

УДК 631.4:634.9+631.4:574

А. В. Жуков

Днепропетровский национальный университет

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ

Видове та таксономічне різноманіття – важливі складові екологічного різноманіття угруповань. У роботі проаналізовано сучасні підходи до кількісної оцінки таксономічного різноманіття екосистем. Проведено тестування індексів у гіпотетичному експерименті для вивчення властивостей у відношенні відображення таксономічного ускладнення угруповання. Індекси різноманіття були застосовані для аналізу сукупності реальних угруповань ґрунтових тварин.

The species and taxonomy diversity are the important components of ecological diversity of living organism's complexes. The article analyses the modern approaches of quantitative estimation of the ecosystem diversity. In hypothetical experiment the indexes have been tested to study the properties dealing with taxonomy complexity reflection. Diversity indexes have been used to analyze some real soil invertebrate's complexes.

Для интегральной характеристики сообщества живых организмов наиболее часто используется такой параметр, как число видов, или некоторые другие меры видового разнообразия – индекс Шеннона, Симпсона, Бергера–Паркера и др. (α -разнообразие) [10; 19]. Однако эти наблюдаемые индексы таксономического разнообразия недооценивают реальное видовое богатство (действительное число видов, которое обитает в изучаемом месте). Кроме того, при их оценке очень важным источником ошибки является объем выборки [10; 13]. Индексы разнообразия и видового богатства трудно соотнести с продукцией экосистемы и фактором нарушения экосистемы, так как отношение между разнообразием и продуктивностью экосистемы являются противоречивыми и не всегда монотонными [11; 18; 21; 32].

Симпсон в 1949 г. предположил, что число видов представляет только один аспект видового разнообразия, отмечая, что разнообразие данного сообщества также зависит от количественного равновесия между видами, которое мы называем выравниваем. Чтобы принять во внимание структуру сообщества, предложено множество индексов разнообразия и выравниваемости: например индекс Шеннона–Вивера [28] и Симпсона [30]. Эти индексы разнообразия классически применяются в экологии для оценки влияния окружающей среды на экосистемы [4; 7; 8; 20; 33; 37]. Тем не менее, некоторые авторы критикуют ограниченную способность этих индексов различать изменения в сообществах под воздействием факторов среды [1; 2; 3; 12; 17; 25]. Кроме того, эти индексы не принимают во внимание функциональные и таксономические различия между видами, в то время как ряд авторов указывает на необходимость включения этих различий между видами для оценки разнообразия [22; 24].

Наблюдаются значительные попытки включения в явном виде дополнительной информации в меру биологической сложности системы. Квадратичная энтропия, впервые предложена Rao, включает информацию о различиях между видами:

$$Q = 2 * \sum_{i>j=1}^s d_{ij} * p_i * p_j, \quad (7)$$

где d_{ij} представляет различие между видами i и j [2]. В большинстве случаев применения квадратической энтропии d_{ij} определяется как таксономическое расстояние [5; 15; 16; 22; 26; 29; 33].

Были предложены четыре индекса таксономического разнообразия, которые учитывают «взвешенные» таксономические различия между видами. Первые два, называемые таксономическим разнообразием (Δ) и таксономическим различием (Δ^*), являются естественным расширением индекса разнообразия Симпсона и используют обилие видов. Два других индекса измеряют среднее значение и вариацию таксономических различий (Δ^+ и Δ^+ соответственно) и имеют дело с данными вида присутствие/отсутствие. Комбинация двух последних индексов обеспечивает статистически робастное заключение о таксономической близости в пределах комплекса живых организмов. Эти четыре индекса являются независимыми от размеров выборки, несмещенными, соотносятся с функциональным разнообразием и чувствительны к воздействиям окружающей среды на сообщество [5; 15; 16; 22; 26; 29; 33]. Однако применение индексов Δ и Δ^* не позволило обнаружить снижение таксономического разнообразия комплекса морской макрофауны с нарастанием отрицательного воздействия окружающей среды [27]. Кроме того, индексы таксономического разнообразия демонстрируют временной тренд, идентичный тому, который наблюдается для прочих обычных индексов разнообразия, измеренных у сообществ рыб [35].

Первый индекс разнообразия, который основан на таксономических отношениях между видами, был предложен Варвиком и Кларком [35]. Этот индекс таксономического разнообразия (Δ) может рассматриваться как генерализация индекса Симпсона, который включает элементы таксономического характера, в то время как второй индекс (Δ^*) является мерой таксономического различия. Оба могут включать обилие видов.

Если данные представлены в формате присутствие/отсутствие видов, то Δ и Δ^* сходятся со средним таксономическим различием (Δ^+) [27; 31; 34; 36] и могут быть вычислены по формуле:

$$\Delta^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)},$$

где S – видовое богатство и w_{ij} – мера таксономического различия, заданная длиной пути, который связывает виды i и j в иерархической классификации. Несколько позже был предложен новый индекс, основанный на выравнивании распределения таксонов в пределах таксономического дерева. Этот индекс называется «вариацией таксономического различия» и может быть выражен следующим образом:

$$\Delta^+ = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} (w_{ij} - \varpi)^2}{S(S-1)} = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}^2}{S(S-1)} - \varpi^2$$

$$\varpi = 2 * \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij}}{S(S-1)}.$$

Когда виды расположены в соответствии с таксономической иерархией на основании линейской классификации в типы, классы, отряды, семейства, роды и виды, то среднее таксономическое различие (Δ^+) есть просто среднее число шагов, которое нужно пройти для того, чтобы достичь таксономического ранга общего для двух видов, вычисленное для всех возможных пар видов в сообществе [27; 31; 34; 36]. Таким образом, если два вида принадлежат к одному роду, то нужно пройти один шаг для того, чтобы достичь общего узла в таксономическом иерархическом древе. Если виды принадлежат к разным родам, но одному семейству, то потребуется два шага (шаг вид–род и шаг род–семейство) и так далее. Из всех полученных таким путем чисел по всем

парам видов нужно найти среднее значение. Длина шагов стандартизирована таким образом, что различие двух видов, связанных на самом верхнем таксономическом уровне, установлено равным 100 [33]. Значение индекса $\Delta+$ изменяется в пределах от 0 до 100 и является положительным числом. Если $\Delta+$ является средней длиной связей между видами в таксономическом древе, то $\Delta+$ есть просто дисперсия этих парных длин связи и может рассматриваться как индекс сложности иерархического древа. Различия между иерархическими уровнями таксономической организации сообщества имеют одинаковое численное отображение. Однако интуитивно ясно, что различия видового уровня имеют меньший порядок значения, чем различия родовые, родовые, в свою очередь, – меньшие значения, чем различия на уровне семейств, и т. д. Точная численная оценка этих различий находится за пределами метода таксономического разнообразия и находит свое решение в виде подхода функционального разнообразия, биохимического разнообразия, филогенетического разнообразия, которое устанавливается генетическими методами, и т. д. Но при этих подходах, достигая точности, теряют важное преимущество метода таксономического разнообразия – простоту. Ведь сведения о таксономической принадлежности вида гораздо более доступные, чем данные по морфологическим, биохимическим или генетическим особенностям видов в сообществе.

К. Shimatani [29] изучил статистические свойства квадратической энтропии и ее поведение при оценке окружающей среды с применением матриц таксономических и генетических расстояний. Было показано, что квадратическая энтропия есть сумма индексов Симпсона на всех таксономических уровнях. Обнаружено, что квадратическая энтропия вскрывает существенные различия между лесными сообществами, которые подвергались различным воздействиям, в то время как индекс Симпсона к этим особенностям был не чувствителен. Дополнительная информация может быть получена путем оценки компонент квадратической энтропии. Можно оценить индивидуальный вклад каждого вида путем анализа соответствующего вектора, который представляет собой отношение суммы расстояний от данного вида к общей сумме матрицы расстояний. Кроме того, квадратическая энтропия может быть разделена таким образом, что одной из ее компонент будет видовое различие $Q+$, которое эквивалентно показателю $\Delta+$. Другими компонентами квадратической энтропии являются индекс Симпсона – S и фактор баланса B :

$$B = -(S * Q+ - Q).$$

Фактор баланса используется для оценки отношений между пропорцией видов и их вкладом в таксономическое разнообразие сообщества. Фактор баланса становится большим, если доминантный вид таксономически отличен, а остальные виды – таксономически близки, и наоборот.

В то время как квадратичная энтропия дает простую меру, которая по своим свойствам близка к интуитивному представлению о разнообразии, у нее нет ясной интерпретации с точки зрения теории информации. Как следствие, квадратичная энтропия не может просто быть сравнена с классическими мерами разнообразия, такими как энтропия Шеннона или индекс Симпсона. Чтобы разрешить эту проблему, Ricotta и Avena [26] разработали информационный аналог квадратической энтропии, который называется таксономической энтропией Шеннона. Эта мера связана с вектором относительных вкладов видов в таксономическое разнообразие. Таксономическая энтропия Шеннона вычисляется подобно энтропии Шеннона как негативная сумма произведений доли каждого вида на логарифм его таксономического отличия:

$$H(K, P) = - \sum_{i=1}^s p_i * \log_2 k_i,$$

где s – число видов, p_i – доля i -вида, k_i – таксономическое отличие i -вида. Вектор $K = (k_1, k_2, \dots, k_s)$ вычисляется путем суммирования вдоль строки матрицы расстояний, в результате чего получается вектор $V = (v_1, v_2, \dots, v_s)$, который стандартизируется путем деления каждого элемента на сумму всех элементов матрицы расстояний. Сумма значений таксономического различия равна 1.

Использование таксономической энтропии дает прирост информации в сравнении с применением индекса Шеннона за счет учета таксономических связей между видами. Прирост информации может быть количественно оценен как разница между таксономической энтропией и энтропией Шеннона, либо независимо применяя выражение:

$$H(K // P) = -\sum_{i=1}^s k_i * \log_2(k_i / p_i).$$

В отличие от фактора баланса, прирост таксономической информации становится больше в случае если доминантные виды являются более таксономически отличными, а минорные виды являются менее таксономически отличными и наоборот [24]. К сожалению, прирост таксономической информации также становится малым, когда энтропия Шеннона приобретает особенно большие значения (когда сообщество очень выравнено), делая интерпретацию прироста информации не такой однозначной, как интерпретацию фактора баланса.

Необходимо отметить, что для вычисления таксономической энтропии используется таксономическое отличие вида, что является результатом усреднения вдоль строки матрицы расстояний. При этом утрачивается существенная часть информации, которая находится в иерархической таксономической структуре сообщества. Можно предложить следующий способ вычисления энтропии таксономического сходства сообщества:

$$HTD = -\sum_{i,j} (z_{ij} * \log_2 z_{ij}), \text{ где } z_{ij} = \frac{100 - w_{ij}}{\sum_{i,j} (100 - w_{ij})}.$$

Собственно говоря, если w_{ij} – мера таксономического различия видов i и j , то z_{ij} – мера таксономического сходства двух видов.

Таким образом, индекс HTD является мерой энтропии матрицы мер таксономического сходства видов сообщества. Этот индекс будет тем выше, чем большее число видов входит в сообщество. Если все экземпляры в сообществе принадлежат к одному виду, то таксономическая энтропия такого сообщества будет максимальной и равна $2\log_2 N$, где N – число экземпляров. Если каждый экземпляр в сообществе принадлежит к отдельному виду, роду, семейству и т. д. (до самого высокого таксономического ранга), то таксономическая энтропия будет равна H , где H – это видовое разнообразие сообщества по Шеннону. Или, иными словами, в этом случае таксономическое разнообразие несет в себе не больше информации, чем просто видовое разнообразие. Очевидно, что таксономических единиц более высокого ранга всегда меньше, чем единиц более низкого ранга, и в большинстве реальных сообществ виды попадают в пересекающиеся таксономические категории более высокого порядка. Поэтому таксономическая энтропия всегда выше, чем энтропия видовая.

Можно вычислить меру таксономической организации сообщества без учета численности видов:

$$O_{HTD} = \log_2(N^2 - N) - HTD,$$

где N – число видов в сообществе.

Таксономическая энтропия сообщества с учетом численности видов имеет вид:

$$HTD = -\sum_{i,j} (p_i p_j z_{ij} * \log_2 p_i p_j z_{ij}) .$$

Мера таксономической организации сообщества с учетом численности видов имеет вид:

$$O_{HTD} = -\sum_{i,j} (p_i p_j * \log_2 p_i p_j) - HTD .$$

Таксономическая энтропия сообщества, которая предложена Ricotta и Avena [26] (в работе обозначается как $H(K, P)$), демонстрирует общую тенденцию снижения своих значений при увеличении таксономического разнообразия. При этом зависимость не является монотонной. До шага 5 происходит снижение энтропии, а затем происходит увеличение этого показателя. Отметим, что шаг 5 существенно изменяет качественно характер сообществ. Именно с этим шагом связано появление третьего типа в сообществе. А в предложенной классификационной системе тип является наивысшим уровнем организации. Наблюдаются отличия поведения индексов, вычисленных на основе различных матриц. При использовании матрицы мер сходства с одинаковыми расстояниями между уровнями (тип матрицы 1) амплитуда изменения индекса ($H(K, P)_1$) гораздо меньше, чем при использовании другого типа матрицы (тип матрицы 2) (индекс $H(K, P)_2$). В целом, немонотонность зависимости индекса $H(K, P)$ таксономического разнообразия сообщества не позволяет однозначно интерпретировать количественные результаты измерения разнообразия с помощью этой меры.

Так как индекс видового разнообразия Шеннона для рассматриваемого гипотетического сообщества не изменяется, то изменения индекса $H(K/P)$ (прирост информации при учете таксономических отношений) полностью определяются индексом $H(K, P)$.

Видовое разнообразие и таксономическое разнообразие являются отражением более общего понятия – биологического разнообразия. Последнее может находить свое отражение в других понятиях, связанных с особенностями экологических систем – функциональное разнообразие, состав экологических групп и гильдий, экологическая структура, генетическое разнообразие т. д. Видовое разнообразие и способы его описания очень близки к описанию систем неживой природы и по существу относятся к терминам, которые не относятся к биологической природе сообществ. Основными ординатами изменчивости видового разнообразия являются число элементов в системе (видовое богатство) и вероятность встречи элемента в сообществе (выравненность). Эти же характеристики могут быть применены для описания системы любой природы – для физических, химических, социальных систем. При этом элементы системы (виды) считаются полностью различными, а вероятность их появления может быть однозначно определена. Биологическое сходство и подобие видов делает возможность различения видов не таким однозначным событием. В реальности очень часто сходство между видами является причиной отождествления представителей различных видов и отнесения их в одну группу. Это могут быть причины механического характера, как, например, сложность видовой дифференциации близких видов, уровень специалиста, который не позволяет точно определить систематическую принадлежность. Это может быть прием, который объединяет в одну группу систематически или экологически близкие виды. Но приведенные примеры не являются результатом методических трудностей или особенностей в проведении исследований. Они являются результатом проявления важного аспекта биологического разнообразия – таксономического разнообразия. Этот аспект разнообразия проявляет

себя только в биологическом контексте, так как таксономической системы других объектов природы, кроме видов, не существует. Безусловно, могут быть иерархические системы другой природы, но с их точки зрения мы будем получать формы разнообразия, четко отмежеванные от разнообразия таксономического. Таксономическое разнообразие позволяет учитывать неоднородность сообществ живых организмов с учетом таксономического аспекта.

Подобно видовому разнообразию, у таксономического разнообразия можно выделить два аспекта – это число элементов, которые формируют иерархическую систему, и внутренняя сложность этих элементов. В отношении видового разнообразия эти аспекты принимают форму видового богатства (число видов) и относительной численности видов (выравненность сообщества). Первый аспект позволяет выделить составные части системы, а второй определяет меру их равнозначности. Точно так же анализируется разнообразие в таксономическом аспекте. Выделяются наиболее высокие таксономические таксоны, например тип, а их число определяет уровень разнообразия системы в таксономическом отношении. Но таксоны внутри себя могут иметь неравнозначную организацию, что влияет на общее таксономическое разнообразие. В свою очередь, уровень таксономического разнообразия отдельного таксона формируется из числа таксонов подчиненного значения и их таксономической равнозначности (неравнозначности). В основании таксономического древа мы приходим к видовому разнообразию, которое зависит от числа видов и их относительной численности.

Иерархическая структура описывается матрицей мер связи между элементами и может быть визуализирована с помощью средств кластерного анализа. Кластерный анализ (кластер – гроздь) позволяет установить многоуровневые связи между объектами. Первый аспект таксономического разнообразия в графическом виде выражается числом гроздьев, которые формируют дендрограмму, соответствующую матрице мер связи между элементами системы. Число узлов разбиения соответствует сложности как другому аспекту таксономического разнообразия.

Два аспекта таксономического разнообразия являются условно независимыми друг от друга. Чем более высоким является уровень таксонов, тем меньшее их число может быть. Поэтому увеличение числа видов в сообществе и числа более высоких таксономических единиц связаны между собой только на первых этапах насыщения сообщества видами. Эти сообщества существуют в экстремальных условиях. В дальнейшем при достижении определенного числа таксонов высокого уровня их число практически не изменяется, хотя число видов может продолжать увеличиваться. И увеличение числа видов переходит в другой аспект – усложнение таксономических связей между видами.

Таксономическое разнообразие и видовое разнообразие близки по свойствам между собой и часто согласованно изменяются в пространстве и во времени. Однако эти понятия не дублируют друг друга, а количественные меры этих свойств экосистемы не всегда являются пропорциональными отображениями друг друга.

Индексы таксономического разнообразия могут в большей степени отражать аспект разнообразия, связанный с числом таксономических групп, или аспект, связанный со сложностью организации внутри этих групп, либо одновременно зависеть от этих двух аспектов.

Таксономическая энтропия Шеннона в предложенном виде, по всей видимости, зависит от двух аспектов таксономического разнообразия, в чем и состоит причина неоднозначного поведения индекса $H(K, P)$ в нашем эксперименте. Такое поведение является не лучшим свойством индекса, так как различным по сложности и разнообразию состояниям системы дает одинаковые численные значения.

Квадратическая энтропия и предложенный нами ее информационный аналог демонстрируют монотонное изменение с изменением разнообразия сообщества, что является важным свойством индекса как меры разнообразия. Изменяя форму матрицы сходства, можно делать акцент либо на сложность сообщества, либо на ее иерархическую организацию. Мерой, в которой в явном виде значение видового богатства минимизировано, является организация сообщества ОНТД1. Эта мера аналогична выравниваемости сообщества по Пилоу при оценке его разнообразия на видовом уровне.

Библиографические ссылки

1. **Comparative biodiversity** along a gradient of agricultural landscapes / F. Burel, J. Baudry, A. Butet et al. // *Acta Oecologica*. – 1998. – Vol. 19. – P. 47–60.
2. **Cairns J. J.** A history of biological monitoring using benthic macroinvertebrates / J. J. Cairns, J. R. Pratt // Rosenberg D. M., Resh V. H. (Eds.), *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. – New York: Chapman and Hall, 1993. – P. 10–27.
3. **Cao Y.** Measuring the responses of macroinvertebrate communities to water pollution, a comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices / Y. Cao, A. W. Bark, W. P. Williams // *Hydrobiologia*. – 1996. – Vol. 341. – P. 1–19.
4. **Chiarucci A.** Cover versus biomass as an estimate of species abundance, does it make a difference to the conclusions? / A. Chiarucci, J. B. Wilson, B. J. Anderson, V. De Dominicis // *J. Vegetation Sci.* – 1999. – Vol. 10. – P. 35–42.
5. **Clarke K. R.** A taxonomic distinctness index and its statistical properties / K. R. Clarke, R. M. Warwick // *J. Appl. Ecol.* – 1998. – Vol. 35. – P. 523–531.
6. **Clarke K. R.** The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels / K. R. Clarke, R. M. Warwick // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – Vol. 184. – P. 21–29.
7. **Coleman N.** High species richness in the shallow marine waters of south-east Australia / N. Coleman, A. S. H. Gason, G. C. B. Poore // *Mar. Ecol. Prog. Series*. – 1997. – Vol. 154. – P. 17–26.
8. **Cusson M.** Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community / M. Cusson, E. Bourget // *Mar. Ecol. Prog. Series*. – 1997. – Vol. 150. – P. 81–193.
9. **Desrochers R. E.** The use of taxonomic diversity indices in the assessment of perturbed community recovery / R. E. Desrochers, M. Anand // Brebbia C. A. (ed.), *Proceedings of the IV International Conference on Ecosystems and Sustainable Development*. June 4–6, Siena, Italy. – Southampton: WIT Press, 2003. – P. 111–122.
10. **Gaston K. J.** What is biodiversity? // *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. – London: Blackwell Science Ltd, 1996. – P. 1–9.
11. **Grace J. B.** The factors controlling species density in herbaceous plant communities, an assessment // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* – 1999. – Vol. 2. – P. 1–28.
12. **Gray J. S.** The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2000. – Vol. 250. – P. 23–49.
13. **Griffiths D.** Local and regional species richness in North American lacustrine fish // *J. Anim. Ecol.* – Vol. 66. – 1997. – P. 49–56.
14. **Hall S. J.** Taxonomic distinctness and diversity measures, responses in marine fish communities / S. J. Hall, S. P. Greenstreet // *Mar. Ecol. Prog. Series*. – 1998. – Vol. 166. – P. 227–229.
15. **Izsak J.** A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity / J. Izsak, L. Papp // *Ecol. Modell.* – 2000. – Vol. 130. – P. 151–156.
16. **Izsak J.** Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages / J. Izsak, L. Papp // *Environ. Ecol. Stat.* – 1995. – Vol. 2. – P. 213–224.

17. **Lydy M. J.** A comparison of selected diversity, similarity, and biotic indices for detecting changes in benthic-invertebrate community structure and stream quality / M. J. Lydy, C. G. Crawford, J. W. Frey // Arch. Environ. Contam. Toxicol. – 2000. – Vol. 39. – P. 469–479.
18. **Mackey R. L.** The diversity-disturbance relationship. Is it generally strong and peaked? / R. L. Mackey, D. J. Currie // Ecology. – 2001. – Vol. 82. – P. 3479–3492.
19. **Magurran A. E.** Ecological diversity and its measurement. – Princeton: Princeton University Press, 1988. – 240 p.
20. **McRae G.** Relating benthic infaunal community structure to environmental variables in estuaries using nonmetric multidimensional scaling and similarity analysis / G. McRae, D. K. Camp, W. G. Lyons, T. L. Dix // Environ. Monit. Assessment. – 1998. – Vol. 51. – P. 233–246.
21. **What is the observed** relationship between species richness and productivity? / G. G. Mittelbach, C. F. Steiner, S. M. Scheiner et al. // Ecology. – 2001. – Vol. 82. – P. 2381–2396.
22. **Pires A. M.** Benthic macroinvertebrate communities of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana Basin (Portugal) / A. M. Pires, I. G. Cowx, M. M. Coelho // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 435. – P. 167–175.
23. **Purvis A.** Getting the measure of biodiversity / A. Purvis, A. Hector // Nature. – 2000. – № 405. – P. 212–219.
24. **Rice J. C.** Evaluating fishery impacts using metrics of community structure // Ices J. Mar. Sci. – 2000. – Vol. 57. – P. 682–688.
25. **Ricotta C.** An information-theoretical measure of taxonomic diversity / C. Ricotta, G. C. Avena // Acta Biotheor. – 2003. – Vol. 51, N 1. – P. 35–41.
26. **Rogers S. I.** The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the North-east Atlantic / S. I. Rogers, K. R. Clarke, J. D. Reynolds // J. Anim. Ecol. – 1999. – Vol. 68. – P. 769–782.
27. **Shannon C. E.** The Mathematical Theory of Communication / C. E. Shannon, W. Weaver. – Urbana: University of Illinois Press, 1949. – 360 p.
28. **Shimatani K.** On the measurement of species diversity incorporating species differences // Oikos. – 2001. – Vol. 93. – P. 135–147.
29. **Simpson E. H.** Measurement of diversity // Nature. – 1949. – № 163. – P. 688.
30. **Somerfield P. J.** A further examination of two new taxonomic distinctness measures / P. J. Somerfield, F. Olgard, M. R. Carr // Mar. Ecol. Prog. Series. – 1997. – Vol. 154. – P. 303–306.
31. **The relationship** between productivity and species richness / R. B. Waide, M. R. Willig, C. F. Steiner et al. // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1999. – Vol. 30. – P. 257–300.
32. **Warwick R. M.** New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress / R. M. Warwick, K. R. Clarke // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1995. – Vol. 129. – P. 301–305.
33. **Warwick R. M.** Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species / R. M. Warwick, K. R. Clarke // Oceanography Mar. Biol. – 2001. – Vol. 39. – P. 207–231.
34. **Warwick R. M.** Taxonomic distinctness and environmental assessment / R. M. Warwick, K. R. Clarke // J. Appl. Ecol. – 1998. – Vol. 35. – P. 532–543.
35. **Warwick R. M.** Death assemblages of molluscs on St Martin's Flats, Isles of Scilly, a surrogate for regional biodiversity? / R. M. Warwick, J. Light // Biodiversity Conserv. – 2002. – Vol. 11. – P. 99–112.
36. **Weiherr E.** Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients / E. Weiherr, P. A. Keddy // Oikos. – 1999. – Vol. 87. – P. 355–361.

Надійшла до редколегії 28.09.05.