

- [13] Gornits V., Lebedeff L., Hansen J. Global sea level trend in the past century // Science. 1982. V. 215 P. 1611—1614.
- [14] IPCC. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // Eds Houghton, J.T., et al., Cambridge; New York, Cambridge University Press, 2001. 881 p.
- [15] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report Climate Change 2007 // Eds Bernstein L., et al., Cambridge; New York, Cambridge University Press, 2007. 940 p.
- [16] Jevrejeva S., Grinsted A., Moore J. C., Holgate S. Nonlinear trends and multiyear cycles in sea level records // J. Geophys. Res. 2006. V. 111. C09012, doi:10.1029/2005JC003229.
- [17] Mean Sea Level data and image selection / AVISO. Electronic data. Mode of access: <http://www.aviso.oceanobs.com>; free.
- [18] Sea Level change / University of Colorado at Boulder. Electronic data. Mode of access: <http://sealevel.colorado.edu>; free.

Санкт-Петербург
malinin@rshu.ru

Поступило в редакцию
2 марта 2010 г.

Изв. РГО. 2010. Т. 142. Вып. 5

© А. В. ХОРОШЕВ

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЖКОМПОНЕНТНЫХ СВЯЗЕЙ В ЛЕСНЫХ ЛАНДШАФТАХ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

Введение. Проблема выбора масштаба и базовой единицы для принятия решений в землепользовании [16—18] обуславливает постановку вопроса о том, какие свойства компонентов ландшафта наиболее отзывчивы к характеристикам вмещающей геосистемы. При ландшафтном и прикладном картографировании знание о связи компонентов ландшафта со свойствами рельефа определенного иерархического уровня позволяет решать вопрос, необходимо ли учитывать то или иное свойство компонента при определении содержания контура, границы которого проводятся по рельефу, и выборе способа природопользования для него. Сама определяющая роль рельефа в формировании ландшафтных структур и многих систем природопользования давно общепризнанна как в русскоязычной, так и в англоязычной ландшафтной литературе [2, 5, 9—11]. Стоит отметить, что распространенное критическое мнение о формальности выделения пространственных ландшафтных единиц в американском варианте ландшафтной экологии «по рисунку хозяйственных угодий» при внимательном прочтении первоисточника оказывается не вполне оправданным. Р. Форман, представляя свою модель «матрица—пятна—коридоры», подчеркивает, что пространственное сочетание и конфигурация предлагаемых им элементов ландшафта, границы ландшафтов определяются, как правило, не чем иным, как особенностями геолого-геоморфологического строения территории ([11]: с. 13, 24, 300).

Разработкой проблемы иерархии ландшафтных структур активно занимается в последние годы ландшафтная экология. Вопрос о прямых и косвенных связях между компонентами экосистем, существовании иерархической структуры функциональных связей назван в числе наиболее актуальных вопросов науки об экосистемах [14]. Современный уровень понимания механизмов влияния взаимодействий рельефа и растительности на ландшафтную структуру считается недостаточным [10]. Многомерность ландшафта как объекта исследования обуславливает необходимость привести большое количество биотических и абиотических признаков к управляемому количеству классов,

имеющих пространственный смысл [9], а следовательно, речь опять-таки идет о проблеме отражения связей компонентов в пространственной структуре. Растет число публикаций, в которых свойства ландшафтной единицы, отражаемой материалами дистанционного зондирования и цифровыми моделями рельефа (ЦМР), ставятся в зависимость от свойств систем более крупного размера, т. е. изучаются механизмы отношений между сопряженными иерархическими уровнями пространственной организации и вопрос о характерных пространственных масштабах взаимодействия компонентов [9, 12, 13]. Интересный пример представляет работа, в которой по корреляциям между почвенными, растительными и температурными показателями в разных масштабах проверялась гипотеза о существовании доминантного масштаба их варьирования, причем установлена бимодальная структура корреляций между растительными и температурными показателями, что интерпретировано как свидетельство дискретного характера взаимоотношений, наличия нескольких основных характерных масштабов взаимодействия [15].

Бесконечное множество пар взаимодействующих свойств ландшафта заставляет делать отбор тех из них, которые сопряженно меняются в пространстве, что мы рассматриваем как проявление целостности геосистем. В идеальном случае пространственное варьирование всех характеристик ландшафта наилучшим образом описывается характеристиками рельефа в одной и той же окрестности. Тогда можно отождествлять эту окрестность с размерами вмещающей целостной геосистемы более высокого ранга, чем та операционная территориальная единица (ОТЕ), для которой описаны свойства компонентов. Однако в силу разного характерного времени компонентов ландшафта не только возможен, но и более реален должен быть другой случай, когда разные компоненты (растительность, почвы, почвообразующие отложения, воды) и даже разные элементы и характеристики одного компонента (ярусы фитоценоза, разные морфологические и химические свойства почв) варьировать в пространстве не согласованно, а в зависимости от характеристик окрестностей (т. е. некоторых гипотетически существующих геосистем) разного размера. Тогда можно отождествлять окрестность, к которой чувствительно свойство ландшафта, с пространством, в котором реализуется некоторый процесс, задающий варьирование как свойств рельефа (или строго подчиняющийся этим свойствам), так и исследуемого свойства компонента ландшафта. Такое пространство можно назвать характерным пространством или, как принято в англоязычной литературе, характерным пространственным масштабом. Природу и время проявления процесса в большинстве случаев можно выявить из анализа форм рельефа, задающих контрасты с данной амплитудой морфометрических характеристик. Дополнительную информацию дает анализ согласованности рельефа и состава отложений, расположения гидрографических объектов.

Характеризуя ОТЕ («уровень 0») свойствами вмещающей ее гипотетической геосистемы («уровень +1»), мы тем самым абстрагируемся от некоторых локальных границ или по крайней мере не придаем им комплексного значения. Тогда, например, переход через бровку склона может трактоваться не как обязательная принципиальная смена всех свойств геосистем «уровня 0», а лишь некоторое изменение по градиенту расчлененности и кривизны рельефа в пределах той же геосистемы «уровня +1» и соответственно, ослабление или усиление потоков вещества, на которое одни компоненты среагируют (что эквивалентно переходу в другую геосистему «уровня 0»), а другие — нет. Встает задача построить серию моделей, которые связывают свойства конкретных ОТЕ с характеристиками окрестностей нескольких размеров, а затем сравнить качество и достоверность этих моделей. На выходе будет получена классификация компонентов или их свойств по чувствительности к свойствам окрестностей разного размера. Фактически это означает классификацию по принадлежности процессов, ответственных за варьирование свойств геосистем «уровня 0», к иерархическим уровням вмещающих геосистем (уровней «+1», «+2» и т. д.). Например, глубина оподзоливания может через степень дренированности зависеть от свойств междуручья в целом (его размеров, выпуклости, расчлененности), а степень оглеения — от микрорельефа внутри этого междуручья. Если это доказано, тогда есть формальные основания характери-

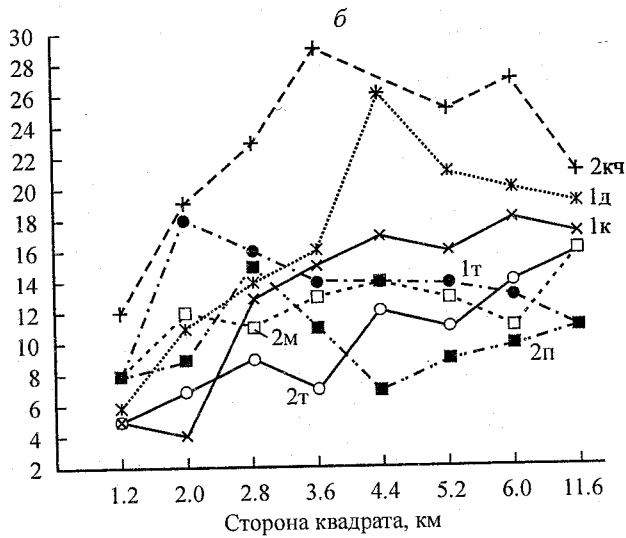
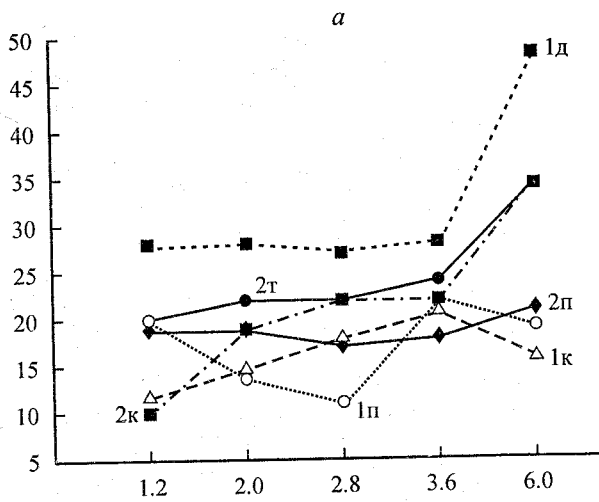
зывать геосистему междуречья, например, как «широкая выпуклая водораздельная поверхность с ельниками на глубокоподзолистых почвах», а вложенную в нее геосистему — как «водосборное понижение на водораздельной поверхности с ельниками на глубокоподзолистых глееватых почвах».

Цель данной работы — выявление оснований для построения иерархии геосистем лесной зоны по характерному пространству связей свойств компонентов ландшафта с уровнями организации рельефа.

Материалы и методы. Исследование межкомпонентных связей по единой программе проведено в среднетаежном структурно-моренно-эрозионном ландшафте в Устьянском районе Архангельской области [6], южнотаежном моренно-водноледниковом ландшафте Кологривского района Костромской области [7] и подтаежном структурно-эрозионном ландшафте Кизнерского и Можгинского районов республики Удмуртия [8]. Количество комплексных ландшафтных описаний в каждом районе составляет 170—180. Для расчета морфометрических характеристик рельефа использованы ЦМР с разрешением 400 м. В скользящем квадрате для окрестностей пяти размеров (со сторонами 1.2, 2.0, 2.8, 3.6, 6.0 км; для Костромской области дополнительно — 4.4, 5.2 и 11.6 км) средствами программы Fracdim (автор — Г. М. Алещенко) и модуля Spatial Analyst ГИС ArcView 3.2 рассчитаны: стандартное отклонение высот (вертикальная расчлененность), сумма длин водотоков (горизонтальная расчлененность), вертикальная и горизонтальная кривизна. Исходные характеристики обилия видов растений отдельно по ярусам, цвета и мощности генетических горизонтов почв в верхних 60 см профиля, механического состава почвообразующих пород были для снижения размерности и нормализации данных трансформированы методом многомерного шкалирования [4] и представлены в виде значений 4 независимых факторов пространственной дифференциации для каждой группы свойств. Значения каждого из факторов отражают положение индивидуальной ОТЕ в той или иной экологической нише (влажности, трофности, освещенности и т. п.) или на эволюционной стадии (восстановительной сукцессии).

На этапе анализа данных устанавливалась иерархия ведущих факторов дифференциации каждого компонента или его свойства. Для ведущих (первых двух) факторов выявлялся размер окрестности, свойства которой контролируют варьирование значений этих факторов. Такой размер мы назвали «резонансным уровнем» отношений между свойством ландшафта и рельефом. Для этого применены мультирегрессионные уравнения 2-й степени, где зависимой переменной был фактор дифференциации компонента, а независимыми — стандартизованные морфометрические характеристики рельефа в той или иной окрестности. Резонансный уровень отношений с рельефом определялся по максимальному значению коэффициента детерминации (доли описанной дисперсии) среди статистически значимых ($p < 0.05$) уравнений, построенных для перечисленных выше окрестностей. Проверялась гипотеза о сходстве резонансных уровней для факторов дифференциации разных компонентов, интерпретируемых сходным образом (например, зависят ли факторы трофности для деревьев и кустарников от одного и того же уровня организации рельефа).

Результаты. Для ландшафтов Костромской области факторы дифференциации разных компонентов объединяются в несколько групп — чувствительных к влажности, к богатству почв и к стадии сукцессии. Факторы, характеризующие перераспределение влажности и чувствительность к ней кустарничков, деревьев, мхов, варьируют в пространстве в соответствии с характеристиками квадратной окрестности со стороной 4.4—5.2 км (см. рисунок, б; факторы 2кч, 1д, 2м). Этот уровень организации рельефа отражает характер расчлененности пологоволнистой моренно-водноледниковой поверхности московского возраста на междуречье Унжи и Понги долинами их притоков первого и второго порядка. По мере удаления от центральных частей междуречий и сгущения сети малых эрозионных форм снижается доля сфагновых и болотными кустарничками, долгомошных и зеленомошных урочищ, и господство переходит к лесам с преобладанием бореального мелкотравья. Отнесенные к той же группе факторы дифференциации строения почвенного профиля и цвета почв не имеют достоверно выра-



Определение иерархических уровней связи свойств почв и растительности с рельефом по коэффициентам детерминации (*100) серии мультирегрессионных уравнений (ось ординат). а — Удмуртия, б — Костромская область.

Факторы дифференциации: 1д — древесного яруса; 1т, 2т — травяного яруса; 1к, 2к — кустарникового яруса; 2кч — кустарникового яруса; 2м — мохового яруса; 1п, 2п — цвета почвенных горизонтов.

женного резонансного уровня отношений с рельефом и подчиняются, видимо, локальным факторам перераспределения влаги, не описываемым при данном разрешении ЦМР. Для другой группы факторов, описывающих чувствительность к богатству почв деревьев, кустарничков, трав, строения почвенного профиля, механического состава почв, существуют два уровня рельефа, обуславливающих распределение трофности. Первый из них (1.2 км) соответствует контрастам между выпуклыми высокотрофных почв и глубоковрезанными малыми долинами, высланными водноледниковыми песками. Второй уровень (4.4 км) соответствует контрастам между местностями широких террас крупных рек (Унжа, Понга, Вига) с борвыми местообитаниями и местностями междуречий их основных притоков с моренными почвообразующими отложениями и доминированием субнеморальных местообитаний с участием пихты, липы, клена,

вяза. Последний случай, в частности, соответствует ядру государственного заповедника «Кологривский лес», отличающегося наличием коренных южнотаяжных сообществ и выдающимся уровнем биологического разнообразия [1, 3].

Возможность подчинения одного и того же свойства процессам, происходящим не на одном, а на нескольких уровнях пространственной организации, обнаружена также на примере ландшафтов Удмуртии и Архангельской области. Так, соотношение процессов окисления и оглеения почв в Удмуртии контролируется горизонтальной расчлененностью в окрестности со стороной 1.2 км, а вертикальной расчлененностью — в окрестности 3.6 км (см. рисунок, а, фактор 1п). Интерпретация показывает, что эти процессы, обуславливающие разные цветовые оттенки почв, во-первых, определяются современным процессом самоорганизации стока и перераспределения влаги по малым эрозионным формам, охватывающим ряд пространственно сопряженных ОТЕ (1.2 км). Во-вторых, проявляется наследие палеопроецесса тектонической дифференциации, сформировавшего принципиально разные условия для окисления/оглеения в крупных долинах, на склонах и на плоских поверхностях увалов (3.6 км). Соотношение хвойных и лиственных пород древесного яруса контролируется состоянием рельефа в окрестностях 2.8 и 6.0 км, соотношение гумусонакопления и накопления подстилки — в окрестностях 2.0 и 6.0 км. В Архангельской области наличие двух контролируемых уровней рельефа — более редкое явление, однако и там характерно для обилия кустарничков и кустарников, некоторых характеристик травостоя, процессов дифференциации почвенного профиля на горизонты. Например, вынос органических веществ (с формированием элювиальных горизонтов) или их накопление в виде гумуса или перегноя зависят как от свойств ближайших окрестностей (1.2 км), так и существенно более обширных (6.0 км). В первом случае процесс контролируется степенью геохимического влияния щелочных грунтовых вод, разгружающихся в малых долинах и не влияющих на почвы слаборасчлененных локальных междуречий. Во втором — проявляется ландшафтный контраст между глубокорасчлененными местностями с многочисленными выходами пермских карбонатных пород и образованием серогумусовых или дерново-подзолистых почв на склонах и слаборасчлененными местностями междуречий с подзолистыми почвами в чехле выщелоченных моренных суглинков и озерно-ледниковых супесей [6].

Анализ значимости факторов дифференциации для разных компонентов ландшафта показал, что для всех полигонов первые два главных фактора интерпретируются как распределение трофности (миграция вещества) и перераспределение влаги, однако соотношение их отличается для разных свойств и регионов. Для древесного яруса везде первостепенное значение имеет трофность, второстепенное — влажность, причем наблюдается сходство резонансных уровней отношений с рельефом для первого и второго факторов. В средней тайге преимущественный уровень действия обоих факторов соответствует структурам рельефа с линейными размерами 1.2 км, в южной тайге — 4.4, в подтаежной зоне — 6.0 км. Это свидетельствует, скорее всего, об имеющей место «вложенности» современных процессов водной миграции в литологические и геоморфологические структуры, созданные палеопроецессами, что позволяет использовать состав древесного яруса как наиболее информативный индикатор ландшафтных структур соответствующих уровней. Для кустарничкового яруса в средней и южной тайге на первом месте по значимости — фактор трофности, а в смешанных лесах — фактор влажности. Противоположное соотношение значимости трофности и влажности характерно для кустарничкового яруса, который в подтаежной зоне становится неповсеместным, разреженным и заметен лишь на песчаных почвах под сосняками и ельниками, т. е. в бедных местообитаниях, наиболее родственных таяжным. Для травяного яруса фактор влажности становится главным в южной тайге, уступая первенство фактору трофности в средней тайге и в смешанных лесах. Для морфологических и цветовых характеристик почв во всех трех регионах основным фактором дифференциации является перераспределение влаги, а второстепенное значение имеет трофность.

Проиллюстрируем теперь схему иерархии межкомпонентных отношений на примере ландшафта структурно-эрозионных равнин со смешанными лесами в Удмуртии,

которая показывает, с каким уровнем организации рельефа следует соотносить те или иные характеристики при классификации геосистем (см. рисунок, а). Ниже указываются не формальные полные названия комплексов, а условные названия, составленные из наиболее значимых для индикации связей с рельефом признаков.

Крупные макроформы рельефа, разделяемые классификацией в окрестности со стороны 6.0 км, контролируют основную часть дифференциации древесного яруса (см. рисунок, а; фактор 1д) и значительную (вторую по значимости) часть дифференциации травяного (фактор 2т) и кустарникового (фактор 2к) ярусов и гумусонакопления в почвах (фактор 2п). Это интерпретируется как разделение групп геосистем уровня, примерно соответствующего местности, более близких либо к бореальным, либо к неморальным условиям. В первом приближении это обусловленные геологической и неотектонической историей развития: 1) широкие поверхности увалов с липодубравами черемухово-лещиновыми с чистотелом и 2) склоны увалов с сосняками и ельниками шиповниково-жимолостно-можжевеловыми с золотарником и щитовником, местами с нитрофильным травостоем. Внутри этих крупных местностей различаются геосистемы с примерными линейными размерами 3.6 км, контрастные по условиям дренирования, обусловленным в основном эрозионным расчленением, и различающиеся по составу кустарникового яруса (фактор 1к) и интенсивности промывного режима почв (фактор 1п). Противопоставляются сообщества: 1) со смородиной или ивой на переувлажненных оглеенных почвах и 2) с рябиной, лещиной, бересклетом на оподзоленных хорошо отбеленных дренируемых почвах. Более дробное подразделение геосистем, учитывающее особенности травяного и кустарничкового ярусов и строения почвенного профиля по набору горизонтов, может основываться на признаках, независимых от рельефа при данном разрешении цифровой модели (400 м), скорее всего обусловленных микрорельефом.

Для ландшафта моренно-водноледниковых равнин с южнотаежными лесами в Костромской области установлена следующая схема иерархии межкомпонентных отношений при размерах ОТЕ 400 м (см. рисунок, б).

Наибольшее характерное пространство отношений с рельефом (окрестность со стороны 11.6 км) имеют вторые по значимости факторы дифференциации трав (фактор соответствия травостоя стадии восстановительной сукцессии древесостоя — 2т на рисунке, б) и мхов (фактор дренированности — 2м, на рисунке, б). Этим отделяются редкие для территорий Северных Увалов заболоченные геосистемы **наименее** расчлененных междуречий с господством сфагновых лесов от преобладающих дренированных геосистем с лесами кисличного или зеленомошного типа, подвергавшихся рубкам в период 1950—2000-х гг. При линейных размерах групп форм рельефа 6.0 км наиболее существенными индикаторами ландшафтных контрастов служат факторы трофности кустарников (фактор 1к) и кустарничков (фактор 2кч), что позволяет разделить крупные геосистемы закустаренные, в основном с богатыми нитрофильными или субнеморальными местообитаниями, и геосистемы без обильного яруса кустарников — в основном боровые с брусничкой.

На следующем уровне с линейными размерами форм рельефа 3.6—4.4 км проявляется дифференциация большинства факторов растительности. Ведущее значение придается контрасту древесной растительности (см. рисунок, б; фактор 1д), отражающему влияние обеспеченности минеральным питанием, которое проявляется в формировании либо боровых, либо экстразональных для Кологривского района субнеморальных сообществ с широколиственными породами. На местности это соответствует различию геосистем с березово-сосновыми (обычно по песчаным террасам и моренно-водноледниковым междуречьям) и кленово-липово-пихтово-еловыми лесами (обычно по более расчлененным возвышенным междуречьям с лёссовидными суглинками). На этом же уровне проявляются и различия во влажности, контролирующие состав кустарникового (фактор 1к) и кустарничкового (фактор 2кч) ярусов. На более низких уровнях (2.0—2.8 км) диагностическими признаками геосистем, находящимися в резонансных отношениях с рельефом, становятся свойства травяного яруса (фактор 1т) и почв (фактор 2п), чувствительные к дренированию и степени выноса вещества из почв.

Границы геосистем этих низших уровней будут близки к размерам крупных мезоформ рельефа и переходных зон между ними.

Выводы

1) Предложенный метод, основанный на мультирегрессионном моделировании межкомпонентных связей, позволяет определять размеры целостных геосистем и их сочетаний с закономерным и согласованным изменением свойств растительности, почв и рельефа в пространстве.

2) Для ландшафтов средней тайги, южной тайги и подтайги установлена возможность подчинения одного и того же свойства ярусов растительности и почв процессам, происходящим на нескольких уровнях пространственной организации, обусловленных структурами рельефа.

3) Для ярусов растительности и почв показано, что во всех изученных регионах первые два главных фактора интерпретируются как распределение трофности (миграция вещества) и перераспределение влаги, однако соотношение их отличается для разных свойств и регионов. Для большинства свойств почв ведущее значение имеет перераспределение влаги, для ярусов растительности на первое место по значимости может выходить как трофность, так и влажность.

4) На основании исследования уровней максимального проявления связей между растительностью, почвами и рельефом выявлены схемы иерархии межкомпонентных отношений, которые показывают, с каким уровнем организации рельефа следует соотносить те или иные характеристики при классификации геосистем.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-05-00441). В полевых исследованиях и обработке данных принимали участие А. С. Кошчева, К. А. Мерекалова, О. А. Артемова, А. А. Прозоров, Р. И. Беккиев, Н. М. Беляева.

Список литературы

- [1] Коренные темнохвойные леса южной тайги. М.: Наука, 1988. 220 с.
- [2] Ласточкин А. Н. Системно-морфологическое основание науки о Земле (геотопология, структурная география и общая теория геосистем). СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 762 с.
- [3] Немчинова А. В. Дифференциации лесных фитохор бассейна р. Понга на примере ландшафтов «Кологривского леса». Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 251 с.
- [4] Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.
- [5] Солнцев Н. А. Учение о ландшафте. Избранные труды. М.: МГУ, 2001. 384 с.
- [6] Хорошев А. В. Ландшафтная структура бассейна р. Заячья (Важско-Северодвинское междуречье, Архангельская область). М., 2005. 158 с. Деп. ВИНТИ 27.09.2005. № 1253-В2005.
- [7] Хорошев А. В. Ландшафтная структура Костромской области // Изв. РГО. 2007. Т. 139. Вып. 5. С. 58—65.
- [8] Хорошев А. В. Характерное пространство межкомпонентных отношений в ландшафтах юго-западной Удмуртии // Современное состояние, антропогенная трансформация и эволюция ландшафтов востока Русской равнины и Урала в позднем кайнозое. Киров: Изд-во ВятГУ, 2008. С. 58—62.
- [9] Burrough P. A., Wilson J. P., van Gaans P. F. M., Hansen A. J. Fuzzy k-means classification of topoclimatic data as an aid to forest mapping in the Greater Yellowstone Area, USA // Landsc. Ecology. 2001. Vol. 16. N 6. P. 523—546.
- [10] Dorner B., Lertzman K., Fall J. Landscape pattern in topographically complex landscapes: issues and techniques for analysis // Landsc. Ecology. 2002. Vol 17. P. 729—743.
- [11] Forman R. T. T. Land Mosaics. Cambridge University Press, 1997. 632 p.
- [12] Musio M., von Wilpert K., Augustin N. H. Crown condition as a function of soil, site and tree characteristics // Eur. J. Forest Res. Vol. 126. 2007. P. 91—100.
- [13] Myster R. W., Thomlinson J. R., Larsen M. C. Predicting landslide vegetation in patches on landscape gradients in Puerto Rico // Landsc. Ecology. 1997. Vol. 12. P. 299—307.

- [14] *Pickett S. T. A., Cadenasso M. L.* The Ecosystem as a Multidimensional Concept: Meaning, Model, and Metaphor // *Ecosystems*. 2002. Vol. 5. P. 1—10.
- [15] *Saunders S. C., Chen J., Crow T. R., Broszofske K. D.* Hierarchical relationships between landscape structure and temperature in a managed forest landscape // *Landscape Ecology*. 1998. Vol. 13. P. 381—395.
- [16] *Turner M., Gardner R. H., O'Neill R. V.* *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer Verlag, 2001. 352 p.
- [17] *Waldhardt R., Simmering D., Otte A.* Estimation and prediction of plant species richness in a mosaic landscape // *Landscape Ecology*. 2004. Vol. 19. P. 211—226.
- [18] *Wu J., David J. L.* A spatially explicit hierarchical approach to modelling complex ecological systems: theory and applications // *Ecological Modelling*. 2002. Vol. 153. P. 7—26.

Москва
akhorosh@orc.ru

Поступило в редакцию
27 октября 2009 г.