

ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ И СООТНОШЕНИЕ НЕКОТОРЫХ КОНЦЕПЦИЙ РАЗНООБРАЗИЯ*

Роберт П. Макинтош

AN INDEX OF DIVERSITY AND THE RELATION OF CERTAIN CONCEPTS TO DIVERSITY

Robert P. McIntosh

Факультет биологии, Университет Нотр-Дам, Нотр-Дам, штат Индиана
(Принято к публикации 10 августа, 1966)

Аннотация. Использование в экологии понятий «[видовое] богатство», «разнообразие», «гомогенность» и «сходство» рассматривается в контексте недавних исследований сообществ растений и животных. Пересматриваются различные варианты использования разнообразия, и предлагается индекс разнообразия, полученный методом подобия из меры расстояния. Этот индекс записывается

следующим образом: $\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$, где S – число видов, n – количество особей каждого вида. Этот показатель сравнивается с другими индексами разнообразия. Изучена основная проблема измерения разнообразия, которая состоит в оценке однородности (гомогенности) или сходства выборки или выборок. Преимущество предлагаемого индекса состоит в том, что он построен на основе меры сходства особого вида, – более естественного и знакомого представления точек в [многомерной, декартовой] системе координат.

ВВЕДЕНИЕ

Концепция разнообразия особенно важна, так как, обычно, рассматривается как атрибут природных (живых) сообществ (Hairston, 1964) или касается важных экологических процессов. Разнообразие, как неоднократно подчеркивалось, растет в сукцессионной последовательности и достигает максимума при климаксе, при повышении стабильности сообщества, и имеет отношение к продуктивности, интеграции, эволюции, нишевой структуре и конкуренции. Все это – весьма важные и спорные экологические концепции. Конкретные модели распределения числа особей разных видов используются для определения структуры сообществ. Уточнение концепции разнообразия, её связей с другими экологическими концепциями, договоренности об её использовании и оценке разнообразия, – это более, чем объект семантических споров. Ранее был предложен ряд количественных показателей разнообразия (Fisher et al., 1943; Simpson, 1949; MacArthur, 1957; Margaleff, 1958; Odum et al., 1960). В этой статье рассматриваются отношения концепции разнообразия к биотическим сообществам и его свойства. Концепция разнообразия

* McIntosh R.P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967. V. 48. No. 3. P. 392-402. Перевод статьи осуществлен Г.С. Розенбергом.

для описания биоты географических или обширных биотических регионов, включающих широко различающиеся условия обитания сообществ, не обсуждается.

Чарльз Элтон (Elton, 1949) отмечал, что изучение сообществ было, в основном, индуцировано специалистами по экологии растений, а не экологии животных. Эти представления должны быть модифицированы в свете гораздо более позднего понимания экологами животных организации и свойств сообществ животных и их связи с растительными сообществами в рамках экосистемного подхода. Особое внимание было уделено распределению числа особей между видами сообщества (Preston, 1948, 1962; Margaleff, 1958; Hairston, 1959, 1964; Odum et al., 1960; MacArthur, 1960, 1964; Lloyd, Ghelardi, 1964; King, 1964; Menhinick, 1964; Tagawa, 1964). Это число особей, называемое *численностью* экологами животных или *плотностью*, большинством экологов растений, я буду называть *плотностью* [density]. Распределение числа особей (или других характеристик, таких, как биомасса или продуктивность) по видам сообщества уже давно признается важным в изучении организации сообщества. Г.Ф. Гаузе (Gause, 1936) подчеркивал, что наиболее важным свойством структуры сообщества является количественное соотношение между обильными и редкими видами; важное значение, придаваемое этой взаимосвязи, проявляется и в последних исследованиях (Hairston, 1959, 1964; MacArthur, 1957, 1960; R. MacArthur, J. MacArthur, 1961; Whittaker, 1952, 1960, 1964). Н. Хэйрстон (Hairston, 1959), например, пишет, что структура, «...распределения численности и пространственное размещение всех видов должны быть приняты во внимание для понимания организации сообщества».

Экологи растений обычно используют зависимость числа встреченных видов от площади описания (кривая «виды–площадь»), которая отражает как относительное количество особей, распределенных по некоторым видам, так и индицирует распределение численности особей между видами. Такие кривые используются для описания сообщества или для определения минимальной площади описания, необходимой для адекватного представления всех видов сообщества (Goodall, 1952; Greig-Smith, 1964). Лишь иногда экологи растений исследуют отношение виды–особи непосредственно (Black et al., 1950). Экологи животных концентрировали свое внимание, в основном, на зависимости виды–особи для ограниченной таксономической группы, на уровне семейства или класса. Одна из причин отмеченных [в изучении] различий заключается в относительной простоте различения отдельных животных по сравнению с отдельными растениями (Dahl, 1956; Greig-Smith, 1964; Whittaker, 1964; Williams, 1964). Н. Хэйрстон (Hairston, 1959) перечисляет множество различных подходов к анализу сообществ, основанных на видовом составе и распределении числа особей по видам.

Целый ряд терминов, которые широко используются при обсуждении экологии сообществ, имеют разные, дублирующие или синонимичные значения. Наиболее широко используются антонимы: бедный–богатый, одинако-

вый–разнообразный, однородный–неоднородный [гомогенный–гетерогенный], сходный–различный. Все это может быть применено для описания как местообитаний, так и сообществ организмов, но только традиционная последняя пара рассматривается в данной работе. Другие сочетания, например, простой–сложный, близкий–далекий, могут выступать в качестве дополнительных к более привычным.

«Богатые» и «бедные» в общей биологической терминологии указывают просто на количество присутствующих [в сообществе] видов. «Богатые» можно использовать как синоним «разнообразные» (Black et al., 1950; Curtis, 1959; Whittaker, 1960, 1964; Connell, Orias, 1964). Понятие «разнообразия» широко используется, особенно, в связи с недавними исследованиями сообществ животных. Оно, как правило, используется в дополнение к числу видов (видовое богатство) и распределению особей по видам (Margaleff, 1958; R. MacArthur, J. MacArthur, 1961; Lloyd, Ghelardi, 1964). В последней работе (Lloyd, Ghelardi, 1964) это положение находит свое применение в признании двух компонент разнообразия: числа видов (видовое богатство) и «выравненность» [*equitability*] в распределении особей по видам. Эта «выравненность» соответствует «концентрации доминирования» Р. Уиттекера (Whittaker, 1964). Разнообразие будет использоваться в данном разделе именно в этом смысле (Lloyd, Ghelardi, 1964), включая как богатство, так и выравнивание. Сообщества со сходным богатством могут различаться распределением особей по видам. Максимальное разнообразие достигается, если все особи равномерно распределяются между всеми видами; концентрация всех особей (или другая мера количества, например, «концентрации доминирования» Р. Уиттекера) в один или в малое количество видов уменьшает разнообразие, которое является минимальным (равным 0), если все особи принадлежат одному виду.

Гомогенность сообществ, как уже давно отмечалось, имеет основополагающее значение для изучения растительных сообществ (Goodall, 1952, 1954; Dahl, 1956; Greig-Smith, 1964). Обычно, она воспринимается как синоним единообразия (Dahl, 1956). Экологи растений, как правило, используют субъективные или интуитивные оценки сходства внешнего вида и состава сообществ для оценки гомогенности; более строго, следует рассматривать среднюю встречаемость вида растения во всех районах исследуемой области, т. е. говорить об одинаковой вероятности обнаружения видов. Некоторые авторы ограничивают список видов, которые анализируются на случайность распределения, или объединяют виды и рассматривают случайность распределения экологических групп видов (Curtis, McIntosh, 1950; Margaleff, 1958); другие (Dahl, 1956) рассматривают регулярность распределения как случайность размещения отдельных видов или групп. А. Кейтейна (Catana, 1964) называет не случайными распределения, если степень упорядоченности [*non-randomness*] является одинаковой по всей площади учета. В многовидовых сообществах проверка однородности в статистическом смысле применяется редко и лишь для массовых видов (Curtis, McIntosh, 1951); в этом случае, как

правило, гомогенность оценивается достаточно субъективно. Сообщества, которым будет соответствовать какой-либо или все статистические показатели пространственной однородности, являются редкими или, во всяком случае, редко «демонстрируют» однородность через такие меры.

Экологи растений оценивают однородность как отношение числа видов к площади описания (кривые вид–площадь; Poore, 1964) или как распределение частоты видов в классах, согласованных с «законом частоты» [*law of frequency*] Раункиера (Dahl, 1956; McVean, Ratcliffe, 1962). Кривые вид–площадь и частотные распределения основаны на неясной смеси видового богатства, разнообразия, размера выборки и размещения вида в пространстве, что делает их крайне сомнительными для определения гомогенности (McIntosh, 1962; Greig-Smith, 1964). В последнее время чаще используют отношение дисперсии между описаниями к расстоянию между ними, и отсутствие достоверной корреляции между видами в качестве показателя гомогенности (Goodall, 1954; Williams, Lambert, 1959; Dahl, 1960).

Гомогенность рассматривается экологами животных в широком смысле, и Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1953) классифицирует причины отклонения от однородности, т. е. гетерогенность. Некоторые экологи животных используют разнообразие в качестве критерия гомогенности (Hairston, 1959; MacArthur, 1960). Р. Мак-Артур (MacArthur, 1957) предложил модель разнообразия, в рамках которой плотности видов распределены случайно, что соответствует некоторым сообществам животных (Kohn, 1959; MacArthur, 1960). Другие обнаружили группы животных, которые не вписываются в модель (Hairston, 1964; King, 1964). Р. Мак-Артур и А. Кон показали, что повышение однородности выборки ведет к более тесному соответствию с моделью Мак-Артура. Однако было показано (Hairston, 1959; Turner, 1961), что и рост гетерогенности в результате также ведет к модели Мак-Артура. Ч. Кинг (King, 1964) попытался примирить это противоречие. Р. Уиттекер (Whittaker, 1964) обнаружил, что растения в разных типах растительности не вписываются в модель Мак-Артура. Таким образом, модель предлагается в качестве индикатора гомогенности в естественных сообществах, и отклонения от нее, по видимому, вызваны их гетерогенностью.

Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1958) применил термин «гомогенно разнообразные» [*homogeneously diverse*] на площади, где масштабы экологической изменчивости малы по сравнению с перемещениями животных, и «гетерогенно разнообразные» [*heterogeneously diverse*] к области, которая включает в себя различия в среде обитания (сравни леса и пастбища). Ч. Кинг (King, 1964) отмечает, что модель Мак-Артура применима только для гомогенно разнообразных площадей. Однако нет никаких свидетельств того, что какой-нибудь тест на гомогенность был использован в упомянутых выше статьях, кроме тех, что соответствовали модели Мак-Артура. И хотя экологи животных изучают распространение отдельных видов, подобно экологам растений, они редко применяют статистические критерии однородности в изучении сообществ. Н. Хэйрстон (Hairston, 1964) оценил однородность повсеместности

распространения видов птиц в ряде субъективно распознаваемых растительных местообитаний. Это напоминает методы многих экологов растений.

Существует распространенное мнение, что организмы были распространены в природе в скоплениях или сообществах, которые являются однородными внутри и гетерогенными между двумя или более такими скоплениями (Goodall, 1954). Некоторые экологи растений признают однообразное или однородное растительное сообщество сродни искусству (Dahl, 1956; Becking, 1957). Некоторые экологи животных молчаливо, по крайней мере, согласны признать однородность сообщества, имеющего изменяемые статистические свойства, если некоторая гетерогенность в них может быть объяснена через включение видов из других сообществ (Hairston, 1959; King, 1964). Видовое богатство и разнообразие обычно называют характеристическими свойствами предполагаемой однородности сообщества, что говорит о его организации. С другой стороны (Lambert, Dale, 1965), было показано, что гомогенность не используется в экологических исследованиях. Выдвигается предположение, что растительность гетерогенна и следует использовать специальные статистические методы, чтобы уменьшить неоднородность для достижения целей конкретного исследования. Для этого была предложена специальная техника (Williams, Lambert, 1959), которая направлена на выявление однородных групп описаний, в которых отсутствует статистически достоверная корреляция между видами. Для небольших площадей эта техника дала интересные результаты. Однако, этот метод монотетический, предполагающий достаточно жесткую последовательности делений. Вероятность ошибки в такого рода методах весьма высока (Beckner, 1959). В этой работе также отмечается, что монотетические методы не приводят к выделению естественных групп, хотя они могут привести к созданию достаточно полезной и четкой классификации. Еще одна проблема этого метода состоит в том, что последовательность решений и, следовательно, результат будут заметно зависеть от размера выборки (Kershaw, 1961; Austin, *личное сообщение*).

Важно иметь в виду, что термин «гомогенность» обычно используется экологами в двух смыслах (Greig-Smith, 1964): (1) он применяется, как отмечалось выше, для [описания] пространственного распределения видов в отдельном сообществе или в отдельном состоянии (стадии) этого сообщества (конкретные сообщества в понимании экологов растений). (2) Он может также применяться для сравнения данных, полученных из нескольких сообществ или вообще без привязки к пространственной структуре. В концепции стадий или состояний [*concept of stand*] или сообщества-единицы, обычно, предполагается значительная степень однородности в первом (пространственном) смысле. Стадия иногда ассоциируется с представлениями о том, что это воспроизведение большего сообщества, представленного группой отдельных стадий, которые похожи друг на друга, т. е., которые являются гомогенными во втором смысле. Трудно выбраться из этой исторически сложившейся путаницы в терминах «сообщество» и «стадия». Ч. Кинг (King, 1964), например, пытаясь избежать путаницы, присущей слову «сообщест-

во», использует понятие «ассоциации»; отличный пример, «из огня да в полымя» [*going from frying pan to fire*]. П. Клопфер (Klopfer, 1962) применяет термин «сообщество» только для социально взаимодействующих популяций животных (достаточно своеобразное и ограниченное использование). Другие авторы (Lloyd, Ghelardi, 1964) воспринимают «сообщество» как замкнутую [*latch – защелка*] территорию, масштабы которой совпадает с масштабом движений животных. Это похоже на «гомогенно разнообразные» области Хатчинсона, но, кажется, выглядит более наглядным для распределения популяции. Н. Хэйрстон (Hairston, 1964) строго избегает понятия «сообщество» (отсутствует даже намек на определение), учитывая только сосуществования видов в конкретном месте и времени. Он выводит свойства сообщества «из рассмотрения групп видов одновременно». Некоторые экологи растений (Lambert, Dale, 1965) предпочитают не замечать концепцию стадий, и их предположение состоит в том, что дело только в площади, которую они называют «местонахождением», которая описывает среду обитания и характеризуется однородностью растительности (второй смысл термина «гомогенность»). Такое использование понятия «местонахождение» вступает в конфликт с его широко принятым смыслом для лесников и многих экологов. Все вышеизложенное может выглядеть как отклонение от темы, но на самом деле в основе многих проблем можно найти отсутствие четкой и последовательной терминологии. В любом случае, гомогенность во втором смысле – констатация сходства видового состава группы сообществ, стадий или описаний ансамблей организмов. Это называется гомотонностью [*homotoneity*] по Далю (Dahl, 1956, 1960). Стадии внутренне гетерогенны в первом или пространственном смысле могут состоять из гомогенных групп в этом втором смысле. Был предложен ряд количественных показателей гомогенности описаний или стадий сообществ (Bray, Curtis 1957; Curtis, 1959; Dahl, 1960). Э. Даль показал то, что было предсказано индексом разнообразия Уильямса (Williams, 1964) и предложил для оценки гомогенности новый «индекс единообразия» [*index of uniformity*], который представляет собой отношение среднего числа видов на выборку (богатство) в индексе разнообразия Уильямса (Williams, 1964).

Сходство было использовано экологами растений для сравнения различных описаний или стадий растительности. По сути, это утверждение об идентичности видов, или их количества в двух или более стадиях. Ряд показателей был разработан для измерения сходства стадий (Whittaker, 1952; Bray, Curtis, 1957; Austin, Orloci, 1966). Оценивается сходство всех возможных пар стадий (сообществ) и строится результирующая матрица значений сходства. Д. Гудолл (Goodall, 1963) описывает результат в геометрической модели как дисперсия точек (стадий) в многомерном пространстве. Чем более сходны стадии, тем более плотным получается кластер. Далее, если кластер гиперсферический [*hyperspherical*], это указывает на отсутствие межвидовой корреляции, что является также свидетельством гомогенности. Сходство, по сути, в этом случае идентично гомогенности группы стадий или описаний во

втором, описанном выше, смысле. В пространственной или геометрической модели сходство отождествляется с близостью (соседством), а, следовательно, его антоним, разница, равна расстоянию.

Цель данной работы – исследовать отношения разнообразия и сходства, как описано выше, используя индекс сходства и предлагая индекс разнообразия и некоторые производные от него.

РАССТОЯНИЕ В КАЧЕСТВЕ МЕРЫ СХОДСТВА ИЛИ ОДНОРОДНОСТИ

В последние десятилетия среди экологов растений и животных возрос интерес к использованию количественных методов для выражения сходства описаний организмов. Ранее было распространено мнение большинства экологов растений, что ограниченное количество отдельных сообществ или групп сообществ, характеризующих растительность региона, можно использовать в качестве основы для изучения животных сообществ (Gause, 1936; Park, 1941; Dice, 1952). Действительно, в последнее время интерес экологов животных при изучении сообществ животных совпадает с развитием многих [теоретических] представлений о природе растительных сообществ (Watt, 1964; Poore, 1964). Как экологи растений, так и экологи животных разработали и используют целый ряд количественных мер сходства между описаниями или сообществами (Odum, 1950; Whittaker, 1952; Macfayden, 1954; Koch, 1957; Bray, Curtis, 1957; Newbould, 1960; Martin, 1960; King, 1962). Эти меры флористического или фаунистического сходства могут быть взвешены количеством входящих в них видов. Эти меры для группы описаний сообществ могут быть объединены разными способами для оценки сходства внутри группы (Macfayden, 1957; Greig-Smith, 1964).

М. Остин и Л. Орлоци (Austin, Orloci, 1966) на основании теоретических рассуждений утверждают, что расстояние – это вполне адекватная мера экологического сходства стадий или сообществ. Расстояние обсуждается и в качестве меры таксономического расстояния (Sokal, 1961; Sokal, Sneath, 1963). Термин «расстояние» [в данном контексте] не относится к пространственной связи объектов в природе. Это мера экологической отношения – сходство или близости двух сообществ или их описаний. Расстояние между двумя сообществами – квадратный корень из суммы квадратов разницы между мерами каждого вида. Расстояние между двумя описаниями j и h рассчитывается по формуле:

$$D_{jh} = \sqrt{\sum_{i=1}^S (X_{ij} - X_{ih})^2} .$$

где X – количество i -го вида в описании j и h , соответственно; S – количество видов. Два описания, состоящих из трех видов, представимы как точки в трехмерном пространстве. Формула одинаково справедлива и за пределами трех измерений, в n -мерном пространстве (гиперпространстве). Каждый

вид теоретически представляет ось в таком гипотетическом пространстве. Сходство набора описаний представлено матрицей значений расстояния между описаниями. Если количество вида у разных описаний одинаково, то по этой оси они идентичны, расстояние между ними равно нулю. Методы обобщения таких матриц рассматриваются Л. Орлоци (Orlaci, 1965).

ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ

Любое описание сообщества можно представить как точку в пространстве (реальном или мнимом). Эта точка задается следующим выражением:

$$\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2} .$$

В этой и последующих формулах n – число особей одного вида, S – количество видов. Это выражение представляет собой расстояние описания от «нуля» – описания «голого места» [*bare ground with zero individuals*], участка, лишённого растительности. Это не расстояние между двумя описаниями, это просто значение для одного описания. Точка определяется расстоянием от начала координат системы с числом осей равным числу видов. Здесь n – число особей каждого из видов, встреченных в описании («стоимость» каждого вида, если проведена полная перепись всех особей всех видов). Индекс, таким образом, зависит от числа особей в образце и от их распределения по видам. Следовательно, это выражение является мерой разнообразия.

С увеличением размера выборки (N – общее число особей всех видов), темпы роста индекса зависят от добавления новых видов и от распределения их особей среди видов. В случае достаточно простого сообщества (такого, как дюны покрытые только песчаным травами [*dune grass*]), новые виды практически не добавляются, а только изменяется количество особей уже зарегистрированных видов. При описании такого сообщества, как тропический лес (теоретически экстремальный вариант), при увеличении объема выборки каждая новая особь может представлять новый вид. Таким образом, для любого числа видов (S) и общем числе особей всех видов (N), с одной стороны, можно для каждого вида иметь одинаковое количество особей ($\frac{N}{S}$), или может наблюдаться ситуация, когда один вид представлен максимальным количеством особей, а другие – только по одной особи. Например, при $N = 100$ и $S = 4$, каждый вид может иметь 25 особей (в среднем), или один вид может иметь 97 особей, а еще три вида – по одной. Максимальное значение индекса при любом сочетании N и S будет:

$$\sqrt{[N - (S - 1)]^2 + (S - 1)} .$$

Эта формула представляет собой простой случай, когда один вид имеет максимально возможное число особей, а все остальное представлены только одной особью. Если $S = 1$, значение индекса равняется N , максимально возможная величина. Минимально возможное значение индекса для любой комбинации N и S имеет вид:

$$\sqrt{S\left(\frac{N}{S}\right)^2} = \frac{N}{\sqrt{S}} = \frac{N}{S}\sqrt{S}.$$

Это выражение описывает ситуацию «полного равноправия», все виды имеют одинаковое число особей. Если $S = N$, значение индекса равняется \sqrt{N} , минимально возможное значение. В табл. 1 приведены максимальные и минимальные значения для различного числа видов в выборке из 100 особей.

Таблица 1

Максимум и минимум индекса $\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$ для выборки из 100 особей с учетом количества видов

Число видов	max индекса	min индекса
1	100,00	100,00
2	99,00	70,01
4	97,00	50,00
5	96,02	44,72
10	91,06	31,62
20	81,12	22,36
50	51,48	14,14
75	27,39	11,42
90	14,49	10,52
100 $S = N$	10,00	10,00

ВЛИЯНИЕ ОТБОРА ПРОБ

В любой серии описаний значение индекса возрастает как (N) в случае, когда все особи принадлежат одному виду ($S = 1$), и как (\sqrt{N}) , если каждая новая особь – это новый вид ($S = N$). Любое промежуточное распределение особей среди видов попадает между этими двумя крайними вариантами. Рис. 1 иллюстрирует рост значений индекса с увеличением числа особей для некоторых естественных растительных сообществ (кривые 2-4), теоретический максимум ($N = 1$; кривая 1) и минимум ($N = S$; кривая 5). Как видно из рисунка, дополнительный отбор образцов искусственных и естественных сообществ различной степени гомогенности с увеличением числа особей отражается в почти линейном росте индекса, а темп этого роста (т. е., наклон линии) регулируется добавлением новых видов и распределением особей между ними.

В искусственных сообществах, построенных так, что каждый вид имел равное число случайным образом распределенных особей, рост значений индекса весьма приближен к теоретически ожидаемым значениям. В искусст-

венных сообществах, содержащих заданное число особей, с ростом числа видов значение индекса разнообразия растет (наклон линии) медленнее.

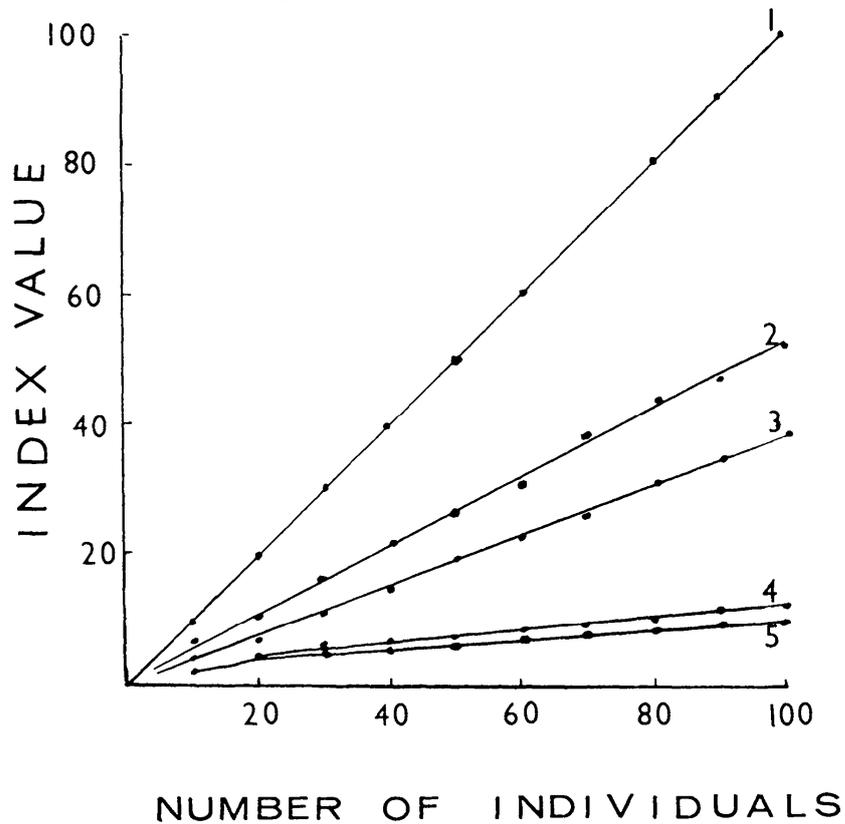


Рис. 1. Рост индекса $\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$ с увеличением размера выборки (числа особей).

Кривая 1. Теоретический максимум – ($N = 1$).

Кривая 2. Выборка лиственных пород деревьев умеренных лесов (8 видов).

Кривая 3. Выборка описаний травянистых сообществ песчаных дюн (15 видов).

Кривая 4. Выборка деревьев тропических лесов (82 вида).

Кривая 5. Теоретический минимум – ($S = N$).

Несколько методов получения выборок описаний были использованы в качестве экзаменационных для оценки работоспособности индекса разнообразия. Наиболее простой и прямой метод – это выбор серии случайных точек и определение ближайших к ним особей некоторых видов [метод «ближайшего соседа»]. С помощью этого метода из 100 особей (только деревья) в лесных сообществах было получено значение индекса 55,3. Метод «четырех ближайших соседей» [quarter method] (Cottam, Curtis, 1956) для тех же самых популяций деревьев дал значение индекса равное 57,8, в то время как метод квадратных пробных площадей – 58,8. Значение индекса, вычисленное по всему набору особей, было 57,2. Пять отдельных «послойных» [stratified] случайных выборок из 100 особей в рамках метода «четырех ближайших соседей», использующих популяции еще одних лесных древесных растений, дал значения в диапазоне от 52,5 до 56,8 (средняя 54,5). В целом, темпы роста были похожи для всех сравниваемых методов и для случайно смодели-

рованных искусственных популяций, и для естественных популяций, в том числе неслучайного распределения.

Это позволяет ожидать, что агрегации особей дадут результат для небольшого числа видов такой же, с которым мы уже сталкивались – более высокие значения индекса для любого размера выборки. Описания квадратных пробных площадей (по 100 особей) для искусственного сообщества 712 особей и 25 видов (все случайно распределены) дало значение индекса 30,9. Если те же виды «образуют заросли», тесно сгруппированы, индекс разнообразия равен 39,4. Этот эффект еще более выражен, если используется метод квадратных пробных площадей, а не метод ближайшего соседа для случайно отобранных точек.

КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ

Описания сообществ можно сравнивать просто отмечая присутствие или отсутствие видов (качественные данные), или для каждого вида можно использовать некоторую количественную меру (например, плотность). Если используется присутствие и отсутствие видов, то видовое богатство сообществ задается общим списком видов. Если сообщество является максимально разнообразным ($S = N$), нет никаких различий между качественными и количественными данными. Это говорит о том, что использование количественных данных в сравнении сообществ преуменьшает разнообразие, и большее число видов представлены одной или малым числом особей. Качественные данные, просто констатация видового богатства с предположением о равной плотности (т. е. все 1), всегда подразумевают получение максимального разнообразия. Значение индекса для любого описания, когда $S = N$ (т. е. для качественных данных), \sqrt{N} , что, таким образом, свидетельствует о качественной составляющей данных. Если используются количественные данные, то часть общего индекса, относящегося к количественным данным выборки записывается следующим образом: $\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2} - \sqrt{S}$.

Если разнообразие увеличивается, то доля индекса, относящаяся к количественной составляющей, уменьшается и при $S = N$, становится равной 0. И наоборот, качественная составляющая увеличивается до 100%. Рис. 2 демонстрирует зависимость качественной компоненты при максимальном и минимальном разнообразии значений, соответственно. Отношение минимального к максимальному разнообразию уменьшается, а при росте числа видов становится близким к 1 (табл. 2). Это просто означает, что количественный компонент данных становится менее значимым в ситуации, когда S приближается к N .

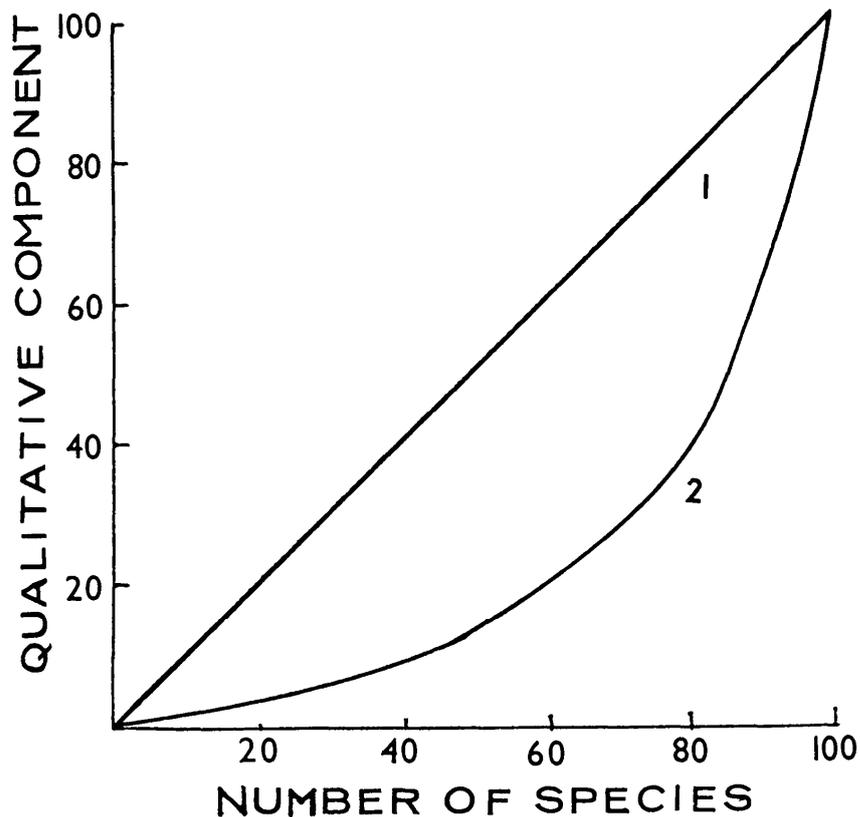


Рис. 2. Качественная компонента разнообразия в процентах от минимального размера разнообразия (1 линия) и максимального разнообразия (линия 2) для сообщества с числом видов в выборке 100 особей.

Таблица 2

Отношение максимального к минимальному разнообразию для различного числа видов в выборках по 100 особей

Число видов	$\frac{\text{max разнообразия}}{\text{min разнообразия}}$
1	0
2	29,44
4	16,69
5	13,89
10	7,65
20	4,11
50	1,77
75	1,22
90	1,05
100 $S = N$	1,00

Качественные данные делают разнообразные описания «более похожими», чем меньше реальные различие описаний. Если два описания по «присутствию–отсутствию» видов (качественные данные) различаются по двум видам, то расстояние будет $\sqrt{2} = 1,414$; если они различаются по 200 видам, расстояние – $\sqrt{200} = 14,14$. Разница в числе видов возросла в 100 раз, но расстояние увеличилось только в 10 раз. В матрице значений расстояний, в

которые некоторые экстремальные описания могут флористически полностью отличаться от других, величина расстояния будет несоизмеримо большей между менее разнообразными описаниями. (Расстояние между двумя описаниями с минимальным разнообразием = расстоянию с максимальным разнообразием $\propto \sqrt{N}$). Расстояние в качестве меры сходства это, в конечном итоге, сравнение разнообразия двух образцов.

Если количественные параметры [видов] любых двух описаний расположить в порядке убывания, любое множество может быть сравнено с любым другим, даже если они не имеют ничего общего. Наблюдаемое разнообразие любого описания, таким образом, может быть сравнено с некоторыми другими (естественными или теоретическими) описаниями, что позволяет (MacArthur, 1960) говорить о максимальном или минимальном разнообразии.

Индекс, описанный выше, является на самом деле дополняющим разнообразие. Индекс, который имеет прямое отношение к разнообразию, получается путем вычитания из 1 (табл. 3). Разнообразие любой выборки определяется:

Таблица 3

Максимум и минимум индекса $1 - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$ для выборки из 100 особей с учетом количества видов

Число видов	max индекса	min индекса
1	0,0	0,0
2	0,99	29,29
4	2,99	50,00
5	3,98	55,28
10	8,94	68,38
20	18,88	77,64
50	48,52	85,86
75	72,61	88,58
90	85,51	89,48
100 $S = N$	90,00	90,00

$$N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2} . \quad (1)$$

Максимальное разнообразие для данных N и S задается следующим соотношением:

$$N - \frac{N}{\sqrt{S}} . \quad (2)$$

Абсолютный максимум разнообразия ($S = N$) для всех N есть, $N - \sqrt{N}$.

Минимальное разнообразие для данных N и S задается следующим соотношением:

$$N - \sqrt{[N - (S - 1)]^2 + (S - 1)} . \quad (3)$$

Абсолютный минимум разнообразия ($S = 1$) есть, $N - N = 0$.

Зависимость этих выражений показана на рис. 3.

Значения этих выражений с увеличением размера выборки (N) возрастают и применяются для сравнения описаний такого же размера.

$$\text{Индекс} \frac{N - \sqrt{\sum_{i=1}^s n_i^2}}{N - \sqrt{N}} \quad (4)$$

имеет то преимущество, что, выражая наблюдаемое разнообразие как долю абсолютного максимума разнообразия для данного N , колеблется от 0, если существует только один вид, до 1, если разнообразие максимально (табл. 4). Рис. 4 показывает зависимость этого индекса от числа видов.

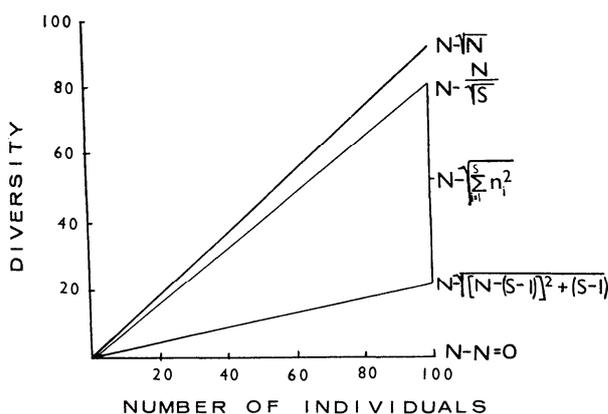


Рис. 3. Зависимость значений индексов разнообразия (1-3); см. текст.

Верхнее и нижнее уравнения – значения для теоретического минимального и максимального разнообразия, соответственно. Три промежуточных значения представляют собой диапазон возможных значений для 20 видов, в выборке из 100 особей.

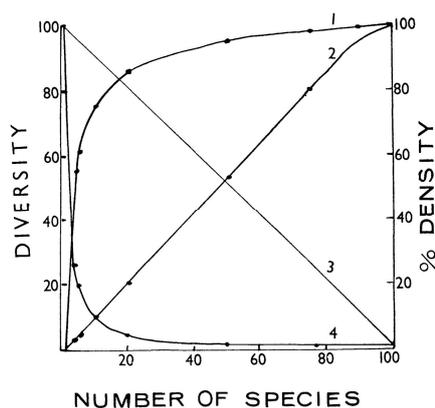


Рис. 4. Зависимость индекса разнообразия (4) от числа видов в выборке из 100 особей.

Кривая 1. Максимум теоретического разнообразия.

Кривая 2. Минимум теоретического разнообразия.

Кривая 3. Максимально возможная (%) плотность основных доминирующих видов.

Кривая 4. Среднее число особей каждого вида (N/S)

Таблица 4

Разнообразие в процентах от теоретически максимально возможного для данного числа видов и 100 особей [формула (4)]

Число видов	Минимум	Максимум
1	,00	,00
2	,01	,32
4	,03	,55
5	,04	,61
10	,09	,75
20	,20	,86
50	,53	,95
75	,80	,98
90	,95	,99
100	1,00	1,00

Как только особи сосредоточены в одном или нескольких видах, разнообразие уменьшается, хотя число видов остается тем же. Р. Уиттекер (Whittaker, 1964) и П. Ричардс (Richards, 1952) отмечают, что степень доминирования одного вида связана с видовым богатством обратной зависимостью. Как подчеркивает Ричардс, нет ничего эзотерического [*тайного, скрытого*] в том, что «чем больше доля особей, приходящихся на один вид, тем меньше «места» [*the less room*] останется для других». Зависимость максимально возможной представленности наиболее важных видов [$N - (S - 1)$] и противоположная крайность, когда все виды имеют среднее число особей (N/S), показана для индекса разнообразия (4) на рис. 4.

Отношение наблюдаемого разнообразия к максимально возможному разнообразию для данных N и S (т. е., если все виды представлены одинаковым числом особей) определяется как:

$$\frac{N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}}{N - N/S} \cdot \quad (5)$$

Отношение наблюдаемого разнообразия к минимально возможному разнообразию для данных N и S задается следующим выражением:

$$\frac{N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}}{N - \sqrt{[N - (S - 1)]^2 + (S - 1)}} \cdot \quad (6)$$

Уравнения (5) и (6) также представляют собой индексы, значения которых меняются в диапазоне от 0 до 1. Значение разнообразия также может быть рассчитано и для любого теоретического распределения особей по видам (MacArthur, 1960).

Индексы (4), (5) и (6) следует использовать в качестве отправной точки для сравнения распределений особей по видам, которые нельзя найти в большинстве природных сообществ. Однако они не являются совершенно нереалистичными, так как описания сотен особей, принадлежащих только пяти или шести видам, составляют от 90 до 99% (ситуация приближается к теоретическому минимуму возможного разнообразия; Frolik, 1941; Hanson, 1951). Некоторые виды тропических лесов описываются сотнями видов, большинство из которых представлено одним или несколькими особями (не более 5% от общей суммы; Poore, 1964); эта ситуация приближается к теоретическому максимуму разнообразия.

РАЗНООБРАЗИЕ И РАССТОЯНИЕ

Расстояние между двумя описаниями (А и В), которые совершенно различны и не имеют общих видов, будет равно:

$$\sqrt{\sum_i^S n_A^2 + \sum_i^S n_B^2} \cdot$$

Если описания А и В одновидовые, расстояние будет равно:

$$\sqrt{N_A^2 + N_B^2} .$$

Третье описание С, которое не имеет общих видов с А или В (но которые максимально разнообразны), будет иметь расстояние от А равное:

$$\sqrt{N_A^2 + \sum_i^S n_C^2} .$$

Если сравнение проходит по той же выборке N, то описание С по величине расстояния будет ближе к А, чем В к А. Таким образом, очень разные описания будут выглядеть более похожими, чем другие, менее разнообразные. Это связано с тем, что задаваемое число особей оказывает большее влияние на значение расстояния в представленном пространстве видов с заданным распределением особей, чем появление особи, которая является первым представителем нового вида. Обратное также верно: эффект влияния числа особей на разнообразие максимален, если, во-первых, особей, представляющих собой новый вид, становится все меньше, и, во-вторых, если найденная особь принадлежит виду, уже представленному другими особями.

СРАВНЕНИЕ ИНДЕКСОВ РАЗНООБРАЗИЯ

Предлагается несколько индексов разнообразия (см.: Whittaker, 1964). Некоторые из них, основанные на гипотезах о распределении особей по видам, здесь не рассматриваются. Другие не зависят от теории о распределении особей по видам и сравниваются здесь с предлагаемым индексом.

Один из индексов привнесен [в экологию] из теории информации, которая в последнее время широко используется в работах экологов животных, и подробно обсуждается в работе Р. Маргалефа (Margalef, 1958) и используется другими исследователями (Hairston, 1959; R. MacArthur, J. MacArthur, 1961; Patten, 1962; Lloyd, Ghelardi, 1964). Этот индекс имеет следующий вид:

$$D = - \sum_{r=1}^S \text{Pr} \log_e \text{Pr} .$$

В этой формуле можно использовать натуральный логарифм (Hairston, 1959; R. MacArthur, J. MacArthur, 1961) или логарифм с основанием 2 (Lloyd, Ghelardi, 1964). Результаты будут сходны, но нормированы в различных единицах; если имеем дело с натуральным логарифмом, то единица измерения будет называться *nat*; если используется логарифм по основанию 2, то – *bit*. Pr – доля отдельных видов в общей плотности (в процентах). В наших обозначениях имеем следующий вид этого уравнения:

$$- \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_e \frac{n_i}{N} .$$

Уточнение этого показателя можно найти в работах (Ashby, 1956; Abramson, 1963). Эта величина является суммой пропорций отдельных видов, умноженной на отрицательный логарифм этих пропорций. Диапазон изменений значений этого индекса – от 0 (\log_e от 1), если все особи одного вида, до $\log_e N$, если количество видов равно числу особей. Индекс максимален для любого S , если все виды имеют равное количество особей, и минимален, если особи сконцентрированы в одном из видов. В табл. 5 представлены максимальные и минимальные значения этого индекса в ситуации, когда число особей равно 100, а число видов – меняется. Этот показатель является мерой информации в группе объектов (видов), которые имеют разную вероятность представленности, т. е., число особей. Информация максимальна, когда вероятности (плотности) всех видов равны. Потом она равна $\log_e S$. Информация равна 0, если существует только одна возможность распределения особей по видам (все особи одного вида, т. е. разнообразие 0).

Таблица 5

Максимум и минимум информационного индекса разнообразия для выборки из 100 особей с учетом количества видов

Число видов	min разнообразия	max разнообразия
1	0	0
2	0,69	0,06
4	1,38	0,17
5	1,60	0,23
10	2,30	0,50
20	2,98	1,04
50	3,90	2,60
75	4,20	3,75
90	4,41	4,34
100	4,60	4,60

Эколог обычно определяет количество живых организмов по последовательности наблюдений, в которой он сталкивается с ними в серии описаний. Каждая дополнительная особь добавляет ему знания о сообществе. Принято считать, что адекватное представление о бедном [*в видовом отношении*] сообществе достигается только после того, как будут описаны несколько основных видов, в то время как богатые и разнообразные сообщества требуют более подробного изучения (учета максимума особей). Как правило, эколог не озабочен точностью последовательности или положением каждой особи в серии, но его данные часто включают в себя число особей каждого вида. Суммарное количество информации, определяется по числу особей и общему числу встреченных видов. Этот индекс будет максимальным, если каждая особь принадлежит к другому виду, будет уменьшаться при группировке особей по некоторым видам и станет минимальным, если все особи принадлежат одному виду. Это ведет к снижению информации за счет избыточности или повторения особей того же вида. При уменьшении количества особей обна-

руживается меньше новых видов, и новые особи «добавляются» к уже встреченным видам примерно в пропорции к их плотности в сообществе, т. е. избыточность увеличивается. На рис. 5 показано распределение этого индекса в выборке из 100 особей. Он рассчитан как процент от максимального значения и в сравнении с некоторыми другими индексами.

Индекс Симпсона (Simpson, 1949) – сумма квадратов долей видов $\sum_{r=1}^S Pr^2$

или, в принятых в статье обозначениях, $\sum_{r=1}^S \left(\frac{n_r}{N}\right)^2$. Он варьирует от 1, если все особи принадлежат одному виду. Он стремится к 0 при $S \rightarrow N$ и с ростом S . Этот индекс является обратной формой разнообразия; его дополнение имеет прямое отношение к разнообразию. В табл. 6 представлены значения индекса Симпсона, а на рис. 5 показано его распределение по сравнению показателями, которые обсуждались выше. Оценка точности этого индекса (Simpson, 1949; Greig-Smith, 1964) задается следующим образом:

$$\frac{n - (n-1)}{N(N-1)}.$$

К. Уильямс (Williams, 1964) связывает [*inverts*] это с тем, что увеличение ценности индекса имеет прямое отношение к разнообразию и его оценке.

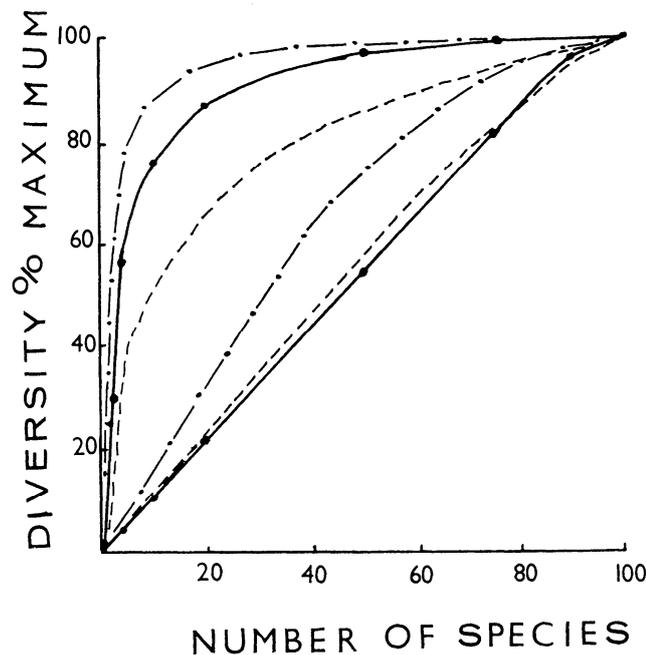


Рис. 5. Сравнение распределений максимального и минимального разнообразия для трех индексов разнообразия.

Три нижние кривые – минимальные значения, три верхние – максимальные;

сплошная линия – информационный индекс: $-\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log_e \frac{n_i}{N}$;

прерывистая линия – дополнение индекса Симпсона: $1 - \sum_{r=1}^S \left(\frac{n_r}{N}\right)^2$;

«тире-точка» линия – индекс разнообразия (4).

Зависимость индекса Симпсона от N
для выборки из 100 особей с учетом количества видов*

Число видов	min разнообразия	max разнообразия
1	1,00	1,00
2	0,98	0,50
4	0,94	0,25
5	0,92	0,20
10	0,83	0,10
20	0,66	0,05
50	0,26	0,02
75	0,075	0,013
90	0,021	0,011
100	0,010	0,010

* – преобразованный (дополненный) индекс Симпсона.

ОБСУЖДЕНИЕ

Р. Жерар (Gerard, 1965) предлагает такой комментарий: «Прежде чем проводить измерения, следует подумать о сути явления [*правом деле – right things*]; найти эту суть в науке является крупнейшим достижением; сущность более важна, чем расчеты». В этом и заключается основная трудность экологии. Измерения некоторых параметров сообщества (таких как разнообразие, устойчивость или продуктивность) становятся интерпретируемыми только тогда, когда сущность, ради которой они [*измерения*] проведены, имеет смысл. Традиционная вера, особенно среди экологов растений (фитосоциологов), в существование гомогенного сообщества в качестве различимой «на глаз эколога» органической сущности в настоящее время вызывает много споров. И все же она остается аксиомой для многих современных экологических исследований. Р. Беирс (Beyers, 1963), например, начинает свою статью такой сентенцией: «Флора и фауна Земли сгруппированы в сообщества, которые имеют определенную структуру и организацию». Если бы это было правдой, измерение разнообразия и других свойств таких сообществ можно было бы легко провести и дать соответствующие объяснения. Тем не менее, по-прежнему, остается еще много спорных вопросов о природе, определении и распознавании сообществ организмов. Дефиниция сообщества изменяется в диапазоне от четкого и строгого определения (сообщества и его свойств) до старательного избегания любого определения.

Последние результаты в области количественных методов исследования показывают, что они могут быть весьма полезны при описании объектов или сообществ, а также в обеспечении количественного анализа данных, полученных при изучении индивидуальных объектов. Разработка эффективных и быстрых методов обработки данных в сочетании с ростом доступности компьютерных средств, делает возможным использование достаточно изощренных методов количественного анализа и методик оценки степени неоднородности данных. Сущности, по Жерару, подразделяются и анализируются вме-

сте со своим окружением, и эколог называет их по-разному: стадии, описания, сообщества или ассоциации. Как происходит это деление и то, что подразделяется, крайне важно; все это актуально и необходимо для эффективного использования методов разграничения, описания и сравнения репрезентативных групп организмов. М. Пуэ (Poore, 1964) отмечает необходимость использования адекватных мер [оценки] однородности (гомогенности), разнообразия и размера образцов-описаний, которые являются важными аспектами оценки сообщества. В настоящее время количественные методы в контексте аналитического подхода хорошо разработаны; а вот сущностные (в смысле целеполагания) и количественные синтетические методы развиты слабо. Наблюдается слабая интеграция между работой экологов растений, в течение длительного времени изучавших растительные сообщества и их свойства, и экологов животных, начавших подобные работы лишь в последнее время. Оба подхода, как отмечалось во введении, важные для решения поставленных задач путем использования аналогичных концепций, терминологии и методов. Путаница и ненужное дублирование усилий привели к отказу признать общие позиции в концепции и методике и, как обычно, к дублированию или противоречиям в терминологии. Поэтому некоторые из самых интересных и важных «сущностных» проблем, стоящих перед экологами, не будут адекватно решены. Из этого не следует, что необходимо определить приверженность к определенной системе классификации или даже убеждение в том, что такие классы существуют. Действительно, возможно рассмотрение распределения организмов как континуума, который лучше изучать методами ординации, просто пытаясь достаточно объективно разделить его на сегменты.

Р. Маргалеф (Margaleff, 1958), отмечает, что исследование гомогенности не может быть отделено от определения «биоценологических единиц»; и действительно, это и есть суть проблемы. Если разнообразие – это свойство гомогенного сообщества, это сообщество должно быть идентифицировано и описано, а его однородность – проверена. Если декларировать гомогенность (либо как однородность в конкретном случае – в пространстве, либо как абстрактную сущность), это должно быть подтверждено соответствующими наблюдениями в дополнение к демонстрации того, что разнообразие сообщества соответствует некоторой теоретической модели. Поскольку общепризнано, что строгой гомогенности в статистическом смысле нельзя наблюдать в природных сообществах, разнообразие должно оцениваться в отношении некоторых определенных пределов гетерогенности или непохожести, а не мнимой однородности.

К решению этой проблемы подошел Р. Уиттекер (Whittaker, 1960), вводя в рассмотрение три типа разнообразия. Первый тип, измеряется (Williams, 1964) индексом «альфа-разнообразия», – разнообразие сообщества. Это означает степень гомогенности (однородности) изученных описаний. Второй, «бета-разнообразие» – это степень изменения состава сообщества по градиенту среды (разнообразие между сообществами). Этот тип разнообразия,

обычно, измеряется индексами сходства. Уиттекер предлагает в качестве меры бета-разнообразия отношение индекса альфа-разнообразия Уильямса для объединенной пробы вдоль «ценоклина» [*coenocline*] к индексу альфа-разнообразия отдельного описания. В качестве альтернативы он предлагает использовать индекс полноты насаждения или сходства описаний, отнесенные к расстоянию между описаниями в пространстве [*distance on the ground*]. Бета-разнообразие – это что-то вроде «гетерогенно разнообразных» областей Хатчинсона (Hutchinson, 1958), как это было описано ранее в этой статье. Третий тип «гамма-разнообразия» представляет собой разнообразие всех сообществ, взятых из различных местообитаний [*фактически, разнообразие ландшафтов*]. Гамма-разнообразие измеряется просто флористическим или фаунистическим богатством и, предположительно, является функцией альфа- и бета-разнообразия.

Альфа-, бета-, и гамма-разнообразие, как описано Уиттекером, учитывает разные степени неоднородности. Трудно отделить бета- от гамма-разнообразия, так как обе категории явно зависят от диапазона изменений, который подлежит исследованию. Подходы к оценке бета-разнообразия используют представления о разнообразии применительно к определенной географической территории с широким спектром местообитаний. Понятно, для того что бы указать некоторым способом диапазон дифференциации сообщества, т. е. степень гетерогенности, необходимо максимально использовать в экологических исследованиях понятие «разнообразия». Концепции разнообразия пока имеет ограниченное применение в экологических исследованиях, что связано с отсутствием четких указаний на гомогенность выборок или сообществ, в которых разнообразие измеряется.

Как видно из рис. 5, три рассмотренных здесь индекса разнообразия имеют сходное распределение. Нет никакой видимой причины, почему следует отдать предпочтение одному из них. Индексы разнообразия на основе

значения $\sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$ выводятся из формулы расстояния, которая, по сути, сравнивает разнообразие двух выборок. Эти индексы – особый случай измерения расстояния. Преимущество подхода состоит в представлении данных в виде точек в знакомом метрическом пространстве и в знакомой системе координат, позволяющей легко вычислять расстояние. Расстояние – это мера подобия, которая, по сути, является основой для сущности [*гомогенности сообщества*]. Попытки определить индекс разнообразия представляют собой важный шаг в описании свойств этой сущности сообщества организмов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен докторам Петру Грейг-Смиту [Peter Greig-Smith], Ласло Орлоци [Lazlo Orloci] и г-ну Майклу Остину [Michael Austin] за то, что они привлекли его внимание к проблеме разнообразия, и за многочисленные дискуссии. Признательность выражается также докторам Майклу Левину [Michael Levin], Томасу Гриффингу [Thomas Griffing], Гранту Коттаму [Grant

Cottam], Гленну Гоффу [Glenn Goff], Ричарду Оттеру [Richard Otter] и г-ну Джорджу Хоффману [George Hoffman] за ценные замечания. Большая работа была проведена во время пребывания по гранту Национального научного фонда на естественнонаучном факультете в университетском колледже Северного Уэльса, Бангор [Великобритания].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Abramson N. Information Theory and Coding. New York: McGraw-Hill Book Co., 1963. 201 p. – **Ashby W.R.** An Introduction to Cybernetics. London: Chapman and Hall Ltd., 1956. 295 p. – **Audy J.R.** Some ecological affects of deforestation and settlement // Malay Nat. J. 1948. V. 3. P. 178-189. – **Austin M.P., Orloci L.** An evaluation of some ordination techniques // J. Ecol. 1966. V. 54. P. 217-227.

Becking R.W. The Zurich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. V. 22. P. 441-489. – **Beckner M.** The Biological Way of Thought. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1959. 200 p. – **Beyers R.J.** The metabolism of twelve aquatic laboratory ecosystems // Ecol. Monogr. 1963. V. 33. P. 281-306. – **Black G.A., Dobzhansky Th., Pavan C.** Some attempts to estimate species diversity and population diversity of trees in Amazonian forests // Bot. Gaz. 1950. V. 111. P. 413-425. – **Bray J.R., Curtis J.T.** An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. V. 27. P. 325-349.

Catana A., Jr. A distribution free method for the determination of homogeneity in distance data // Ecology. 1964. V. 45. P. 640-641. – **Connell J.H., Orias E.** The ecological regulation of species diversity // Amer. Natur. 1964. V. 48. P. 399-414. – **Cottam G., Curtis J.T.** The use of distance measures in phytosociological sampling // Ecology. 1956. V. 37. P. 451-460. – **Curtis J.T.** The Vegetation of Wisconsin. Madison (Wisc.): Univ. of Wisconsin Press, 1959. 657 p. – **Curtis J.T., McIntosh R.P.** The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters // Ecology. 1950. V. 31. P. 434-455. – **Curtis J.T., McIntosh R.P.** An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin // Ecology. 1951. V. 32. P. 479-496.

Dahl E. Rondane mountain vegetation in South Norway. Oslo: W. Nygaard, 1956. 374 p. – **Dahl E.** Some measures of uniformity in vegetation analysis // Ecology. 1960. V. 41. P. 805-808. – **Dice L.R.** Natural Communities. Ann Arbor (Mich.): Univ. of Michigan Press, 1952. 547 p.

Elton Ch. Population interspersions: an essay on animal community studies // J. Ecol. 1949. V. 37. P. 1-23.

Fisher R.A., Corbett A.S., Williams C.B. The relation between number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population // J. Anim. Ecol. 1943. V. 12. P. 42-58. – **Frolik A.L.** Vegetation on the peat lands of Dane County Wisconsin // Ecol. Monogr. 1941. V. 11. P. 118-140.

Gause G.F. Principles of biocoenology // Quart. Rev. Biol. 1936. V. 11. P. 320-336. – **Gerard R.W.** Intelligence, information and education // Science. 1965. V. 148. P. 762-765. – **Goodall D.W.** Quantitative aspects of plant distribution // Biol. Rev. 1952. V. 27. P. 194-245. – **Goodall D.W.** Vegetational classification and vegetational continua // Angew. Pflanzsoz. 1954. V. 1. P. 168-182. – **Goodall D.W.** The continuum and the individualistic association // Vegetatio. 1963. V. 11. P. 297-316. – **Greig-Smith P.** Quantitative Plant Ecology / 2nd Ed. London: Butterworths & Co., Ltd., 1964. 256 p.

Hairston N.G. Species abundance and community organization // Ecology. 1959. V. 40. P. 404-416. – **Hairston N.G.** Studies on the organization of animal communities. // J. Ecol. (Jubilee Symposium Supplement). 1964. V. 52. P. 227-239. – **Hanson H.C.** Characteristics of some grassland, marsh and other plant communities in Western Alaska // J. Ecol. 1951. V. 21. P. 317-375. – **Hutchinson G.E.** The concept of pattern in ecology // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.

1953. V. 105. P. 1-12. – **Hutchinson G.E.** Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 1958. V. 22. No. 2. P. 415-427.

Kershaw K.A. Association and covariance analysis of plant communities // J. Ecol. 1961. V. 49. P. 643-654. – **King C.E.** Some aspects of the ecology of psammolittoral nematodes in the northeastern Gulf of Mexico // Ecology. 1962. V. 43. P. 515-523. – **King C.E.** Relative abundance of species and MacArthur's model // Ecology. 1964. V. 45. P. 716-727. – **Klopfer P.H.** Behavioral Aspects of Ecology. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall, 1962. 166 p. – **Koch L.F.** Index of biotal dispersity // Ecology. 1957. V. 38. P. 145-148. – **Kohn A.J.** The ecology of Comis in Hawaii // Ecol. Monogr. 1959. V. 29. P. 47-90.

Lambert J.M., Dale M. The use of statistics in ecology // Advances in Ecology. 1965. V. 2. P. 59-99. – **Lloyd M., Ghelardi R.J.** A table for calculating the equitability component of species diversity // J. Anim. Ecol. 1964. V. 33. P. 217-225.

MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 1957. V. 43. P. 293-295. – **MacArthur R.H.** On the relative abundance of species // Amer. Natur. 1960. V. 94. P. 25-36. – **MacArthur R.H.** Environmental factors affecting bird species diversity // Amer. Natur. 1964. V. 48. P. 387-397. – **MacArthur R.H., MacArthur J.W.** On bird species diversity // Ecology. 1961. V. 42. P. 594-598. – **MacFayden A.** The invertebrate fauna of Jan Mayen Island E. Greenland. J. Anim. Ecol. 1954. V. 23. P. 261-297. – **MacFayden A.** Animal Ecology. London: Pitman and Sons, 1957. 264 p. – **Margaleff D.R.** Information theory in ecology // Yearbook of the Society for General Systems Research. 1958. V. 3. P. 36-71. – **Martin A.R.H.** The ecology of Groenvlei, a south African fen // J. Ecol. 1960. V. 48. P. 307-329. – **McIntosh R.P.** Raunkiaer's law of frequency // Ecology. 1962. V. 43. P. 533-535. – **McVean D.N., Ratcliffe D.A.** Plant Communities of the Scottish Highlands. London: H.M. Stationery Office, 1962. 445 p. – **Menhinick E.F.** A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects // Ecology. 1964. V. 45. P. 859-861. – **Meyers E., Chapman V.J.** Statistical analysis applied to a vegetation type in New Zealand // Ecology. 1953. V. 34. P. 175-185.

Newbould P.J. The ecology of Cranesmoor, a New Forest valley bog // J. Ecol. 1960. V. 48. P. 361-383.

Odum E.P. Bird populations of the Highlands (N. Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion // Ecology. 1950. V. 31. P. 587-605. – **Odum H.T., Cantlon J.E., Kornicker J.S.** An organizational hierarchy for the interpretation of species-individual distribution, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species variety index // Ecology. 1960. V. 41. P. 395-399. – **Orloci L.** Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods // J. Ecol. 1965. V. 54. P. 193-215.

Park O. Concerning community symmetry // Ecology. 1941. V. 22. P. 164-167. – **Patten B.C.** Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay // J. Mar. Res. 1962. V. 20. P. 57-75. – **Poore M.E.D.** Integration in the plant community // J. Ecol. 1964. V. 52 (Supplement). P. 213-225. – **Preston F.** The commonness, and rarity, of species // Ecology. 1948. V. 29. P. 254-283. – **Preston F.** The canonical distribution of commonness and rarity. I, II // Ecology. 1962. V. 43. P. 185-216, P. 410-432.

Raisbeck G. Information Theory. An Introduction for Scientists and Engineers. Cambridge (Mass): M.I.T. Press, 1964. 105 p. – **Richards P.W.** The Tropical Rain Forest. Cambridge (Mass): Cambridge Univ. Press, 1952. 450 p.

Simpson E.H. Measurement of diversity // Nature. 1949. V. 163. P. 688. – **Sokal R.R.** Distance as a measure of taxonomic similarity // Syst. Zool. 1961. V. 10. P. 71-79. – **Sokal R.R., Sneath P.H.A.** Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco (Calif.): W.H. Freeman Co., 1963. 359 p.

Tagawa H. A study of the volcanic vegetation in Sukurajima, Southwest Japan // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. 1964. V. 3. P. 165-228. – **Turner F.B.** The relative abundance of snake species. // Ecology. 1961. V. 42. P. 600-603.

Watt A.S. The community and the individual // *J. Ecol.* 1964. V. 52 (Supplement). P. 203-211. – **Whittaker R.H.** 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains // *Ecol. Monogr.* 1952. V. 22. P. 1-44. – **Whittaker R.H.** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecol. Monogr.* 1960. V. 30. P. 279-338. – **Whittaker R.H.** Dominance and diversity in land plant communities // *Science.* 1964. V. 147. P. 250-260. – **Williams C.B.** Patterns in the Balance of Nature. London: Academic Press, 1964. 324 p. – **Williams W.T., Lambert J.** Multivariate methods in plant ecology. I. Association analysis in plant communities // *J. Ecol.* 1959. V. 47. P. 83-101. – **Williams W.T., Lambert J.** Multivariate methods in plant ecology. III. Inverse association-analysis // *J. Ecol.* 1961. V. 49. P. 717-729.