

УДК 573.22.087.1.001.57:574.58

И.В. Волвенко*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**МНОГОМЕРНОЕ ПРОСТРАНСТВО ИНТЕГРАЛЬНЫХ
ХАРАКТЕРИСТИК БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК:
ИНВАРИАНТНОСТЬ ЕГО СТРУКТУРЫ ОТНОСИТЕЛЬНО
РАЗЛИЧНЫХ МЕР (И ЕДИНИЦ ИЗМЕРЕНИЯ)
ЭТИХ ХАРАКТЕРИСТИК**

В многомерном виртуальном пространстве, осями координат которого являются интегральные характеристики (среди них обилие, размеры особей, компоненты видового разнообразия), точки, соответствующие выборкам из различных биocenотических группировок, формируют одинаковые многослойные холмообразные фигуры. Краткий литературный обзор в сочетании с анализом данных показывает, что подобные структуры, характерные для стабильных состояний биocenотических систем, а также закономерности и процессы, их формирующие, объективны, не зависят от наблюдателя — от того, как, с помощью каких мер и единиц измерения он описывает основные интегральные характеристики этих систем.

Ключевые слова: биocenотические группировки, взаимосвязь интегральных характеристик, обилие, размеры, видовое богатство, выравнивание видов по обилию.

Volvenko I.V. The multidimensional space of the integral characteristics of biocenotic assemblages: invariance of its structure relative to various measures (and units) of these characteristics // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 176. — P. 37–50.

In a virtual multidimensional space with the axes represented by integral characteristics as abundance and size of individuals and parameters of species diversity, the points corresponded to samples from different biocenotic assemblages form similar multilayer domical shapes. There is shown on cited data and original data analysis that such structures are typical for stable state of biocenotic systems and the laws and processes of their forming do not depend on observer — i.e. on measures and units describing the major integral characteristics of these systems.

Key words: biocenotic assemblage, relationship between integral characteristics, abundance, size, species richness, species evenness.

Введение

Недавно сделанный анализ взаимосвязей между четырьмя основными интегральными характеристиками биocenотических группировок (Волвенко, 2012а, б) — 1) числом входящих в них видов (видовым богатством), 2) суммарным относительным обилием представителей всех видов (плотностью населения), 3) средней величиной (индивидуальной массой тела) особей и 4) равномерностью их распределения по видам — показал, что независимо от объекта исследований (состава и ранга биocenотической

* Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией,
e-mail: volvenko@tinro.ru.

Volvenko Igor V., D.Sc., head of laboratory, e-mail: volvenko@tinro.ru.

группировки), места и времени отбора проб, а также масштаба проведенных работ (размера выборки и величины обследованного пространства), связи эти графически описываются одинаковыми многослойными холмообразными фигурами, вершины которых приходятся на максимальные значения видового богатства (рис. 1). При этом оказывается, что видовое богатство однотипно связано с обилием, средней величиной особей и равномерностью их распределения по видам (рис. 2).

Замечательно то, что обилие организмов может измеряться в единицах численности или биомассы (см. напр.: Волвенко, 2009) на единицу площади или объема (см. напр.: Волвенко, 2012б), их величина — средней индивидуальной массой или линейными размерами (кг/экз., мг/экз., см/экз., мкм/экз. и т.д. и т.п.; дополнительные ссылки на многочисленные примеры приведены ниже). Форма зависимостей, показанных на рис. 1 и 2, от этого не меняется. Наверное, поэтому унимодальная куполообразная зависимость видового богатства от размерных характеристик особей давно и часто упоминается в литературе (Hutchinson, MacArthur, 1959; Stanley, 1973; May, 1978, 1986, 1988; Harvey, Lawton, 1986; Morse et al., 1988; Lawton, 1989; Blackburn et al., 1990; Brown et al., 1993; Blackburn, Gaston, 1994a, b; Brown, 1995; Greenwood et al., 1996; Siemann et al., 1996; Navarette, Menge, 1997; Fa, Fa, 2002; Волвенко, 2008б). Также хорошо известно, что видовое богатство максимально для средних значений обилия и/или продуктивности (Preston, 1948; Williams, 1953; Whittaker, 1965; Grime, 1973, 1979, 2001; May, 1975; Al-Mufti et al., 1977; Taylor, 1978; Sugihara, 1980; Harvey, Lawton, 1986; Morse et al., 1988; Lawton, 1989; Blackburn et al., 1990; Rosenzweig, Abramsky, 1993; Tilman, Pacala, 1993; Rosenzweig, 1995; Greenwood et al., 1996; Huston, 1999; Ritchie, Olff, 1999; Stevens, Carson, 1999; Gross et al., 2000; Keddy, 2001; Mittelbach et al., 2001; Gillman, Wright, 2006; Mouillot, Mouquet, 2006; Волвенко, 2008б; Lamb, 2008).

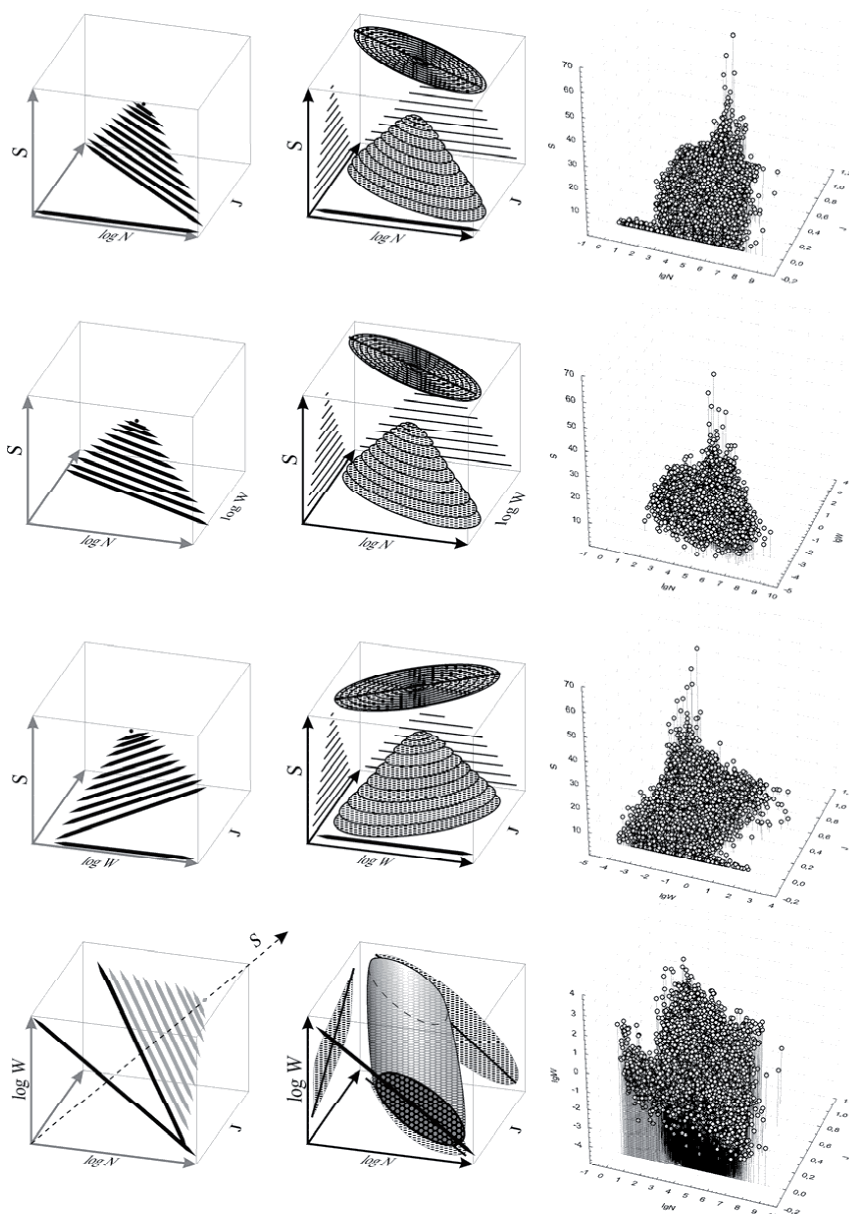
На основании сказанного можно было бы сделать важное обобщение: структура многомерного пространства интегральных характеристик биоценотических группировок инвариантна относительно мер (и единиц измерения) этих характеристик. Однако для этого пока недостаточно информации о соотношении видового богатства с равномерностью распределения обилия по видам. На форму эмпирической связи между этими характеристиками я обращал внимание с 2007 г. (Волвенко, 2007, 2008а, 2009), используя в качестве меры выравнинности видов по обилию 2 варианта индекса Пайлоу (Pielou, 1966): $J(n) = H(n)/H(s)$ — показатель равномерности распределения числа особей по видам и $J(m) = H(m)/H(s)$ — показатель равномерности распределения биомассы особей по видам. Здесь $H(n) = -\sum p_i \cdot \log p_i$ ($i = 1, 2, \dots, S$) — обычный индекс видового разнообразия Шеннона (Shannon, 1948), $p_i = n_i/N$ — численная доля особей i -го вида в суммарной численности $N = \sum n_i$ особей всех S видов; $H(m)$ — аналогичный индекс видового разнообразия биомассы, вычисленный как функция весовых долей особей $p_i = m_i/M$, где $M = \sum m_i$ — суммарная биомасса всех видов, а $H(s) = \log S$ — максимально возможное значение $H(n)$ и $H(m)$ при данном видовом богатстве S . В обоих случаях форма связи видового богатства с равномерностью видовых обилий была одинаковой — такой, как показано на рис. 1 и 2. Других упоминаний об унимодальной (треугольной) зависимости видового богатства от выравнинности в доступной мне литературе не оказалось. Хотя ранее то, что вариабельность выравнинности может уменьшаться с увеличением видового богатства, отмечал ДеБенедиктис (DeBenedictis, 1973) без объяснения причин этого явления. Впоследствии, ссылаясь на его статью, Алатало (Alatalo, 1981) предположил, что обнаруженный феномен может быть чисто математическим свойством индекса Пайлоу, т.е. артефактом. Гипотетически артефактом может оказаться и график, показанный на рис. 2 справа.

Поэтому прежде чем делать обобщение, сформулированное в начале предыдущего абзаца, необходимо выяснить, каким образом и в какой степени связь между выравнинностью и видовым богатством биоценотических группировок определяется различными причинами, в том числе формальными математическими свойствами разных индексов, и в частности индекса Пайлоу. Для этого следует: 1) выбрать несколько различных мер выравнинности и рассмотреть соотношения между ними; 2) посмотреть, что произойдет

Рис. 1. Четыре трехмерные проекции пространства $\log N$ – $\log W$ – S – J (из: Волвенко, 2009, 2012а–в), отражающие взаимосвязи видового богатства S , числа особей N , их средней индивидуальной массы тела W и равномерности распределения их по видам, измеренной индексом Пайлоу J . В левой колонке показаны линейные схемы взаимной обусловленности интегральных характеристик. На графике снизу введена дополнительная ось видового богатства (пунктирная линия), чтобы показать изменения длины отрезка, описывающего связь переменных в пространстве $\log N$ – J – $\log W$, при увеличении S . Вдоль этих отрезков группируются точки,

придающие толщину (объемность) фигурам, изображенным правее. В средней колонке — схематические изображения объемных фигур, отражающих совместные области определения трех переменных, и их ортогональные проекции на горизонтальные и вертикальные плоскости, соответствующие парным взаимосвязям интегральных характеристик. Справа — конкретный пример фактического распределения 19436 точек, полученный на макрофауне пелагиали северо-западной Пацифики по данным 1979–2005 гг.

Fig. 1. Four three-dimensional projections of the $\log N$ – $\log W$ – S – J space (from: Волвенко, 2009, 2012а–в), showing the relationship between the species richness S , the number of individuals N , the average individual body weight W , and the evenness of distribution by species measured by Pielou index J . Linear schemes of these integral characteristics interdependence are presented at the left of the graphs. Below additional axis of species richness (dotted line) shows the $\log N$ – J – $\log W$ changes in dependence on S increasing. Schematic 3-D shapes, reflecting a joint domains of the three variables, and their orthogonal projections onto the horizontal and vertical planes corresponding to pairs of integral characteristics are presented in the middle of the graphs. An example of factual distribution of 19436 points for pelagic macrofauna of the North-West Pacific in 1979–2005 is presented at the right of the graphs



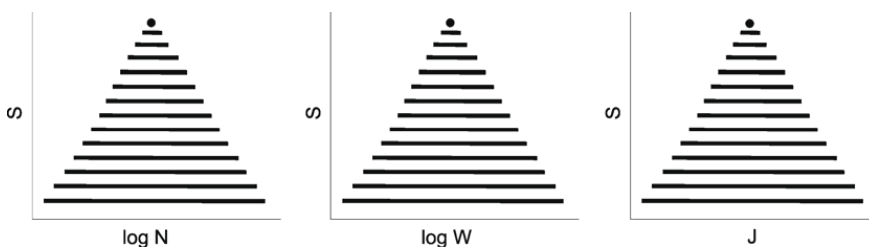


Рис. 2. Три двумерные проекции фигур, показанных на рис. 1 в середине 1–3-го рядов, схематично отражают связь видового богатства S с логарифмами числа особей N и их средней индивидуальной массы тела W , а также с равномерностью распределения их по видам, измеренной индексом Пайлоу J

Fig. 2. Three two-dimensional projections of the figures, shown at Fig. 1 in the middle of graphs 1–3, that represent schematically the relationship between S , $\log N$, $\log W$, and J

с трех- и двумерными проекциями фигур, описывающих связи между интегральными характеристиками, при замене J на альтернативные меры выравнивости; а также 3) сравнить те связи между анализируемыми переменными, что получаются на реальных эмпирических данных, с абстрактным примером распределения всех теоретически возможных сочетаний значений S , N и J . (Последнее позволит нам выяснить, все ли формально возможные состояния биоценологических систем реализуются ими на практике.) В соответствии с этим планом и выстроен дальнейший текст настоящей статьи.

Материалы и методы

Судя по доступным мне литературным сведениям, первый индекс выравнивости был введен в арсенал экологии почти полвека назад (Lloyd, Ghelardi, 1964), чтобы разделить Шенноновское разнообразие на 2 независимых компонента — видовое богатство и равномерность распределения особей по видам*. Позже для этого предлагалось много различных индексов (см. напр.: Pielou, 1966; McIntosh, 1967; Theil, 1967; Hurlbert, 1971; Hill, 1973; Heip, 1974; Rotenberry, 1978), среди которых наиболее известен вышеупомянутый индекс Пайлоу J . Однако вскоре обнаружилось (Sheldon, 1969; DeBenedictis, 1973; и мн. др.), что значения этих индексов все же зависят от числа видов в выборке, по которой они рассчитываются. Особенно много за это критиковали именно индекс J (см. напр.: DeBenedictis, 1973; Lamshead et al., 1983; Smith, Wilson, 1996). Один из подробнейших вариантов такой критики содержится в статье Алатало (1981). Этот и другие авторы (напр.: Smith, Wilson, 1996; Ricotta, Avena, 2003) рекомендуют вместо J использовать иные индексы, якобы лишенные его недостатков:

$$\begin{aligned}
 E_{1,0} &= \exp H / S, \\
 F_{1,0} &= (\exp H - 1) / (S - 1), \\
 E_{2,1} &= (1/C) / \exp H, \\
 F_{2,1} &= (1/C - 1) / (\exp H - 1) \text{ и} \\
 E_{\text{var}} &= 1 - \frac{2}{\pi} \arctan \left(\frac{\sum_1^S \left(\ln p_i - \frac{\sum_1^S \ln p_i}{S} \right)^2}{S} \right),
 \end{aligned}$$

где H соответствует индексу разнообразия Шеннона, вычисленному с применением натурального логарифма**, а $C = \sum p_i^2$ — индексу разнообразия Симпсона (Simpson, 1949).

На самом деле не существует такого индекса выравнивости, который бы удовлетворял всем предъявляемым к нему многочисленным требованиям (Engen, 1979; Alatalo, 1981; Routledge, 1983; Smith, Wilson, 1996; Krebs, 1999; Hubalek, 2000; Beisel et al.,

* Образно говоря, «выравнивость видов по обилию — это то, чего не хватает видовому богатству, чтобы быть разнообразием» (Williams, 2009, Р. 2).

** В оригинале Шеннон использовал логарифм с основанием 2.

2003). В частности, все они в той или иной степени зависят от S , особенно при $S < 20$ видов (Gosselin, 2006), и, вопреки широко распространенному мнению, декомпозиция разнообразия на полностью независимые составляющие — видовое богатство и выравниженность — математически невозможна (Jost, 2010). В двух последних публикациях показана несостоятельность критики Алатало, и их авторы вслед за Шелдоном (1969) вновь находят, что J — одна из лучших мер выравниженности.

Тем не менее нам нужна по-возможности независимая проверка прежних результатов, полученных с помощью индекса J . Поэтому в настоящей работе рассчитаны значения всех 6 вышеперечисленных показателей выравниженности, рекомендованных разными авторами. Все вычисления для максимальной наглядности результатов сделаны на самом большом из доступных мне массивов реальных первичных данных, который взят из новой базы данных ТИНРО-центра (Волвенко, Кулик, 2011), содержащей информацию о макрофауне 22445 пелагических траловых станций, выполненных в 176 научно-исследовательских рейсах в северо-западной части Тихого океана и сопредельных морях (Беринговом, Охотском, Японском) на глубинах от 0 (у поверхности воды) до 2200 м с 24.12.1979 по 20.11.2009 г. Каждая точка на построенных по итогам расчетов графиках рис. 3–5 соответствует пробе, взятой на одной из этих станций.

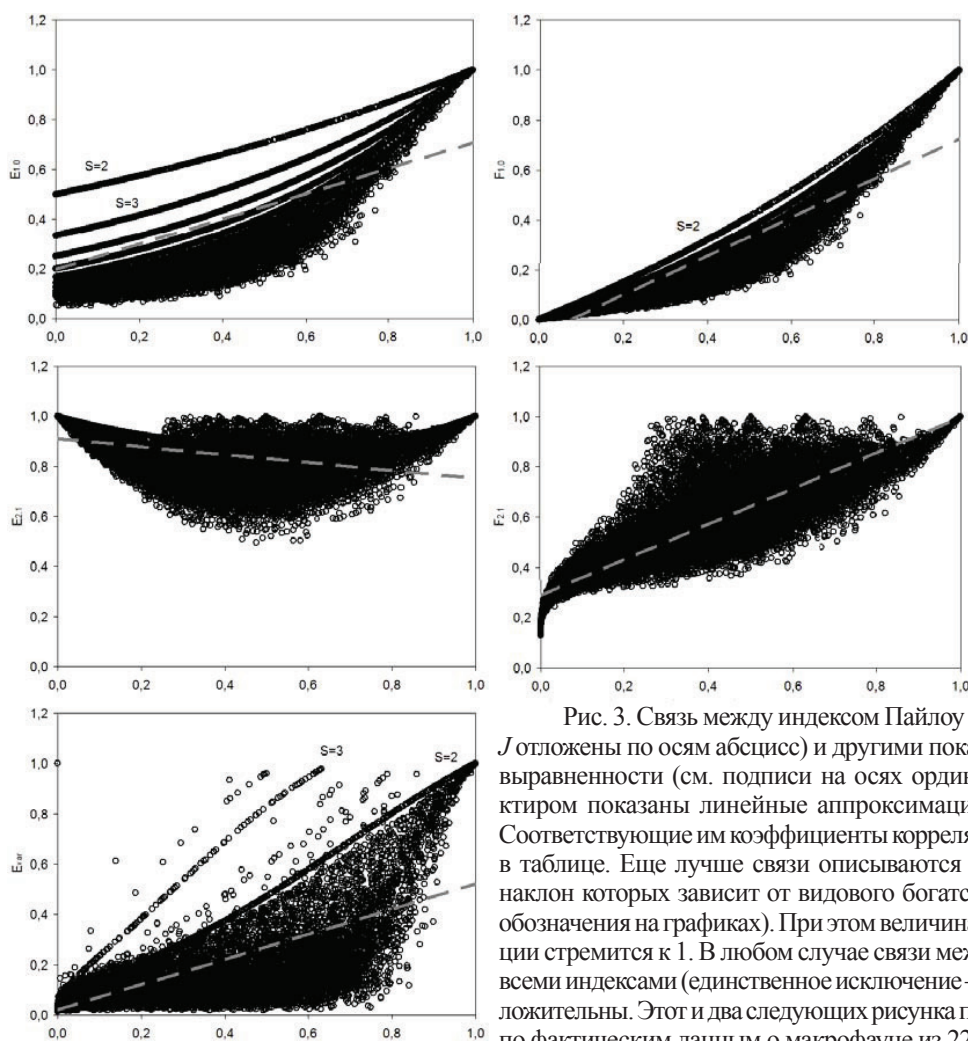


Рис. 3. Связь между индексом Пайлоу (значения J отложены по осям абсцисс) и другими показателями выравниженности (см. подписи на осях ординат). Пунктиром показаны линейные аппроксимации связей. Соответствующие им коэффициенты корреляции даны в таблице. Еще лучше связи описываются кривыми, наклон которых зависит от видового богатства S (см. обозначения на графиках). При этом величина корреляции стремится к 1. В любом случае связи между почти всеми индексами (единственное исключение — $E_{2,1}$) положительны. Этот и два следующих рисунка построены по фактическим данным о макрофауне из 22445 проб, отобранных в 1979–2009 гг.

Fig. 3. Relationship between the Pielou index (J , abscissa axis) and other measures of evenness (ordinate axes), with their linear approximations shown by dotted lines (data of 22445 macrofauna samples collected in 1979–2009). Corresponding coefficients of linear correlation are given in table (non-linear correlations are even higher)

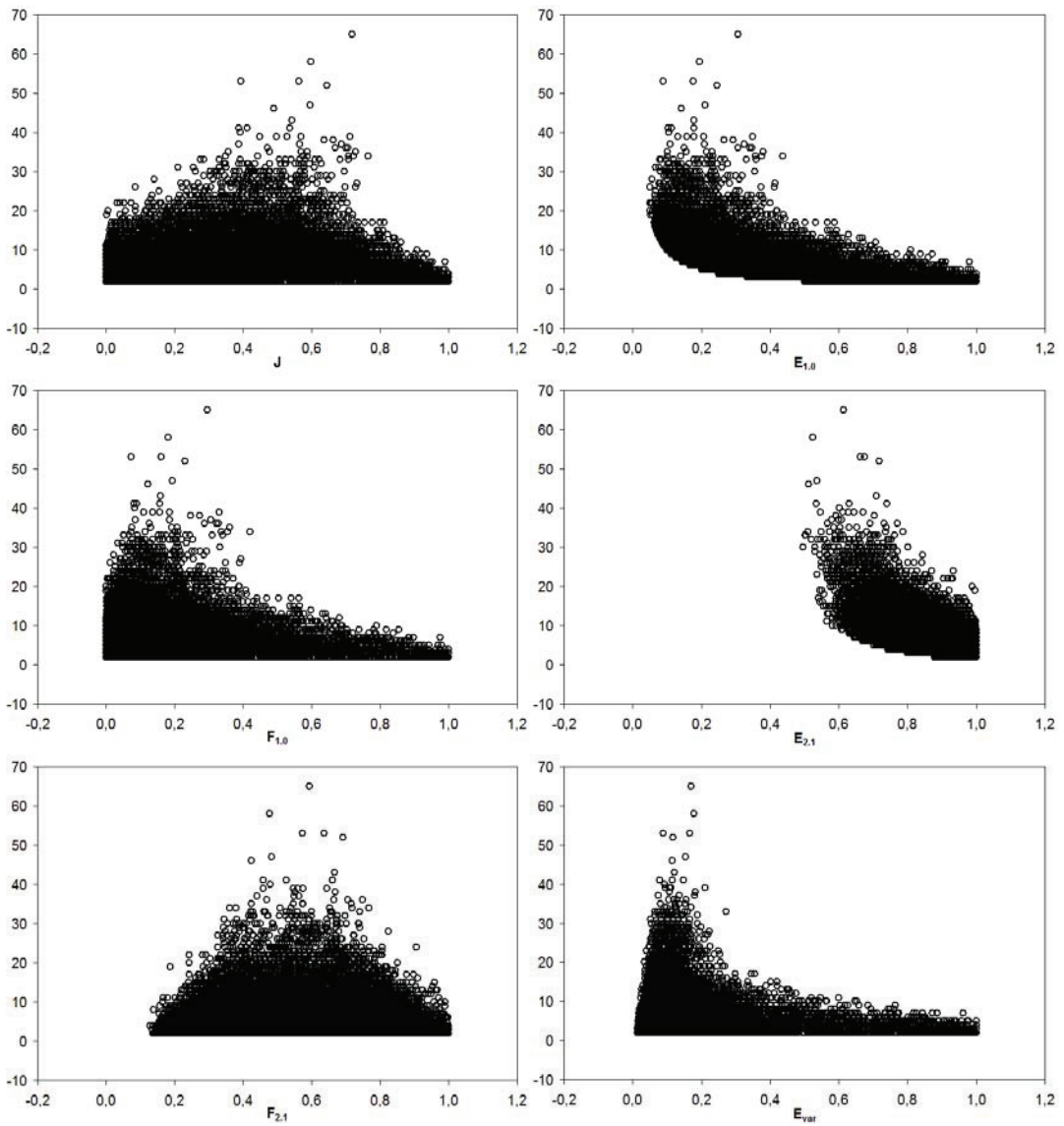


Рис. 4. Парные связи видового богатства S (оси ординат) с шестью индексами выравненности (их обозначения см. на осях абсцисс), построенные по фактическим данным, похожи на заполненные точками треугольники, в той или иной степени усеченные внизу слева

Fig. 4. Pair relationships of species richness S (ordinate axis) with six indices of evenness (abscissa axes) (data of 22445 macrofauna samples collected in 1979–2009). All scattering diagrams look like triangles filled with dots truncated at the bottom left

Кроме того, для сравнения двух- и трехмерных фактических распределений этих реальных данных с абстрактными, формально допустимыми, искусственно сгенерирован еще один массив данных, состоящий из 65535 пар всевозможных сочетаний значений $1 \leq S \leq 361$ и $1 \leq N \leq 362$. По ним найдены соответствующие значения J , лежащие в пределах $J_{\min} \leq J \leq J_{\max}$, где

$$J_{\min} = H_{\min} / H_{\max} = \left(\log N - \frac{N - S + 1}{N} \log(N - S + 1) \right) / \log S = \frac{N \cdot \log N - (N - S + 1) \cdot \log(N - S + 1)}{N \cdot \log S}, \text{ а}$$

$J_{\max} = H_{\max} / H_{\max} = 1$, и построены графики рис. 6 и 7.

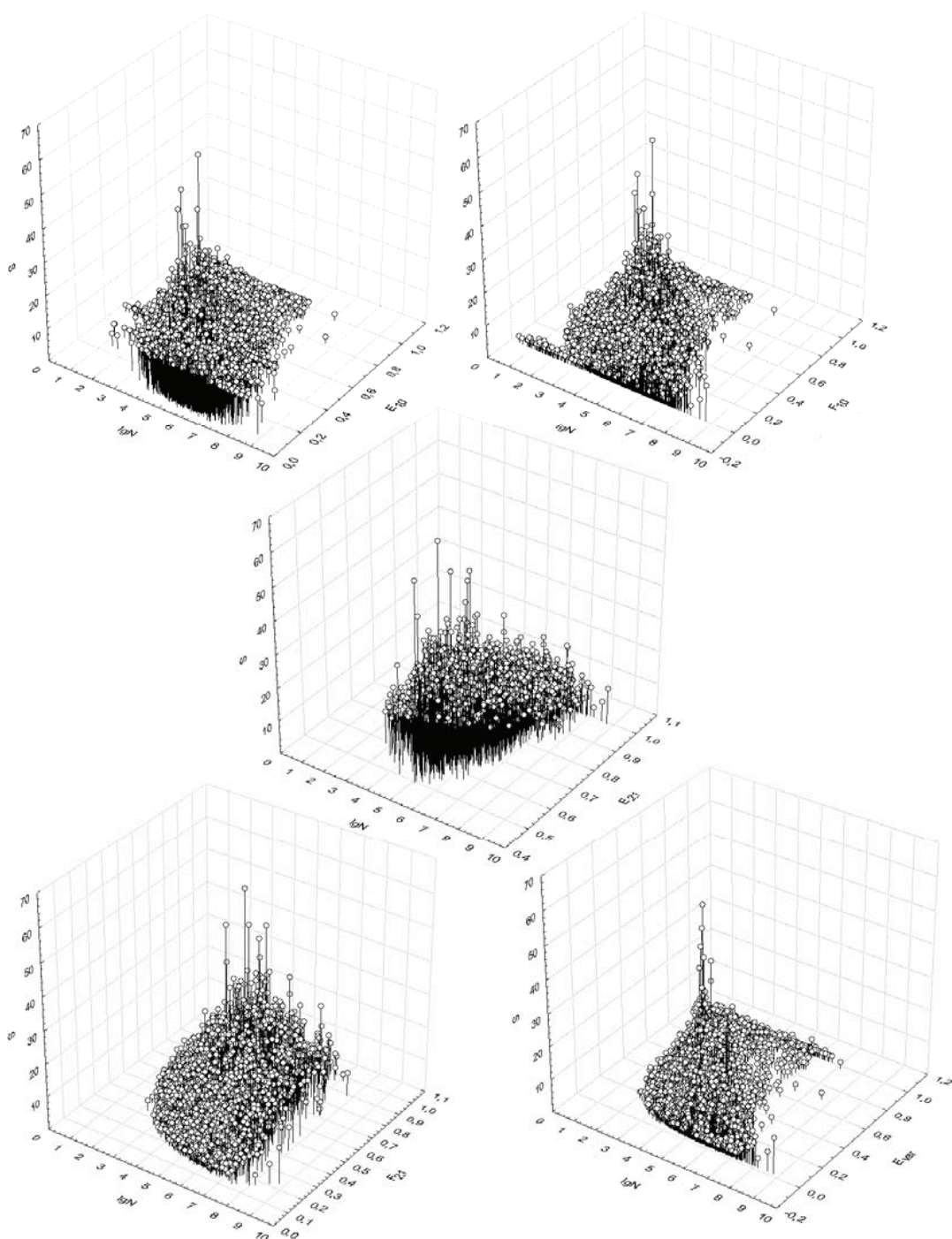


Рис. 5. Варианты трехмерной фигуры, показанной на рис. 1 в верхнем правом углу, построенные с заменой индекса J на альтернативные показатели выравненности — $E_{1,0}$, $F_{1,0}$, $E_{2,1}$, $F_{2,1}$ и E_{var}

Fig. 5. Versions of the three-dimensional shape shown at upper right of Fig. 1 after replacement of the index J by other measures of uniformity — $E_{1,0}$, $F_{1,0}$, $E_{2,1}$, $F_{2,1}$, and E_{var}

Результаты и их обсуждение

Почти все 5 дополнительных индексов, выбранных по рекомендациям разных авторов, статистически значимо и положительно связаны между собой и с J (см. таблицу, рис. 3), что еще раз подтверждает давно обнаруженный факт: десятки известных мер

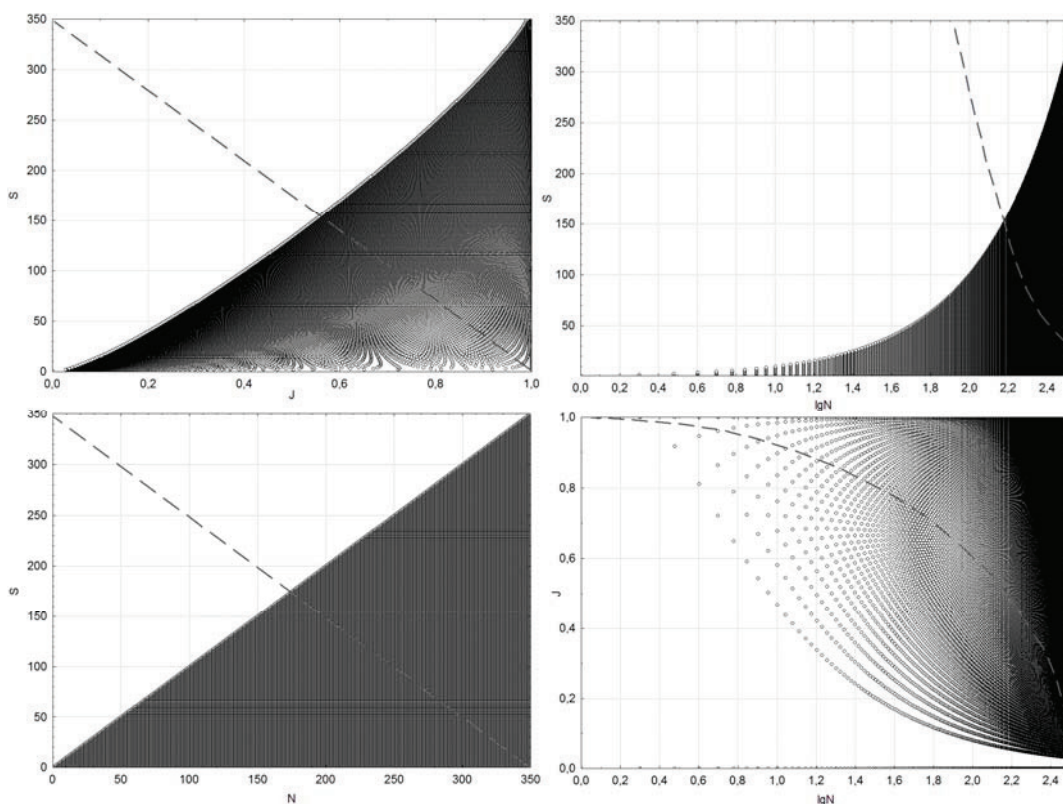


Рис. 6. Двумерные распределения всех возможных значений S и N , а также рассчитанных по ним $\lg N$ и J , которые получены на искусственно сгенерированном массиве данных без учета естественных биологических ограничений, обозначенных пунктирными линиями. Пояснения в тексте

Fig. 6. Two-dimensional distributions of all possible values of S , N , $\lg N$, and J for artificially generated data set without natural biological constraints shown by dotted lines (detailed explanations in the text)

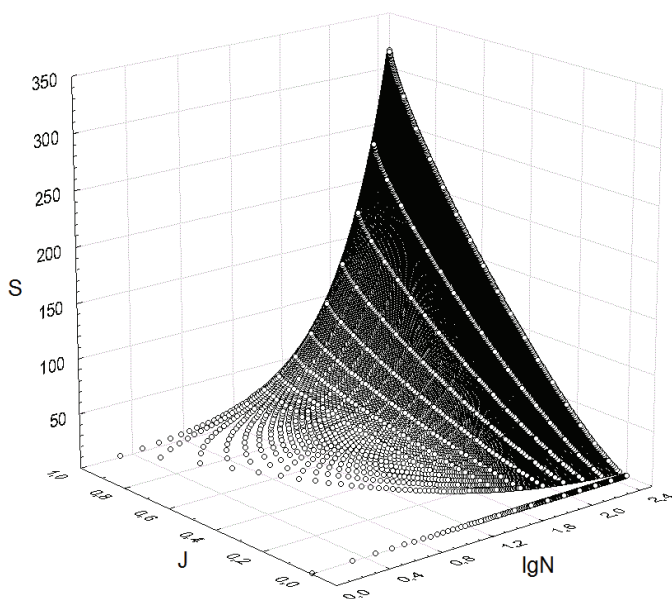


Рис. 7. Вариант трехмерной фигуры, показанной на рис. 1 в верхнем правом углу, построенный по искусственно сгенерированному массиву данных, состоящему из всевозможных сочетаний значений S и N , т.е. без учета естественных биологических ограничений. Для удобства обзора система координат повернута вокруг вертикальной оси на 90° против часовой стрелки. Все пространство до дальнего угла горизонтальной плоскости заполнено точками. Ортогональные проекции этой фигуры на плоскости $J-S$, $\lg N-S$ и $\lg N-J$ см. на рис. 6

Fig. 7. Version of the three-dimensional shape shown at upper right of Fig. 1 for artificially generated data set with all possible combinations of S and N , without natural

biological constraints (the orthogonal projections on the planes $J-S$, $\lg N-S$ and $\lg N-J$ are shown at Fig. 6). For better view, the coordinate system is counter-clockwise rotated by 90° around its vertical axis. All the space to the far corner of the horizontal plane is filled with dots

выравненности положительно коррелируют друг с другом (Johnson, Raven, 1970; Auclair, Goff, 1971; Risser, Rise, 1971; DeBenedictis, 1973; Beisel et al., 2003; Jost, 2010)*. Само по себе это изначально предполагает, что связи всех индексов с прочими переменными, и в частности с видовым богатством, будут выглядеть однотипно. В нашем случае единственное исключение может представлять собой $E_{2,1}$, корреляция которого со всеми индексами, кроме $E_{1,0}$, отрицательна (см. таблицу).

Корреляционная матрица шести индексов выравнинности, рассчитанная по фактическим данным о макрофауне из 22445 проб
Correlation matrix of six indices of species evenness (data of 22445 macrofauna samples collected in 1979–2009)

	J	$E_{1,0}$	$F_{1,0}$	$E_{2,1}$	$F_{2,1}$	E_{var}
J	–	0,667	0,935	–0,402	0,881	0,706
$E_{1,0}$	0,525	–	0,843	0,223	0,525	0,777
$F_{1,0}$	0,979	0,638	–	–0,120	0,793	0,850
$E_{2,1}$	–0,530	0,194	–0,448	–	–0,227	–0,028
$F_{2,1}$	0,904	0,461	0,892	–0,335	–	0,509
E_{var}	0,664	0,520	0,698	–0,368	0,494	–

Примечания. В верхнем правом углу матрицы даны значения парного коэффициента Пирсона, в левом нижнем — рангового Спирмена. Все корреляции достоверны ($P < 0,01$). Жирным шрифтом выделены отрицательные связи.

На самом деле абсолютно все они, включая $E_{2,1}$, связаны с видовым богатством весьма сходным образом (см. рис. 4). По-видимому, некоторые средние значения выравнинности являются необходимым, но недостаточным условием максимизации S , т.е. при такой же выравнинности S может быть и мало, но при меньших и больших значениях выравнинности S никак не может быть велико. Поэтому все графики, изображенные на рис. 4, похожи на заполненные точками треугольники — типа того, что показан на рис. 2, только усеченные в той или иной степени внизу слева**. Соответственно и трехмерные графики при замене J на альтернативные меры выравнинности полностью сохраняют свои основные черты (см. рис. 5). Все они формой напоминают более или менее симметричный одновершинный холм.

По-видимому, точки не покидают пределы этих фигур по неким объективным причинам, не зависящим от выбранной меры выравнинности. Следовательно, для анализа этих причин можно ограничиться рассмотрением одного из индексов — J . Распределение всех возможных значений этого показателя при $S \leq 361$ виду и $N \leq 362$ особям показано на рис. 6 вверху слева. Плоскость координат данного графика делится пополам диагональной линией $J = \frac{N \cdot \log N - (N - S + 1) \cdot \log(N - S + 1)}{N \cdot \log S}$. Его верхняя левая

часть пуста. Все точки, представляющие собой допустимые сочетания J и S , располагаются внизу справа, поскольку выравнинность не может быть меньше, чем предписано данным уравнением границы. Оно показывает, что связь между J и S опосредована N . Добавление особей может увеличить видовое богатство при неизменном J или

* Одни индексы более чувствительны к вариациям обилия самых массовых, другие — обычных или редких видов. Вместе с тем все меры выравнинности и доминирования, предложенные различными авторами в экологии и экономике, связаны между собой и отражают различные, но в равной степени существенные аспекты единой общей концепции выравнинности-неравномерности (Jost, 2010).

** Наиболее симметричными из них выглядят построенные с применением $F_{2,1}$ и J -индексов, считающихся общепринятыми или самыми распространенными (Bulla, 1994). В этих случаях, кстати, отсутствие корреляции между J и S демонстрирует тот известный факт, что эти 2 компонента видового разнообразия могут меняться в широких пределах относительно независимо друг от друга. Если же треугольники усечены слева, то возникает иллюзия отрицательной связи между выравнинностью и видовым богатством, а если справа (как например на рис. 6), то — положительной.

уменьшить J при том же значении S . Вместе с тем в любом случае увеличение числа видов сдвигает нижний предел J в сторону максимума, равного 1. Таким образом, с увеличением S вариабельность J действительно уменьшается, как и предполагалось (Alatalo, 1981), в полном соответствии с математическими свойствами этого индекса (рис. 6)*. Однако в природе все происходит совсем не так, как предписывается его формальными свойствами: максимум S достигается при среднем, а не при наибольшем значении J (см. рис. 1, 2 и 4)**, т.е. оказывается, существует еще одно неформальное ограничение, обозначенное на рис. 6 пунктирной диагональной линией, из-за которого плоскость координат J – S фактически заполняется точками не наполовину, а лишь на четверть.

Подобная картина наблюдается в плоскости координат N – S (рис. 6, внизу слева). Она делится пополам диагональной линией $N = S$. Ее верхняя левая часть пуста. Все точки, представляющие собой допустимые сочетания N и S , находятся внизу справа, поскольку особей не может быть меньше, чем видов, а видов — больше, чем особей. Здесь также существует второе неформальное ограничение, обозначенное диагональной пунктирной линией, благодаря которому данная плоскость фактически заполняется точками не наполовину, а только на четверть, и максимум S достигается при среднем, а не при наибольшем значении N . После логарифмирования N диагонали искривляются (рис. 6, вверху справа), и точки левее пунктирной линии располагаются именно так, как это наблюдается в природе (см. рис. 1, 2 и 5)**.

Соответствующие симметричные формальная и неформальная границы отмечаются и на третьей плоскости — $\log N$ – J (рис. 6, внизу справа).

Таким образом, на всех четырех графиках рис. 6 пунктирными линиями изображено действие естественных биологических ограничений, «отсекающих» верхние правые части этих графиков. Элиминация находящихся там точек указывает на то, что далеко не все формально возможные состояния биоценотических систем реализуются ими на практике. В частности, при больших значениях выравненности и плотности населения (а также размеров особей) не может быть много видов. В противном случае и трехмерные проекции пространства интегральных характеристик выглядели бы иначе, чем показано на рис. 1: например, так, как на рис. 7. (Этот последний рисунок показывает, что было бы, если на взаимосвязи S , J и N влияли лишь чисто математические ограничения.) Только совместное действие формальных и неформальных ограничений придает им именно ту форму, что показана на рис. 1.

Заключение

Наблюдающаяся в природе устойчивая связь между выравненностью видовых обилий и видовым богатством биоценотических группировок лишь частично определяется чисто математическими свойствами индекса J — не более чем на 50 %. В остальном она зависит от естественных (неформальных) причин, существенно ее модифицирующих. При этом замена индекса J на другие альтернативные показатели выравненности принципиально не меняет форму четырехмерной фигуры, проекции которой изображены на рис. 1. Краткий обзор, сделанный во введении к настоящей статье, показывает, что то же самое справедливо для двух остальных интегральных характеристик, описывающих обилие и величину особей многовидовых систем. Таким образом, наконец, представляется возможным прийти к обобщению, вынесенному в заголовок настоящей статьи: структура многомерного пространства основных интегральных характеристик биоценотических группировок инвариантна относительно различных мер (и единиц измерения) этих характеристик.

Обзор литературы (Волвенко, 2012в), посвященный экстремальным принципам и целевым функциям биоценотических систем, показал, что необходимым условием

* Заметим, что при таком расположении точек теоретически ожидается отрицательная корреляция между J и S .

** Аналогичные рисунки можно найти в других публикациях (Волвенко, 2012а, б).

существования таких систем является не экстремизация любого из их параметров, а оптимизация соотношений этих параметров. Поэтому целевой функцией, которую стремятся минимизировать многовидовые системы в ходе сукцессии и эволюции, оказывается отклонение от оптимального соотношения, показанного на рис. 1.

Теперь можно сказать, что вышеописанные структуры, характерные для стабильных состояний биоценологических систем, а также закономерности и процессы, их формирующие, объективны: не зависят от наблюдателя — от того, как, с помощью каких мер и единиц измерения он описывает основные интегральные характеристики этих систем.

То, что все упомянутые в настоящей статье способы измерения интегральных характеристик дают, в общем, одинаковые результаты, не следует воспринимать как призыв заниматься «алхимией», знахарством или софистикой, выдумывая все новые и новые «меры вещей», критерием качества которых являются лишь чувственные склонности индивида. Наоборот, обнаруженные структурные связи помогают синэкологии сделать дополнительный шаг в сторону объективизма. В частности, расположение точек на трехмерных графиках, аналогичных тем, что показаны на рис. 1, служит простейшим визуальным критерием*:

1) для поиска и идентификации причин так называемых «выбросов»: значительные отклонения некоторых точек от их скоплений в области стандартных фигур — свидетельство наличия ошибок в исходных данных, соответствующих таким точкам, или в расчетах их координат;

2) для проверки новых способов измерения интегральных характеристик, например новых индексов выравнимости: существенное искажение формы стандартных фигур — показатель неадекватности тестируемых мер.

Построение нужных для этого рисунков входит в арсенал почти всех многочисленных компьютерных программ статистической обработки и/или визуализации данных.

Список литературы

Волвенко И.В. Взаимная обусловленность интегральных характеристик макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 3–34.

Волвенко И.В. Видовое разнообразие биомассы макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 153. — С. 27–48.

Волвенко И.В. Видовое богатство макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 153. — С. 49–87.

Волвенко И.В. Видовое разнообразие макрофауны пелагиали северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 21–63.

Волвенко И.В. Многомерное пространство интегральных характеристик: инвариантность его структуры для различных биоценологических группировок // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 168. — С. 9–25.

Волвенко И.В. Многомерное пространство интегральных характеристик биоценологических группировок: самоподобие или масштабная инвариантность его структуры // Изв. ТИНРО. — 2012б. — Т. 168. — С. 26–41.

Волвенко И.В. Об экстремальных принципах и целевых функциях биоценологических систем // Биофизика. — 2012в. — Т. 57, вып. 3. — С. 476–490.

Волвенко И.В., Кулик В.В. Обновленная и дополненная база данных пелагических траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1979–2009 гг. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 3–26.

Alatalo R.V. Problems in the measurement of evenness in ecology // *Oikos*. — 1981. — Vol. 37. — P. 199–204.

Al-Mufti M.M., Sydes C.L., Furness S.B. et al. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation // *Journ. of Ecology*. — 1977. — Vol. 65. — P. 759–791.

Auclair A.N., Goff F.G. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area // *Amer. Natur.* — 1971. — Vol. 105. — P. 499–528.

* Естественно, его можно формализовать и перевести в разряд критериев статистических, но это — отдельная прикладная задача, тема совершенно другой статьи.

- Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Bachmann V., Moreteau J.C.** A comparative analysis of evenness index sensitivity // *Internat. Rev. Hydrobiol.* — 2003. — Vol. 88, № 1. — P. 3–15.
- Blackburn T.M., Gaston K.J.** Body size and density: the limits to biomass and energy use // *Oikos*. — 1994a. — Vol. 69, № 2. — P. 336–339.
- Blackburn T.M., Gaston K.J.** The distribution of body sizes of the world's bird species // *Oikos*. — 1994b. — Vol. 70. — P. 127–130.
- Blackburn T.M., Harvey P.H., Pagel M.D.** Species number, population density and body size relationships in natural communities // *Journ. of Animal Ecology*. — 1990. — Vol. 59, № 1. — P. 335–345.
- Brown J.H.** Macroecology. — Chicago : Univ. of Chicago Press, 1995. — 283 p.
- Brown J.H., Marquet P.A., Taper M.L.** Evolution of body size: consequences of an energetic definition fitness // *Amer. Natur.* — 1993. — Vol. 142, № 4. — P. 573–584.
- Bulla L.** An index of evenness and its associated diversity measure // *Oikos*. — 1994. — Vol. 70, № 1. — P. 167–171.
- DeBenedictis P.A.** On the correlation between certain diversity indices // *Amer. Natur.* — 1973. — Vol. 107 — P. 295–302.
- Engen S.** Some basic concepts in ecological equitability // *Ecological diversity in theory and practice*. — Fairland : Int. Coop. Publ. House, 1979. — P. 37–50.
- Fa D.A., Fa J.E.** Species diversity, abundance and body size in rocky-shore *Mollusca*: a twist in Siemann, Tilman and Haarstad's parabola? // *Journ. of Molluscan Studies*. — 2002. — Vol. 68. — P. 95–100.
- Gillman L.N., Wright S.D.** The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment // *Ecology*. — 2006. — Vol. 87. — P. 1234–1243.
- Gosselin F.** An assessment of the dependence of evenness indices on species richness // *J. Theor. Biol.* — 2006. — Vol. 242. — P. 591–597.
- Greenwood J.J.D., Gregory R.D., Harris S. et al.** Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals // *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B.* — 1996. — Vol. 351, № 1337. — P. 265–278.
- Grime J.P.** Competitive exclusion in herbaceous vegetation // *Nature*. — 1973. — Vol. 242. — P. 344–347.
- Grime J.P.** Plant strategies and vegetation processes. — Chichester : Wiley and Sons, 1979. — 222 p.
- Grime J.P.** Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem processes (2nd ed.). — N.Y. : John Wiley and Sons, 2001. — 417 p.
- Gross K.L., Willig M.R., Gough L. et al.** Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities // *Oikos*. — 2000. — Vol. 89. — P. 417–427.
- Harvey P.H., Lawton J.H.** Pattern in three dimensions // *Nature*. — 1986. — Vol. 324. — P. 212.
- Heip C.** A new index measuring evenness // *J. Mar. Biol. Ass. UK*. — 1974. — Vol. 54. — P. 555–557.
- Hill M.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. — 1973. — Vol. 54. — P. 427–432.
- Hubalek Z.** Measures of species diversity in ecology: an evaluation // *Folia Zoologica*. — 2000. — Vol. 49, № 4. — P. 241–260.
- Hurlbert S.H.** The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. — 1971. — Vol. 52, № 4. — P. 577–586.
- Huston M.** Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals // *Oikos*. — 1999. — Vol. 86. — P. 393–401.
- Hutchinson G.E., MacArthur R.H.** A theoretical ecological model of size distributions among species of animals // *Amer. Natur.* — 1959. — Vol. 93, № 869. — P. 117–125.
- Johnson M.P., Raven P.H.** Natural regulation of plant species diversity // *Evol. Biol.* — 1970. — Vol. 4. — P. 127–162.
- Jost L.** The relation between evenness and diversity // *Diversity*. — 2010. — Vol. 2. — P. 207–232.
- Keddy P.A.** Competition (2nd ed.). — Netherlands : Kluwer, Dordrecht, 2001. — 552 p.
- Krebs C.J.** Ecological methodology (2nd ed.). — Menlo Park : Benjamin Cummings, 1999. — 620 p.
- Lamb E.G.** Direct and indirect control of grassland community structure by litter, resources, and biomass // *Ecology*. — 2008. — Vol. 89, № 1. — P. 216–225.
- Lambshead P.J.D., Platt H.M., Shaw K.M.** Detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity // *J. Nat. Hist.* — 1983. — Vol. 17, № 6. — P. 859–874.

- Lawton J.H.** What is the relationship between population density and body size in animals? // *Oikos*. — 1989. — Vol. 55, № 3. — P. 429–434.
- Lloyd M., Ghelardi R.I.** A table for calculating the “equitability” component of species diversity // *J. Anim. Ecol.* — 1964. — Vol. 33, № 2. — P. 217–225.
- May R.M.** How many species are there on Earth? // *Science*. — 1988. — Vol. 241, № 4872. — P. 1441–1449.
- May R.M.** Patterns of species abundance and diversity // *Ecology and evolution of communities*. — Cambridge ; Massachusetts ; L. : Belknap Press, 1975. — P. 81–120.
- May R.M.** The dynamics and diversity of insect faunas // *Diversity of insect faunas : Sympos. of the Royal entomological society of London*. — Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1978. — Vol. 9. — P. 188–204.
- May R.M.** The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats // *Ecology*. — 1986. — Vol. 67, № 5. — P. 1115–1126.
- McIntosh R.P.** An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // *Ecology*. — 1967. — Vol. 48, № 3. — P. 392–404.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M. et al.** What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. — 2001. — Vol. 82. — P. 2381–2396.
- Morse D.R., Stork N.E., Lawton J.H.** Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees // *Ecological Entomology*. — 1988. — Vol. 13, № 1. — P. 25–37.
- Mouillot D., Mouquet N.** Species richness peaks for intermediate levels of community biomass in a fractal succession process with quasi-neutral interactions // *Oikos*. — 2006. — Vol. 115. — P. 349–357.
- Navarette S.A., Menge B.A.** The body size-population density relationship in tropical rocky intertidal communities // *J. Anim. Ecol.* — 1997. — Vol. 66, № 4. — P. 557–566.
- Pielou E.C.** The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. Theor. Biol.* — 1966. — Vol. 13. — P. 131–144.
- Preston F.W.** The commonness and rarity of species // *Ecology*. — 1948. — Vol. 29, № 3. — P. 254–283.
- Ricotta C., Avena G.** On the relationship between Pielou’s evenness and landscape dominance within the context of Hill’s diversity profiles // *Ecological Indicators*. — 2003. — Vol. 2, № 4. — P. 361–365.
- Risser P.G., Rise E.L.** Diversity in tree species in Oklahoma upland forests // *Ecology*. — 1971. — Vol. 52. — P. 876–880.
- Ritchie M.E., Olff H.** Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity // *Nature*. — 1999. — Vol. 400. — P. 557–560.
- Rosenzweig M.L.** Species diversity in space and time. — Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1995. — 436 p.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z.** How are diversity and productivity related? // *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. — Chicago : Univ. of Chicago Press, 1993. — P. 52–65.
- Rotenberry J.T.** Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient // *Ecology*. — 1978. — Vol. 59. — P. 693–699.
- Routledge R.D.** Evenness indices: are any admissible? // *Oikos*. — 1983. — Vol. 40, № 1. — P. 149–151.
- Shannon C.E.** A mathematical theory of communication // *Bell Syst. Technol. J.* — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 623–656.
- Sheldon A.L.** Equitability indices: Dependence on the species count // *Ecology*. — 1969. — Vol. 50, № 3. — P. 466–467.
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J.** Insect species diversity, abundance and body size relationships // *Nature*. — 1996. — Vol. 380. — P. 704–706.
- Simpson E.H.** Measurement of diversity // *Nature*. — 1949. — Vol. 163, № 4148. — P. 688.
- Smith B., Wilson J.B.** A consumer’s guide to evenness indices // *Oikos*. — 1996. — Vol. 76. — P. 70–82.
- Stanley S.M.** An explanation for Cope’s rule // *Evolution*. — 1973. — Vol. 27. — P. 1–26.
- Stevens M.H.H., Carson W.P.** The significance of assemblage-level thinning for species richness // *J. of Ecol.* — 1999. — Vol. 87, № 3. — P. 490–502.
- Sugihara G.** Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns // *Amer. Natur.* — 1980. — Vol. 116, № 6. — P. 770–787.
- Taylor L.R.** Bates, Williams, Hutchinson — a variety of diversities // *Diversity of insect faunas : 9th Sympos. of the Royal entomological society*. — Oxford : Blackwell, 1978. — P. 1–18.

Theil H. Economics and information theory. — Chicago : Rand McNally and Company, 1967. — 488 p.

Tilman D., Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities // Species diversity in ecological communities. — Chicago : Univ. of Chicago Press, 1993. — P. 13–25.

Whittaker R.H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. — 1965. — Vol. 147, № 3655. — P. 250–260.

Williams C.B. The relative abundance of different species in a wild populations // J. Anim. Ecol. — 1953. — Vol. 22, № 1. — P. 14–31.

Williams K. Evaluating community evenness as a function of environmental gradients: do trends in evenness occur? — Bozeman : Montana State University-Department of Ecology, 2009. — 25 p. (<http://www.esg.montana.edu/biol525/williams.docx>)

Поступила в редакцию 19.09.13 г.