov A. N. Morphogenetic features of soils in the Cat Tien National park, Southern Vietnam // *Eurasian Soil Science*. 2017. Vol. 50 (2). P. 158–175.
- Price J. C. On the use of satellite data to infer surface fluxes at meteorological scales // *Journal of applied meteorology*. 1982. Vol. 21. P. 1111–1122.
- Puzachenko Y. G., Sandlersky R. B., Krenke A. N., Olchev A. Assessing the thermodynamic variables of landscapes in the southwest part of East European plain in Russia using the MODIS multispectral band measurements // *Ecological Modelling*. 2016. Vol. 319. P. 255–274.
- Puzachenko Y. G., Sandlersky R. B., Svirejeva-Hopkins A. Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing // *Ecological Modelling*. 2011. Vol. 222 (16). P. 2913–2923.
- Quattrochi D. A., Luvall J. C. Thermal infrared remote sensing for analysis of landscape ecological processes: methods and applications // *Landscape Ecology*. 1999. № 14. P. 577–598.
- Sandlersky R., Puzachenko Y., Krenke A., Shironya I. Land cover thermodynamic characteristics defined by remote multispectral data based on nonextensive statistical mechanics // *Landscape patterns in a range of spatio-temporal scales / Landscape series*. 2020. Vol. 26. P. 111–118.
- Tsallis C. Introduction to nonextensive statistical mechanics. NY, 2009. 382 p.
- Vandekerkhove K., Wulf de R., Chin N. N. Dendrological composition and forest structure in Nam Bai Cat Tien National Park, Vietnam // *Silva Gandavensis*. 1993. Vol. 58. P. 41–83.

Благодарности

Выражаем благодарность директору Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тропический центр) ИПЭЭ РАН Андрею Николаевичу Кузнецову за неоценимую помощь в сборе полевого материала на территории Национального парка Каттъян, не использованного в настоящей работе, но без которого она была бы невозможна.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 19-05-00539-а.

THERMODYNAMIC SYSTEM OF TROPICAL DECIDUOUS FORESTS IN SOUTH VIETNAM BASED ON MULTISPECTRAL REMOTE SENSING DATA

SANDLERSKY
Robert Borisovich

PhD, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
srobert_landy@mail.ru

Keywords:

absorbed solar radiation
nonequilibrium
self-organization
exergy
invariant

Summary: Thermodynamic characteristics of the monsoon rainforests of the Cat Tien National Park are considered, calculated for 19 periods of Landsat satellite surveys from 2000 to 2018. Invariants (order parameters) of individual variables and the system as a whole were obtained by the method of principal components. On their basis the types of thermodynamic system corresponding to the main types of landscape cover of the territory were identified. The existence of two modes of operation of the system was shown: the end of the wet season and the end of the dry season.

Reviewer: A. V. Pogorelov

Received on: 01 July 2020

Published on: 28 September 2020

References

- Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J. P. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: An analysis of the successional trends, *Journal of Biogeography*. 2000. Vol. 27. P. 141–157.
- Deshcherevskaya O. A., Avilov V. K., Dinh Ba Duy, Tran Cong Huan, Kurbatova J. A. Modern climate of the Cát Tiên National Park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies, *Izvestiya Atmospheric and Oceanic Physics*. 2013. Vol. 49. P. 819–838.
- Holbo H. R., Luvall J. C. Modeling surface temperature distributions in forest landscapes, *Remote Sensing of Environment*. 1989. Vol. 27. P. 11–24.
- Jorgensen S. E., Svirezhev Y. M. *Towards a thermodynamic theory for ecological systems*. Oxford, 2004. 369 p.
- Khokhlova O. S., Myakshina T. N., Gubin S. V., Kuznetsov A. N. Morphogenetic features of soils in the Cat Tien National park, Southern Vietnam, *Eurasian Soil Science*. 2017. Vol. 50 (2). P. 158–175.
- Kuznecov A. N., Kuznecova S. P. Forest vegetation: species composition and structure of forest stands, *Struktura i funktsii pochvennogo naseleniya tropicheskogo mussonnogo lesa (Nacional'nyy park Kat T'en, Yuzhnyy V'etnam)*, Pod obsch. red. A. V. Tiunova. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011. P. 16–43.
- Ma Y., Wang J., Huang R., Wei G., Menenti M., Su Z., Hu Z., Gao F., Wen J. Remote sensing parameterization of land surface heat fluxes over arid and semi-arid areas, *Advances in Atmospheric Sciences*. 2003. Vol. 20. No. 4. P. 530–539.
- Makarieva A. M., Gorshkov V. G. Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land, *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 2006. No. 3. P. 2621–2673.
- Price J. C. On the use of satellite data to infer surface fluxes at meteorological scales, *Journal of applied meteorology*. 1982. Vol. 21. P. 1111–1122.
- Puzachenko Y. G., Sandlersky R. B., Krenke A. N., Olchev A. Assessing the thermodynamic variables of landscapes in the southwest part of East European plain in Russia using the MODIS multispectral band measurements, *Ecological Modelling*. 2016. Vol. 319. P. 255–274.
- Puzachenko Y. G., Sandlersky R. B., Svirejeva-Hopkins A. Estimation of thermodynamic parameters of the biosphere, based on remote sensing, *Ecological Modelling*. 2011. Vol. 222 (16). P. 2913–2923.
- Puzachenko Yu. G., Baybar A. S., Varlagin A. V., Krenke A. N., Sandlerskiy R. B. Thermal field of the southern taiga landscape of the Russian plain, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2019. No. 2. C. 51–68.
- Quattrochi D. A., Luvall J. C. Thermal infrared remote sensing for analysis of landscape ecological processes: methods and applications, *Landscape Ecology*. 1999. No. 14. P. 577–598.
- Sandlerskiy R. B., Puzachenko Yu. G. Analysis of thermodynamic properties of biogeocenosis based on remote sensing data, *Zhurnal obshchey biologii*. 2009. T. 70. No. 2. P. 121–142.
- Sandlerskiy R. B., Puzachenko Yu. G. Landscape thermodynamics based on remote sensing data, *Voprosy*

- geografii. Vyp. 138: Gorizonty landshaftovedeniya. M.: Izdatel'skiy dom «Kodeks», 2014. P. 185–214.
- Sandlerskiy R. B. Seasonal dynamics of landscape energy characteristics based on remote sensing data, Vestnik molodyh uchenykh. Vyp. II. Sbornik luchshih dokladov Mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii studentov, aspirantov, i molodyh uchenykh «Lomonosov – 2005». M.: MAKSS Press, 2005. P. 62–71.
- Sandlersky R., Puzachenko Y., Krenke A., Shironya I. Land cover thermodynamic characteristics defined by remote multispectral data based on nonextensive statistical mechanics, Landscape patterns in a range of spatio-temporal scales, Landscape series. 2020. Vol. 26. P. 111–118.
- Tsallis C. Introduction to nonextensive statistical mechanics. NY, 2009. 382 p.
- Vandekerkhove K., Wulf de R., Chin N. N. Dendrological composition and forest structure in Nam Bai Cat Tien National Park, Vietnam, Silva Gandavensis. 1993. Vol. 58. P. 41–83.



УДК 911.2(470.56)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КАК ФАКТОР СТАБИЛЬНОСТИ БИОПРОДУКЦИ- ОННОГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СТЕПНЫХ ГЕОСИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ АЙТУАРСКОЙ СТЕПИ, ЮЖНЫЙ УРАЛ)

ХОРОШЕВ

Александр Владимирович

*доктор географических наук, Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова, avkh1970@yandex.ru*

Ключевые слова:

степь
фитоценоз
ландшафтная структура
NDVI
травяная фитомасса
динамика
стабильность
Южный Урал

Аннотация: Исследуется зависимость изменчивости функционирования ландшафта от его пространственной структуры на примере степей Южного Урала. Значения индекса NDVI и его внутрисезонная изменчивость рассматриваются как функции рельефа, соседств, конфигурации урочищ. Полевая верификация показала возможность использовать NDVI как индикатор надземной травяной фитомассы. Приращения NDVI между парами сроков ранжированы по отклонениям от модальных значений. Проверялась гипотеза, что наряду с фоновыми для ландшафта приращениями локальные факторы могут вызывать отклонения от фоновой динамики и частые смены типа динамики. Стабильность динамики NDVI характеризуется индексом Шеннона через соотношение повторяемостей отклонений от фоновых приращений. NDVI адекватно отражает надземную травяную фитомассу начала летнего периода за исключением луговых и лугово-степных сообществ с большим участием кустарников. Статистическими методами выявлено варьирование вкладов факторов организации рельефа и позиционных факторов в динамику NDVI в течение теплого периода. Значение принадлежности к положительным или отрицательным формам рельефа и положения в катене возрастает в летний период. Факторы расчлененности рельефа и инсоляции более значимы в поздневесенний период. На южных склонах и в днищах ложин фитомасса существенно отклоняется от фоновых закономерностей, обусловленных рельефом. Степень стабильности динамики NDVI зависит от положения по отношению к границам урочищ и его формы. В центральных секторах плато и делювиальных шлейфов зависимость от фоновой ландшафтной динамики ослабевает, усиливается вклад положительных обратных почвенно-фитоценологических связей в формирование фитомассы.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 27 июня 2020 года

Подписана к печати: 29 сентября 2020 года

Введение

К современному этапу развития науки о ландшафте в ней обозначились две магистральные линии исследований структуры ландшафта (Современное..., 2018). Первая линия концентрируется на выявлении фак-

торов пространственной дифференциации, способах идентификации и картографирования пространственных единиц, изучении адаптации многообразных природных и социально-экономических объектов и явлений к пространственной структуре. Вторая линия сосредотачивает внимание на межкомпо-

нентных радиальных связях, круговоротах, цепных реакциях между компонентами. Обе линии исследований могут содержать временную составляющую, описывающую динамику и эволюцию пространственных структур или набора свойств компонентов ландшафта. В последние годы своей деятельности Ю. Г. Пузаченко особенно активно развивал геодинамическое направление ландшафтоведения, изучающее механизмы пространственно-временной динамики и организации ландшафта и его компонентов (Пузаченко, 2014). Однако явным пробелом остается сюжет, который мог бы связать эти две линии между собой: зависимость динамики от характера пространственного контекста. Возможно, это связано с трудностью организации стационарных исследований, но в то же время новые возможности предоставляет доступность накопленной базы космических снимков и цифровых моделей рельефа.

Достигнутый уровень развития ландшафтоведения требует перехода от этапа идентификации, описания, классификации пространственных структур к этапу объяснения механизмов формирования эмерджентных свойств геосистем как результата взаимодействия элементов пространственной структуры. Решение этой задачи позволяет стабилизировать режимы функционирования природно-хозяйственных систем путем как подбора оптимальных площадных соотношений, конфигураций и соседств хозяйственный угодий, так и адаптации допустимых нагрузок к естественному диапазону изменчивости свойств ландшафта во времени.

Под стабильностью функционирования геосистемы в данной работе понимается стабильность принадлежности к тому или иному классу динамических изменений. В качестве индикатора функционирования мы используем нормализованный разностный вегетационный индекс (NDVI) как индикатор зеленой надземной фитомассы. В качестве меры динамических изменений рассматривается приращение (с положительным или отрицательным знаком) значения индекса между сроками наблюдений и мера отклонения приращения для фации от фонового приращения для ландшафта.

Изменчивость фации, по гипотезе, отражает не только ее собственные свойства, но состояние геосистемы более высокого ранга. По мнению Ю. Г. Пузаченко, взаимодействие обычно имеет довольно малую дальность с получением информации

прежде всего от ближних соседей, что не устраняет всесторонне влияние поведения системы в целом (Пузаченко, 2017а). На изменчивость свойств может влиять пропорция, конфигурация, размеры, соседства пространственных элементов вышестоящей (более высокого ранга) геосистемы. С точки зрения ландшафтоведения и ландшафтной экологии этот аспект требует учета одновременного влияния разнообразных типов пространственных структур (Turner, Gardner, 2015; Гродзинский, 2015) и разделения их вкладов. В качестве вышестоящих, по отношению к фации, рассматриваются три типа ландшафтных структур (по В. Н. Солнцеву, 1997): геостационарные (обусловленные стабильными геолого-геоморфологическими характеристиками), геоциркуляционные (порождаемые гравитационными потоками вещества), биоциркуляционные (порождаемые почвенно-фитоценоотическими отношениями в зависимости от тепло- и влагообеспеченности). При исследовании биоциркуляционных структур особое значение приобретают положительные обратные связи между почвой и фитоценозом, которые позволяют преодолевать рамочные условия функционирования, заданные морфолито-генной основой.

Одной из важных граней исследований взаимодействия пространственной единицы с соседними и удаленными единицами считается оценка вклада позиционных факторов. Например, зависимость NDVI и его изменчивости от положения по отношению к соседним экологически значимым объектам недавно описана в гидролесомелиоративных исследованиях (Пахучий, Пахучая, 2014). В прикладном аспекте часто исследовалась изменчивость урожайности сельскохозяйственных культур (обычно по значениям NDVI) в зависимости от пространственной вариативности рельефа и почв на полях, особенно в связи с разработкой технологий точного земледелия (Corwin, 2013; Kaspar et al., 2003; Basso et al., 2001; Verhulst, Govaerts, 2010).

Целью исследования было установить пространственные и позиционные условия существования разных классов стабильности функционирования. Предварительно необходимо было решить задачу о факторах пространственного варьирования надземной фитомассы как таковой и об изменчивости вкладов этих факторов во времени. Затем проверялись гипотезы о зависимости изменчивости фитомассы во времени от

принадлежности к видам урочищ, положения фации внутри урочищ, соседств и конфигураций урочищ.

Материалы

Исследование проведено в низкогорно-

степном ландшафте Южного Урала (левобережье р. Урал) на участке «Айтуарская степь» государственного заповедника «Оренбургский» и примыкающих территориях (рис. 1). Общая площадь исследования – 139 кв. км.

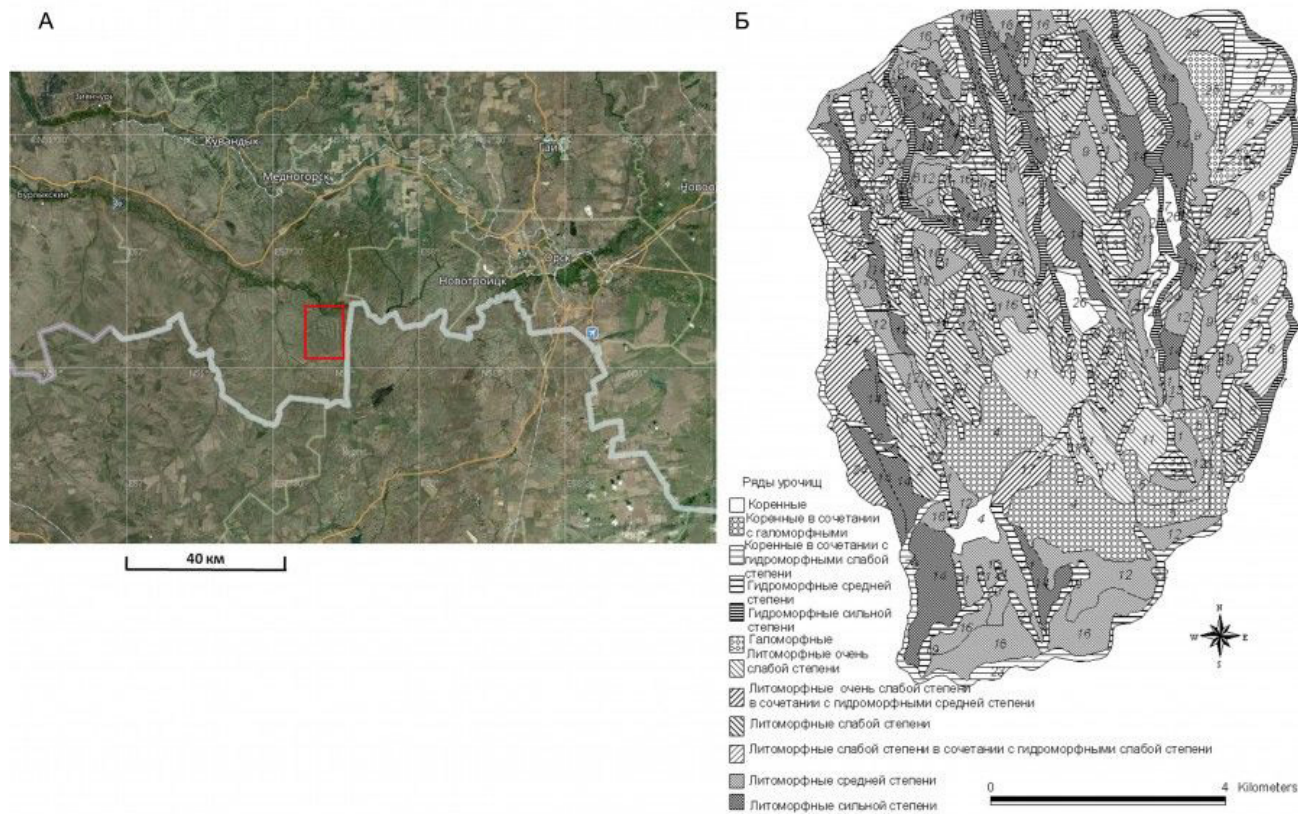


Рис. 1. Географическое положение территории исследования в Кувандыкском районе Оренбургской области (А) и ландшафтная структура заповедного участка (Б). 1–33 – номера видов урочищ (Хорошев, 2016)

Fig. 1. Geographical position of the study area in the Kuvandyk district, Orenburg region (А) and landscape pattern of the nature reserve (Б). 1–33 – stow types (Khoroshev, 2016)

Основная часть территории Айтуарской степи (западный и центральный сектора до западной окраины балки Тышкак) принадлежит ландшафту структурно-эрозионного складчатого грядово-балочного низкогорья, сложенного чередующимися пластами песчаников, конгломератов, известняков и алевролитов, с останцами эоценовых поверхностей выравнивания, с петрофитными разнотравно-ковыльно-типчачовыми степями на черноземах южных маломощных сильнокаменистых поверхностно-карбонатных (Хорошев, Леонова, 2015; Хорошев, 2016).

Ландшафтные описания производились на площадках 10 x 10 м в фациях репрезентативных для всех звеньев катен и секторов эрозионных форм с разной площадью водосбора. Общее количество описаний за пери-

од 2011–2019 гг. составило 216. В июне 2019 г. на 64 площадках 0.5 x 0.5 м были проведены укусы травяной надземной фитомассы. Укусы собирались в полиэтиленовые пакеты, после маршрута сразу же взвешивались в сыром состоянии; после высушивания взвешивались повторно для расчета сухой фитомассы и содержания влаги. Аналогичным образом определялась влажность гумусовых горизонтов почв, отобранных в бьюксы.

Для решения задачи о пространственных факторах изменчивости зеленой надземной фитомассы во времени использованы данные NDVI, рассчитанные для 11 весенних и летних сроков съемки спутника Landsat 8 2014–2019 гг. с разрешением 30 м. Для характеристики рельефа использована цифровая модель SRTM (исходное разрешение

90 м) после процедуры даунскейлинга до разрешения 30 м методом Bicubic Spline Interpolation. Общее число пикселей составило 154703. Расчеты морфометрических показателей рельефа, классификация космического изображения производились средствами SAGA GIS 7.4.0.

Методы

Пространственное распределение растительных сообществ выявлялось путем классификации серии разносезонных многоканальных космических снимков Landsat 8 методом к-средних в программе SAGA GIS и полевой верификации результатов формализованной классификации. Разрешение снимка 30 м примерно соответствует размеру природно-территориального комплекса ранга фации.

Значения NDVI были рассчитаны по снимкам Landsat 8. Во избежание влияния климатических трендов использованы доступные снимки Landsat с датой съемки, отстоящей от полевых наблюдений не более чем на 5 лет, т. е. 2014–2019 гг. Для проверки гипотезы о зависимости условий биопродуцирования от рельефа средствами программы Statistica 7.0 построены мультирегрессионные линейные «геоморфологические» модели, в которых в качестве зависимой переменной выступали либо значения NDVI, либо характеристики их изменчивости во времени, а в качестве независимых – характеристики рельефа. Для этого в программе SAGA GIS рассчитаны: позиционный индекс TPI и индекс расчлененности TRI (для окрестностей 90, 150, 210, 270, 310, 390 м), уклон, экспозиция склона (выраженная показателями положения на осях «север – юг» и «запад – восток» через косинус и синус румба, измеренного в радианах соответственно), индекс конвергенции, индекс аккумуляции стока, продольная и поперечная кривизны, топографический индекс влажности (TWI), индекс влажности SAGA, эрозионный (LS) фактор, индекс баланса массы, площадь водосбора, площадь склонового водосбора, вертикальная дистанция до тальвега, глубина долин, относительная позиция на склоне (Olaya, 2004). Для снижения размерности данных о рельефе использован метод главных компонент (Пузаченко, 2004). В результате выделено 4 интегральных латентных переменных – факторы организации рельефа, использованные в качестве предикторов в геоморфологических моделях. Суммарно 4 фактора описывают 82 % дисперсии исход-

ных переменных. Они интерпретированы следующим образом: 1 – принадлежность к положительным или отрицательным формам рельефа (контраст увалов и балок), 2 – расчлененность (контраст платообразного и глубоко расчлененного секторов ландшафта), 3 – экспозиция склона (контраст солнечных и теневых склонов, выраженный через косинус и синус экспозиции), 4 – положение на склоне (контрасты автономных, транзитных и аккумулятивных геохимических позиций). Предметом сравнения для разных сроков были коэффициенты детерминации и стандартизованные регрессионные коэффициенты beta.

Для проверки гипотезы о неодинаковой точности геоморфологических моделей в разных ландшафтных условиях методом однофакторного дисперсионного анализа и его непараметрических аналогов (Kruskal – Wallis) исследовалась локализация остатков моделей, т. е. разности между наблюдаемыми и предсказанными значениями NDVI. В качестве группирующих категоризованных переменных использовались типы фитоценоза, экспозиции склона, типы горных пород, формы рельефа, в качестве зависимых – остатки моделей.

Исходными данными для анализа внутрисезонной динамики фитомассы были приращения значений NDVI между парами сроков в течение года. По стандартизованным (для каждого срока отдельно) значениям приращений и степени их отклонений от модальных приращений определены классы стабильности. Исходное допущение заключалось в следующем. В силу единых для полигона исследования климатических условий за период между любыми двумя сроками в течение вегетационного периода происходит некоторое естественное «фоновое» приращение индекса (с положительным или отрицательным знаком) в большинстве пикселей. Для каждой пары сроков проверялась гипотеза о нормальном распределении приращений или, по крайней мере, наличии модального интервала вблизи среднего значения. Во всех случаях подтвердился второй вариант. Тогда для каждого пикселя можно определить, подчиняется ли он «фоновой» (модальной) тенденции в интервале 0.5 среднеквадратичного отклонения от среднего в каждую сторону либо отклоняется от модального приращения на большую величину (0.5–1.5 и более 1.5 среднеквадратичного отклонения) в положительную или отрицательную сторону. По результатам

каждому пикселу присвоен один из пяти «классов отклонения» для данного срока. Затем для всего множества сроков наблюдений проверялась гипотеза о стабильности такого «класса отклонения». Например, пиксел может: а) всегда находиться в модальном классе «фоновых» приращений» (т. е. функционирует «как большинство» пикселов), б) всегда находиться в одном и том же классе сильных отрицательных отклонений (сильно отличается от большинства, но всегда одинаково), в) всегда находиться в классе сильных положительных отклонений, г) часто переходить их одного класса отклонений в другой (иногда «как все», иногда «больше других», иногда «меньше других»). Первые три случая (а, б, в) будут рассматриваться как стабильное функционирование. Последний случай (г) рассматривается как принадлежность пиксела к классу нестабильного функционирования.

Для каждого пиксела рассчитана повторяемость каждого класса отклонений по 13 парам сроков в пределах вегетационного периода в 2014–2019 гг. Для оценки степени стабильности рассчитана мера неопределенности типа динамики по формуле Шеннона. Низкие значения меры неопределенности трактуются как высокая повторяемость одних и тех же классов отклонений (градиций приращения фитомассы), т. е. высокая стабильность сезонного поведения фитоценоза (с вариантами «всегда как большинство», «всегда вразрез с большинством»). Высокая неопределенность трактуется как высокая изменчивость локальной динамики, непостоянство локальных ландшафтных процессов по сравнению с динамикой ландшафтного масштаба, т. е. зависимость от внутрифациальных и межфациальных взаимодействий, сильно варьирующих в зависимости от условий конкретного года или сезона.

На основании классификации пикселов по средним стандартизованным приращениям и среднеквадратическим отклонениям стандартизованных приращений за 13 пар сроков выделены группы динамичности фитомассы, учитывающие как межгодовую, так и внутрисезонную изменчивость.

Для оценки значимости позиционных факторов, отражающих наложение геоциркуляционных и биоциркуляционных структур на геостационарные, для всех пикселов определены расстояния до ближайшей границы урочищ, выделенных на ландшафтной карте (Хорошев, 2016). Методами корреляционного (коэффициент Спирмена) и дис-

персионного анализа проверялась гипотеза о том, что неустойчивость фитомассы зависит от близости фации к границам урочищ. Гипотеза о зависимости класса динамики от вклада геоциркуляционных структур внутри урочищ (геостационарных структур) проверялась методами корреляционного и дисперсионного анализа с использованием значений эрозионного (LS) фактора, относительной позиции на склоне, площади водосбора, рассчитанных средствами модуля Terrain Analysis SAGA GIS. Зависимость типов динамики от конфигурации урочищ оценивалась с использованием индекса формы контура (Shape index), который рассчитывался как периметр круга такой же площади, как полигон, деленной на периметр полигона.

Результаты

Полевая верификация классификации космического снимка методом к-средних позволила уверенно распознать следующие классы сообществ: 1) петрофитные степи, 2) сухие типчаковые степи, 3) ковыльно-разнотравные степи, 4) типичные ковыльные степи, 5) луговые степи и луга, 6) кустарники с преобладанием ксерофильных видов, 7) кустарники с преобладанием мезоксерофильных видов, 8) кустарники с преобладанием ксеромезофильных видов с подростом осины, 9) кустарники с преобладанием мезофильных видов с подростом черной ольхи и тополя, 10) черноольшанники и гигрофитные сообщества. В дальнейшем принадлежность к установленным классам использовалась как группирующая переменная в дисперсионных моделях, которые отражают различия степени изменчивости надземной фитомассы между типами фитоценоза.

Измеренные значения фитомассы травяных сообществ после высушивания составили от 5 до 65 ц/га при модальных значениях в интервале 15–25 ц/га. По непараметрическим коэффициентам корреляции Спирмена (K) оценена связь вегетационных индексов с измеренной надземной травяной фитомассой и влажностью почв. Значения NDVI для периода проведения экспедиции (по снимкам Landsat 8 от 06.06.2019 и 22.06.2019) достоверно коррелируют с влажной зеленой фитомассой с одинаковыми $K = 0.62$. Корреляции с сухой фитомассой ниже, но также достоверны: 0.48 для 06.06.2019 и 0.54 для 22.06.2019. В силу выявленной положительной зависимости ниже в тексте под травяной надземной фитомассой имеется в виду ее оценка по значениям NDVI. Положительная

достоверная связь с июньской влажной травяной фитомассой выявлена для NDVI всех сроков летнего периода. Связь весенних NDVI с июньской фитомассой недостоверна.

Установлены различия между видами урочищ по степени адекватности июньской фитомассы как косвенного индикатора накопления фитомассы в другие сезоны года. Для этого результаты полевых измерений в июне 2019 г. сопоставлялись с NDVI соответствующих пикселей, рассчитанными по весенним и летним снимкам Landsat 8 2014–2019 гг. (табл. 1). В урочищах плато и гребней июньская фитомасса отрицательно

связана с майскими NDVI, причем максимальные июньские фитомассы с максимальной влажностью фитомассы (плато Актобе) соответствуют минимальным майским NDVI. Минимальные июньские фитомассы, зафиксированные в урочищах узких каменистых гребней, соответствуют максимальным NDVI в мае и апреле, когда эти урочища, в отличие от плато, уже достаточно длительный период находятся в условиях вегетации после освобождения от снежного покрова. В апреле и до середины мая существует отрицательная связь NDVI с июньской влажностью почвы.

Табл. 1. Парные непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена, отражающие связь NDVI с полевыми измерениями травяной надземной влажной фитомассы, сухой фитомассы, влажности почв в июне 2019 г.

Срок измерения NDVI	Плато и гребни (11 точек)			Склоны (22 точки)			Лощины и балки (18 точек)		
	Влажная фитомасса, ц/га	Сухая фитомасса, ц/га	Влажность гумусового горизонта почв	Влажная фитомасса, ц/га	Сухая фитомасса, ц/га	Влажность гумусового горизонта почв	Влажная фитомасса, ц/га	Сухая фитомасса, ц/га	Влажность гумусового горизонта почв
14.05.2014	-0.70	-0.68	-0.56	0.23	0.32	0.01	0.11	-0.09	0.43
30.05.2014	0.59	0.69	0.56	0.43	0.46	0.00	0.35	0.17	0.62
08.06.2014	0.53	0.69	0.50	0.40	0.49	-0.24	0.43	0.25	0.67
17.07.2014	0.18	0.47	0.31	-0.02	0.16	-0.13	0.20	0.21	0.49
18.06.2015	0.32	0.54	0.29	0.52	0.58	-0.05	0.36	0.20	0.50
13.07.2015	0.35	0.56	0.36	0.43	0.58	-0.24	0.36	0.26	0.58
29.07.2015	0.15	0.41	0.20	0.38	0.57	-0.30	0.22	0.17	0.44
18.05.2018	-0.79	-0.82	-0.94	0.13	0.34	-0.14	0.11	0.01	0.34
25.05.2018	0.29	0.29	0.10	0.52	0.52	0.11	0.32	0.13	0.63
29.08.2018	0.15	0.32	0.18	0.03	0.25	-0.56	0.24	0.20	0.45
19.04.2019	-0.92	-0.84	-0.77	-0.26	-0.27	-0.08	-0.10	0.10	-0.24
05.05.2019	-0.87	-0.88	-0.90	-0.08	-0.10	0.02	-0.02	-0.11	0.05
06.06.2019	0.41	0.46	0.36	0.64	0.62	0.23	0.56	0.33	0.65
22.06.2019	0.58	0.73	0.56	0.49	0.52	-0.04	0.58	0.34	0.64

На склонах в период с позднего мая до июля включительно NDVI положительно связан с июньской фитомассой, причем с сухой сильнее, чем с влажной. Корреляция июньской влажности почвы с NDVI любого периода практически отсутствует. В лощинах и балках, наоборот, чем больше июньская влажность почвы, тем выше значения NDVI более поздних летних сроков (см. табл. 1).

Линейные мультирегрессионные геоморфологические модели фитомассы для большинства летних сроков оказались на грани достоверности с коэффициентом детерминации (КД) 0.29–0.35, т. е. с объяснением от 29 до 35 % варьирования. Для большинства майских сроков (кроме позднемайских) модели достоверны с КД 0.22–0.35 и наибольшим вкладом фактора выпуклости, реже –

расчлененности и положения на склоне.

Проверка гипотезы об устойчивости во времени видов зависимости вегетационных индексов от факторов дифференциации рельефа (по мультирегрессионным уравнениям) показала следующее (рис. 2). Фактор 1 (контраст положительных и отрицательных форм рельефа) наиболее значим в течение всего года, однако коэффициенты регрессии несколько ниже в весенний период (май), когда обеспеченность почв влагой после снеготаяния достаточно велика как на положительных, так и на отрицательных формах рельефа, а также осенью. В летний период значение фактора заметно возрастает в силу резкой дифференциации почвенной влаги и фитомассы по рельефу: почвы на гребнях и склонах становятся заметно суше, чем почвы лощин и балок, что отражается на больших контрастах фитомассы. Значи-

мость фактора 2 (расчлененности рельефа – контраст останцового плато Актобе и грядово-балочной местности) велика в начале и конце теплого периода. Это свидетельствует о выравнивании условий продуцирования фитомассы между плато и грядово-балочной местностью к концу вегетационного периода. Значимость фактора 3 (экспозиция склона) наиболее велика весной, когда увлажненность почв и фитомассы контрастна между солнечными и теневыми склонами. Значимость фактора 4 (положения в катене – контраст верхних и нижних частей склонов) мала весной, но возрастает в течение летнего периода, что соответствует более сильному обеднению влагой и снижению фитомассы верхних частей склонов по сравнению с нижними частями и подсклоновыми шлейфами.

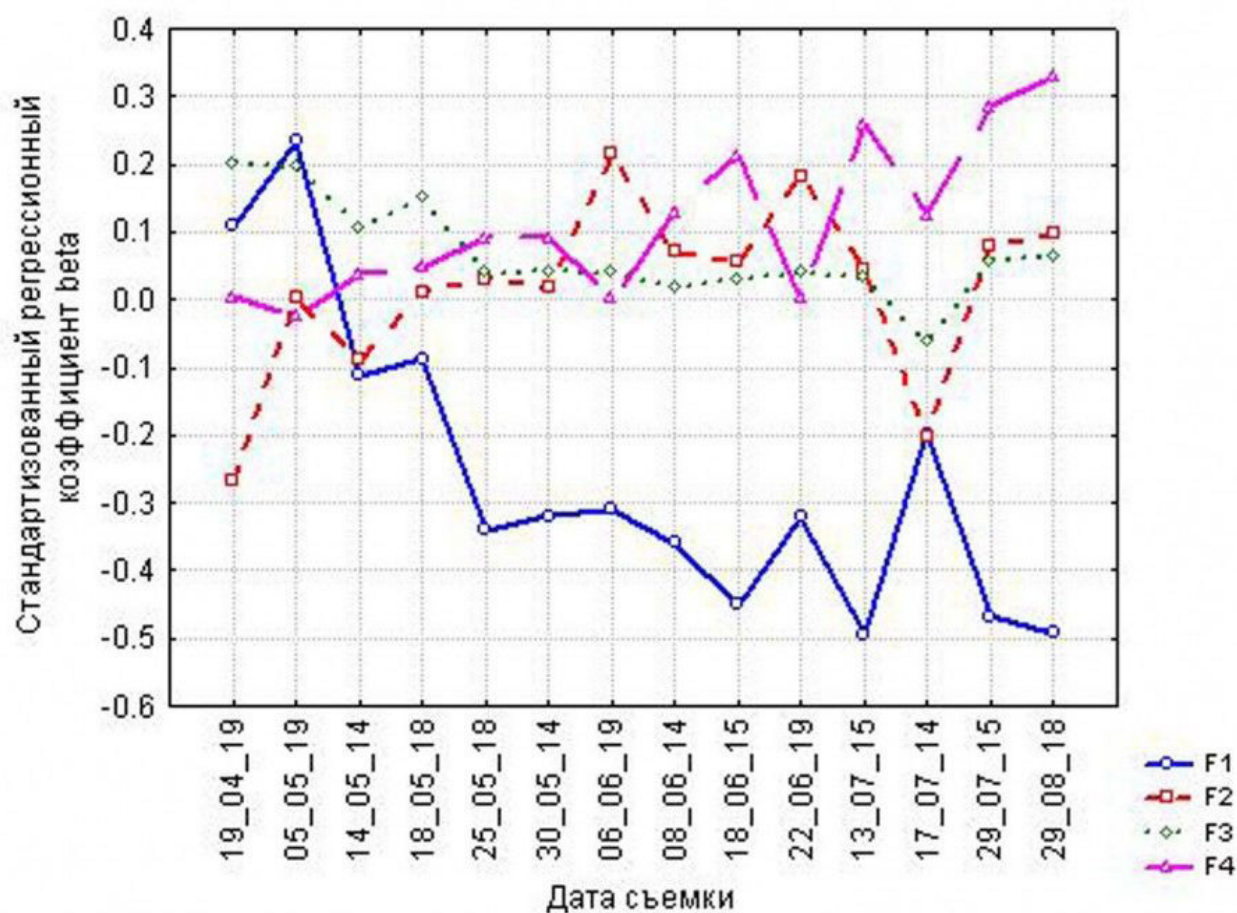


Рис. 2. Динамика вкладов факторов организации рельефа в пространственное варьирование NDVI в течение теплого периода. Стандартизованные регрессионные коэффициенты beta в мультирегрессионном уравнении, где NDVI – зависимая переменная, факторы организации рельефа – независимые переменные (F1 – принадлежность к положительным или отрицательным формам; F2 – расчлененность; F3 – экспозиция склона; F4 – положение на склоне)

Fig. 2. Dynamics of the contributions of the relief organization factors to NDVI spatial variability during the warm period. Standardized regression coefficients beta in the multiple regression equation, where NDVI is the dependent variable, and relief organization factors are the independent variables (F1 – convex or concave landforms; F2 – relief compartmentalization; F3 – slope exposition; F4 – position on the slope)

Анализ отклонений от равновесной и/или стационарной модели, воспроизводимой статистическими методами, представляет особый интерес, т. к. в отклонениях может содержаться важная информация о динамике сообществ (Пузаченко, 2017а). В нашем случае анализ локализации остатков геоморфологических моделей показал неодинаковую тесноту связи фитомассы с рельефом в зависимости от типа фитоценоза, соллярной экспозиции склона, геологического строения и разновидности форм рельефа.

Для склоновых урочищ недооценка NDVI геоморфологической моделью характерна для кустарниковых сообществ, особенно в летние сроки (рис. 3). В раннемайские сроки

существенной разницы между типами фитоценоза по качеству описания фитомассы геоморфологической моделью нет: остатки модели варьируют примерно в одинаковом диапазоне. В летние месяцы моделью переоценивается фитомасса в типчаковых и ковыльно-разнотравных степях (см. рис. 3). В лощинах в летний период ошибки геоморфологической модели фитомассы зависят от типа фитоценоза. В типчаковых, сухокустарниковых степях реальная фитомасса ниже предсказанной, особенно на крупных монотонных участках. В мезофильных кустарниковых и луговых сообществах реальная фитомасса летом превышает предсказанную.

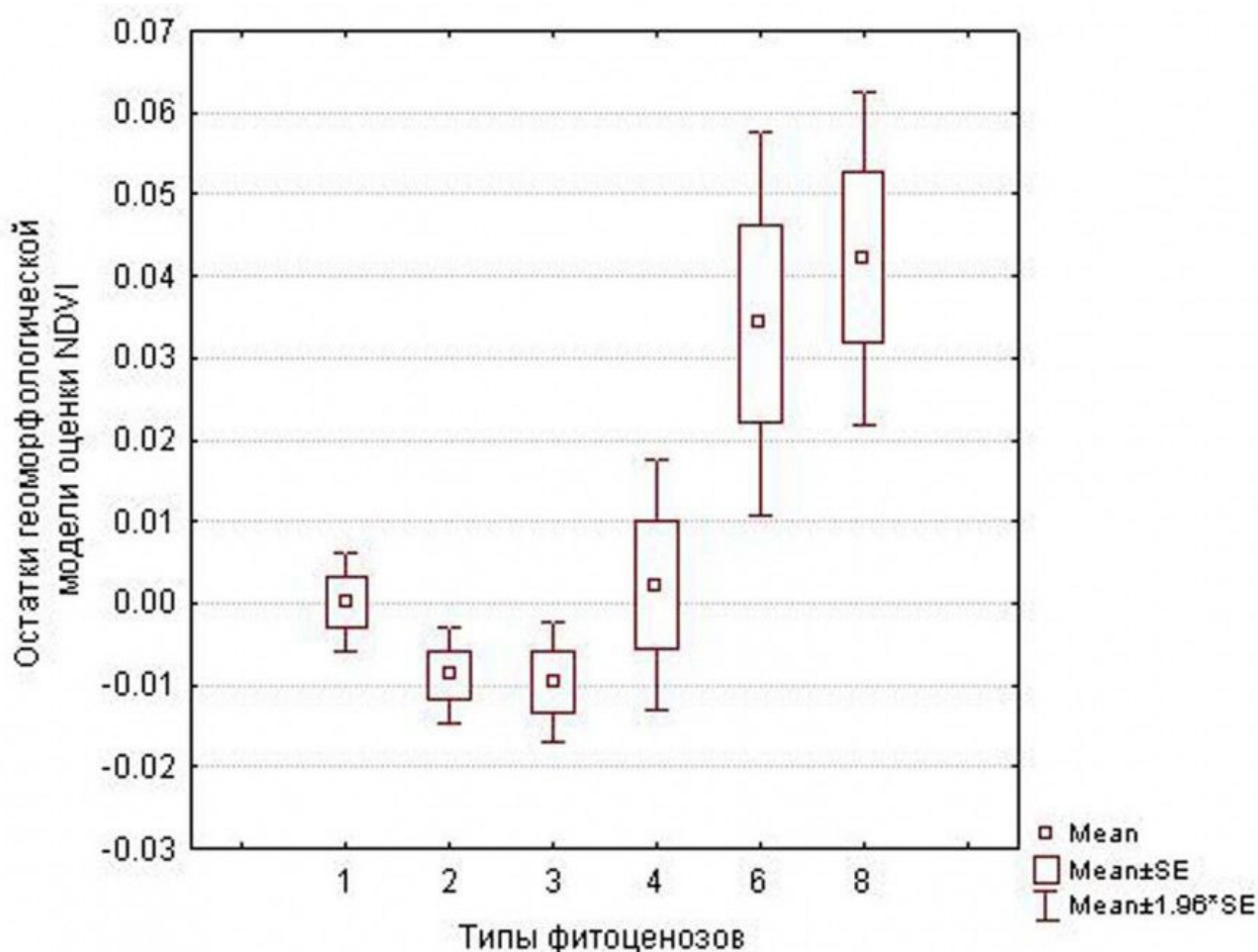


Рис. 3. Диапазоны значений остатков геоморфологических моделей NDVI для 29.07.2015 для типов склоновых фитоценозов: 1 – петрофитные степи, 2 – типчаковые степи, 3 – ковыльно-разнотравные степи, 4 – ковыльные степи, 6 – ксерофильные кустарники, 8 – ксеромезофильные кустарники

Fig. 3. Ranges of residual values in geomorphologic models of NDVI for the types of phytocenoses on slopes on 29.07.2015: 1 – petrophytic steppes, 2 – *Festuca valesiaca* dominated steppes, 3 – *Stipa* and forbs dominated steppes, 4 – *Stipa* dominated steppes, 6 – xerophilous shrubs, 8 – xeromesophilous shrubs

На склонах южных румбов геоморфологическая модель зеленой фитомассы ландшафтного масштаба завышает реальную фитомассу, особенно в летний период, в меньшей степени – в весенний. Отрицательные остатки модели (фитомасса меньше, чем предсказанная) концентрируются в урочищах с повышенной освещенностью, прогреванием и, следовательно, испарением. Однако для 19.04.2019 хорошо выражена противоположная закономерность: моделью преуменьшается по сравнению с реальностью фитомасса именно прогреваемых южных склонов, где уже начинается вегетация, в отличие от всех остальных.

Перейдем к результатам проверки серии гипотез о зависимости изменчивости NDVI (как суррогата надземной травяной фитомассы) во времени от рельефа и типов фитоценозов.

Общая закономерность внутрисезонной динамики NDVI в степи состоит в наращивании значений к началу лета (соответствующем наращиванию зеленой фитомассы) и постепенному уменьшению к концу лета. Установлены следующие характерные условия рельефа и принадлежность к видам фитоценозов для выделенных групп динамики фитомассы.

Группа 1 - внутрисезонные приращения существенно ниже фоновых (фитомасса относительно стабильна между сроками в теплый период), но межгодовая вариабельность отклонений велика, т. е. в некоторые годы приращения могут быть существенно выше или ниже фоновых. Такие сообщества встречаются при минимальном эрозионном индексе и максимальной площади водосбора, т. е. по расширенным днищам балок и ложинам в любых типах фитоценозов, но чаще соответствуют приручейным черноольшанникам и зарослям мезофильных кустарников с деревьями.

Группа 2 – внутрисезонные приращения выше фоновых (фитомасса меняется наиболее сильно между сроками), межгодовая вариабельность приращений средняя. Характерна для водосборных понижений, суховатых ложин, краевых частей днищ балок (при минимальном топографическом индексе влажности, максимальном эрозионном факторе), имеет повышенную встречаемость среди луговых степей, ксерофитных склоновых и мезоксерофильных кустарников.

Группа 3 – внутрисезонные приращения чуть ниже фоновых, межгодовая вариабельность приращений средняя. Соответствует

плакорам, широким вогнутым понижениям, покатым склонам (в автономных и высоких выпуклых и глубокорасчлененных склоновых позициях) и наиболее характерна для типчаковых степей, реже для ковыльно-разнотравных и ковыльных степей. Для петрофитных степей эта группа наиболее характерна.

Группа 4 - фоновые внутрисезонные приращения с низкой межгодовой вариабельностью; постоянное подчинение фоновой закономерности, общей для всего ландшафта. Соответствует автономным урочищам (с минимальной площадью водосбора и минимальной топографической влажностью), типична для ковыльных степей, в меньшей степени – для типчаковых. Наименее характерна для луговых степей.

Для проверки гипотезы о зависимости внутрисезонной изменчивости NDVI от пространственной конфигурации ландшафтных контуров и положения по отношению к их границам мы воспользовались результатами ландшафтного картографирования.

В автономных урочищах гребней, плато (включая наиболее крупные плато более 40 га) и останцовых холмов при расстоянии от границы урочища более 150 м понижается повторяемость фоновых приращений фитомассы (рис. 4), но повышается повторяемость отрицательных отклонений (быстрое накопление весной и сохранение летом). При этом повышена неопределенность динамических состояний, т. е. стабильность динамики невысокая. Однако если исключить из расчета урочища крупных плато с площадью более 40 га, то по мере удаления от границ автономных урочищ повторяемость отклонений от фоновой динамики, наоборот, снижается, а фоновой динамики – растет, как и в целом стабильность. Аналогичная закономерность выявлена для трансаккумулятивных урочищ подсклоновых шлейфов и конусов выноса: на расстоянии более 100 м от границ снижается повторяемость фоновых внутрисезонных приращений NDVI и увеличивается нестабильность динамики.

Наибольшую площадь на территории (68 %) составляют склоны с крутизной более 3°. В группе склоновых урочищ расстояние до границы не является фактором стабильности биомассы. Наибольшая повторяемость фоновых приращений фитомассы и наибольшая стабильность характерны для верхних частей склонов при минимальном значении эрозионного (LS) фактора (рис. 5). По мере возрастания площади водосбора в

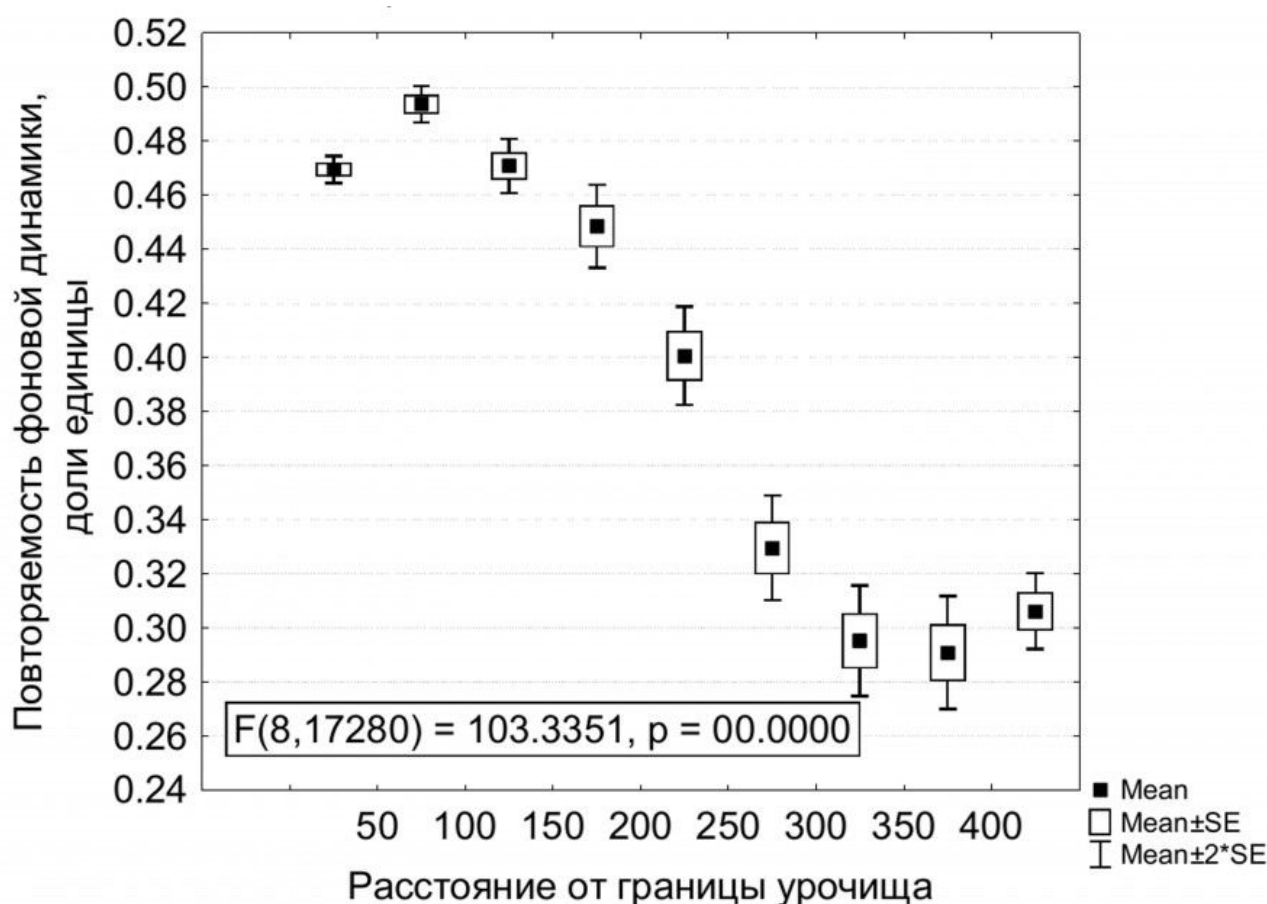


Рис. 4. Повторяемость фоновых внутрисезонных приращений фитомассы (по 13 парам сроков) в зависимости от расстояния до границы для автономных плакорных степных урочищ

Fig. 4. Repetition of background intra-seasonal increments of phytomass (for 13 pairs of terms) depending on the distance to the boundary for the autonomous plakor steppe stows

нижней части склонов внутрисезонная изменчивость и разнообразие вариантов динамики фитомассы возрастают.

Для автономных урочищ (гребни, плато, останцовые холмы) установлена зависимость изменчивости внутрисезонных приращений фитомассы от конфигурации урочища, оцененной по индексу формы (shape index). В срединном диапазоне значений индекса формы имеет место следующая зависимость: чем более компактна форма урочища (малые значения индекса формы), тем ниже повторяемость фоновых приращений (рис. 6). Максимальная повторяемость фоновой динамики свойственна самым вытянутым автономным урочищам узких гребней.

Обсуждение

Установленные положительные достоверные корреляции между NDVI и полевыми измерениями дают основания рассматривать NDVI, с некоторыми оговорками, как количественный индикатор зеленой травя-

ной фитомассы. Очевидно, что NDVI отражает не только травяную, но и кустарниковую фитомассу, которая не попадала в укос. Поэтому неслучайно, что основные отклонения от прямой зависимости связаны со значениями сырой травяной надземной фитомассы более 60 ц/га, которая наблюдается в сильно закустаренных лощинах и балках. В автономных и трансэлювиальных типичностепных и петрофитно-степных урочищах связь между зеленой фитомассой и NDVI положительная и практически линейная. Это подтверждает рекомендацию, отраженную в литературе, что для использования NDVI как суррогата зеленой фитомассы необходимо предварительно строго устанавливать диапазон условий, для которых существует статистически значимая связь, а также учитывать межгодовое варьирование тесноты связи (Doraiswamy et al., 2005; Raynolds et al., 2006; Araya et al., 2017; Nagy et al., 2018).

Фитомасса с начала июня и до конца лета меняется примерно пропорционально на большей части территории. В то же время

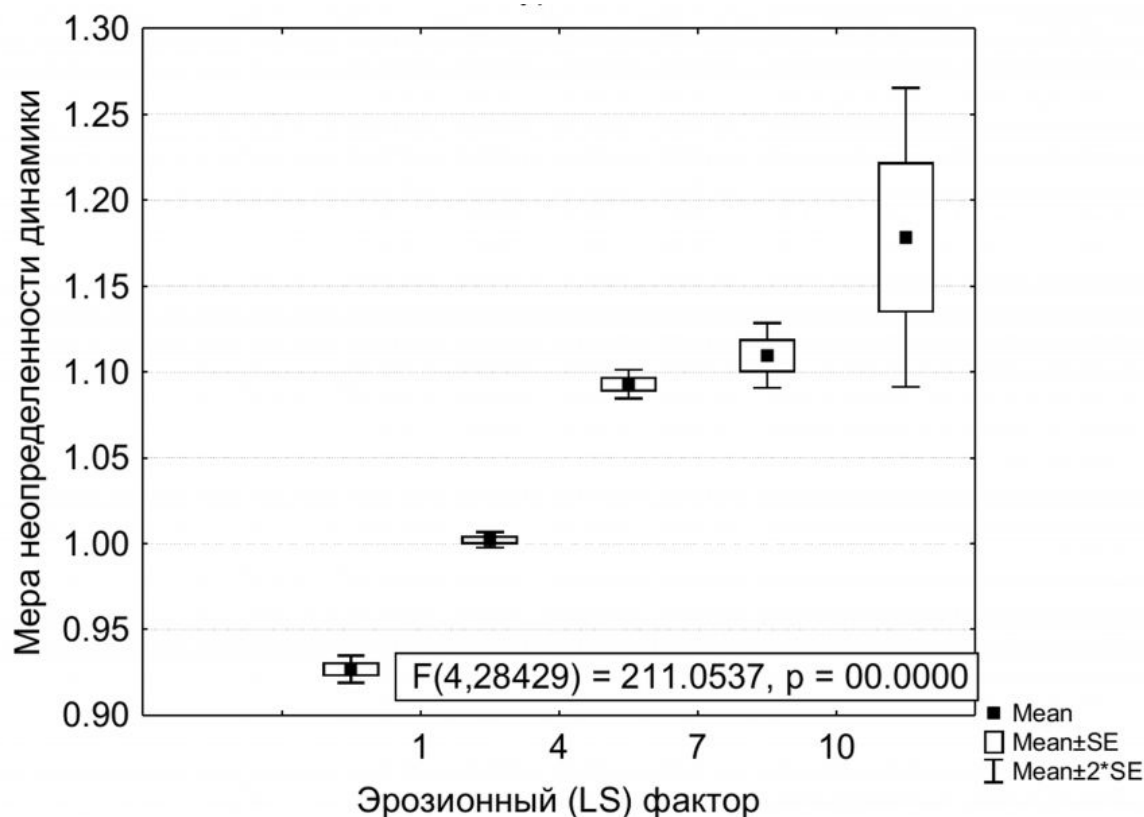


Рис. 5. Зависимость меры неопределенности (индекс Шеннона) внутрисезонной динамики NDVI от эрозионного фактора рельефа для склоновых урочищ

Fig. 5. Dependence of the uncertainty measure (Shannon index) of NDVI intra-seasonal dynamics on the erosion factor for the slope stows

весенние условия формирования фитомассы принципиально иные, по сравнению с июньскими, за счет влияния длительности снеготаяния, экспозиции склона, разного начала вегетации в разных урочищах. Сохранение максимального запаса почвенной влаги в июне в черноземах на плато Актобе и соответствующий максимум фитомассы следуют за сильной весенней задержкой развития фитомассы. Максимальная весенняя фитомасса развивается на гребнях, которые наиболее рано прогреваются и освобождаются от снега, а к июню влажность почвы резко снижается и начинается летний перерыв вегетации большинства злаков. На склонах имеет место «разрыв» между условиями биопродуцирования раннего лета, связанными с наследием снеговой влаги, и более поздних периодов, когда фитомасса в основном определяется дождями. В лощинах и балках режимов биопродуцирования в течение лета унаследованы от почвенной влаги, накопленной главным образом за счет снеготаяния.

Анализ остатков «геоморфологической модели» надземной фитомассы, оцененной по NDVI, показал, что в наиболее развитых

увлажненных фациях лощин и балок летом запас фитомассы существенно выходит за рамки, предопределенные потоками влаги по рельефу. Это свидетельствует о наличии механизмов положительной обратной связи, когда хорошо развитая почва (чернозем гидрометаморфизованный или выщелоченный) стимулирует развитие фитомассы и наоборот. Отметим, что именно в днищах лощин и балок NDVI, рассчитанные по снимкам 06.06.2019 и 22.06.2019, наиболее сильно отклоняются в сторону завышения от значений, предсказываемых регрессионной моделью по измеренным в поле значениям травяной фитомассы. Это связано, безусловно, с большим вкладом зеленой массы кустарников в этих видах урочищ. На склонах остатки «геоморфологической модели» в значительной степени контролируются экспозицией. На солнечных склонах фитомасса в период вегетации сокращается в большей степени, чем на теневых, по сравнению со значениями, предопределенными условиями рельефа.

Исследование показало существенные отличия типов динамики фитомассы в краевых и внутренних секторах автономных

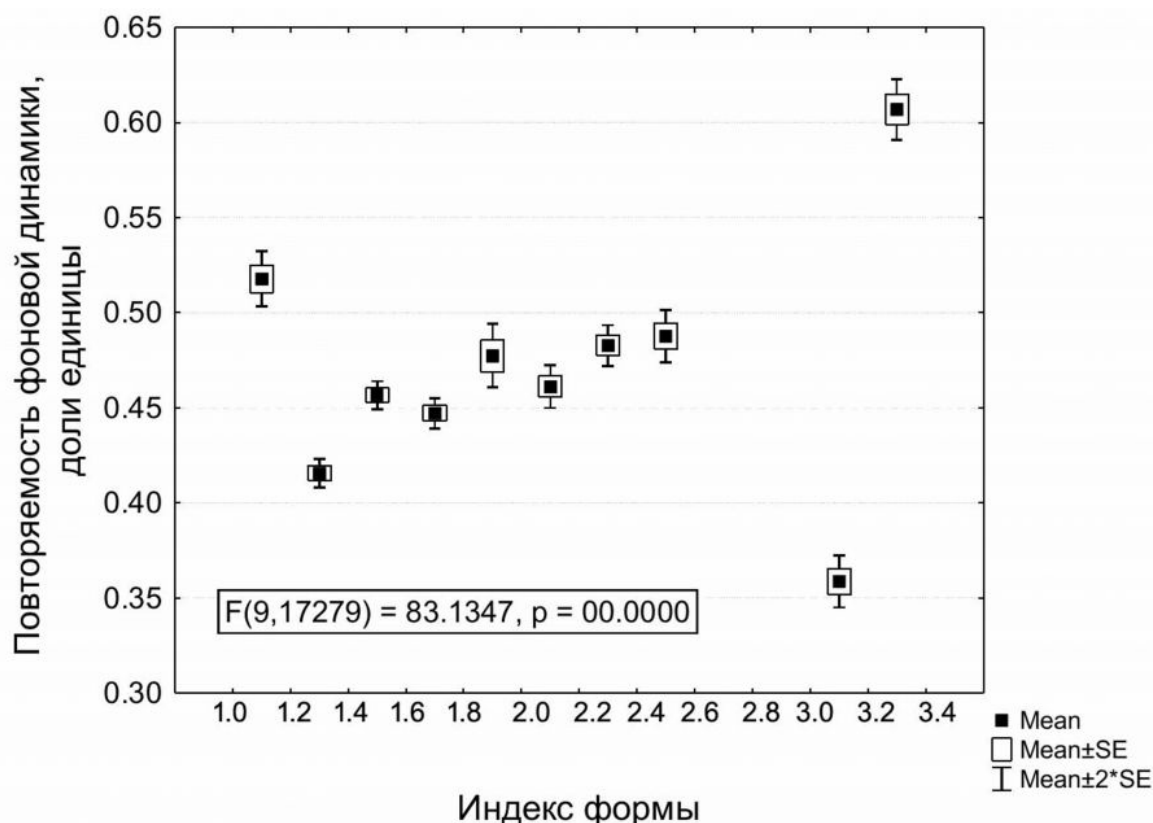


Рис. 6. Повторяемость фоновых внутрисезонных приращений фитомассы (по 13 парам сроков) в зависимости от индекса формы для автономных плакорных степных урочищ

Fig. 6. Repetition of background intra-seasonal increments of phytomass (for 13 pairs of terms) depending on the shape index for the autonomous plakor steppe stows

плакорных урочищ. В первом случае преобладает внутрисезонная динамика фоновой типа, во втором – сильная изменчивость типов динамики. Отличительная особенность внутренних частей плато – развитие хорошо развитых черноземов южных с мощностью гумусированного профиля (A + AB) 27–37 см под зональными житняково-мятликово-тонконогово-залесскоковыльными степями. Возможно, благодаря высокому видовому богатству и стабильности морфолитогенной основы в зависимости от условий конкретного периода создаются конкурентные преимущества разных групп видов, что и дает в результате нестабильное поведение по сравнению с фоновым ландшафтом. Следовательно, в центральных секторах таких урочищ снижается зависимость от обычной внутрисезонной погодной динамики ландшафтного масштаба, но при этом включаются механизмы саморегулирования, связанные с положительными обратными связями в системе «почва – фитоценоз», т. е. формируется локальная пространственно-временная устойчивость целостных экосистем (Пузаченко, 2017б). Урочища плато «живут самостоятельной жизнью» по сравнению с

остальной территорией. При этом возможно нескольких устойчивых модулей, т. е. проявление пластичности (Пузаченко, 2017а). На периферии плато по мере сокращения мощности гумусового профиля и перехода преобладания к овсцово-лессингоковым степям повторяемость фоновой динамики растет. Итак, на плато, внутри геостационарной единицы с одинаковым рельефом и геологическим строением обособляются разные биоциркуляционные структуры. Параллельно проявляется и зависимость от конфигурации урочища. Причина повышенной нестабильности продуцирования биомассы в крупных компактных урочищах видится в ослаблении латеральных взаимодействий и возможности усиления радиальных почвенно-фитоценотических положительных обратных связей. При этом нельзя сказать, что динамика фитомассы становится более стабильной: локальные факторы могут вызывать самые разнообразные отклонения от фоновой динамики, что отражается на повышенных значениях меры неопределенности типов внутрисезонной динамики. При вытянутой или изрезанной форме возрастает интенсивность латеральных взаимодействий

с соседними урочищами, т. е. взаимодействий, порождающих собственно ландшафт как систему пространственных элементов. Именно при таких условиях наиболее часто проявляется фоновая динамика NDVI, отражающая единообразную реакцию степной фитомассы на внутрисезонные погодные изменения, – рост оптимальности увлажнения весной, снижение влагообеспеченности в течение лета и т. п. В то же время из этой зависимости выпадают урочища с максимальными и, наоборот, очень низкими значениями индекса формы.

В группе склоновых урочищ доказано наличие внутриурочищного варьирования типов внутрисезонной динамики фитомассы. В терминологии ландшафтоведения это означает, что геоциркуляционная организация на склонах более существенна для временной организации, чем геостационарная: при прочих равных геолого-геоморфологических условиях миграция влаги вниз по склону создает различия в характере функционирования.

Заключение

В низкогорно-степном ландшафте Айтуарской степи вегетационный индекс NDVI адекватно отражает надземную травяную фитомассу начала летнего периода за исключением наиболее высокопродуктивных луговых и лугово-степных сообществ с большим участием кустарников. Характер зависимости фитомассы от ландшафтных условий варьирует в пространстве. Фитомасса в ложинах и балках в течение всего лета зависит от почвенной влаги, имеющейся в начале лета и накопленной в период весеннего снеготаяния, в то время как на склонах фитомасса зависит в основном от летних дождей без связи с раннелетней влажностью почвы.

Вид зависимости травяной фитомассы от факторов организации рельефа меняется в течение теплого периода. Вклад факторов

принадлежности к положительным или отрицательным формам рельефа и положения в катене возрастает в летний период по сравнению с весенним, что отражает увеличение контрастов условий почвенного увлажнения. Факторы расчлененности рельефа и инсоляции более значимы в поздневесенний период из-за разной скорости истощения снеговой влаги в почвах на плато и в грядово-балочной местности, на солнечных и теневых склонах.

Типы внутрисезонной динамики фитомассы выражены как разные варианты подчиненности растительных сообществ фоновым погодным изменениям ландшафтного масштаба и локальным факторам. Ландшафтные единицы ранга урочищ, обусловленные геостационарными структурами, могут иметь существенные внутренние различия по типам внутрисезонной динамики продуцирования фитомассы в зависимости от водосборной площади и близости к границам. Существенное варьирование типов динамики (нестабильность) характерно для центральных секторов крупных степных урочищ плато и подсклоновых шлейфов, видимо, в силу возрастания значимости локальных почвенно-фитоценологических обратных связей. В нижних частях склонов типы динамики сильно варьируют из-за нестабильности почвенного увлажнения. Стабильная подчиненность фоновой внутрисезонной динамике возникает при активной вовлеченности в латеральные взаимодействия с соседними урочищами, что характерно для урочищ с малой компактностью, особенно для гребней.

В целом исследование показало необходимость сопряженного учета геостационарных, геоциркуляционных и биоциркуляционных ландшафтных структур при объяснении временной изменчивости травяной надземной фитомассы.

Библиография

- Гродзинский М. Д. Ландшафтная экология. К.: Знания, 2015. 550 с.
- Пахучий В. В., Пахучая Л. М. Опыт использования вегетационных индексов при комплексных исследованиях на объектах гидроресурсомелиорации // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 1 (21). С. 33–41.
- Пузаченко Ю. Г. Биогеоценоз как сложная динамическая система // Биогеоценология в XXI веке: идеи и технологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017а. С. 11–114.
- Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю. Г. Организация ландшафта // Вопросы географии. Сб. 138. Горизонты ландшафтоведения. М.: Кодекс, 2014. С. 35–64.
- Пузаченко Ю. Г. Теоретико-методологические основы долговременных эколого-географических ис-

- следований на территории заповедников // Вопросы географии. Сб. 143. Эколого-географические исследования на заповедных территориях. М.: РГО, 20176. С. 192–233.
- Современное ландшафтно-экологическое состояние и проблемы оптимизации природной среды регионов: Материалы XIII Международной ландшафтной конференции, посвященной столетию со дня рождения Ф. Н. Милькова. Воронеж: ИСТОКИ, 2018. Т. 1. 489 с. Т. 2. 426 с.
- Солнцев В. Н. Структурное ландшафтоведение: основы концепции. Некоторые аргументы. М., 1997. 12 с.
- Хорошев А. В. Ландшафтная структура Айтуарской степи (заповедник «Оренбургский») и экологические ряды урочищ // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий: Материалы IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Челябинск: Край Па, 2016. С. 210–216.
- Хорошев А. В., Леонова Г. М. Реакции при изменении увлажнения в ландшафте Айтуарской степи (Южный Урал) // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2015. № 4. С. 95–103.
- Araya S., Ostendorf B., Lyle G., Lewis M. Remote Sensing Derived Phenological Metrics to Assess the Spatio-Temporal Growth Variability in Cropping Fields // Advances in Remote Sensing. 2017. Vol. 6. P. 212–228. DOI: 10.4236/ars.2017.63016.
- Basso B., Ritchie J. T., Pierce F. J., Braga R. P. and Jones J. W. Spatial validation of crop models for precision agriculture // Agricultural Systems. 2001. Vol. 68. P. 97–112. DOI: 10.1016/S0308-521X(00)00063-9.
- Corwin D. Site-specific management and delineating management zones // Oliver M. (Ed.) Precision Agriculture for Food Security and Environmental Protection. Ear5thscan. London, UK, 2013. P. 135–157.
- Doraiswamy P. C., Sinclair T. R., Hollinger S., Akhmedov B., Stern A. and Prueger J. Application of MODIS Derived Parameters for Regional Crop Yield Assessment // Remote Sensing of Environment. 2005. Vol. 97. P. 192–202. DOI: 10.1016/j.rse.2005.03.015.
- Kaspar T. C., Colvin T. S., Jaynes D. B., Karlen D. L., James D. E., Meek D. W., Pulido D., Butler H. Relationship between six years of corn yields and terrain attributes // Precision Agriculture. 2003. Vol. 4. P. 87–101. DOI: 10.1023/A:1021867123125.
- Nagy A., Fehér J., Tamás J. Wheat and maize yield forecasting for the Tisza river catchment using MODIS NDVI time series and reported crop statistics // Computers and Electronics in Agriculture. 2018. Vol. 151. P. 41–49. DOI: 10.1016/j.compag.2018.05.035.
- Olaya V. A gentle introduction to SAGA GIS. Edition 1.2. 2004. 202 p.
- Raynolds M. K., Walker D. A., Maier H. A. NDVI patterns and phytomass distribution in the circumpolar Arctic // Remote Sensing of Environment. 2006. Vol. 102. P. 271–281. DOI: 10.1016/j.rse.2006.02.016.
- Turner M. G. & Gardner R. H. Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. N. Y.: Springer, 2015. 482 p.
- Verhulst N., Govaerts B. The normalized difference vegetation index (NDVI) GreenSeekerTM handheld sensor: Toward the integrated evaluation of crop management. Part A: Concepts and case studies. Mexico, D. F.: CIMMYT, 2010. P. 1–16.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 20-05-00464).

SPATIAL STRUCTURE AS A FACTOR OF STABILITY OF BIOPRODUCTION FUNCTIONING OF STEPPE GEOSYSTEMS (ON THE EXAMPLE OF AITUAR STEPPE, THE SOUTHERN URALS)

KHOROSHEV

Alexander Vladimirovich

D.Sc., Lomonosov Moscow State University, avkh1970@yandex.ru

Keywords:

steppe
phytocoenosis
landscape structure
NDVI
herbal phytomass
dynamics
stability
Southern Urals

Summary:

The dependence of the variability of landscape functioning on its spatial structure was studied on the example of the steppes of the southern Urals. The values of NDVI and its intra-seasonal variability were considered as functions of landscape, neighborhoods, and the configuration of stows. Field verification showed that NDVI can be used as an indicator of aboveground herbal phytomass. NDVI increments between time pairs were ranked by deviations from modal values. The stability of NDVI dynamics was characterized by the Shannon index through the ratio of repeatability of deviations from background increments. Statistical methods revealed a variation in the contributions of landscape organization factors to the dynamics of NDVI during the warm period. On the southern slopes and in the bottoms of gullies, the phytomass significantly deviates from the background due to the landscape. The degree of stability of NDVI dynamics depends on the position relative to boundaries of stows and their shape. In the central sectors of plateaus and deluvial plumes, the dependence on the background landscape dynamics weakens, and the contribution of positive reverse soil-phytocenotic relationships to the formation of phytomass increases

Received on: 27 June 2020

Published on: 29 September 2020

References

- Araya S., Ostendorf B., Lyle G., Lewis M. Remote Sensing Derived Phenological Metrics to Assess the Spatio-Temporal Growth Variability in Cropping Fields, *Advances in Remote Sensing*. 2017. Vol. 6. P. 212–228. DOI: 10.4236/ars.2017.63016.
- Basso B., Ritchie J. T., Pierce F. J., Braga R. P. and Jones J. W. Spatial validation of crop models for precision agriculture, *Agricultural Systems*. 2001. Vol. 68. P. 97–112. DOI: 10.1016/S0308-521X(00)00063-9.
- Corwin D. Site-specific management and delineating management zones, Oliver M. (Ed.) *Precision Agriculture for Food Security and Environmental Protection*. Earthscan. London, UK, 2013. P. 135–157.
- Current landscape-ecological state and problems of optimization of the natural environment of the regions: Proceedings of the XIII International landscape conference, is dedicated to the 100th anniversary of the birth of F. N. Milkov. Voronezh: ISTOKI, 2018. T. 1. 489 p. T. 2. 426 p.
- Doraiswamy P. C., Sinclair T. R., Hollinger S., Akhmedov B., Stern A. and Prueger J. Application of MODIS Derived Parameters for Regional Crop Yield Assessment, *Remote Sensing of Environment*. 2005. Vol. 97. P. 192–202. DOI: 10.1016/j.rse.2005.03.015.
- Grodzinskiy M. D. Landscape ecology. K.: Znannya, 2015. 550 p.
- Khoroshev A. V. Leonova G. M. Response to increasing humidification in the aituar steppe landscape (the Southern Urals), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*. 2015. No. 4. P. 95–103.
- Khoroshev A. V. Landscape pattern of the Aituar steppe ("Orenburgsky" nature reserve) and ecological series of urochishches, *Problemy geografii Urala i sopredel'nykh territoriy: Materialy IV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem*. Chelyabinsk: Kray Ra, 2016. P. 210–216.
- Kaspar T. C., Colvin T. S., Jaynes D. B., Karlen D. L., James D. E., Meek D. W., Pulido D., Butler H. Relationship between six years of corn yields and terrain attributes, *Precision Agriculture*. 2003. Vol. 4. P. 87–101. DOI: 10.1023/A:1021867123125.
- Nagy A., Fehér J., Tamás J. Wheat and maize yield forecasting for the Tisza river catchment using MODIS NDVI time series and reported crop statistics, *Computers and Electronics in Agriculture*. 2018. Vol.

151. P. 41–49. DOI: 10.1016/j.compag.2018.05.035.
- Olaya V. A gentle introduction to SAGA GIS. Edition 1.2. 2004. 202 p.
- Pahuchiy V. V. Pahuchaya L. M. Experience of using vegetation indices for complex researches on the objects of hydro and forest amelioration, *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tehnologicheskogo universiteta. Seriya: Lep. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*. 2014. No. 1 (21). P. 33–41.
- Puzachenko Yu. G. Biogeocoenosis as a complex dynamic system, *Biogeocenologiya v XXI veke: idei i tehnologii*. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2017a. P. 11–114.
- Puzachenko Yu. G. Landscape organization, *Voprosy geografii*. Sb. 138. *Gorizonty landshaftovedeniya*. M.: Kodeks, 2014. P. 35–64.
- Puzachenko Yu. G. Mathematical methods in ecological and geographical studies. M.: Akademiya, 2004. 416 p.
- Puzachenko Yu. G. Theoretical and methodological basis of long-term ecological and geographical investigation at natural reserves, *Voprosy geografii*. Sb. 143. *Ekologo-geograficheskie issledovaniya na zapovednyh territoriyah*. M.: RGO, 2017b. P. 192–233.
- Raynolds M. K., Walker D. A., Maier H. A. NDVI patterns and phytomass distribution in the circumpolar Arctic, *Remote Sensing of Environment*. 2006. Vol. 102. P. 271–281. DOI: 10.1016/j.rse.2006.02.016.
- Solncev V. N. Structural landscape science: base of a concept. Some arguments. M., 1997. 12 p.
- Turner M. G. & Gardner R. H. Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. N. Y.: Springer, 2015. 482 p.
- Verhulst N., Govaerts B. The normalized difference vegetation index (NDVI) GreenSeekerTM handheld sensor: Toward the integrated evaluation of crop management. Part A: Concepts and case studies. Mexico, D. F.: CIMMYT, 2010. P. 1–16.



УДК 630-581.5

ЭКОЛОГО-РЕКРЕАЦИОННАЯ ОЦЕНКА ПАРКА ИМ. И. М. ПОДДУБНОГО В Г. ЕЙСКЕ

ВОСКОБОЙНИКОВА
Инна Владимировна

*д-р с.-х. наук, Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А. К. Кортунова ФГБОУ ВО Донской ГАУ,
nochka67@inbox.ru*

ТЕЛЕПИНА
Юлия Витальевна

*канд. филос. наук, Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А. К. Кортунова ФГБОУ ВО Донской ГАУ, t
elepina@inbox.ru*

КАЛИЖУК
Вера Андреевна

Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А. К. Кортунова ФГБОУ ВО Донской ГАУ? ул. Пушкинская, 111, г. Новочеркасск, Ростовская область, Россия, 346428

Ключевые слова:
временные пробные
площадки
видовой состав
оценка состояния
насаждений
экологический мониторинг

Аннотация: Поддержание качества городской среды – актуальная задача нашего времени. Однако на территории г. Ейска зеленые насаждения выполняют также и рекреационные функции, т. к. город является курортными. В этих условиях качество среды зависит не только от высокого класса устойчивости насаждений, но и от рекреационного прессинга на них. Поэтому так важно проведение постоянного эколого-рекреационного мониторинга на объектах озеленения урбанизированной территории. В городе Ейске большие площади заняты зелеными массивами, основным из которых является парк им. И. М. Поддубного. Поэтому нами в 2019–2020 гг. было проведено исследование с целью установления связи состояния данного ценоза с рекреационным воздействием, оказываемым на него. На территории парка было заложено 5 временных пробных площадок по 0.25 га каждая. Определение состояния паркового ценоза проводилось с учетом требований «Руководства по проектированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга». Для определения уровня рекреационного воздействия рассчитывалась рекреационная плотность, посещаемость и интенсивность на всех пробных площадках объекта исследования в соответствии с ОСТ 56-100-95. В ходе проведенных исследований установлено, что данное насаждение является ослабленным и требует осуществления санитарных мероприятий на территории парка. На объекте зафиксировано 29 видов травянистой растительности. Из них по ценотической приуроченности первое место делят рудеральная и лугово-степная группы, долевого участия которых составляет 35 % для каждой из групп от общего количества исследованных видов. Долевого участия луговых растений составляет 24 %, степных – 6 %. Обилие сорной растительности свидетельствует о бурьянистом характере травянистого покрова. Парк им. И. М. Поддубного характеризуется наличием двух зон: активной рекреации и ограниченной рекреации, поэтому значение рекреационной плотности варьирует от относительно низкого (в зоне ограниченной рекреации) до высокого (на пробных площадках

в зоне активной рекреации). Установлена связь рекреационной нагрузки с состоянием насаждений и травянистого покрова на исследуемой территории, а также со стадией рекреационной дигрессии. Получены уравнения связи, позволяющие прогнозировать состояние насаждений и процент сорно-рудеральной растительности с увеличением рекреационной плотности как в зоне активной, так и в зоне ограниченной рекреации. Анализ прогнозных уравнений позволяет утверждать, что увеличение рекреационной плотности до 13–15 чел./га приводит к значительной активизации процессов деградации исследуемого фитоценоза. Дальнейшее увеличение нагрузки может привести к необратимым изменениям фитоценоза. Следовательно, рекреационная нагрузка, превышающая 15 чел./га, на территории парка им. И. М. Поддубного не рекомендуется.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Л. В. Кубрина

Рецензент: Д. Н. Андреев

Получена: 13 января 2020 года

Подписана к печати: 01 октября 2020 года

Введение

Многими исследователями установлено, что зеленые насаждения играют существенную роль при поддержании качества городской среды, выполняя различные экосистемные функции (Gundersena et al., 2006; Торбик и др., 2015; Муллағалиева, Суслов, 2017). В условиях города Ейска озелененные территории имеют также и рекреационное значение, т. к. город по своей сути является курортным. Только высокий класс состояния древесных растений позволяет насаждениям выполнять данные функции. Поэтому так существенно значение экологического мониторинга озелененных территорий в урбанизированной среде. Известно также, что одним из важнейших факторов долговечности и надежности функционирования рекреационных систем считается соответствие устойчивости природных территориальных комплексов (ПТК) антропогенным нагрузкам, при которых сохраняется их способность к восстановлению. Поэтому большое значение при оценке состояния зеленых насаждений имеет определение оказываемого на них уровня рекреационного воздействия. Особую роль в оздоровлении городской среды играют крупные зеленые массивы в виде городских парков. К таким объектам в городе Ейске относится парк им. И. М. Поддубного, основанный в конце XIX в. Площадь его составляет 26 га. Большое количество летних кафе, несколько фонтанов, многочисленные аллеи сделали этот парк одним из наиболее популярных мест отдыха в городе.

Материалы

В 2019 г. нами было проведено исследование его эколого-рекреационного состояния. Цель нашей работы заключалась в установлении связи состояния исследуемого ценоза с рекреационным воздействием, оказываемым на данное насаждение. Она решалась при проведении визуальной лесопатологической оценки состояния древесных растений и выявлении их видового состава; уточнении видов, встречаемости, экологической и ценотической принадлежности травянистых растений; определении уровня рекреационного воздействия на территорию парка.

Учитывая форму исследуемого объекта и структуру его дорожно-тропиночной сети, на территории парка были заложены 5 временных пробных площадок (ВПП) площадью 0.25 га. Первая – у центрального входа, вторая – на юге от музея И. М. Поддубного, третья – на западе между аллеями хозяйственной и ветеранов, четвертая на севере от первой ВПП рядом с развлекательным центром, пятая – около паркового кафе (рис. 1).

Методы

Исследования проводились традиционным способом (Воскобойникова, 2006). Уточнение видового состава растений осуществлялось по С. К. Черепанову (1995) с использованием ряда определителей. Оценка состояния насаждений проводилась с учетом требований «Руководства по проектированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга» (2007) и Постановления Правительства РФ от 20.05.2017 №



Рис. 1. Расположение временных пробных площадок на территории парка им. И. М. Поддубного

Fig. 1. Location of temporary test sites on the territory of the I. M. Poddubny Park

607 «О правилах санитарной безопасности в лесах» (2017). Эстетическая оценка каждого дерева давалась по В. А. Агальцевой. Обилие особей того или иного вида травянистых растений определялось глазомерно по приближенной шкале оценок встречаемости, при камеральной обработке фиксировались их ценотическая и экологическая группы. Для определения уровня рекреационного воздействия рассчитывалась рекреационная плотность, посещаемость и интенсивность на всех пробных площадках объекта исследования с применением регистрационно-измерительного метода в соответствии с ОСТ 56-100-95 (Стандарт..., 1995), при этом регистрация посетителей осуществлялась в рабочие и нерабочие дни с комфортной и дискомфортной погодой, в общем объеме 25 календарных дней за весь период исследования. Учет проводился в разное время суток: утром (09:00–12:00), в обеденное время (12:00–15:00) и вечером (15:00–18:00). Стадию рекреационной дигрессии определяли трансектным методом (Стандарт..., 1995). Статистическая обработка полученных результатов проводилась с помощью стандартной программы EXCEL. Качество связи оценивалось по коэффициенту детерминации: чем он ближе к единице, тем связь между исследуемыми показателями теснее.

Результаты

По результатам полевых исследований на территории изучаемого объекта было выявлено 18 видов древесных растений. В их число входили представители сем. *Pinaceae* – сосновые с елью обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.); сем. *Cupressaceae* – кипарисовые с биотой восточной (*Platycladus orientalis* (L.) Franco); сем. *Platanaceae* – платановые с платаном восточным (*Platanus orientalis* L.); сем. *Ulmaceae* – ильмовые с вязом гладким (*Ulmus laevis* Pall.) и вязом граболистным (*U. carpinifolia* Rupp. ex Suckow); сем. *Fagaceae* – буковые с дубом черешчатым (*Quercus robur* L.); сем. *Betulaceae* – березовые с березой повислой (*Betula pendula* Roth.); сем. *Salicaceae* – ивовые с тополем дрожащим (*Populus tremula* L.); сем. *Tiliaceae* – липовые с липой крупнолистной (*Tilia platyphyllos* Scop.); сем. *Rosaceae* – розовые с абрикосом обыкновенным (*Armeniaca vulgaris* Lam.); сем. *Fabaceae* – бобовые с робинией ложноакациевой (*Robinia pseudoacacia* L.); сем. *Simaroubaceae* – симаубовые с айлантом высочайшим (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle); сем. *Sapindaceae* – сапидовые с кленом ложноплатановым (*Acer pseudoplatanus* L.) и конским каштаном обыкновенным (*Aesculus hippocastanum* L.); сем. *Oleaceae* – маслиновые с ясенем обыкновенным.

новенным (*Fraxinus excelsior* L.) и бирючиной обыкновенной (*Ligustrum vulgare* L.); сем. *Caprifoliaceae* – жимолостные с бузиной черной (*Sambucus nigra* L.); сем. *Bignoniaceae* – бигнониевые с катальпой бигнониевидной (*Catalpa bignonioides* Walt.).

Всего было обследовано 159 экземпляров. Большинство из обследованных деревьев относилось к видам *Robinia pseudoacacia* L. (19.2 %) и *Fraxinus excelsior* L. (20.5 %). Долевое участие *Ulmus laevis* Pall. составляет 10.2 %. Доля остальных видов в насаждении не превышает 9 % по каждому виду.

Общее количество деревьев-патриархов на объекте исследования – 15, что составляет 10 % от общей массы обследованных древесных растений. По породному составу они распределяются следующим образом: вяз (*Ulmus laevis* Pall. – 6 экз., *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow – 3 экз.); *Quercus robur* L. – 2 экз., *Fraxinus excelsior* L. – 4 экз. Все обследованные деревья-патриархи характеризуются высоким классом устойчивости и декоративности. Степень ослабления каждого вида деревьев в насаждении отражена в табл. 1.

Таблица 1. Показатели санитарного состояния древостоя на территории парка

№ п/п	Видовое название	Категория						
		1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3	1	1	-	-	-	-
2	<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	7	1	1	-	-	1	-
3	<i>Platanus orientalis</i> L.	4	2	-	-	-	-	-
4	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	7	3	3	1	1	-	-
5	<i>Ulmus carpinifolia</i> Rupp. ex Suckow	3	2	-	-	-	-	-
6	<i>Quercus robur</i> L.	-	2	-	-	-	-	-
7	<i>Betula pendula</i> Roth.	2	-	-	-	-	-	-
8	<i>Populus tremula</i> L.	-	3	-	-	-	1	-
9	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	3	2	-	1	-	1	-
10	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	1	-	-	-	-	-	-
11	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	10	6	8	1	1	3	-
12	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	4	-	-	-	-	-	-
13	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	6	3	1	1	1	6	-
14	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	5	4	-	-	1	2	-
15	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	10	5	11	2	2	2	-
16	<i>Catalpa bignonioides</i> Walt.	5	2	-	-	-	-	-
В целом по дендрофлоре		70	35	25	6	7	16	-

Примечание. 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные (менее 25 % сухих ветвей); 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – свежий сухостой; 6 – старый сухостой; 7 – аварийные деревья.

К категории состояния 1 – без признаков ослабления – относятся 70 деревьев, что составляет 44 % от числа учтенных экземпляров. К категории 2 – ослабленные – относятся 35 деревьев (22 %). Сильно ослабленные составляют 15.7 %. Усыхающие и сухостойные экземпляры – 18.3 % от общего количества (рис. 2).

В целом значение средневзвешенной величины оценки распределения деревьев разных категорий состояния для территории парка им. И. М. Поддубного составило 2.33,

что характеризует состояние исследуемого насаждения как ослабленное.

В ходе исследований было установлено, что наиболее часто повреждается *Robinia pseudoacacia* L. (10 деревьев с флагообразной кроной, бледной окраской листвы, значительным количеством сухих сучьев; наблюдаются признаки повреждения гнилями древесины; присутствует сухостой прошлых лет), *Acer pseudoplatanus* L. (сухостой прошлых лет) и *Fraxinus excelsior* L. (15 деревьев с резко выраженными признаками замед-

ленного роста; имеется сухостой прошлых лет). Объясняется это в том числе и тем фактом, что данные виды (за исключением *Acer*

pseudoplatanus L.) наиболее представлены количественно в общей массе обследованных деревьев.

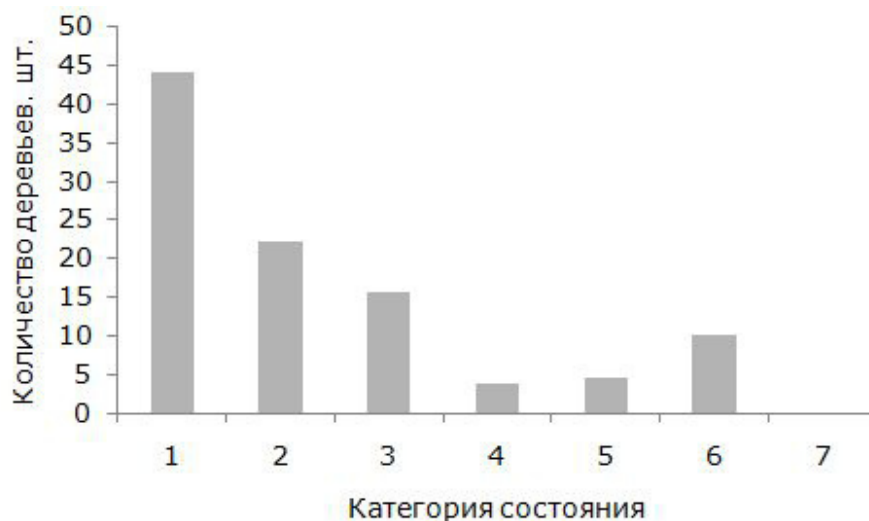


Рис. 2. Распределение деревьев по категориям санитарного состояния
Fig. 2. Distribution of trees by category of sanitary condition

Эстетическая оценка парка показала, что 93 дерева имеют высокие декоративные качества, 48 деревьев со средней декоративностью и 18 – с низкими декоративными качествами. Наибольшее количество деревьев со средними и низкими декоративными качествами имеют такие виды, как *Robinia pseudoacacia* L. (18) и *Fraxinus excelsior* L. (19).

Кустарниковая растительность на объекте исследования представлена *Sambucus nigra* L. (сорный вид) и *Ligustrum vulgare* L. *Sambucus nigra* L., произрастающая рядом с аллеей (ВПП №1), местами образует непроходимые заросли, что значительно затрудняет передвижение. Вследствие этого в пределах ВПП №1 следует произвести удаление данного кустарника.

Травянистая растительность на ВПП парка представлена 29 видами, среди которых зафиксированы представители сем. *Amaranthaceae* – амарантовые с амарантом запрокинутым (*Amaranthus retroflexus* L.), лебедой раскидистой (*Atriplex patula* L.), лебедой татарской (*Atriplex tatarica* L.) и марью белой (*Chenopodium album* L.); сем. *Asteraceae* – астровые с амброзией полынолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.), лопухом большим (*Arctium lappa* L.), мелколепестником канадским (*Erigeron canadensis* L.), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale* Wigg.), осотом голубым (*Agathysus tataricus* (L.) D. Don) и осотом полевым (*Sonchus arvensis* L.), латуком диким (*Lactuca*

serriola L.); сем. *Lamiaceae* – яснотковые с белокудренником черным (*Ballota nigra* L.) и шандрой обыкновенной (*Marrubium vulgare* L.); сем. *Convolvulaceae* – вьюнковые с вьюнком полевым (*Convolvulus arvensis* L.) и повиликой полевой (*Cuscuta campestris* Yunc.); сем. *Fabaceae* – бобовые с вязелем пестрым (*Coronilla varia* L.); сем. *Polygonaceae* – гречишные с горцем птичьим (*Polygonum aviculare* L.); сем. *Caryophyllaceae* – гвоздичные со звездчаткой средней (*Stellaria media* (L.) Vill.); сем. *Cruciferae* – крестоцветные с кардарарией крупковидной (*Cardaria draba* L.); сем. *Poaceae* – злаки с костром безостым (*Bromus inermis* Leyss.), овсяницей луговой (*Festuca pratensis* Huds.), пыреем ползучим (*Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nenski) и щетинником зеленым (*Setaria viridis* (L.) Beauv.); сем. *Urticaceae* – крапивные с крапивой жгучей (*Urtica urens* L.); сем. *Malvaceae* – мальвовые с мальвой приземистой (*Malva pusilla* Sm.); сем. *Brassicaceae* – карустные с пастушьей сумкой обыкновенной (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) и пахифрагмой крупнолистной (*Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) Rupr.); сем. *Plantaginaceae* – подорожниковые с подорожником большим (*Plantago major* L.); сем. *Portulacaceae* – портулаковые с портулаком огородным (*Portulaca oleracea* L.). Сводный систематический список травянистых растений на ВПП парка им. И. М. Поддубного представлен в табл. 2.

Таблица 2. Систематический список травянистых растений на объекте исследования

№ п/п	Род, вид	Экологические группы	Ценотические группы	Встречаемость, балл
1	<i>Agathyrus tataricus</i> (L.) D.Don	МГ	ЛС	1.4
2	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	М	Р	0.4
3	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	М	Р	1.2
4	<i>Arctium lappa</i> L.	М	Р	0.8
5	<i>Atriplex patula</i> L.	МГ	Р	1
6	<i>Atriplex tatarica</i> L.	М	Л	0.8
7	<i>Ballota nigra</i> L.	М	ЛС	2.2
8	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	МК	Л	2
9	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	М	Л	0.6
10	<i>Cardaria draba</i> L.	М	Л	0.6
11	<i>Chenopodium album</i> L.	МК	Р	2
12	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	М	ЛС	3.6
13	<i>Coronilla varia</i> L.	М	ЛС	1.6
14	<i>Cuscuta campestris</i> Yunck.	МГ	Р	0.6
15	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nenski	МК	Л	0.2
16	<i>Erigeron canadensis</i> L.	М	ЛС	0.6
17	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	М	ЛС	1.4
18	<i>Lactuca serriola</i> L.	М	ЛС	0.8
19	<i>Malva pusilla</i> Sm.	М	С	1.4
20	<i>Marrubium vulgare</i> L.	М	ЛС	0.8
21	<i>Pachyphragma macrophyllum</i> (Hoffm.) Rupr.	М	С	0.8
22	<i>Plantago major</i> L.	М	Р	0.8
23	<i>Polygonum aviculare</i> L.	М	Л	2.4
24	<i>Portulaca oleracea</i> L.	МГ	Л	1.2
25	<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	М	Р	0.6
26	<i>Sonchus arvensis</i> L.	МГ	ЛС	0.8
27	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	МГ	Р	0.8
28	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	М	ЛС	2.2
29	<i>Urtica urens</i> L.	М	Р	3.2

Примечание. М – мезофиты, МК – мезоксерофиты, МГ – мезогигрофиты; Р – рудеральная, Л – луговая, ЛС – лугово-степная.

При определении рекреационной нагрузки опирались на характерный (предпочтительный) вид рекреации для объектов исследования, т. е. прогулочное использование территории (дорожная рекреация), в связи с чем ориентиром для закладки ПП служили тропы и дорожки на территории каждого объекта. Помимо этого учитывалась предполагаемая степень рекреации, отличающаяся для каждой ПП. По данным учета, рекреационная плотность (Rd) резко возрастает в нерабочие дни и в периоды с комфортной погодой. В целом парк им. И. М.

Поддубного характеризуется различными значениями величины Rd для каждой ПП: от относительно низкой до высокой. Рекреационная дигрессия определялась в зависимости от площади вытоптанной до минерального горизонта поверхности. На территории парка зафиксированы II, III и IV стадии. Балл состояния насаждений на ПП колеблется от 1.33 до 3.11; а процент сорно-рудеральной растительности – от 16.7 до 52.9 % к общему количеству травостоя. Все показатели рекреационной дигрессии на пробах сведены в общую таблицу (табл. 3).

Таблица 3. Показатели рекреационной дигрессии на пробках

№ ПП	$K_{нас.}$, балл	Состояние рудеральной растительности, %	Стадия дигрессии, (вытоптанная поверхность, %)	Rd , чел./га
1	2.15	36.4	III (8.3 %)	19.2
2	2.35	33.0	II (5.0 %)	6.8
3	3.11	50.0	IV (12.1 %)	31.9
4	2.72	52.9	IV (15.2 %)	35.9
5	1.33	16.7	III (7.2 %)	18.3

Анализируя данные табл. 3, можно заключить, что территория исследуемого парка характеризуется наличием двух зон: активной рекреации и ограниченной рекреации. В районе ПП № 1, 2 располагается сеть слабо-посещаемых аллей, не имеющих покрытия, в то время как остальные площадки располагаются вблизи одной из центральных аллей, активно посещаемой части парка.

В результате исследований установлена связь рекреационной плотности с состоянием фитоценоза (древостоя и травянистого покрова) и стадией дигрессии на исследуемой территории (зависимости (1)–(3)):

$$Rd = 12.96 K_{нас.}^2 - 47.49 K_{нас.} + 57.99 \quad r^2 = 0.491 \quad (1)$$

$$Rd = 0.043P^2 - 2.509P + 47.46 \quad r^2 = 0.892 \quad (2)$$

$$Rd = 1.072C_D^{2.543} \quad (3)$$

В уравнениях (1)–(3) принято: $K_{нас.}$ – средневзвешенная величина состояния насаждения, балл; Rd – рекреационная плотность, чел./га; P – сорно-рудеральная растительность, %; C_D – стадия дигрессии; r^2 – коэффициент детерминации.

Графические решения данных уравнений представлены на рис. 3–5.

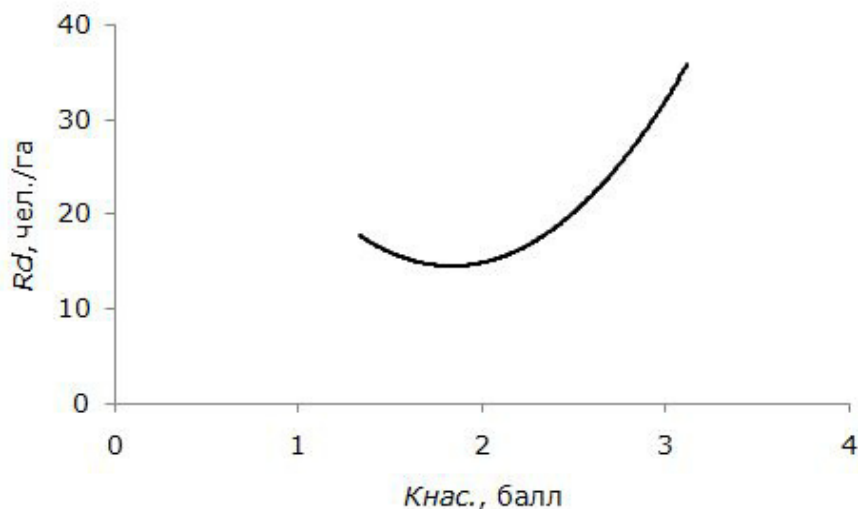


Рис. 3. Связь рекреационной плотности с состоянием насаждений

Fig. 3. Relationship of recreational density with the state of plantings

Данные зависимости позволяют определить ухудшение состояния фитоценоза в связи с увеличением рекреационных нагрузок. Анализируя графики (см. рис. 3–4), можно утверждать, что при возрастании рекреационных плотностей ухудшается состояние древостоя, а в травянистом покрове начинают преобладать сорно-рудеральные виды, что также сигнализирует об ухудшении состояния фитоценоза в целом. Увеличение рекреационной плотности до 13–15 чел./га приводит к значительной активизации про-

цессов деградации исследуемого фитоценоза. Анализ последнего графика (см. рис. 5) позволяет утверждать, что превышение рекреационной плотности более 15 чел./га повлечет увеличение стадии рекреационной дигрессии более 3 баллов, и процессы деградации фитоценоза станут необратимыми.

Заключение

1. В результате проведенных исследований установлено, что данное насаждение

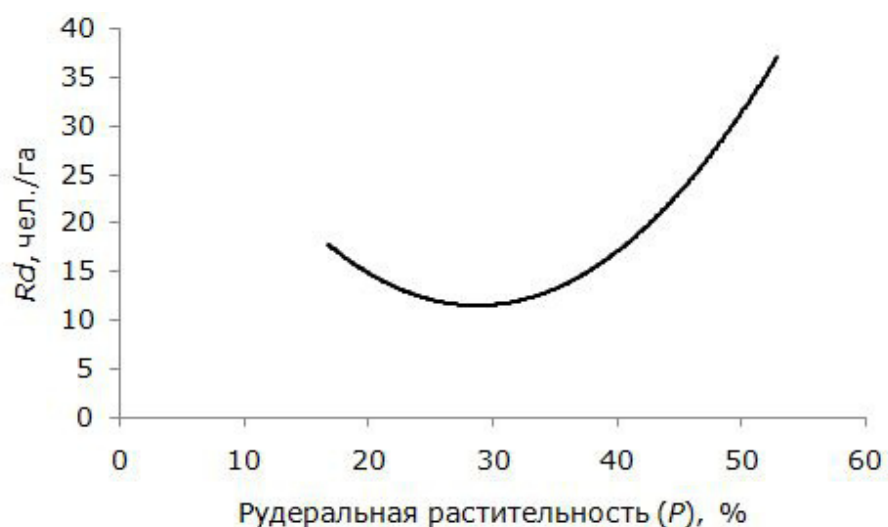


Рис. 4. Связь рекреационной плотности с процентом рудеральной растительности
Fig. 4. Relation of recreational density to percentage of ruderal vegetation

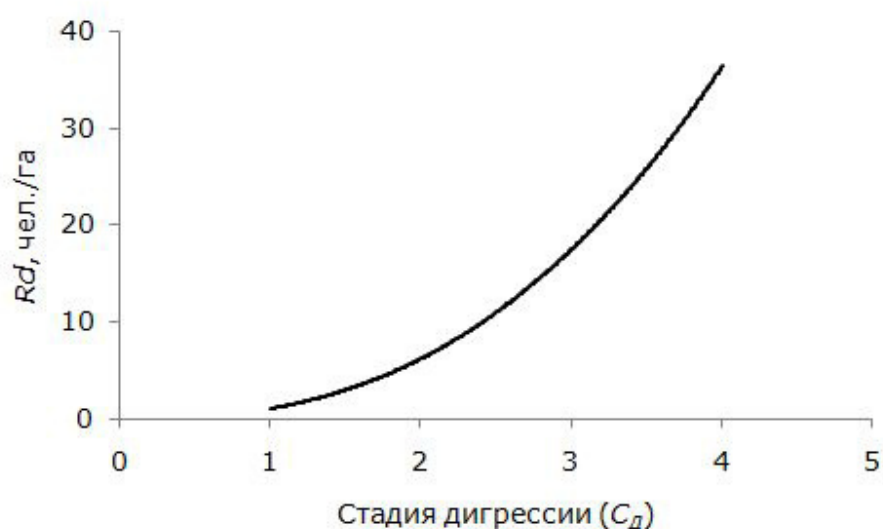


Рис. 5. Связь рекреационной плотности со стадией дигрессии участка
Fig. 5. Relation of recreational density to the site digression stage

является ослабленным и требует проведения санитарных мероприятий.

2. На объекте исследования зафиксировано 29 видов травянистой растительности. Из них по ценотической приуроченности первое место делят рудеральная и лугово-степная группы, долевое участие которых составляет 35 % для каждой из групп от общего количества исследованных видов. Долевое участие луговых растений составляет 24 %, а степных – 6 %. Обилие сорной растительности свидетельствует о бурьянистом характере травянистого покрова, необходимости удаления сорняков и подсева луговых трав. В экологической группировке лидирующее

положение занимают мезофиты (69 %), мезогигрофиты составляют 21 %, мезоксерофиты – 10 % от общего количества исследованных видов.

3. Парк им. И. М. Поддубного характеризуется наличием двух зон: активной рекреации и ограниченной рекреации, поэтому значение Rd варьирует от относительно низкого (в зоне ограниченной рекреации) до высокого (на ПП в зоне активной рекреации).

4. В результате исследований установлена связь рекреационной плотности с состоянием насаждения и травянистого покрова на исследуемой территории, а также со стадией

рекреационной дигрессии. Получены уравнения связи, позволяющие прогнозировать состояние насаждений и процент сорно-рудеральной растительности с увеличением рекреационной плотности как в зоне активной, так и в зоне ограниченной рекреации.

5. Анализ прогнозных уравнений позволяет утверждать, что увеличение рекреационной плотности до 13–15 чел./га приводит

к значительной активизации процессов деградации исследуемого фитоценоза. Дальнейшее увеличение нагрузки может привести к необратимым изменениям фитоценоза. Следовательно, рекреационная нагрузка, превышающая 15 чел./га, на территории парка им. И. М. Поддубного не рекомендуется.

Библиография

- Воскобойникова И. В. Эрозия почв в связи с рекреацией в буковых лесах Западного Кавказа : Дис. ... канд. с.-х. наук. Новочеркасск, 2006. 164 с.
- Муллагалиева Р. З., Суслов А. В. Характеристика городских лесов г. Екатеринбург // УГЛТУ в решении социальных и лесоводственно-экологических проблем лесного комплекса Урала и Западной Сибири: Материалы XIII Всерос. науч.-техн. конф. студентов и аспирантов института леса и природопользования. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2017. С. 132–135.
- Постановление Правительства РФ от 20.05.2017 № 607 «О правилах санитарной безопасности в лесах» . URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_217315/ (дата обращения: 30.04.2019).
- Руководство по проектированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга: приложение 1 к приказу Рослесхоза от 29.12.2007 № 523 . URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (дата обращения: 05.05.2019).
- Стандарт отрасли ОСТ 56-100-95 «Методы и единицы измерения рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы».. URL: <https://dokipedia.ru/document/5327894> (дата обращения: 26.04.2020).
- Торбик Д. Н., Тимофеева А. В., Богданов А. П. Оценка состояния древесной растительности городского парка // Вестник КрасГАУ. 2015. № 4. С. 166–170.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств . СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Gundersena V., Frivoldb L. H., Mykinga T., Targensend B. B., Oyen B. H. Management of urban recreational woodlands: The case of Norway // Urban Forestry and Urban Greening. 2006. Vol. 5. P. 73–82.

ENVIRONMENTAL AND RECREATIONAL ASSESSMENT OF I. M. PODDUBNY PARK IN THE CITY OF YEYSK

VOSKOBOYNIKOVA *D.Sc., Novocherkassk Engineering and Land Reclamation Institute of*
Inna Vladimirovna *Don State Agrarian University, nochka67@inbox.ru*

TELEPINA *Ph.D., Novocherkassk Engineering and Land Reclamation Institute of*
Julia Vitalyevna *Don State Agrarian University, telepina@inbox.ru*

KALIZHUK *Novocherkassk Engineering and Land Reclamation Institute of Don State*
Vera Andreevna *Agrarian University*

Keywords:

temporary test sites
species composition
assessment of plantings
state
environmental monitoring

Summary: Maintaining the quality of the urban environment is an urgent task of our time. However, on the territory of the city of Yeysk, green spaces also perform recreational functions, since the city is a resort. Under these conditions, the quality of the environment depends not only on the high class of resistance of the stands, but also on the recreational pressure on them. Therefore, it is so important to conduct continuous ecological and recreational monitoring at the greening facilities of the urbanized territories. In the city of Yeysk, large territories are occupied by woodlands, the main of which is the I. M. Poddubny Park. Therefore, in 2019-2020, we conducted a study to establish the relationship between the state of this cenosis and the recreational impact exerted on it. On the territory of the park, 5 temporary test sites of 0.25 ha each were laid. Determination of the state of the park cenosis was carried out taking into account the requirements of the "Guidelines for the design, organization and management of forest pathology monitoring". To determine the level of recreational impact, the recreational density, attendance and intensity were calculated at all test sites of the research object in accordance with All-Russian standard 56-100-95. In the course of the research it was established that this plantation is "weakened" and requires the implementation of sanitary measures in the park. There are 29 species of herbaceous vegetation recorded on the site. Of these, the first place is shared by the ruderal and meadow-steppe groups in terms of coenotic affinity, the share of which is 35% for each group of the total number of species studied. The share of meadow plants is 24 %, and the steppe ones – 6 %.The abundance of weeds indicates the weedy nature of the grass cover. The I. M. Poddubny Park is characterized by the presence of two zones: active recreation and limited recreation, so the value of recreational density varies from relatively low (in the zone of limited recreation) to high (on test sites in the zone of active recreation). The relationship of recreational load with the state of plantings and grassy cover on the studied territory, as well as with the stage of recreational digression, is established. Constraints equations are obtained that allow predicting the state of plantings and the percentage of weed-ruderal vegetation with an increase in recreational density in both the active and restricted recreation zones. Analysis of the forecast equations allows us to state that an increase in the recreational density to 13-15 people/ha leads to a significant activation of the degradation processes of the studied phytocenosis. A further increase in the load can lead to irreversible changes in the phytocenosis. Therefore, a recreational load exceeding 15 people/ha is not recommended in the I. M. Poddubny Park.

Reviewer: L. V. Kubrina

Reviewer: D. N. Andreev

Received on: 09 January 2020

Published on: 01 October 2020

References

- Cherepanov S. K. Vascular plants of Russia and bordering states. SPb.: Mir i sem'ya, 1995. 992 p.
- Decree of the Russian Federation Government May, 20, 2017 No 607 «On the rules of sanitary safety in forests». URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_217315/ (data obrascheniya: 30.04.2019).
- Guidelines for the design, organization and management of forest pathological monitoring: Appendix 1 to the order of Federal Forestry Agency December, 29, 2007 No 523. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (data obrascheniya: 05.05.2019).
- Gundersena V., Frivold L. H., Mykinga T., Targensend B. B., Oyen B. H. Management of urban recreational woodlands: The case of Norway, Urban Forestry and Urban Greening. 2006. Vol. 5. P. 73–82.
- Industry standard 56-100-95 «Methods and measurement units of recreational load on natural complexes of the forest». URL: <https://dokipedia.ru/document/5327894> (data obrascheniya: 26.04.2020).
- Mullagalieva R. Z. Suslov A. V. Description of urban forests in Yekaterinburg, UGLTU v reshenii social'nyh i lesovodstvenno-ekologicheskikh problem lesnogo kompleksa Urala i Zapadnoy Sibiri: Materialy XIII Vserop. nauch, tehn. konf. studentov i aspirantov instituta lesa i prirodopol'zovaniya. Ekaterinburg: Ural. gos. lesotehn. un-t, 2017. P. 132–135.
- Torbik D. N. Timofeeva A. V. Bogdanov A. P. Assessment of the state of woody vegetation in the city park, Vestnik KrasGAU. 2015. No. 4. P. 166–170.
- Voskoboynikova I. V. Soil erosion due to recreation in beech forests of the Western Caucasus: Dip. ... kand. s, h. nauk. Novocherkassk, 2006. 164 p.



УДК УДК 574.1: 574.22: 574.583

ВИДОВАЯ СТРУКТУРА И РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ДЕЛЬТЫ РЕКИ ВЕЛИ- КОЙ (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

ДРОЗДЕНКО

Татьяна Викторовна

к. б. н., Псковский государственный университет, tboichuk@mail.ru

МИХАЛАП

Сергей Геннадьевич

Псковский государственный университет, sgmikhailap@gmail.com

БУГЕРО

Нина Владимировна

д. б. н., Псковский государственный университет, bugero@mail.ru

Ключевые слова:

биоразнообразие
фитопланктон
сообщества
индексы биоразнообразия
дельта реки Великой
Псковская область

Аннотация: В статье рассматривается видовая структура и временная динамика некоторых показателей альфа- и бета-разнообразия фитопланктона дельты реки Великой (Псковская область, Россия) в летний период 2016–2017 гг. Микроводоросли являются важными компонентами водных экосистем, поскольку формируют значительную часть первичной продукции. Они первыми реагируют на любые перестройки в экосистемах, поэтому, кроме ценотического, имеют важнейшее мониторинговое значение. Цель работы состояла в изучении видовой структуры и некоторых параметров разнообразия фитопланктона дельты реки Великой на пяти заданных станциях. Дельта реки Великой представляет собой уникальный природный комплекс, где основное русло реки распадается на несколько рукавов, разделенных низкими, заросшими макрофитами островами. Благодаря особенностям гидрологического и климатического режимов в дельте создаются уникальные условия среды, что отражается на структуре и видовом богатстве населяющих ее фитопланктонных сообществ. В ходе исследований выяснено, что на всех станциях отбора проб на протяжении 2016–2017 гг. доминировал хлорофитово-диатомовый комплекс микроводорослей. При сравнении видового состава микроводорослей 2016–2017 гг. с данными 1990–2000 гг. выявлено значительное увеличение общего видового богатства, что может быть связано как с изменением условий существования экосистемы дельты, так и с методологией получения данных. Средние численность и биомасса микроводорослей в 2016 г. составляли 1.6 млн кл./л и 0.94 мг/л соответственно, в 2017 г. – 460.1 тыс. кл./л и 0.16 мг/л соответственно. Количественные показатели фитопланктона в 2016 г. были значительно выше, чем в 2017 г., что связано с температурными условиями и колебанием уровня воды в дельте. Значения обобщенных индексов альфа-разнообразия в отдельно рассмотренных отделах имели существенные отличия. Полученные данные свидетельствуют о наличии ежегодных перестроек в сообществах микроводорослей, причем внутри отдельно взятых отделов они выражены сильнее.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. Л. Воденеева

Получена: 14 мая 2018 года

Подписана к печати: 30 сентября 2020 года

Введение

В функционировании экосистем Земли особое место принадлежит водным экосистемам, поскольку они отличаются наиболее высокой скоростью обновления живого вещества и, благодаря широкому распространению и высокой биопродуктивности, играют важную роль в биосферных процессах. Водные экосистемы способны быстро поглощать и перерабатывать биогенные вещества, способствовать естественному самоочищению и создавать условия для проживания огромного числа организмов (Schindler, 1998; Millenium..., 2005).

Самой большой и многоводной рекой в Псковской области является река Великая, которая впадает в южную часть Чудско-Псковского озера, образуя обширную дельту.

Дельта реки Великой – это экотонная акватория между речной и озерной экосистемами, в которой наблюдается взаимодействие и трансформация различных по свойствам водных масс. Дельта уникальна тем, что в ней сосредоточены нерестилища многих видов рыб, а система заболоченных островов служит местом гнездования птиц. Большая часть дельты входит в состав заказника «Псковско-Чудская приозерная низменность» (Лебедева, 2006).

Комплексный мониторинг в дельте р. Великой начал осуществляться с 1990 г. сотрудниками естественно-географического факультета Псковского педагогического института и продолжался до начала 2000-х гг. (Судницына, 2012). За десятилетний период было идентифицировано 97 видовых и внутривидовых таксонов водорослей из 7 отделов. Основу фитопланктона составляли диатомовые и зеленые водоросли, что характерно для равнинных рек (Экологический мониторинг..., 2003). Исследования фитопланктона в дельте возобновились в 2015 г. и продолжают по настоящее время (Дрозденко, Михалап, 2015; Drozdenko et al., 2017; Дрозденко, Михалап, 2018; Drozdenko et al., 2019).

Одним из важнейших показателей стабильности экосистемы является биологическое разнообразие, обуславливающее ее большую пластичность и устойчивость по отношению к колебаниям факторов среды (Одум, 1986; Naeem, Li, 1997; Millenium...,

2005; Ives, Carpenter, 2007; Gamfeldt et al., 2008; Benton, 2016).

Существует ряд подходов по оценке биоразнообразия: от простого подсчета количества видов до анализа структуры и функциональной размерности экологического пространства (Уиттекер, 1980; Chao et al., 2005; Шитиков и др., 2011; Byrnes et al., 2014; Ricotta et al., 2014; Nguyen et al., 2017). Особой популярностью пользуются индексы биоразнообразия, которые отличаются относительной простотой расчета и универсальностью.

Фитопланктон является одним из важнейших компонентов водных сообществ, формирующих первичную биологическую продукцию. Именно планктонные водоросли первыми реагируют на начальные изменения в водной экосистеме перестройкой своих структурно-энергетических составляющих. Это делает их ключевыми объектами для изучения энергетического баланса водных экосистем, их естественного самовосстановления и индикации качества вод (Экологический мониторинг..., 2003; Шитиков и др., 2011; Соловьева, Корнеева, 2012; Liu et al., 2015).

В настоящее время увеличиваются темпы хозяйственного освоения региона. В связи с этим возникает необходимость проведения наблюдений за состоянием биоразнообразия водной среды. Приоритетное значение отводится исследованиям состояния фитопланктона как первичного звена трофической цепи, во многом определяющего структуру и функционирование водной экосистемы в целом (Попова и др., 1997; Габышев, Габышева, 2018).

Цель данной работы состояла в изучении видовой структуры и некоторых параметров разнообразия фитопланктона дельты р. Великой в летний период 2016–2017 гг.

Материалы

В качестве модельной экосистемы использовалась дельта р. Великой, расположенная в 8 км к северо-западу от г. Пскова. По форме дельта близка к треугольнику, длина которого по медиане составляет 4.2 км, ширина около 4 км, а общая площадь 2.7 км². Дельта представлена комплексом низких, заболоченных островов, разделенных протоками. Пограничное положение дельты р. Великой

обуславливает некоторые особенности ее климатического режима. Рассматриваемый участок характеризуется более мягкой и короткой зимой и более длительным и солнечным летом, что оказывает положительное влияние на вегетацию растительности (Экологический мониторинг..., 2003). Общая минерализация нижнего течения р. Великой составляет 250.8–333 мг/л. Вода дельты относится к гидрокарбонатному классу группы кальция (Алёкин, 1970) и отличается повы-

шенной цветностью, обусловленной растворенными в ней органическими веществами, поступающими из заболоченных участков. Значения pH колеблются от нейтральных до слабощелочных, БПК₅ варьирует в пределах 1.6–2.45 мг O₂/л (Афони́на, 2014).

Работы проводились в летний период 2016–2017 гг. на 5 заданных станциях: «Вайменка», «Большая Листовка», «Средняя», «Горки» и «Муровицы» (рис. 1). Всего отобрано 20 проб фитопланктона.



Рис. 1. Карта расположения станций отбора проб в дельте реки Великой (2016–2017 гг.). 1 – станции отбора проб

Fig. 1. Map of the location of sampling station in the Velikaya River delta (2016–2017). 1 – sampling stations

Температура воды в июле 2016 г. была в диапазоне 21.0–22.2 °C (21.7 ± 0.2 °C), а в июле 2017 г. варьировала от 18.5 до 19.0 °C (18.8 ± 0.1 °C). Значения pH воды изменялись в 2016 г. от 7.80 до 7.90 (7.82 ± 0.02), в 2017 г. – от 7.54 до 7.70 (7.60 ± 0.03).

Методы

Для отбора качественных проб фитопланктона использовалась планктонная сеть Джели с газом №76. Отбор количественных проб проводился пластиковыми пробоотборниками объемом 0.5 л с глубины 0.5 м с последующей фиксацией раствором Люголя и дофиксацией 40 % раствором формалина. Пробы концентрировались осадочным методом и обрабатывались в экологической

лаборатории Псковского государственного университета. Микроводоросли определялись с помощью микроскопа Carl Zeiss Axio Lab. A1. с использованием камеры Нажотта (0.05 мл) и определителей (Голлербах и др., 1953; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Забелина и др., 1951; Матвиенко, 1954; Царенко, 1990; Флора..., 2009; Komarek, 1998, 2005). Названия видовых таксонов даны в соответствии с системой международного сайта AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2020).

Численность клеток фитопланктона на 1 л пересчитывалась по общеизвестной формуле (Садчиков, 2003). Биомасса рассчитывалась общепринятым способом по объемам водорослей, определенных методом геоме-

трического подобия для каждой пробы (Гусева, 1959).

Анализ сходства таксономического состава водорослей разных лет исследования (бета-разнообразие) проводился с использованием индекса Сьеренсена – Чекановского

(Шмидт, 1980). Для изучения параметров альфа-разнообразия сообществ рассчитывались индексы разнообразия Шеннона, доминирования Симпсона, Маргалефа и выравнимости Пиелу (табл. 1).

Таблица 1. Основные индексы для количественной оценки параметров биоразнообразия

Название индекса	Расчетная формула	Уровень разнообразия
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S - 1}{\ln N}$	Альфа-разнообразие
Индекс видового разнообразия Шеннона	$H = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	Альфа-разнообразие
Индекс доминирования Симпсона	$H = \sum_{i=1}^S p_i^2$	Альфа-разнообразие
Индекс выравнимости Пиелу	$E = \frac{H}{\ln S}$	Альфа-разнообразие
Индекс Сьеренсена – Чекановского	$I_{CS} = \frac{2c}{a + b}$	Бета-разнообразие

Примечание. S – видовое богатство (число видов); N – объем выборки (численность сообщества); p_i – число особей i -го вида; c – число видов, общих для двух сообществ; a – число видов в первом сообществе; b – число видов во втором сообществе.

Индекс Маргалефа отражает видовое богатство на определенной территории. Чем выше значение индекса, тем большим видовым богатством характеризуется сообщество. Для расчета индекса используется абсолютная величина – численность, что делает его чрезвычайно чувствительным к объему выборки. Индекс Шеннона характеризует разнообразие и выравнимость в структуре сообщества. Индекс Симпсона показывает степень выраженности доминирования определенных видов в структуре сообщества. Индекс выравнимости Пиелу отражает степень равнопредставленности видов в сообществе (Пузнецкие, Марушкина, 2005; Шитиков и др., 2011).

Результаты

Всего за период исследований идентифицировано 199 видовых и внутривидовых таксонов (BBT) микроводорослей рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам (табл. 2). В 2016 г. встречено на 23 % больше BBT фитопланктона, чем в 2017 г. Однако флористический комплекс в рассмотренные годы оставался неизменным – диатомово-хлорофитовым. Среди диатомовых водорослей наиболее разнообразно в видо-

вом отношении представлены семейства Naviculaceae Kützing и Fragilariaceae Kützing, среди зеленых – Scenedesmaceae Oltmanns и Selenastraceae Blackman & Tansley. В 2016 г. на третьем месте по видовому богатству находились цианобактерии, а в 2017 г. – золотистые водоросли.

На остальные отделы приходился меньший процент BBT фитопланктона. Стоит отметить, что в июле 2017 г. не обнаружено представителей отдела Xanthophyta.

Степень сходства видового состава планктонной альгофлоры дельты в 2016 и 2017 гг. с использованием индекса Сьеренсена – Чекановского была выше средней (0.64). Общими для двух летних сезонов являлись 93 вида, большая часть из которых принадлежала диатомовым и зеленым водорослям (см. табл. 2).

Анализ таксономического состава фитопланктона разных станций отбора проб показал абсолютное доминирование представителей Bacillariophyta и Chlorophyta (табл. 3). Число BBT микроводорослей в 2016 г. на всех изученных станциях было выше, нежели в 2017 г., за исключением ст. «Муровицы».

Таблица 2. Таксономический состав фитопланктона дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Отделы	Число видовых и внутривидовых таксонов фитопланктона			% от общего числа видов	
	2016 г.	2017 г.	2016 + 2017 гг.	общих	2016 + 2017 гг.
Bacillariophyta	61	55	74	42	37.2
Chlorophyta	56	34	60	30	30.2
Cyanobacteria	16	12	22	6	11.1
Euglenophyta	10	4	11	3	5.5
Chrysophyta	10	13	17	6	8.5
Dinophyta	5	4	8	1	4.0
Cryptophyta	5	5	5	5	2.5
Xanthophyta	2	0	2	0	1.0
Итого	165	127	199	93	100

Таблица 3. Таксономический состав фитопланктона на разных станциях дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Отделы	Число видовых и внутривидовых таксонов фитопланктона на разных станциях									
	Вайменка		Большая Листовка		Средняя		Горки		Муровицы	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Bacillariophyta	52	36	24	26	31	26	34	25	24	32
Chlorophyta	47	21	23	20	28	14	27	14	22	20
Cyanobacteria	12	6	9	5	10	2	6	5	4	6
Euglenophyta	5	2	8	2	0	1	1	2	0	1
Chrysophyta	8	6	6	9	6	4	5	5	6	7
Dinophyta	2	2	4	2	2	3	4	0	4	2
Cryptophyta	4	4	5	4	5	5	4	4	5	5
Xanthophyta	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0
Итого	131	77	80	68	83	55	82	55	65	73

Практически на всех станциях за период исследования присутствовали виды *Asterionella formosa* Hassall, *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Gomphonema olivaceum* var. *minutissimum* Hustedt, *Navicula tripunctata* (O. F. Müller) Bory, *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith, *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal и *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère из отдела Bacillariophyta; *Chlorella vulgaris* Beyerinck, *Desmodesmus communis* (E. Hegewald) E. Hegewald, *Microglena monadina* Ehrenberg, *Oocystis lacustris* Chodat, *Pseudodidymocystis lineata* (Korshikov) Hindák, *Raphidocelis danubiana* (Hindák) Marvan, Komárek & Comas из отдела Chlorophyta; цианобактерии *Aphanocapsa delicatissima* West & G. S. West, *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Planktolyngbya limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová &

Cronberg. Из золотистых водорослей на всех станциях отмечен *Kephyrion moniliferum* (Gerlinde Schmid) Bourrelly, из отдела Cryptophyta – *Komma caudata* (L. Geitler) D. R. A. Hill и представители рода *Cryptomonas* Ehrenberg. Также во всех пробах наблюдалось достаточное количество мелких хлорококковых.

Анализ количественных характеристик фитопланктона показал, что в июле 2016 г. численность микроводорослей изменялась в зависимости от станции от 969.6 тыс. кл./л до 2.4 млн кл./л (табл. 4). Наибольший вклад в численность вносили представители зеленых водорослей (21.9–63.5 % от общей численности в зависимости от станции исследования) и цианобактерии (20.0–53.8 %). В июле 2017 г. значения численности фитопланктона колебались от 196.8 тыс. кл./л до 792.0 тыс. кл./л. На долю представителей отдела Chlorophyta приходилось 23.8–37.4 %, Cyanobacteria – 0–42.0 %.

Значения биомассы в июле 2016 г. лежали в диапазоне 0.15–1.31 мг/л (см. табл. 4). Основную роль играли диатомовые водоросли, составляющие 37.9–63.7 % от общей биомассы. Показатели биомассы планктон-

ных водорослей в июле 2017 г. варьировали от 0.07 мг/л до 0.29 мг/л. На представителей Bacillariophyta приходилось 44.8–67.7 % от общей биомассы.

Таблица 4. Количественные показатели фитопланктона на разных станциях дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Количественные показатели	Станция									
	Вайменка		Большая Листовка		Средняя		Горки		Муровицы	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
<i>N</i> , тыс. кл./л	2442.7	792.0	1549.3	604.8	969.6	196.8	1818.0	276.8	1126.4	430.2
<i>B</i> , мг/л	1.31	0.21	1.70	0.29	0.15	0.11	0.78	0.07	0.65	0.12

Примечание. *N* – численность, *B* – биомасса.

Общие значения индексов альфа-разнообразия на станциях отбора проб не подвержены явным изменениям (табл. 5).

Средние значения индекса Маргалефа в июле 2016 и 2017 г. составляли 5.40 ± 0.60 и 4.88 ± 0.65 соответственно.

Значения индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по биомассе фитопланктона, в исследованные годы были

близки (см. табл. 5). Средние величины индекса в 2016 г. составляли 3.06 ± 0.18 , в 2017 г. – 2.99 ± 0.13 .

В июле и 2016, и 2017 г. среднее значение индекса Симпсона составляло 0.09 ± 0.03 .

Средние значения индекса выравненности Пиелу в 2016 и 2017 г. были практически одинаковыми: 0.63 ± 0.27 и 0.64 ± 0.26 соответственно.

Таблица 5. Значение индексов альфа-разнообразия фитопланктона дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Год	Индекс разнообразия	Станция					Диапазон колебаний
		Вайменка	Б. Листовка	Средняя	Горки	Муровицы	
2016	<i>d</i>	5.96	4.60	5.40	6.01	5.05	1.41
	<i>H</i>	3.36	3.11	2.92	2.98	2.94	0.44
	<i>C</i>	0.06	0.07	0.11	0.11	0.12	0.06
	<i>E</i>	0.78	0.78	0.71	0.70	0.73	0.08
2017	<i>d</i>	4.97	5.18	4.28	4.22	5.77	1.55
	<i>H</i>	2.89	3.09	3.15	2.85	2.96	0.30
	<i>C</i>	0.11	0.09	0.07	0.11	0.12	0.05
	<i>E</i>	0.71	0.76	0.82	0.74	0.70	0.12

Примечание. *d* – индекс Маргалефа; *H* – индекс Шеннона – Уивера; *C* – индекс доминирования Симпсона; *E* – выравненность Пиелу.

Обсуждение

Сравнение флористического состава дельты р. Великой с исследованиями прошлых лет (Экологический..., 2003) показало заметное увеличение видового богатства фитопланктона к настоящему времени. В июле 1992 и 2000 гг. было обнаружено всего 57 и 33 BBT микроводорослей соответственно, а в 2016 и 2017 гг. – 165 и 127 соответственно (см. табл. 2). Такие различия могут быть свя-

заны с тем, что с 1992 г. остановилась работа крупных предприятий г. Пскова, что ослабило антропогенную нагрузку на р. Великая, а это в свою очередь сказалось на улучшении качества воды реки и, возможно, послужило увеличению видового разнообразия фитопланктона. Несмотря на это, доминирующие отделы не изменились. По представленности видами в годы исследования в дельте превалировали отделы Bacillariophyta и

Chlorophyta.

Средняя численность микроводорослей на исследованной акватории в 2016 г. составляла 1.6 млн кл./л, а в 2017 г. – 460.1 тыс. кл./л. Такая разница может быть связана с более теплыми погодными условиями в 2016 г. и обильным развитием мелко-клеточной колониальной цианобактерии *Aphanocapsa delicatissima*, на долю которой приходилось до 40 % от общей численности. В 2017 г. увеличился вклад диатомовых водорослей в общую численность: 13.0–34.1 % от общего числа клеток микроводорослей. Летом 2016 г. на долю диатомовых водорослей приходилось всего 5.4–9.7 %.

Средняя биомасса микроводорослей на всех станциях отбора проб в июле 2016 г. была в 6 раз больше, чем в июле 2017 г.: 0.94 мг/л и 0.16 мг/л соответственно. Для сравнения: по имеющимся опубликованным данным, биомасса фитопланктона Псковского озера, примыкающего к дельте, в период 2012–2015 гг. лежала в интервале 0.4–34.0 мг/л (средняя биомасса составляла 5.4 ± 1.4 мг/л) (Шаров, Андреева, 2016). В нижнем же течении реки Великой, в непосредственной близости к дельте, биомасса фитопланктона в июле 2011 г. составляла 0.3 мг/л, а в июле 2012 г. была в районе 0.5 мг/л (Афолина, 2014). На основе представленных значений биомассы видно, что их изменение носит колебательный характер, связанный, вероятно, с гидролого-гидрохимическими процессами в водоеме, которые подвержены межгодовым и сезонным флуктуациям (Ястремский, 2016).

Заметные различия в количественных показателях фитопланктона в разные годы исследования обусловлены в том числе и колебанием уровня воды в акватории. По сравнению с 2016 г. 2017 г. был более многоводным: среднегодовые значения уровня воды примыкающего к дельте Псковского озера составляли 190 см и 219 см соответственно (Судницына, Михайлова, 2016; Михайлова, Михалап, 2019). Этим можно объяснить более высокие значения численности и биомассы микроводорослей в июле 2016 г. Также в 2016 г. наблюдалось большее количество крупноклеточных форм из родов *Gyrosigma* Hassall, *Nitzschia* Hassall, *Surirella* Turpin, *Ulnaria* (Kutzing) Compère.

При анализе альфа-разнообразия сообществ индексы рассчитывались не только в целом для сообщества, но и для каждого отдела, т. к. разные таксономические группы водорослей отличаются собственными па-

раметрами разнообразия и особенностями жизненного цикла.

Ниже приведена гистограмма, отображающая значения индекса Маргалефа для основных отделов, отмеченных в дельте р. Великой (рис. 2).

Как видно из рис. 2, наибольшим видовым богатством обладают диатомовые и зеленые водоросли, наименьшим – эвгленовые и динофитовые водоросли.

Согласно значениям индекса Шеннона, наибольшее разнообразие отмечено для отделов Bacillariophyta и Chlorophyta (рис. 3). В нашем случае он рассчитывался по биомассе. Для зеленых водорослей в 2017 г. характерно большее разнообразие при меньшем видовом богатстве. Для отделов с меньшим числом ВВТ характерно снижение значения индекса Шеннона в 2017 г., что связано как с общим уменьшением видового богатства, так и с увеличением доминирования отдельных видов. Следует отметить, что значение индекса Шеннона для отдела Bacillariophyta в 2017 г. существенно не изменилось, в то время как для зеленых водорослей значительно увеличилось.

Все исследуемые станции дельты характеризуются крайне низкими значениями индекса Симпсона, что говорит об отсутствии явных доминантов (рис. 4). Тем не менее при рассмотрении данного индекса в рамках отдельных отделов разброс его значений весьма значителен – от минимального и практически не подверженного динамике для Bacillariophyta (0.09 в 2016 г. и 0.08 в 2017 г.) до весьма высоких показателей для Cryptophyta (0.35 и 0.67 в 2016 и 2017 гг. соответственно) и Euglenophyta (0.37 в 2016 г. и 0.80 в 2017 г.). В целом 2017 г. характеризуется увеличением значений индекса доминирования Симпсона в ряде отделов, однако для некоторых отделов (Chlorophyta и Dinophyta) наблюдается обратная закономерность.

Значения индекса выравненности Пиелу изменяются неоднородно (рис. 5). Самая высокая выравненность характерна для представителей Bacillariophyta и Chrysophyta. Отдел Chlorophyta характеризуется увеличением выравненности видов в 2017 г. одновременно с общим понижением видового богатства и доминирования по сравнению с 2016 г. Отделы Cyanobacteria, Cryptophyta и Dinophyta характеризуются снижением выравненности в 2017 г., в то время как видовая структура отдела Euglenophyta становится более выравненной.

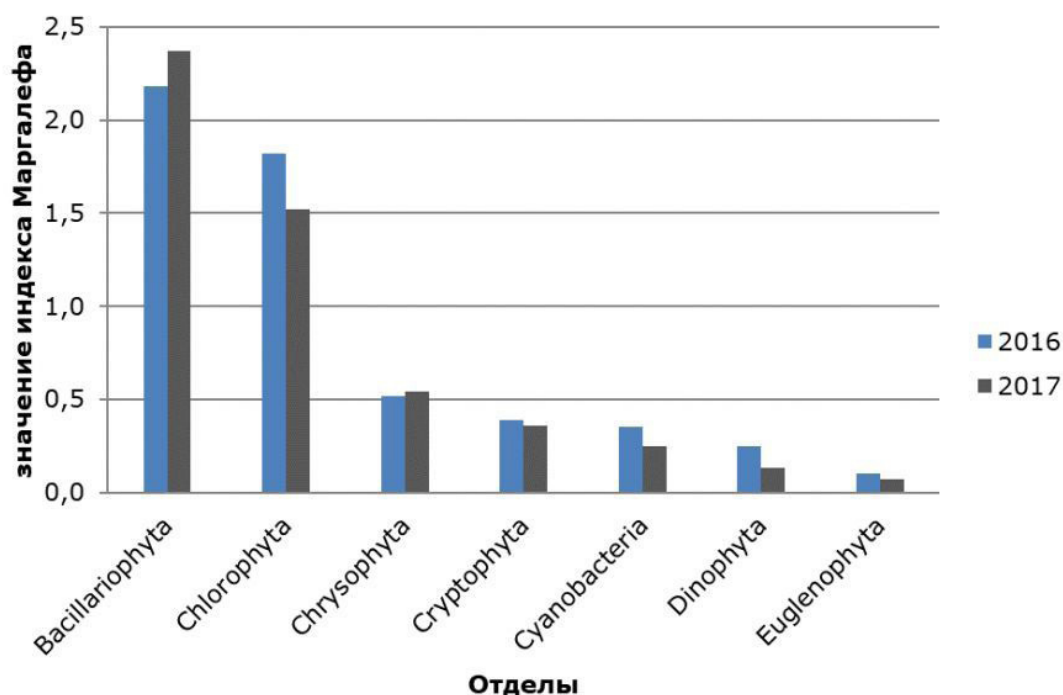


Рис. 2. Значение индекса Маргалефа для основных отделов микроводорослей дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Fig. 2. Values of the Margalef richness index for the basic phyla of microalgae of the Velikaya River delta (July 2016–2017)

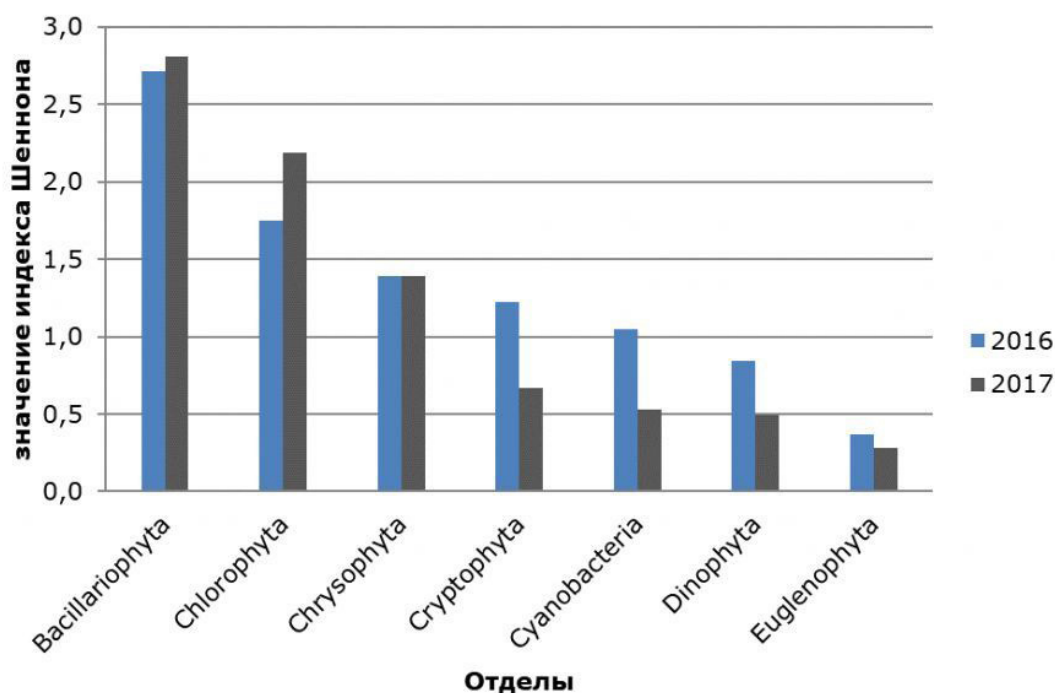


Рис. 3. Значение индекса Шеннона для основных отделов микроводорослей дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Fig. 3. Values of the Shannon index for basic phyla of microalgae of the Velikaya River delta (July 2016–2017)

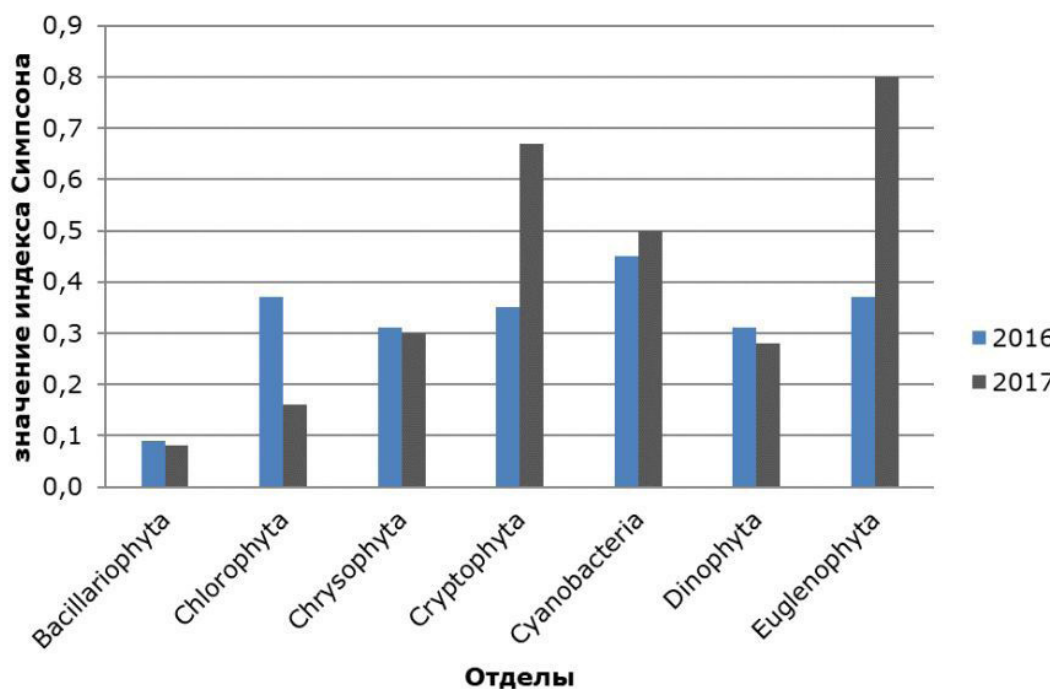


Рис. 4. Значение индекса Симпсона для основных отделов микроводорослей дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Fig. 4. Values of the Simpson index for the basic phyla of microalgae of the Velikaya River delta (July 2016–2017)

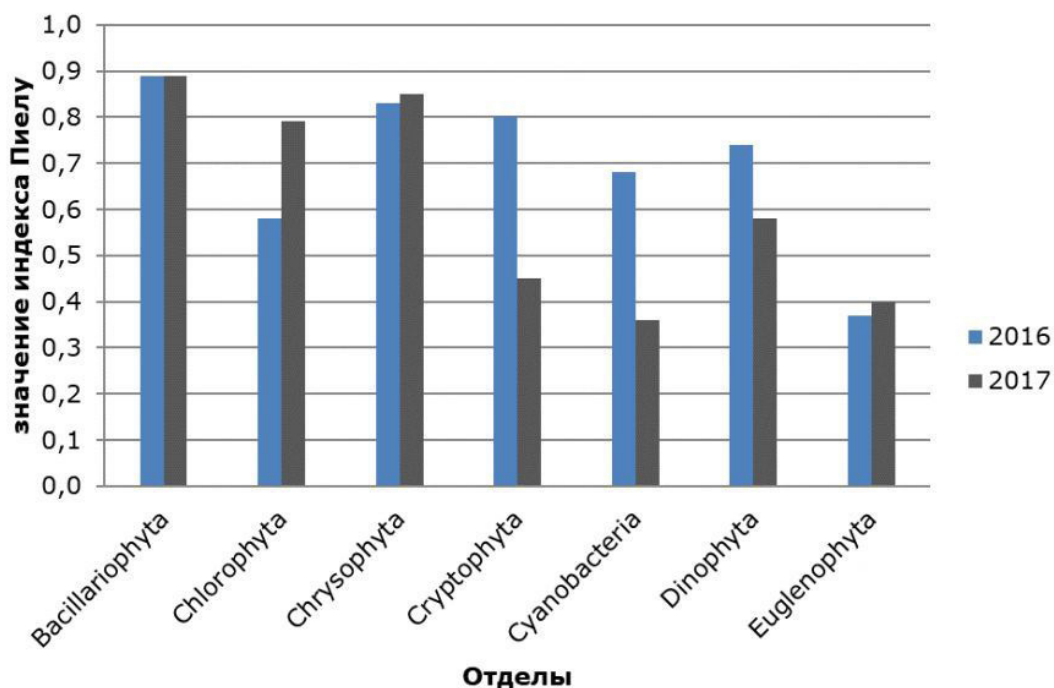


Рис. 5. Значение индекса выравнимости Пиелу для основных отделов микроводорослей дельты р. Великой (июль 2016–2017 гг.)

Fig. 5. Values of the Pielou evenness index for the basic systematic groups of microalgae of the Velikaya River delta (July 2016–2017)

Исходя из вышесказанного следует, что, поскольку индекс Маргалефа исходит из оперирования абсолютной численностью, он очень чувствителен к объему выборки и количеству обнаруженных таксонов (Чернов и др., 2015). Это делает его малоприменимым для исследований фитопланктона с ограниченным объемом проб и высокой степенью случайности при их отборе. Аналогичные суждения высказывают и другие авторы (Пузнецкие, Марушкина, 2005).

Индекс Шеннона достаточно репрезентативно отражает сложность группировок микроводорослей, отобранных в разных частях дельты р. Великой. Общее снижение его значений соответствует некоторому уменьшению разнообразия видов в 2017 г. по сравнению с 2016 г., что, скорее всего, связано с повышением уровня воды и уменьшением концентрации фитопланктона, что при ограниченном случайном отборе имеет очень важное значение.

Полученные данные по информационному разнообразию для дельты вполне сопоставимы с результатами других авторов, полученных для Псковского озера в период 2012–2015 гг. (Шаров, Андреева, 2016). Исходя из среднего значения индекса Шеннона (2.87) очевидно, что он существенно не отличается от полученных нами показателей для 2016 г. (3.06) и 2017 г. (2.99). Однако значительные колебания значений индекса, указанные в предыдущие годы (2.03–4.36), свидетельствуют о заметных межгодовых перестройках структуры сообщества.

Индекс доминирования Симпсона имеет традиционно низкое значение для фитопланктона дельты, что указывает на отсутствие явных доминантов. Однако при рассмотрении отдельных групп фитопланктона его значения могут существенно варьировать (см. рис. 4).

Аналогично можно сказать и об изменении значений индекса выравненности Пилеу, которые заметно снизились в 2017 г. только для отделов Cryptophyta, Dinophyta и Cyanobacteria. Для других отделов его значения существенно не изменились.

Библиография

- Алёкин О. А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 442 с.
- Афоница Е. А. Сезонная динамика фитопланктона реки Великой (Псков, Россия) // Альгология. 2014. Т. 24. № 4. С. 489–503.
- Габышев В. А., Габышева О. И. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири / Под ред. Л. Г. Корневой. Новосибирск: СибАК, 2018. 414 с.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Наука, 1953. Вып. 2. 650 с.
- Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Труды Института биологии водохранилищ. Л., 1959. Т. 2. С. 44–51.

Заключение

На протяжении всего периода исследований в дельте р. Великой планктонная альгофлора характеризовалась как диатомово-хлорофитовая, поскольку именно на отделы Bacillariophyta и Chlorophyta приходились максимальные значения количества ВВТ, а также суммарной биомассы клеток. Это сопоставляется с данными предыдущих лет исследования (Дрозденко, Михалап, 2015).

При этом следует отметить, что, хотя весь комплекс микроводорослей изменялся незначительно, перестройки внутри отдельно взятых отделов иногда были весьма существенными. Особенно это касается критериев доминирования и выравненности.

При сравнении видового состава микроводорослей дельты р. Великой 2016–2017 гг. выявлено некоторое снижение общего видового богатства и разнообразия. Это обусловлено как внешними факторами, так и внутриэкосистемными причинами. Так, общее снижение численности, биомассы и показателей разнообразия микроводорослей в 2017 г., вероятно, связано с повышением уровня воды и общим уменьшением содержания фитопланктона в воде, что отмечалось для данного водоема ранее (Laugaste et al., 2001). В то же время колебания количественных показателей и разнообразия микроводорослей в течение ряда лет наблюдений выявлено и в более ранних исследованиях Псковского озера, в частности, его южной части (Шаров, Андреева, 2016).

Сравнение станций отбора проб по суммарным и дифференцированным показателям альфа-разнообразия свидетельствует о наличии в экосистеме дельты р. Великой временных колебаний, присущих фитопланктонным сообществам внутренних водоемов Европейской части России. Такая перестройка структуры обусловлена как процессами, происходящими внутри сообществ микроводорослей, так и внешними гидрологическими и гидрохимическими факторами.

- Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. Chlorophyta: Volvocineae // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л.: Наука, 1959. Вып. 8. 223 с.
- Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л.: Наука, 1962. Вып. 5. 272 с.
- Дрозденко Т. В., Михалап С. Г. Мониторинг состояния фитопланктона дельты реки Великой // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». Вып. 6. Псков: Псковский государственный университет, 2015. С. 3–8.
- Дрозденко Т. В., Михалап С. Г. Структурно-таксономическое разнообразие и экологические особенности фитопланктона дельты реки Великой (Псковская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 41. С. 118–134. DOI: 10.17223/19988591/41/7.
- Лебедева О. А. Экосистема дельты реки Великой и ее влияние на Псковско-Чудское озеро // Псковский региональный журнал. 2006. № 1. С. 107–121.
- Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. и др. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Наука, 1951. Вып. 4. 620 с.
- Матвиенко А. М. Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская наука, 1954. Вып. 3. 188 с.
- Михайлова К. Б., Михалап С. Г. Многолетняя динамика площади зарастания гелофитной растительностью Псковского озера // Трансформация экосистем. 2019. № 1. С. 86–93.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 426 с.
- Попова О. А., Решетников Ю. С., Терещенко В. Г. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия // Мониторинг биоразнообразия: Сб. науч. тр. М.: Наука, 1997. С. 269–277.
- Пузнецкие К. С., Марушкина Е. В. Применение индексов альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ для оценки трофического статуса водоемов (на примере некоторых озер чебаркульской группы) // Вестник Челябинского государственного университета. 2005. Т. 12. № 1. С. 22–25.
- Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: Методическое руководство. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.
- Соловьева В. В., Корнева Л. Г. Характеристика сапробности мелководных и пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища по фитопланктону // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия «Естественные науки». 2012. Т. 21. № 21 (140). С. 34–39.
- Судницына Д. Н. Альгофлора водоемов Псковской области. Псков: ЛОГОС Плюс, 2012. 224 с.
- Судницына Д. Н., Михайлова К. Б. Влияние колебаний уровня воды Псковско-Чудского озера на структуру флоры Талабских островов // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». Вып. 9. Псков: Псковский государственный университет, 2016. С. 42–50.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Флора водоростей водоемов Украины. Том I. Синьозелені водорості. Вип. 1. Порядок хроококкальні / О. И. Коваленко. Київ: Інст. бот. ім. М. Г. Холодного НАН України, 2009. 397 с.
- Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР / АН УССР. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного; Отв. ред. Г. М. Паламарь-Мордвинцева. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
- Чернов Т. И., Тхакахова А. К., Кутовая О. В. Оценка различных индексов разнообразия для характеристики почвенного прокариотного сообщества по данным метагеномного анализа // Почвоведение. 2015. № 4. С. 462–468.
- Шаров А. Н., Андреева И. В. Пространственно-временная организация фитопланктона Чудско-Псковского озера // Принципы экологии. 2016. № 5. С. 71–80. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5502.
- Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1980. 176 с.
- Экологический мониторинг дельты реки Великой. Ч. I / Под ред. О. А. Лебедевой. Псков: ПГПИ, 2003. 156 с.
- Ястремский В. В. Структура и продуктивность фитопланктона Псковско-Чудского озера. СПб.: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2016. 296 с.
- Benton M. J. Origins of Biodiversity // PLoS Biol. 2016. Vol. 14 (11). URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000724> (дата обращения 01.02.2019).
- Byrnes J. E. K., Gamfeldt, L., Forest I., Lefcheck J. S., Griffin, J. N., Hector A., Bradley C. J., David H. U., Laura D. E., Duffy E. J. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions // Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5 (2). P. 111–124. DOI: 10.1111/2041-210X.12143.
- Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K., Shen T. J. A new statistical approach for assessing similarity of spe-

- cies composition with incidence and abundance data // *Ecol. Lett.* 2005. Vol. 8. P. 148–159. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x.
- Drozdenko T., Mikhalap S., Nikolskaya L., Chernova A. Assessment of Ecological State of the Velikaya River Delta Based on Hydrochemical Indicators and Structure of Phytoplankton // *Environment. Technology. Resources: Proceeding of the 11th International Scientific and Practical Conference.* June 15–17, 2017. Vol. 1. Rezekne: Rezekne Academy of Technologies, 2017. P. 82–88.
- Drozdenko T., Mikhalap S., Mikhailova K., Chernova A. The modern status of the Velikaya river delta on the state of primary producers // *Environment. Technology. Resources: Proceeding of the 12th International Scientific and Practical Conference.* June 20–22, 2019. Rezekne: Rezekne Academy of Technologies, 2019. Vol. 1. P. 48–53.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M. C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson C. D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrén H., Moberg F., Moen J., Bengtsson J. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species // *Nature Communications.* 2013. Vol. 4 (1340). P. 1–8. DOI: 10.1038/ncomms2328.
- Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 25.04.2020).
- Ives A. R., Carpenter S. R. Stability and diversity of ecosystems // *Science.* 2007. Vol. 317. P. 58–62.
- Komarek J. *Cyanoprokaryota. Teil 1: Chroococcales* / J. Komarek, K. Anagnostidis // *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* Bd. 19/1. Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm., 1998. 548 p.
- Komarek J. *Cyanoprokaryota. Teil 2: Oscillatoriales* / J. Komarek, K. Anagnostidis // *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* Bd. 19/2. München, 2005. 759 p.
- Laugaste R., Nöges T., Nöges P., Jastremskij V., Milius A., Ott I. *Algae* // *Lace Peipsi Flora and Fauna.* 2001. Tartu, 2001. P. 31–49.
- Liu J., Kattel G., Peter H. A., Yang H. Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change // *Ecological Modelling.* 2015. Vol. 318. P. 265–274.
- Millenium Ecosystem Assessment Series. *Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis.* Washington, D. C.: Island Press, 2005. 63 p.
- Naeem S., Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability // *Nature.* 1997. Vol. 390. P. 507–509.
- Nguyen N. T. H., Soto A. J., Kontonatsios G., Batista-Navarro R., Ananiadou S. Constructing a biodiversity terminological inventory // *PLoS ONE.* 2017. Vol. 12 (4). URL: <https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0175277> (дата обращения: 03.02.2019).
- Ricotta C., Bacaro G., Moretti M. A New Measure of Functional Evenness and Some of Its Properties // *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9 (8). URL: <https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0104060> (дата обращения: 04.02.2019).
- Schindler D. W. Sustaining aquatic ecosystems in boreal regions // *Conservation Ecology.* 1998. Vol. 2 (2). P. 18. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art18/> (дата обращения: 01.02.2019).

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 20-64-46018.

SPECIES STRUCTURE AND DIVERSITY OF PHYTOPLANKTON OF THE VELIKAYA RIVER DELTA (PSKOV REGION, RUSSIA)

DROZDENKO
Tatyana Viktorovna

PhD, Pskov State University, tboichuk@mail.ru

MIKHALAP
Sergey Gennadyevich

Pskov State University, sgmkhalap@gmail.com

BUGERO
Nina Vladimirovna

Ph.D., Pskov State University, bugero@mail.ru

Keywords:

biodiversity
phytoplankton
communities
indices of biodiversity
Velikaya River delta
Pskov region

Summary: The article considers the species structure and the temporal dynamics of some indicators of alpha and beta diversity of phytoplankton of the Velikaya River delta (Pskov region, Russia) in the summer period 2016–2017. Microalgae are important components of aquatic ecosystems because they form a significant part of a primary production. They are the first to respond to any changes in ecosystems, so, in addition to the coenotic, they have the most important monitoring value. The aim of the work was to study the species structure and some parameters of the diversity of phytoplankton in the Velikaya River delta at five specified stations. The Velikaya River delta is a unique natural complex, where the main riverbed divides into several branches, separated by low islands overgrown with macrophytes. Due to the peculiarities of the hydrological and climatic regimes, unique environmental conditions are created in the delta, which is reflected in the structure and species richness of the phytoplankton communities inhabiting it. In the course of the research, it was found that chlorophytic-diatomic complex of microalgae dominated in all sample stations during 2016–2017. When comparing the taxonomic composition of microalgae in 2016–2017 with the data of 1990–2000, a significant increase in the total species richness was revealed. It may be due to changes in the conditions of the delta ecosystem, as well as to the methodology for obtaining data. The average number and biomass of microalgae in 2016 were 1.6 million cells/l and 0.94 mg/l, respectively, and in 2017 – 460.1 thousand cells/l and 0.16 mg/l, respectively. Quantitative indicators of phytoplankton in 2016 were significantly higher than in 2017, due to temperature conditions and fluctuations in the water level in the delta. The values of the generalized alpha diversity indices in the separately considered phyla had significant differences. The obtained data indicate the presence of annual rearrangements in communities of microalgae, and they are more pronounced within individual phyla.

Reviewer: E. L. Vodeneeva

Received on: 14 May 2020

Published on: 30 September 2020

References

- Afonina E. A. Seasonal dynamics of phytoplankton of the Velikaya river (Pskov, Russia), *Al'gologiya*. 2014. T. 24. No. 4. P. 489–503.
- Basics of hydrochemistry. L.: Gidrometeoizdat, 1970. 442 p.
- Benton M. J. Origins of Biodiversity, *PLoS Biol.* 2016. Vol. 14 (11). URL: <https://DOI.org/10.1371/journal.pbio.2000724> (data obrascheniya 01.02.2019).
- Byrnes J. E. K., Gamfeldt, L., Forest I., Lefcheck J. S., Griffin, J. N., Hector A., Bradley C. J., David H. U., Laura D. E., Duffy E. J. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions, *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 5 (2). P. 111–124. DOI: 10.1111/2041–210X.12143.
- Carenko P. M. Short identification guide of chlorococcal algae of the Ukrainian SSR, AN USSR. Institut

- botaniki im. N. G. Holodnogo; Otv. red. G. M. Palamar'-Mordvinceva. Kiev: Naukova dumka, 1990. 208 p.
- Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K., Shen T. J. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data, *Ecol. Lett.* 2005. Vol. 8. P. 148–159. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x.
- Chernov T. I. Thakahova A. K. Kutovaya O. V. Estimation of various diversity indices to characterise the soil prokaryotic community based on metagenomic analysis, *Pochvovedenie*. 2015. No. 4. P. 462–468.
- Drozdenko T. V. Mihalap S. G. Monitoring the state of phytoplankton in the Velikaya River delta, *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki»*. Vyp. 6. Pskov: Pskovskiy gosudarstvennyy universitet, 2015. P. 3–8.
- Drozdenko T. V. Mihalap S. G. Structural and taxonomic diversity and ecological features of phytoplankton in the Velikaya River delta (Pskov Oblast), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2018. No. 41. C. 118–134. DOI: 10.17223/19988591/41/7.
- Drozdenko T., Mikhlap S., Mikhailova K., Chernova A. The modern status of the Velikaya river delta on the state of primary producers, *Environment. Technology. Resources: Proceeding of the 12th International Scientific and Practical Conference*. June 20–22, 2019. Rezekne: Rezekne Academy of Technologies, 2019. Vol. 1. P. 48–53.
- Drozdenko T., Mikhlap S., Nikolskaya L., Chernova A. Assessment of Ecological State of the Velikaya River Delta Based on Hydrochemical Indicators and Structure of Phytoplankton, *Environment. Technology. Resources: Proceeding of the 11th International Scientific and Practical Conference*. June 15–17, 2017. Vol. 1. Rezekne: Rezekne Academy of Technologies, 2017. P. 82–88.
- Environmental monitoring of the Velikaya river Delta. Ch. I, Pod red. O. A. Lebedevoy. Pskov: PGPI, 2003. 156 p.
- Gabyshch V. A. Gabyshcheva O. I. Phytoplankton of large rivers of Yakutia and adjacent territories of Eastern Siberia, Pod red. L. G. Kornevoy. Novosibirsk: SibAK, 2018. 414 p.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., Ruiz-Jaen M. C., Fröberg M., Stendahl J., Philipson C. D., Mikusiński G., Andersson E., Westerlund B., Andrén H., Moberg F., Moen J., Bengtsson J. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species, *Nature Communications*. 2013. Vol. 4 (1340). P. 1–8. DOI: 10.1038/ncomms2328.
- Gollerbah M. M. Kosinskaya E. K. Polyanskiy V. I. Blue-green algae, *Opredelitel' presnovodnyh vodorosley SSSR*. M.: Nauka, 1953. Vyp. 2. 650 p.
- Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (data obrascheniya: 25.04.2020).
- Guseva K. A. To the method of accounting for phytoplankton, *Trudy Instituta biologii vodohranilish. L.*, 1959. T. 2. P. 44–51.
- Ives A. R., Carpenter S. R. Stability and diversity of ecosystems, *Science*. 2007. Vol. 317. P. 58–62.
- Komarek J. *Cyanoprokaryota. Teil 1: Chroococcales*, J. Komarek, K. Anagnostidis, *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19/1. Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm., 1998. 548 p.
- Komarek J. *Cyanoprokaryota. Teil 2: Oscillatoriales*, J. Komarek, K. Anagnostidis, *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19/2. München, 2005. 759 p.
- Laugaste R., Nöges T., Nöges P., Jäströmskij V., Milius A., Ott I. *Algae, Lake Peipsi Flora and Fauna*. 2001. Tartu, 2001. P. 31–49.
- Lebedeva O. A. The ecosystem of the Velikaya River delta and its impact on Lake Pskov-Peipsi, *Pskovskiy regionologicheskij zhurnal*. 2006. No. 1. P. 107–121.
- Liu J., Kattel G., Peter H. A., Yang H. Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change, *Ecological Modelling*. 2015. Vol. 318. P. 265–274.
- Matvienko A. M. *Golden algae, Opredelitel' presnovodnyh vodorosley SSSR*. M.: Sovetskaya nauka, 1954. Vyp. 3. 188 p.
- Mihaylova K. B. Mihalap S. G. Long-term dynamics of the area overgrown with helophytic vegetation of Pskov lake, *Transformaciya ekosistem*. 2019. No. 1. P. 86–93.
- Millenium Ecosystem Assessment Series. *Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis*. Washington, D. C.: Island Press, 2005. 63 p.
- Naeem S., Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability, *Nature*. 1997. Vol. 390. P. 507–509.
- Nguyen N. T. H., Soto A. J., Kontonatsios G., Batista-Navarro R., Ananiadou S. Constructing a biodiversity terminological inventory, *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12 (4). URL: <https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0175277> (data obrascheniya: 03.02.2019).
- Odum Yu. *Ecology*. M.: Mir, 1986. 426 p.
- Popova O. A. Reshetnikov Yu. S. Tereshchenko V. G. New approaches to biodiversity monitoring, *Monitoring bioraznoobraziya: Sb. nauch. tr.* M.: Nauka, 1997. P. 269–277.
- Puzneckite K. S. Marushkina E. V. The use of alpha-diversity indices of zooplanktonic communities to assess the trophic status of waterbodies (on the example of some lakes of the Chebarkul group), *Vestnik Chelyabinskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2005. T. 12. No. 1. P. 22–25.

- Ricotta C., Bacaro G., Moretti M. A New Measure of Functional Evenness and Some of Its Properties, *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9 (8). URL: <https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0104060> (data obrascheniya: 04.02.2019).
- Sadchikov A. P. Methods for studying freshwater phytoplankton: practice guide. M.: Universitet i shkola, 2003. 157 p.
- Schegoleva N. T. Gollerbah M. M. Yellow-green algae, *Opredelitel' presnovodnyh vodorosley SSSR*. M.; L.: Nauka, 1962. Vyp. 5. 272 p.
- Schegoleva N. T. Matvienko A. M. Shkorbatov L. A. Green algae. Volvox Class. Chlorophyta: Volvocineae, *Opredelitel' presnovodnyh vodorosley SSSR*. M.; L.: Nauka, 1959. Vyp. 8. 223 p.
- Schindler D. W. Sustaining aquatic ecosystems in boreal regions, *Conservation Ecology*. 1998. Vol. 2 (2). P. 18. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art18/> (data obrascheniya: 01.02.2019).
- Sharov A. N. Andreeva I. V. Spatial-temporal organization of phytoplankton in Peipsi lake, *Principy ekologii*. 2016. No. 5. P. 71–80. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5502.
- Shitikov V. K. Zinchenko T. D. Rozenberg G. S. Macroecology of river communities: concepts, methods, models. Tol'yatti: Cassandra, 2011. 255 p.
- Shmidt V. M. Statistical methods in comparative Floristics. L.: Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta, 1980. 176 p.
- Solov'eva V. V. Korneva L. G. Characteristics of saprobity of shallow waters and pelagial areas of the Volga ples of the Rybinsk reservoir by phytoplankton, *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Estestvennye nauki»*. 2012. T. 21. No. 21 (140). P. 34–39.
- Sudnicyna D. N. Mihaylova K. B. Influence of fluctuations in the water level of lake Pskov-Peipus on the structure of the flora of the Talab Islands, *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki»*. Vyp. 9. Pskov: Pskovskiy gosudarstvennyy universitet, 2016. P. 42–50.
- Sudnicyna D. N. Algoflora of reservoirs of the Pskov region. Pskov: LOGOS Plyus, 2012. 224 p.
- Tom I. Flora of water bodies of the Ukraine. Volume 1. Cianobacteria, O. I. Kovalenko. Kiïv: Inst. bot. im. M. G. Holodnogo NAN Ukraïni, 2009. 397 p.
- Uittek R. Communities and Ecosystems. M.: Progress, 1980. 327 p.
- Yastremskiy V. V. Structure and productivity of phytoplankton of lake Pskov-Peipsi. SPb.: FGBNU «GosNIORH», 2016. 296 p.
- Zabelina M. M. Kiselev I. A. Lavrenko A. I. Sheshukova V. S. Diatoms, *Opredelitel' presnovodnyh vodorosley SSSR*. M.: Nauka, 1951. Vyp. 4. 620 p.



НИКИТА ГЕННАДЬЕВИЧ ЧЕЛИНЦЕВ



2 августа 2020 г. на 89-м году жизни скончался
Никита Геннадьевич Челинцев

В 1956 г., после окончания с отличием Московского инженерно-физического института (МИФИ), Никита Геннадьевич начал свою трудовую деятельность. В течение 5 лет (1956–1961 гг.) работал в НИКИЭТ на различных должностях: инженера, научного сотрудника, старшего инженера и руководителя группы. В его обязанности входила разработка системы управления и защиты ядерных реакторов.

В последующие 5 лет (1961–1966 гг.) Никита Геннадьевич – ассистент и аспирант МИФИ. В эти годы он подготовил диссертацию «Приближенное решение уравнений динамики ядерных реакторов», а также написал несколько статей по этой тематике. Однако в дальнейшем Никита Геннадьевич покинул альма-матер и решил целиком посвятить себя математике.

До 1973 г. он принимал участие в геоботанических и геоморфологических экспедициях, которые проходили в разных районах Советского Союза. Участие Никиты Геннадьевича в них обеспечивало применение математико-статистических методов в исследованиях. В этот период в Институте математики им. В. А. Стеклова АН СССР постоянно проводился семинар по теории графов, в котором он был неизменным слушателем и однажды докладчиком по одной из проблем названной теории.

С 1973 по 1994 г. Никита Геннадьевич плодотворно трудился в Центральной лаборатории охраны природы (ЦЛОП) Минсельхоза СССР, ставшей впоследствии Всесоюзным НИИ охраны природы и заповедного дела того же ведомства. В течение 20 с лишним лет он занимал должности младшего, старшего и ведущего научного сотрудника разных подразделений Лаборатории и ВНИИ. В этот период Никита Геннадьевич подготовил и защитил диссертацию «Теоретические основы маршрутного учета животных» на соискание ученой степени кандидата биологических наук. В 1989 г. ему было присвоено ученое звание старшего научного сотрудника по специальности «экология». Среди крупных работ Никиты Геннадьевича того времени мы отмечаем: «Авиация в охотничьем хозяйстве» (1984, совместно с И. Ф. Кузьминым и Г. В. Хахиным), «Методические указания по авиаучету лесных копытных животных» (1987, совместно с В. А. Кузякиным), «Методические указания по авиаучету численности копытных в горах» (1987, совместно с И. Ф. Кузьминым и М. В. Фроловым), «Инструкция по организации и проведению

учета сурков в СССР» (1989, совместно с В. И. Машкиным), «Методы расчета численности при сплошном учете животных» (1989), «Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР (с алгоритмами расчета численности)» (1990, совместно с В. А. Кузякиным и И. К. Ломановым), «Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц» (1990, совместно с Е. С. Равкиным).

После выхода на пенсию на основе срочных договоров Никита Геннадьевич работал в Научном центре «Охрана биоразнообразия» РАЕН, ФГБУ «Федеральный центр развития охотничьего хозяйства» (Центрохотконтроль) МСХ РФ (ныне «Центрохотконтроль» Минприроды России), ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН» и по грантам Всемирного фонда дикой природы (WWF). В 2000 г. он опубликовал книгу «Математические основы учета животных». С тех пор многие зоологи и экологи именуют ее «Синей библией». На ее основе в 2001 г. Никита Геннадьевич защитил диссертацию «Биолого-математические основы учета позвоночных животных» на соискание ученой степени доктора биологических наук. В этот отрезок творческого пути совместно с коллегами он продолжал активное участие в написании ряда монографий: «Анализ социально-экономических факторов, влияющих на состояние биологического разнообразия» (1995, совместно с 12 специалистами), «Учет охотничьих животных (Учебное пособие)» (2005, совместно с В. А. Кузякиным), «Методические рекомендации по авиаучету лося и других лесных копытных животных на больших территориях» (2009, совместно с В. А. Кузякиным и И. К. Ломановым) и др.

Всего Никитой Геннадьевичем подготовлено и опубликовано самостоятельно и в соавторстве более 150 научных статей, монографий и методических работ. Его работы внесли колоссальный вклад в охотоведение, экологию и биологию, обеспечив их математическими основами учета животных. Сейчас без них невозможно представить ведение современного охотничьего хозяйства и рациональное природопользование.

В работе Никиту Геннадьевича всегда отличали деловитость и глубокое знание своего дела, требовательность к себе, уважение и внимание к коллегам и неизменный оптимизм. Именно этими качествами объясняется его колоссальный авторитет среди руко-

водства учреждений, где он трудился, и коллег. Уже находясь на заслуженном отдыхе, Н. Г. Челинцев всегда был готов включиться в текущие дела, связанные с учетом животных различных систематических групп.

Мы глубоко скорбим в связи с уходом из жизни Никиты Геннадьевича Челинцева и

приносим свои искренние соболезнования его родным и близким.

Руководство, коллективы и ветераны «ВНИИ Экология» Минприроды России, НЦ «Охрана биоразнообразия» РАН, «Центро-хотконтроль» Минприроды России, ИПЭЭ РАН, многочисленные коллеги