УДК 573.22 + 574 + 578.087.1

O РОБЕРТЕ МАКИНТОШЕ, ИНДЕКСЕ РАЗНООБРАЗИЯ И «AMERICAN MIDLAND NATURALIST» (ЗАМЕТКИ ПЕРЕВОДЧИКА)

© 2013 Г.С. Розенберг*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 31.10.2012 г.

В статье даны некоторые комментарии к переводу статьи Р. Макинтоша «Индекс разнообразия и соотношение некоторых концепций разнообразия» (1967 г.). Приводится краткая биография и обсуждается вклад Р. Макинтоша в экологию растений, его деятельность на посту главного редактора журнала «American Midland Naturalist».

Ключевые слова: Роберт Макинтош, биоразнообразие, индексы биоразнообразия, экология растений, American Midland Naturalist.

Rozenberg G.S. ABOUT ROBERT MCINTOSH, AND THE DIVERSITY INDEX «AMERICAN MIDLAND NATURALIST» (TRANSLATION NOTES)

– The article provides some comments on translation of Article R. Mackintosh «diversity index and the ratio of some of the concepts of diversity» (1967). A brief biography and discusses the contribution of R. Mackintosh in plant ecology, his work as editor of the magazine «American Midland Naturalist».

Key words: Robert McIntosh, biodiversity, biodiversity index, plant ecology, American Midland Naturalist.

Понятие «биологическое разнообразие» за сравнительно короткий отрезок времени получило расширенное многоуровневое толкование. Собственно его биологический смысл раскрывается через представления о внутривидовом, видовом и надвидовом (ценотическом) разнообразии жизни. Однако, в добавление к этому, сначала деятели охраны природы, а затем и ученые стали говорить об экосистемном и ландшафтном разнообразии как объектах сохранения, а, соответственно, изучения и выделения в природе. Традиционные положения биогеографической науки также позволяют трактовать её как науку о географических закономерностях формирования биоразнообразия. Когда на Конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята «Конвенция о биологическом разнообразии» (Convention of Biological...,

_

^{*} Розенберг Геннадий Самуилович, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН, директор, genarozenberg@yandex.ru

¹ Конвенция о биологическом разнообразии — международное соглашение, принятое в Рио-де-Жанейро 5 июня 1992 г. Целями Конвенции являются сохранение биологического разнообразия, устойчивое использование его компонентов и совместное получение на справедливой и равной основе выгод, связанных с использованием генетических ресурсов, в том числе путём предоставления необходимого доступа к генетическим ресурсам и пу-

1992), к которой присоединилось большинство стран на планете, сложнейшая и многообразнейшая проблеме биоразнообразия приобрела еще и *политическое* звучание.

Хотя «разнообразие» рассматривается как основной параметр, характеризующий состояние биосферных систем, терминологические определения, представленные в литературе, имеют размытый, полуинтуитивный характер. Например (Шитиков, Розенберг, 2005, с. 91-92):

- •разнообразие это понятие, которое имеет отношение к размаху изменчивости или различий между некоторыми множествами или группами объектов (Лебедева и др., 1999);
- •разнообразие представляет собой совокупности типов различий объектов мира (универсума) любого пространства (территории, акватории, планеты), которое выделяется на основе выбранной меры... Эта мера ... в общих чертах векторизирует в бесконечность (Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997).

«Биологическое разнообразие» (biological diversity) – один из немногих общебиологических терминов, формулировка которого закреплена на уровне международных соглашений:

«Биологическое разнообразие» означает вариабельность живых организмов из всех источников, включая наземные, морские и другие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и экосистемами (Convention of Biological.., 1992; Global Biodiversity.., 1995).

И.Г. Емельянов (1999, с. 11-12) приводит более полутора десятков определений типа «разнообразие – это...», которые, в целом, мало отличаются от приведенных выше и основываются на следующих ключевых словах: «число биологических объектов каждого типа», «число типов объектов», «уровень отличий между объектами разного типа». Отмечу, что ни в одном из определений не постулируется требование «выравненности» числа объектов, т.е. статистической «гомогенности», оцениваемой, чаще всего, информационным индексом разнообразия Шеннона.

Дать более точное определение разнообразия вряд ли возможно, поскольку попытка дальнейшей конкретизации не будет учитывать многоуровневый и целостный характер биологических явлений. По современным представлениям, можно различать (см., например, [Одум, 1975; Global Biodiversity.., 1995; Розенберг и др., 1999; Протасов, 2002]) несколько уровней организации жизни (молекулярный, генетический, клеточный, организменный, популяционный, экосистемный, биосферный), каждый из которых

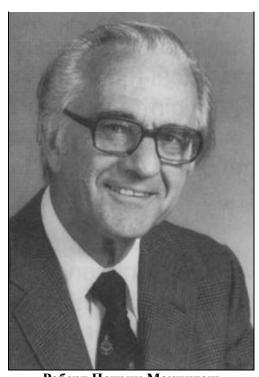
тём надлежащей передачи соответствующих технологий с учётом всех прав на такие ресурсы и технологии, а также путём должного финансирования. В этот же день Конвенция была открыта для подписания Сторонами и вступила в силу 29 декабря 1993 г. В 1995 г. Российская Федерация ратифицировала конвенцию по биологическому разнообразию, взяв при этом на себя ряд обязательств, в том числе обязательство по разработке национальной стратегии по сохранению биоразнообразия.

обладает свойственным ему специфическим биоразнообразием. Действительно, в реальной природе существует системно обусловленная иерархическая организация: в частности, геном не существует вне организма, организм – вне вида, вид – вне экосистемы, а экосистема – вне географической среды. И при этом возникает вопрос: а какие конкретно компоненты биоты следует подсчитывать, чтобы оценить ту или иную форму разнообразия? Поэтому в научном плане термин «биоразнообразие» достаточно локально относят к таким фундаментальным понятиям, как гены, особи и экосистемы, которые соответствуют трем фундаментальным, иерархически зависимым уровням организации биосферы нашей планеты.

Однако все эти рассуждения не снимают с повестки дня вопрос об адекватных методах оценки биоразнообразия. Я и мои коллеги неоднократно обращались к этой проблеме (Розенберг и др., 1999; Шитиков, Розенберг, 2005; Розенберг, 2010а) и даже осуществили перевод некоторых, ставших классическими, работ с английского на русский язык (Уиттекер, 1980; Мак-Артур, 2004; Хатчинсон, 2004; Симпсон, 2007; Маргалеф, 2012). Представленный выше перевод статьи Р. Макинтоша (McIntosh, 1967а) стоит в том же ряду. Но прежде, несколько слов о самом Макинтоше.

Роберт Патрик Макинтош (Robert Patrick McIntosh) родился 24 сентября 1920 г. Как отмечает его внучка (Johnson-McIntosh, 2009), его приход в ботанику и экологию был, во многом, случаен. Все началось, когда он только поступил в Lawrence College (ныне университет) в Эпплтон, штат Висконсин (Appleton, Wisconsin). С «подачи» своего друга, который работал у куратора ботаники Национального музея Милуоки (Milwaukee Public Museum) Альберта Фуллера (Albert M. Fuller; 1900-1981), он начинает помогать в сборе гербария, учится определять растения. Это и предопределило его интерес к ботанике. После окончания колледжа, Макинтош в 1942 г. идет в армию, из которой демобилизуется в 1946 г. И уже по совету Фуллера начинает преподавать биологию; через год он отправляется в Мэдисон (Madison, Wisconsin), где знакомится с Дж. Кёртисом (John T. Curtis; 1913-1961) и попадает в первую пятёрку его учеников. В 1948 г. Макинтош защищает диссертацию на магистерскую степень (McIntosh, 1948), изучив сосняки юго-западной части штата Висконсин, а через два года – диссертацию на степень PhD (McIntosh, 1950), расширив территорию исследования на широколиственные горные леса юга этого штата.

В 1951 г. совместно с Дж. Кёртисом он публикует в журнале «Ecology» статью (Curtis, McIntosh, 1951), ставшую одной из основополагающих работ, в которых развивались представления Л.Г. Раменского и Г. Глизона [Henry Gleason] о непрерывности растительного покрова. Именно эта работа вместе с оригинальным исследованием Р. Уиттекера (Whit-taker, 1956) «пробила дорогу» идеям континуума.



Роберт Патрик Макинтош Robert Patrick McIntosh

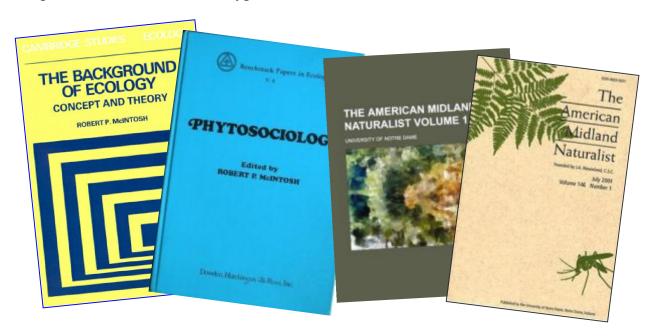
Очередной этап «внедрения континуальных представлений» связан с бурным развитием количественных методов в 60-70х годах прошлого столетия и дискуссией, проведенной журналом «The Botanical Review» в 1967-1968 гг. Инициатором этой дискуссии стал Р. Макинтош, который опубликовал «затравочную» («провокационную») статью (McIntosh, 1967). Из девяти участников дискуссии шесть высказались в концепции пользу континуума В.И. Василевич (CCCP), К. Гаймингем Великобритания), (C. Gimingham, американцы Дж. Кэнтлон (J. Cantlon), Х. Лит (H. Lieth). К. Монк (C. Monk) P. Томазелли (R.T omaselli, Италия); против выступили М. Гуно (M. Guinochet, Фран-(F. Egler, Ф. Иглер США) Р. Робине (R. Robbins, Новая Гвинея). Прав-

да, противники представлений о непрерывности растительного покрова признавали сам факт наличия переходов, но считали возможным выбраковывать такие переходные сообщества в ходе их описания в поле (Миркин, Попова, 1970; Миркин, 1986). После ожесточенной полемики в серии статей, опубликованных журналом, Макинтош подвел итоги дискуссии и назвал противоборствующие стороны «геоботаническими Монтекки и Капулетти» (см.: [Миркин, Попова, 1970, с. 135]), примирение которых всего лишь «бумажные мечты». Однако вскоре примирение шло полным ходом (и здесь неоценимую роль сыграл Р. Уиттекер; см.: [Розенберг, 2010б]). Можно констатировать, что после этого этапа концепция континуума окончательно утвердилась и к концу 70-х годов стала основополагающей в фитоценологии. Однако, её «внедрение» в экологию продолжается.

Следующие 8 лет Р. Макинтош отдал преподаванию экологии и ботаники в колледжах – Middlebury College в штате Вермонт (Vermont) и Vassar College в штате Нью-Йорк. В это же время он изучает растительность лесов Катскилльских гор (Catskill Mountains; отроги Аппалачей [McIntosh, 1972]). В 1958 г. он переходит на работу в Университет Нотр-Дам (University of Notre Dame du Lac) – католический частный элитный университет, основанный в еще 1842 г. в городе Саут-Бенд (South Bend; штат Индиана [Indiana]), в двух часах езды от Чикаго. Здесь он продолжает свои исследования по экологии лесных сообществ и по теоретической экологии и фитоценологии (McIntosh, 1967a,b, 1973, 1975, 1978, 1980, 1981, 1985, 1987, 1989, 1999; Cottam, McIntosh, 1966 и др.). В это же время он становится членом редакции журнала «Есоlоду» и ассоциированным редактором серии «Ecological Monographs», избирается членом американской ассоциации содействия науке (American

Association for the Advancement of Science). С 1977 по 1978 г. Макинтош был директором Экологической программы Национального научного фонда (National Science Foundation), а с 1982 по 1985 г. работал в качестве секретаря Экологического общества Америки. В 1987 г. он отказывается от преподавания и активных научных исследований в Университете Нотр-Дам, выходит в отставку и становится почетным профессором (Professor Emeritus at the University of Notre Dame). Но его научно-образовательная деятельность не прекращается.

С 1970 г. Р. Макинтош возглавил редакцию журнала "American Midland Naturalist" и оставался на этом посту 32 года, до выхода на пенсию в 2002 г. Поэтому следует сказать несколько слов о самом журнале, которому были посвящены эти годы; тем более что это можно сделать еще и потому, что задача облегчена самим Макинтошем, который написал два очень подробных исторических эссе об этом журнале (McIntosh, 1990, 2009).



Журнал «American Midland Naturalist» (AMN) был основан в 1909 г. при Университете Нотр-Дам ботаником и химиком-органиком, преподобным Юлиусом Ньюлэндом (Julius Nieuwland)². Он создавался Ньюлэндом, тогда еще 30-летним ботаником, как надежный источник информации для студентов-экологов. Первоначально, статьи этого журнала были посвящены описанию полевых исследований по экологии растений и животных,

-

² Юлиус Ньюлэнд – американский химик-органик. Основное направление научных исследований – химия ацетиленовых углеводородов. Открыл (1908) реакцию полимеризации ацетилена, в сотрудничестве с У. Карозерсом (Wallace Hume Carothers) разработал способ получения винилацетилена (1931), а на его основе – хлоропрена (1932) и полимера хлоропрена (1934) – первого американского синтетического каучука неопрена (производство от гидрокостюмов до масок Хэллоуина). Открыл (1933) реакцию синтеза ацетоксикетонов ацитилированием ацетиленовых спиртов (реакция Ньюлэнда).



Юлиус Ньюлэнд Julius Aloysius (Arthur) Nieuwland 1878-1936

Ecology, Evolution and Environment».

выполненных в прериях среднего Запада. В последствии, журнал стал печатать работы по экологии всей Северной Америки. Сегодня – это не «домашний» журнал Университета Нотр-Дам или какого-то экологического общества; усилиями Макинтоша журнал de facto стал международным, а усилиями его приемника на посту главного редактора профессора У. Эванса (William Evans) он стал международным de iure и получил подзаголовок: «An International Journal of

JSTOR, ведущей некоммерческой он-лайн архив научных публикаций, причисляет AMN «к числу наиболее часто цитируемых журналов по экологии, маммологии, герпетологии, орнитологии, ихтиологии, паразитологии рыб и беспозвоночных и других биологических дисциплин» (http://magazine. nd.edu/news/12231/). Следует добавить – и по фитоценологии (в частности, на его страницах была опубликована широко цитируемая статья Г. Глизона о концепции континуума [Gleason, 1939], серия статей американского ботаника С. Кейна [Саіп, 1936, 1938, 1939, 1944] по соотношению климаксовых единиц растительности, выделенных в Америке, с ассоциациями, классифицированными по характерным видам в Европе), и по трофико-динамическим аспектам экологии (Lindeman, 1941a,b), и по флористике – назову лишь статью Л. Браун (Braun Emma Lucy; 1889-1971)³, в которой описана флора (1302 вида высших растений) окрестностей Цинциннати в штате Огайо (Braun, 1934), и по природопользованию – автором журнала был А. Леопольд (Aldo Leopold), один из признанных лидеров природоохранного дела. Свидетельством популярности и доступности журнала служат и такие высказывания специалистов (http://magazine. nd.edu/news/12231/): например, палеоботаник, профессор Т. Джаст (Theodor Karl Just; 1904-1960), который стал редактором журнала сразу после Ньюлэнда в 1935 г., подчеркивал, что был знаком с журналом еще будучи аспирантом в венском университете; десятилетия спустя, став студентом университета в Теннеси (Tennessee), Р. Дженсен (Richard Jorg Jensen) также знакомился с этим журналом, а сегодня, профессор ботаники колледжа в Нотр-Даме (Saint Mary's College) рекомендует этот журнал в качестве обязательного для чтения специалистам в любых областях биологии: «Статья по водной экологии конкретного водотока, так или иначе, будет касаться вопросов экологии насекомых, рыб, связана с проблемами за-

_

 $^{^3}$ Первая женщина, ставшая президентом Экологического общества Америки (1950-1951 гг.).

грязнения и другими антропогенными влияниями, физико-географических и геологических последствий изменения русла водотока. Статьи этого журнала являются междисциплинарными и дают довольно широкий взгляд на биологию».

Сегодня АМN — журнал, освещающий широкий спектр фундаментальных проблем по общей и экспериментальной биологии. В условиях активного становления все более специализированных и дорогих журналов, АМN (тираж — около 1000 экз. с очень демократической стоимостью — \$35 для студентов) остается, по меткому выражению Ч. Элтона (Elton, 1927; http://www.nd.edu/~ammidnat/journal.html), одним из самых доступных журналов по «естественнонаучной истории». И в этом — большая заслуга Роберта Макинтоша.



http://www.aibs.org/about-aibs/awards.html

В августе 1998 г., на 49-ой ежегодной сессии Американского института биологических наук4 (Балтимор, США) Макинтош был отмечен престижной премией этого Института - AIBS President's Citation Award – за значительный вклад в развитие биологической науки и образования. Премия присуждается с 1972 г. в трех номинациях (наука, образование и инновационная деятельность); в числе её обладателей – экологи Юджин и Говард Одумы (Eugene P. Odum, Howard T. Odum; 1978), энвайронменталист Г. Хардин (Garrett Hardin; 1986), ЭНТОМОЛОГ П. Адкиссон Adkisson; 1987), микробиолог Л. Маргулис (Lynn Margulis; 1998), энтомолог П. Эрлих (Paul R. Ehr-

lich; 2001), палеонтолог С. Гоулд (Stephen J. Gould; 2002), эволюционист-дарвинист (Kenneth R. Miller; 2005), эколог С. Левин (Simon A. Levin; 2007) и др.

Наконец, несколько слов о еще двух очень интересных книгах Р. Макинтоша «Предпосылки экологии: концепция и теория" (McIntosh, 1985; Миркин, 1988), в которой представлено возникновение этой науки в контексте естественной истории XIX века, и участие в издании книги американского ботаника Э. Грина "Вехи ботанической истории» (Greene, 1983).

Цель первой книги, ориентированной, в основном, на молодых экологов (которым полезно знать, «что происходило в науке до них, до их учителей и в стороне от их прямых исследовательских интересов» [McIntosh, 1985, р. IX]), – дать общий очерк происхождения, становления, развития и современных концепций экологии. Книга написана экологом, который любит (и знает) историю науки. С поставленной целью автор справился в полной мере.

экологического моделирования (ISEM) и ряд других (Розенберг, 1999).

_

⁴ Американский институт биологических наук (AIBS) объединяет 9 обществ биологического профиля, среди которых Экологическое общество Америки, Американская ассоциация ботанических садов, Ботаническое общество Америки, Международное общество

В книге 8 глав и одно их перечисление дает представление о круге затронутых вопросов: «Прародители (antecedent) экологии», «Выкристаллизовывание (precipitation) экологии», «Динамическая экология», «Количественная экология сообществ», «Популяционная экология», «Экология систем, системная экология и большая экология», «Теоретические подходы к экологии» и «Экология и окружающая среда».

Я не ставлю своей задачей дать подробный обзор (рецензию) на эту книгу Р. Макинтоша, тем более, что одна из рецензий на нее опубликована на русском языке (Миркин, 1988). Позволю себе только некоторые общие размышления по поводу этой работы Макинтоша. Прежде всего, отмечу «многомерность» представления экологии: это и разделение по биологической иерархии (популяции, сообщества, экосистемы), и по методам исследования (системная экология, количественные методы, теоретическая экология), и по объектам (экология наземных растений и животных, лимнология, океанография), и различение структурных и динамических аспектов экологии. Все это можно интерпретировать и как «плюс» данной работы (широта охвата, освещение общих принципов), и как «минус» (автор не задает «стрелу времени», что было бы оправдано именно для работы исторического характера, а «скачет» по ней, ставя во главу угла разные методы). Мне представляется, именно это и позволило Б.М. Миркину (1988, с. 426) именно так завершить свою рецензию: «Книга Р. Макинтоша в целом сложна для восприятия и необычна по содержанию. Она не конструктивна и не дает готовых рекомендаций использования того или иного подхода, но приглашает читателя поразмышлять вместе с автором над сложностями развития современной экологии и предостерегает от скороспелых выводов».



Эдвард Ли Грин Edward Lee Greene; 1843-1915

В это же время (чуть ранее) Р. Макинтош принимает участие в издании двухтомника Э. Грина (Greene, 1983) и пишет большую вступительную статью к этому изданию (McIntosh, 1983); эта работа, в основу которой положен анализ обширной переписки Грина с коллегами, пожалуй, может считаться лучшей биографией одного из крупнейших ботаников США (трехстраничная заметка, написанная к столетию со дня его рождения одной из лучших его учениц [Jepson, 1943], конечно, уступает работе Макинтоша по глубине рассмотрения этой личности).

Эдвард Грин (Edward Lee Greene) получил образование (с религиозным [протестантским] уклоном) в Albion Academy (штат Висконсин), служил в армии (1862-1865 гг.). С

1871 г. был священником и читал лекции по ботанике в Jarvis Hall и в Калифорнийском университете в Беркли (становится доктором философии); в

1885 г. он отказывается от сана священника и посвящает себя преподавательской деятельности – с 1890 г. профессор Калифорнийского университета, куратор гербария этого университета, один из трех американских представителей в Международном комитете по ботанической номенклатуре и президент Ботанического конгресса (Madison Botanical Congress; август 1893 г.). Потом работал в университете Нотр-Дам (с 1895 г.), Американском католическом университете (Вашингтон; основал ботанический сад), Смитсоновском институте (Smithsonian Institution). Известен многочисленными публикациями (определил или переопределил более 4400 видов растений американского Запада — в ботанической [бинарной] номенклатуре эти названия дополняются сокращениием «Greene»), в том числе и книгой "Вехи ботанической истории", первый том которой был опубликован в 1909 г. (в издательстве Смитсоновского института), а второй – так и не вышел в свет.

Как ботаник Грин характеризуется как «человек одной идеи» (a one-idea man [Browne, 1984, p. 207]): основной своей задачей он видел реформу ботанической номенклатуры, которую понимал весьма своеобразно, - ему не нравилась «Latin mumbo-jumbo Linnaeus» и он предлагал «перевести» номенклатуру на английский язык. Например, «"Clover" was a perfectly good name for clover, he argued, so why call it "Trifolium"? – "Клевер" – абсолютно доброе имя для клевера, так зачем же называть его "Trifolium"?» (см.: [Browne, 1984, p. 207]). Да и как человек, он был далеко не прост. По мнению его современников, он был «ботаником средних веков», выступал с критикой дарвинизма, был честолюбив, эгоистичен (McIntosh, 1983, p. 38; Carter, 2011); сегодня сказали бы «зазвездился». Его работы подвергались резкой критике (см., например, [Brandegee, 1893, р. 65; McIntosh, 1983, р. 38]): «кажется, его вполне устраивает возможность найти хоть малейшую разницу, чтобы сразу описать новый вид, к тому же не точно и приблизительно.., предоставив другим несчастным выяснять, является ли это приемлемым или нет; it seems to suit his convenience, where ever there is the slightest for difference, to at once describe a new species as vaguely as possible.., and leave to other the unhappy task of finding out whether it is admissible or not».

К «ботаническому образу» Э. Грина добавлю и такой факт (из Википедии). Грин нашёл и зарегистрировал первый экземпляр клевера индийского в 1890 г. в округе Солано (штат Калифорния). Историческая область распространения *Trifolium amoenum* Greene – крайний запад Сакраменто Валей (Sacramento Valley) в округе Солано, запад и север округов Марин и Сонома, где большая часть его была уничтожена городской и сельскохозяйственной деятельностью. При дальнейшем развитии человеческой деятельности, к середине XX-ого века, *Trifolium amoenum* был полностью уничтожен. В течение последних лет XX-ого века численность его популяции сильно истощилась, приблизительно до 20-ти экземпляров, в результате перенаселения и урбанизации. К 1993 г. вид считался совсем вымершим, но был открыт вновь Петером Коннорсом (Connors, 1994) в виде единственного (!) растения на участке округа Сонома. Впоследствии семена этого единственного экземпляра были

использованы для получения большего количества растений. Сейчас существует только одна единственная популяция, впоследствии обнаруженная в 1996 г. на севере округа Марин, численность которой приблизительно 200 растений. *Trifolium amoenum* в 1997 г. занесен в Список исчезающих видов Калифорнии.

Сегодня, интерес к Грину-ботанику сравнительно невысок; а вот его работа по истории ботаники остается одним из лучших источников информации о ботанике древней Греции (Теофраст), Рима (Плиний Старший) и Германии (Отто Брунфельс, Леонхарт Фукс, Иеронимус Трагус [Бок] и др.), Италии XV-XVI веков (Феодор Газаис, Николо Леоничено, Лука Гини и мн. др.), Франции (Жан Рюэль, Жозеф Питтон де Турнефор), Швейцарии (Конрад Геснер). Переизданный первый том и изданный вновь второй том "Вехи ботанической истории" дают прекрасное представление о развитии ботанической науки с древнейших времен до Карла Линнея. Работа редакторов этого издания (Frank N. Egerton, Robert P. McIntosh и Rogers McVaugh) свелась, прежде всего, к дополнению списка источников для усиления авторских ссылок. Можно порадоваться за них – им удалось раньше других прикоснуться к оригинальному взгляду на историю ботаники, который позволил не только «осветить некоторые темные углы, но, что кажется, гораздо более ценно, дать еще один способ увидеть часть прошлой жизни самой истории – illuminate some dark corners but how much more valuable it seems when taken another way, as part of the past life of history itself» (Browne, 1984, p. 208).

О работоспособности (внимательно просматривает научные журналы) и ясности мысли Р. Макинтоша свидетельствует и такой факт: в 80-летнем возрасте он отправляет редактору журнала «The New York Review of Books» письмо, которое публикуется 29 июня 2000 г. под названием «Where the Bison Were»:

To the Editors:

William H. McNeill, in his excellent review essay "Goodbye to the Bison" [NYR, April 27], errs in placing the simulated prairie and decorative bison at Argonne National Laboratory. The prairie, and bison, were located within the circular accelerator path at the Fermi Laboratory, also near Chicago. Argonne National Laboratory, in the 1970s, began to construct a prairie, but it was not pursued; although an Environmental Research Division was established. Argonne had a herd of fallow deer, but no bison.

William H. McNeill, в своем отличном обзоре-эссе "До свидания, бизон" ["The New York Review of Books", 27 апреля], ошибается, «помещая» искусственную прерию и декоративных бизонов в Аргоннской Национальной Лаборатории. И прерия, и бизоны, были расположены в пределах кольцевого ускорителя в Лаборатории Ферми, также близ Чикаго. В Аргоннской Национальной Лаборатории, в 1970-х годах, началось «строительство» прерии, но работа не была завершена, хотя и был создан Отдел экологических исследований. В Аргоннской лаборатории было стадо ланей, а не бизонов.

Robert P. McIntosh Department of Biological Sciences University of Notre Dame Notre Dame, Indiana Однако, «вернемся к нашим баранам (франц. revenons a nos moutons)», как призывал судья в одном из самых знаменитых анонимных фарсов XV в. (ок. 1470 г.) об адвокате Пьере Патлене (Pierre Pathelin). Итак, в 1967 г. Р. Макинтош предложил рассматривать сообщество как точку в S-мерном гиперпространстве с координатами ($n_1, n_2 ..., n_S$). Тогда евклидово расстояние такого сообщества от начала координат можно использовать как меру его разнообразия:

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

В данном виде индекс изменяется от 1 до ∞ (причем, чем «разнообразнее» сообщество, тем индекс ниже, т. е данный индекс является индексом «однообразия»). «Индекс Макинтоша U сам по себе не является индексом доминирования, однако, используя его, можно рассчитать меру разнообразия D, или доминирования, которая независима от объема выборки» (География и мониторинг.., 2002, с. 60), и похожую на нее меру выравненности E:

$$D_{M} = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}} \; ; \qquad E_{M} = \frac{N - U}{N - \sqrt{S}} = \frac{1 - \sqrt{\sum_{i=1}^{S} p_{i}^{2}}}{1 - \sqrt{\frac{1}{\sqrt{S}}}} = \frac{1 - \sqrt{D}}{1 - \sqrt{\frac{1}{\sqrt{S}}}} \; ,$$

где D — индекс Симпсона. В этом виде индекс Макинтоша D_M изменяется в пределах от 0 (при наличии только одного вида в сообществе) до 1 (равномерное распределение численности по видам, т.е. максимальное разнообразие).

Процедуру расчетов поясним на примере (Боголюбов, 1998). Пусть выборка общим объемом N=50 (особей) содержит 5 видов со следующим числом принадлежащих им особей: $n_1=30,\ n_2=10,\ n_3=5,\ n_4=3$ и $n_5=2$. В данном примере

$$U = \sqrt{30^2 + 10^2 + 5^2 + 3^2 + 2^2} = \sqrt{1038} = 32,2;$$
 $D_M = (50 - 32,2) / (50 - \sqrt{50}) = 0,414.$

Какой индекс «лучше»? В чем-то, риторический вопрос. Каждый из индексов биоразнообразия имеет свою область приложения, в которой он наиболее эффективен. При этом принцип «критерий истины – в практике» не всегда работает. Например, в методическом исследовании (Beisel et al., 1996) изучали чувствительность 4 индексов доминирования к изменению структуры сообщества пресноводных макробеспозвоночных. И было показано, что индексы Макинтоша и Симпсона сильно коррелировали друг с другом (что, в общем то, очевидно из приведенных выше формул), но имели разную чувствительность. Был сделан вывод, что наилучшим является индекс Макинтоша, в котором реализуется компромисс между сильной чувствительностью к доле доминирующих и малой – к доле других таксонов.

Как мне представляется, «лучшим» вариантом оценки биоразнообразия будет вычисление и обсуждение мультифрактальных спектров видовой структуры сообществ. Мультифрактальный спектр видовой структуры сооб-

щества позволяет по-новому взглянуть на проблемы «индексологии». Действительно, используя для характеристики видовой структуры сообщества какой-либо индекс (пусть даже *очень корректный*), исследователь, фактически, описывает это сообщество одной точкой; фрактальный подход позволяет увидеть «портрет» сообщества в двухмерном пространстве «фрактальная размерность — спектр сингулярностей» (Гелашвили и др., 2008). Естественно, что это открывает новые перспективы интерпретации экологической информации.

И еще, в заключении, о биологическом разнообразии «в целом». «Биологическое разнообразие – главный природный и генетический ресурс России и всей планеты, обеспечивающий возможность устойчивого развития. Это – непреходящая ценность, имеющая ключевое экологическое, социальное, экономическое и эстетическое значение. Не вызывает сомнений и тот факт, что оно является своего рода потенциалом самоорганизации биосферы, обеспечивающим ее регенерацию, устойчивость к негативным природным и антропогенным воздействиям, ресурсом для компенсации потерь отдельных биотических элементов... Фундаментальные законы, действующие в отношении связи разнообразия и устойчивости, одинаково значимы и для элементарного сообщества озера, и для Мирового океана, и для планеты в целом. Снижение многообразия жизни приводит к снижению эффективности действия механизмов поддержания биосферы и её функций в естественном флуктуирующем состоянии. Каждый вид, популяция имеют не только индивидуальную "норму реакции" на факторы окружающей среды, но и "пределы средообразующей деятельности". Только благодаря этому планета имеет биосферу, обеспечивающий жизнь биоты, климат, разнообразие экосистем... Только незнание и отрицание основ экологической науки может вселить уверенность, что все в природе взаимозаменяемо и потеря одних видов растений и животных будет восполнена другими на условиях полной экологической конвергенции и викариата. К сожалению, современное человечество до сих пор не знает всего богатства, которое ему досталось от прошлых поколений» (Тишков, 2006, с. 82-85). При всем этом, учитывая, что «биоразнообразология» как научная дисциплина находится в стадии становления, в этой области наблюдается огромное число теорий и отдельных гипотез, один из последних обзоров которых выполнен Б. МакГиллом (McGill, 2010). Он определил 6 основных «классов теорий», которые претендуют на объяснение закономерностей изменения биоразнообразия:

- 1. теория континуума (*continuum theory*) на основе градиентного анализа Р. Уиттекера (Whittaker, 1972, 1973; Уиттекер, 1980);
- 2. нейтральная теория (*neutral theory*), основные идеи которой изложены С. Хаблом (Hubbell, 2001) и представляют собой адаптацию для экологии идеи *нейтральной эволюции* М. Кимуры (Kimura, 1968);
- 3. теория метапопуляций (*metapopulation*) на основе идей о «пространственных пятнах популяций» в ландшафтной экологии и связанных с ними эффектах (Hanski, 1999);

- 4. фрактальная теория (*fractal*) на базе определения отношения типа «виды—площадь» на основе фрактальных закономерностей (Harte et al., 1999, 2005; Мандельброт, 2002; Гелашвили и др., 2004, 2008);
- 5.агрегированное пуассоновское распределение (*clustered poisson*) описание пространственной структуры сообщества на основе точечного процесса, когда по площади распределяются «материнские» точки, вокруг которых неким образом распределяются «дочерние» точки (Вентцель, 1969; Rao, Scott, 1999; Plotkin et al., 2000);

6. максимизация энтропии (MaxEnt) — дальнейшая экспансия методов теории информации в биологию и экологию (на основе некого минимального набора допущений выводятся формы распределения относительного обилия видов [Pueyo, 2007]).

Очень интересно прокомментировал эти классы В.Н. Якимов (2010), который подчеркнул, что «все перечисленные теоретические конструкции используют довольно сильно отличающийся математический аппарат, получаемые предсказания в деталях тоже довольно различны, однако в целом имеется некий общий консенсус, относительно того, каким образом в рамках этих моделей могут выглядеть SAD, SAR⁵ и прочие зависимости, причем этот консенсус хорошо соотносится с эмпирикой. На этом основании Мак-Гилл попытался выделить общие черты, характерные для всех объединяющих теорий...». Однако далее сделан «кисло-сладкий» вывод: «никакого реально выглядящего объединения описанных теоретических конструкций в единую теорию биоразнообразия пока не проклевывается, это МакГилл сгущает краски. Но вот говорить о некой общей парадигме, основанной на описанном наборе положений, в рамках которой происходит развитие теоретической экологии последние десятилетия, уже вполне можно». Причины столь малоутешительного вывода видится нам (Шитиков, Розенберг, 2005, с. 129) в следующем.

- 1. Оценка биоразнообразия в пространстве видов в значительной мере некорректна, в первую очередь потому, что никак не учитывается морфологическое, функциональное, экологическое сходство / различие между самими видами. Каждый вид представляется как изолированный таксон, информационно равно удаленный от всех остальных.
- 2. Индексы разнообразия, чаще всего, основываются на экологически сомнительной концепции: в качестве эталона принимается экосистема с равными обилиями всех видов, что не вполне соответствует структуре реальных природных сообществ.
- 3. Модели разнообразия, основанные на тех или иных аналитических формулах распределения популяционной плотности, остаются лишь интерпретацией весьма частных гипотез их авторов и не могут служить фундаментом для формально строгой методики оценки биоразнообразия.

-

⁵ SAD – Species Abundances Distribution; SAR – Species–Area Relationship.

- 4. Приходится констатировать, что со времен Р. Уиттекера (Whittaker, 1972, 1973), заложившего вербальную основу понятий разнообразия для совокупности местообитаний, сколько-нибудь строгих методов количественной оценки бета- или гамма- разнообразия до настоящего времени не выработано.
- 5. Отсутствуют также общепринятые методические разработки для расчета средней популяционной плотности и списка характерных видов произвольного сообщества организмов, которые должны являться неотъемлемыми «кирпичиками» построения любой количественной концепции биоразнообразия.

Однако, как писал еще в 1965 г. Р. Мак-Артур (2004, с. 325), хотя: «полное разнообразие – это обширное число видов в некоторой филогенетической группе в достаточно обширной географической зоне, составленной из некоторого количества местообитаний, – было предметом многих спекуляций и табулирования данных, этот аспект видового разнообразия сегодня наименее четко истолкован». Из-за отсутствия конкретных и общепринятых методик оценки различных уровней разнообразия каждый из исследователей вкладывает в их понятия свой персональный смысл. Поэтому на практике за экосистемное (полное) разнообразие чаще всего принимается оценка частот встречаемости разных видов на территории или в биотопе, либо подсчет частных сумм показателей относительного обилия (совокупной численности или биомассы) на разных трофических уровнях или по различным таксономическим группам. Такое «экосистемное разнообразие», в сущности, не более, чем без особых затей механистическое обобщение списка видовых компонентов по сумме местообитаний.

Работа над биографиями крупных ученых, в чем-то, фрактальна, самоподобна: находишь один факт, за него «цепляется другой» и вот уже интерес

The American Midland Naturalist

PUBLISHED BI-MONTHLY BY THE UNIVERSITY OF NOTRE DAME, NOTRE DAME, INDIANA.

Vol. I. OCTOBER-DECEMBER, 1910. N

No. 10.*

Certain Aspects of the Species Question.

BY EDWARD L. GREENE.

Some months ago, while endeavoring to reduce in some degree the confusion of an overladen and disordered work table, I found one corner of it occupied by a formidable stack of pamphlets most of which I had wished and meant to read, yet none of which I had seemed to find time to peer into. Attempting to assort these, I came at length upon one most inviting looking blue-paper-covered brochure, something about which constrained me to pause and rest awhile, and read.

переключается на следующую личность, сыгравшую роль в становлении той, биографию которой начал писать, видишь аналогии, взаимосвязь, подобие. Так и в этом случае. Заканчивая эссе о Роберте Макинтоше, я понял, что и Юлиус Ньюлэнд, и Эдвард Л. Грин, — естествоиспытатели, которые далеко не случайно «встретились под одной обложкой» этой работы, оказали на научную

деятельность Макинтоша заметное влияние. Более того, Ньюлэнд был знаком с Грином (в период своего обучения в Вашингтоне), а Грин сразу стал публиковаться в только что созданном Ньюлэндом журнале (Greene, 1910). Ньюлэнд возглавлял свой журнал 25 лет; Макинтош, будучи главным редакто-

ром «American Midland Naturalist» побил этот рекорд — 32 года. А участие Макинтоша в издании гриновского двухтомника «Вехи ботанической истории» трудно переоценить. Круг замкнулся.

Широкая эрудиция и оригинальность мышления Р. Макинтоша делают его одним из интереснейших экологов конца XX века.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголюбов А.С. Простейшие методы статистической обработки результатов экологических исследований. 1998. http://karpolya.ru/uploads/fajly/40statistika.pdf (последнее обращение 19.10.2012).

Вентцель Е.С. Теория вероятностей / 4-е изд. М.: Наука, Физматгиз, 1969. 576 с.

Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволж. экол. журн. 2004. № 3. С. 227-245. — Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128, № 1. С. 21-34. — География и мониторинг биоразнообразия / Под. ред. Н.С. Касимова и др. М.: Изд-во Научного и научно-методического центра МГУ. 2002. 432 с.

Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев: НАНУ, 1999. 168 с.

Мак-Артур Р. Модели видового разнообразия / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Антология экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 297-330. — Мандельброт Б.Б. Фрактальная геометрия природы = The Fractal Geometry of Nature. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002. 656 с. — Маргалеф Р. Перспективы в экологической теории / Пер. с англ. А.Г. Розенберг, Г.С. Розенберга и Г.А. Шараева / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2011. 122 с. — Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. М.: Наука, 1986. 164 с. — Миркин Б.М. [Рецензия] // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 3. С. 425-426. — Рец. на кн.: МсІпtоsh R.Р. The Background of Ecology: Concept and Theory. Notre Dame (Indiana): Univ. Press, 1985. 383 р. — Миркин Б.М., Попова Т.В. Дискуссия по проблеме континуума в растительном покрове // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 5. С. 130-156.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2002. 105 с.

Розенберг Г.С. 49-я ежегодная сессия Американского института биологических наук. Симпозиум международного общества экологического моделирования "Экология и управление природными ресурсами: Системный анализ и имитационное моделирование". Балтимор (США), 2-6 августа 1998 г. // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 5. С. 574-576. – Розенберг Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010а. Т. 19, № 2. С. 4-25. – Розенберг Г.С. 90-летию со дня рождения и 30-летию со дня смерти Роберта Уиттекера (Robert Harding Whittaker; 27.12.1920 – 20.10.1980) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2010б. № 8. С. 205-224. – Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СамНЦ РАН, 1999. 396 с.

Симпсон Э.Х. Измерение разнообразия / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Самарская Лука: Бюл. – 2007. Т. 17, № 3(21). С. 585-587.

Тишков А.А. Сохранение биологического разнообразия в России // Россия в окружающем мире: 2005 (Аналитический ежегодник). Отв. ред. Н.Н. Марфенин / Под общ. ред.: Н.Н. Марфенина, С. А. Степанова. М.: Модус К Этерна, 2006. С. 82-124.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга; ред. и предисл. Т.А. Работнова. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Хатчинсон Д. Дань Санта Розалии, или Почему так много видов животных? / Пер. с англ. Г.С. Розенберга, А.Г. Розенберг // Антология экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 263-281.

Шеляг-Сосонко Ю.Р., Емельянов И.Г. Экологические аспекты концепции биоразнообразия // Еколопя та ноосферолопя. 1997. Т. 3, № 1-2. С. 131-140. — Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91-129.

Якимов В.Н. Блог basil_yakimov 24 сентября, 2010. Посвящен статье Б. МакГилла о теориях биоразнообразия. http://basil-yakimov.livejournal.com/2733.html (последнее обращение 19.10.2012).

Beisel J.-N., Thomas S., Usseglio-Polatera Ph., Moreteau J.-C. Assessing changes in community structure by dominance indices: A comparative analysis // J. Freshwater Ecol. 1996. V. 11, No 3. P. 291-299. — **Brandegee K.** The botanical writings of Edward L. Greene // Zoe. 1893. V. 4. P. 63-103. — **Braun L.E.** The Lea Herbarium and the flora of Cincinnati // American Midland Naturalist. 1934. V. 15. No. 1. P. 1-75. — **Browne J.** Landmarks of Botanical History by Edward Lee Greene, and Linnaeus: The Man and his Work edited by Tore Frangsmyr // History of Science. 1984. V. 22. P. 207-209.

Cain S.A. Synusiae as a basis in plant sociological field work // American Midland Naturalist. 1936. V. 17. No. 3. P. 665-672. – Cain S.A. The species-area curve // American Midland Naturalist. 1938. V. 19. No. 2. P. 573-581. – Cain S.A. The climax and its complexities // American Midland Naturalist. 1939. V. 21. P. 147-181. - Cain S.A. Size-frequency characteristics of Abies fraseri pollen as influenced by different methods of preparation // American Midland Naturalist. 1944. V. 31. P. 232-236. – Carter N.C. The Brandegees: leading botanists in San Diego // Eden: J. California Garden & Landscape History Society. 2011. V. 14, No. 4. P. 1-9, 21-23. - Connors P.G. Rediscovery of showy Indian clover // Fremontia. 1994. V. 22. P. 3-7. Convention of Biological Diversity of the IUCN. Rio de Janeiro, http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml (последнее обращение 15.10.2012). - Cottam G., McIntosh R.P. Vegetation continuum // Science. 1966. V. 152. No. 3721. P. 546-547. - Curtis J.T., McIntosh R.P. An upland forest continuum in the prairieforest border region of Wisconsin // Ecology. 1951. V. 32, No. 3. P. 476-496.

Elton Ch. Animal ecology. London: Sidgwick and Jackson, 1927. 264 р. (Элтон Ч. Экология животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 84 с.)

Gleason H. The individualistic concept of the plant association // American Midland Naturalist. 1939. V. 21, No. 1. P. 92-110. – Global Biodiversity Assessment / Ed. by V. Heywood, R. Watson. Cambridge: Univ. Press (UNEP), 1995. 1140 p. – **Greene E.L.** Certain aspects of the species question // American Midland Naturalist. 1910. V. 1. P. 245-263. – **Greene E.L.** Landmarks of Botanical History: a Study of Certain Epochs in the Development of the Science of Botany / Ed. by F.N. Egerton, with contributions by R.P. McIntosh and R. McVaugh. Stanford (Calif.): Stanford Univ. Press, 1983. In Two Volumes. X + 505 p.; V + 506-1139 p.

Hanski I. Metapopulation Ecology. Oxford: Univ. Press, 1999. 313 p. – **Harte J., Conlisk E., Ostling A. et al.** A theory of spatial structure in ecological communities at multiple spatial scales // Ecol. Monogr. 2005. V. 75. P. 179-197. – **Harte J., Kinzig A.P., Green J.** Self-similarity in the distribution and abundance of species // Science. 1999. V. 284. P. 334-336. – **Hubbell S.P.** The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton (NJ): Univ. Press, 2001. 448 p.

Jepson W.L. Edward Lee Greene the individual // American Midland Naturalist. 1943. V. 30, No. 1. P. 3-5. – **Johnson-McIntosh M.** A subjective tribute to the work of Robert P. McIntosh // American Midland Naturalist. 2009a. V. 161, No. 1. P. 7-12. – **Johnson-McIntosh**

McIntosh M. A Subjective Tribute to the Work of Robert P. McIntosh. Notre Dame: Univ. Press, 2009b. 14 p.

Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. V. 217. P. 624-626.

Lindeman R.L. The developmental history of Ceder Creek Bog, Minnesota // American Midland Naturalist. 1941a. V. 25. P. 101-112. – **Lindeman R.L.** Seasonal food cycle dynamics in a senescent lake // American Midland Naturalist. 1941b. V. 26, P. 636-673.

McGill B.J. Towards a unification of unified theories of biodiversity // Ecol. Letters. 2010. № 13 (5). P. 627-642. – **McIntosh R.P.** Pine Stands in Southwestern Wisconsin. Theses (M.S.). Madison: Univ. of Wisconsin, 1948. 47 p. – McIntosh R.P. The Phytosociology of the Upland Hardwood Forest of Southern Wisconsin. Madison: Univ. of Wisconsin, 1950. 112 p. – **McIntosh R.P.** An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967a. V. 48. No. 3. P. 392-402. – **McIntosh R.P.** The continuum concept of vegetation // Bot. Rev. 1967b. V. 33. P. 130-187. – McIntosh R.P. Forests of the Catskill Mountains, New York. Durham (NC): Duke Univ. Press, 1972. 161 p. (Ser.: Ecological monographs. V. 42). – McIntosh R.P. Matrix and plexus techniques // Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and Classification of Vegetation. The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. P. 158-191. – McIntosh R.P. "Ecology": A classification // Science. 1975. V. 188. No. 4195. P. 1258. – McIntosh R.P. Phytosociology. Stroudsburg (PA): Dowden, Hutchinson & Ross; N. Y.: Academic Press, 1978. 401 p. (Ser.: Benchmark papers in ecology. V. 6). – McIntosh R.P. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems // The Recovery Process in Damaged Ecosystems / Ed. by J. Cairns. Ann Arbor (Mich.): Ann Arbor Sciences, 1980. P. 11-62. – McIntosh R.P. Succession and ecological theory // Forest Succession: Concept and Application / Ed. by D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin. Berlin; N. Y.: Springer, 1981. P. 10-23. – McIntosh R. Edward Lee Greene: the man // Greene E.L. Landmarks of Botanical History: a Study of Certain Epochs in the Development of the Science of Botany / Ed. by F.N. Egerton, with contributions by R.P. McIntosh and R. McVaugh. Stanford (Calif.): Stanford Univ. Press, 1983. V. I. P. 18-53. – McIntosh R.P. The Background of Ecology: Concept and Theory. Notre Dame (Indiana): Univ. Press, 1985. 383 p. (Ser.: Cambridge Studies in Ecology). – McIntosh R.P. Pluralism in ecology // Ann. Rev. Systematics and Ecol. 1987. V. 18. P. 321-341. – McIntosh R.P. Citation classics of ecology // Q. Rev. Biol. 1989. V. 64. P. 31-49. – McIntosh R.P. The American Midland Naturalist: the life history of a journal // American Midland Naturalist. 1990. V. 123. P. 1-31. (American Midland Naturalist. 2009. V. 161. No. 1. P. 13-44). – McIntosh R.P. The succession of succession: A lexical chronology // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1999. V. 80. P. 256-265. – McIntosh R.P. A brief view of The American Midland Naturalist since 1990 // American Midland Naturalist. 2009. V. 161, No. 1. P. 45-48.

Plotkin J.B., Potts M.D., Manokaran N. et al. Species—area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests // J. Theor. Biol. 2000. V. 207. P. 81-99. — **Pueyo S., He F., Zillio T.** The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity // Ecol. Letters. 2007. V. 10. P. 1017-1028.

Rao J.N., Scott A.J. A simple method for analysing overdispersion in clustered Poisson data // Stat Med. 1999. V. 18 (11). P. 1373-1385.

Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Тахоп. 1972. V. 21. P. 213-251. [Рус. пер.: Уиттекер Р. Эволюция и измерение видового разнообразия // Антология экологии (Состав. и коммент. Розенберга Г.С.). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 297-330.]. — Whittaker R.H. Direct gradient analysis: techniques // Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and Classification of Vegetation. The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. P. 7-31. [Рус. пер.: Уиттекер Р. Прямой градиентный анализ: техника // Антология экологии (Состав. и коммент. Розенберга Г.С.). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 73-97.].