

ОЦЕНКА СПЕКТРОВ МНОЖЕСТВЕННЫХ ФОРМ ФЕРМЕНТОВ С ПОМОЩЬЮ ПОКАЗАТЕЛЯ УРОВНЯ ВНУТРЕННЕГО РАЗНООБРАЗИЯ СИСТЕМЫ



На модельных электрофоретических спектрах проведена сравнительная оценка наиболее часто используемых в практике индексов разнообразия системы. Сформулированы основные требования к показателю разнообразия электрофоретических спектров. Предложена формула для оценки уровня разнообразия спектров множественных форм на основе синтеза показателя сложности системы Эшби и индекса Симпсона.

Введение. Электрофоретический анализ множественных форм белков (ферментов, в частности) давно стал мощным инструментом при решении вопросов биохимии, физиологии, генетики, систематики и селекции. При этом основное внимание исследователей уделяется дискретным характеристикам спектров: наличию тех или иных белковых фракций, их распределению в спектре и количественным показателям отдельных компонентов спектра. Интегральной оценки белкового спектра как системы, имеющей определенный уровень сложности, мы в литературе не встречали. Как правило, авторы ограничиваются коэффициентом полиморфизма, определяющим долю дифференцирующих (встречающихся только в одном объекте) фракций от общего количества фракций, выявляемых в сравниваемых объектах. Системный анализ спектра множественных форм белков может оказаться полезным при изучении закономерностей генетической регуляции биохимических процессов, формирования компенсаторных механизмов на физиолого-биохимическом уровне, а также в сравнительных исследованиях.

Разнообразие как интегральная характеристика биологических систем в подавляющем большинстве случаев изучается на эколого-популяционном уровне. Понятийный и математический аппарат в основном «подогнан» под специфические научные и методические проблемы экологии и популяционной генетики [1–8]. В связи с этим целью настоящей работы было определить основные требования к искомому показателю разнообразия белковых спектров и сравнить с установленными позиций основные используемые способы расчета степени внутреннего разнообразия.

Материал и методы. Степень разнообразия белкового спектра рассчитывали по следующим известным формулам, наиболее часто используемым в биологической практике.

Информационный индекс разнообразия Шеннона (цит. по [6])

$$H = -\sum p_i \cdot \log p_i.$$

При вычислении коэффициента Шеннона применяют логарифм по основанию 2 или по числу e [6].

Индекс полидоминантности Симпсона (цит. по [9])

$$D_s = 1/\sum p_i^2.$$

Индекс разнообразия Животовского [3]

$$\mu = (\sum \sqrt{p_i})^2.$$

Индекс Шелдона (цит. по [10])

$$SH = \exp(H),$$

где H – индекс Шеннона.

Энтропийный коэффициент Тейла (цит. по [10])

$$R_T = \log_2 N + H,$$

где H – энтропия, исчисляемая по индексу Шелдона.

Вероятность межвидовых встреч (цит. по [9])

$$PIE = 1 - \sum p_i^2.$$

Индекс выравненности экологических сообществ Пиелу (цит. по [9])

$$L = H / \log N,$$

где H – индекс Шеннона.

Во всех приведенных формулах в приложении к электрофоретическим спектрам N – количество белковых фракций, выявляемых на электрофореграммах, p_i – удельный вес отдельной белковой фракции в относительных долях.

Моделью для анализа служили гипотетические электрофоретические спектры. Анализировали спектры, имеющие одну, две, пять и десять фракций. Для каждого многополосного спектра рассматривали десять вариантов, различающихся удельным весом присутствующих в спектре фракций (табл. 1). Таким образом, анализируемые модельные спектры различались по числу элементов и уровню эквитабельности, под которой понимается степень выравненности системы. С точки зрения теории информации [11] система с самым высоким уровнем внутреннего разнообразия характеризуется равной вероятностью присутствия всех ее различающихся компонентов (в нашем случае, равным удельным весом электрофоретических фракций).

Математические операции, используемые в приведенных формулах (логарифмирование, возведение в степень и т. д.), приближают эмпирическую выборку к нормальному распределению [6], что обеспечивает правомочность использования стандартной статистической обработки получаемых результатов.

Результаты исследований и их обсуждение. При оценке внутреннего разнообразия исследуемых систем выбор того или иного показателя не является столь очевидным. В настоящее время известно не менее трех десятков способов расчета уровня разнообразия [12–14]. Каждый из них имеет свои преимущества и недостатки как с математической точки зрения, так и при практическом применении на реальных природных объектах [6, 8, 10, 12–16]. Выбранный показатель должен соответствовать поставленным задачам и особенностям исследуемого предмета как системы.

Остановимся на требованиях к рассматриваемым показателям, существенным, по нашему мнению, при анализе электрофоретических спектров:

1) искомым показателем должен реагировать как на количество фракций на электрофореграммах, так и на характер их распределения по удельному весу;

2) показатель разнообразия должен возрастать при увеличении количества фракций и при убывании невыравненности электрофоретического спектра;

3) показатель должен изменяться в достаточно широком диапазоне значений;

4) одной из особенностей электрофоретического анализа является определенная неоднозначность в отношении количественного и даже качественного определения фракций, имеющих минимальный удельный вес.

В связи с этим оценка внутреннего разнообразия электрофоретических спектров должна быть максимально строга к таким суперминорным фракциям и минимально реагировать на колебания их численности.

В табл. 1 и 2 приведены значения уровня разнообразия модельных спектров, рассчитанные по разным формулам, и основные статистические характеристики сравниваемых индексов. Все показатели (D , H , PIE , L , SH , μ) за исключением коэффициента Тейла не удовлетворяют всем приведенным требованиям. Невысокая эффективность указанных показателей наглядно проявляется при сравнении спектров с очень низкой эквитабельностью (№ 1, 11, 19–21 и 29–31): по каждому индексу получены близкие значения уровня разнообразия для спектров с разным количеством фракций.

Основные параметры анализируемых показателей вытекают из математических операций,

Таблица 1
Значения показателей уровня разнообразия для электрофоретических спектров с различным количеством и распределением фракций

№ п.п	Удельный вес электрофоретических фракций, доли										N*	Значения индексов разнообразия						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		D	PIE	L	H	SH	μ	RT
1	1,000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00	0,00
2	0,500	0,500	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2,00	0,50	1,00	1,00	2,72	2,00	2,00
3	0,550	0,450	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,98	0,50	0,99	0,99	2,70	1,99	1,99
4	0,600	0,400	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,92	0,48	0,97	0,97	2,64	1,98	1,97
5	0,650	0,350	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,83	0,46	0,93	0,93	2,54	1,95	1,93
6	0,700	0,300	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,72	0,42	0,88	0,88	2,41	1,92	1,88
7	0,750	0,250	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,60	0,38	0,81	0,81	2,25	1,87	1,81
8	0,800	0,200	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,47	0,32	0,72	0,72	2,06	1,80	1,72
9	0,850	0,150	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,34	0,26	0,61	0,61	1,84	1,71	1,61
10	0,900	0,100	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,22	0,18	0,47	0,47	1,60	1,60	1,47
11	0,980	0,020	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,04	0,04	0,14	0,14	1,15	1,28	1,14
12	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200	0	0	0	0	0	5	5,00	0,80	1,00	2,32	10,20	5,00	4,64
13	0,250	0,250	0,250	0,130	0,120	0	0	0	0	0	5	4,57	0,78	0,97	2,25	9,48	4,87	4,57
14	0,300	0,250	0,250	0,100	0,100	0	0	0	0	0	5	4,26	0,77	0,94	2,19	8,89	4,75	4,51
15	0,450	0,200	0,150	0,100	0,100	0	0	0	0	0	5	3,51	0,72	0,89	2,06	7,83	4,57	4,38
16	0,500	0,200	0,100	0,100	0,100	0	0	0	0	0	5	3,13	0,68	0,84	1,96	7,11	4,42	4,28
17	0,600	0,200	0,150	0,025	0,025	0	0	0	0	0	5	2,36	0,58	0,68	1,58	4,87	3,71	3,91
18	0,750	0,110	0,050	0,050	0,040	0	0	0	0	0	5	1,72	0,42	0,55	1,28	3,59	3,40	3,60
19	0,977	0,005	0,005	0,005	0,008	0	0	0	0	0	5	1,05	0,05	0,09	0,20	1,23	1,66	2,53
20	0,980	0,005	0,005	0,005	0,005	0	0	0	0	0	5	1,04	0,04	0,08	0,18	1,20	1,62	2,50
21	0,983	0,005	0,005	0,005	0,002	0	0	0	0	0	5	1,03	0,03	0,07	0,16	1,17	1,56	2,48
22	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	0,100	10	10,00	0,90	1,00	3,32	27,71	10,00	6,64
23	0,200	0,200	0,075	0,075	0,075	0,075	0,075	0,075	0,075	0,075	10	8,00	0,88	0,95	3,17	23,83	9,52	6,49
24	0,250	0,190	0,130	0,110	0,100	0,100	0,030	0,030	0,030	0,030	10	6,61	0,85	0,89	2,96	19,29	8,72	6,28
25	0,300	0,190	0,150	0,100	0,090	0,060	0,050	0,020	0,020	0,020	10	5,75	0,83	0,85	2,83	16,94	8,29	6,15
26	0,400	0,173	0,150	0,095	0,065	0,045	0,024	0,020	0,016	0,012	10	4,37	0,77	0,77	2,57	13,09	7,53	5,89
27	0,500	0,175	0,075	0,060	0,055	0,050	0,040	0,030	0,010	0,005	10	3,36	0,70	0,71	2,35	10,51	7,00	5,67
28	0,600	0,150	0,100	0,050	0,050	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010	10	2,51	0,60	0,59	1,95	7,02	5,88	5,27
29	0,977	0,004	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,003	0,003	0,003	10	1,05	0,05	0,07	0,23	1,26	2,07	3,55
30	0,980	0,004	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	10	1,04	0,04	0,06	0,20	1,23	1,99	3,53
31	0,983	0,004	0,002	0,002	0,002	0,002	0,002	0,001	0,001	0,001	10	1,03	0,03	0,05	0,18	1,19	1,89	3,50

* Количество фракций в спектре.

Таблица 2

**Основные статистические характеристики сравниваемых индексов
(на основе данных оценки всех модельных электрофоретических спектров)**

Статистические параметры	Индексы разнообразия						
	<i>D</i>	<i>PIE</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>SH</i>	μ	<i>R_T</i>
Среднее арифметическое	2,86	0,45	0,63	1,34	6,47	3,79	3,48
Стандартное отклонение	2,26	0,31	0,36	1,04	7,10	2,71	1,81
Стандартная ошибка среднего арифметического	0,06	0,06	0,07	0,19	1,27	0,49	0,33
Коэффициент варьирования	79,3	68,4	57,7	77,6	109,7	71,5	52,1
Корреляция варьирования значений индекса с варьированием показателей спектра	0,90	0,63	0,44	0,86	0,97	0,97	0,98
Сопоставление индексов, полученных для разных спектров (x_{i+n}/x_i), %							
№ 11 и 1	104	—	—	—	115	128	—
№ 20 и 11	100	100	57	128	104	127	219
№ 29 и 19	100	100	78	115	102	125	140
№ 30 и 20	100	100	75	111	102	123	141
№ 31 и 21	100	100	71	112	102	121	141

Таблица 3

Свойства сравниваемых индексов разнообразия

Показатель	Индексы разнообразия						
	<i>D</i>	<i>PIE</i>	<i>L</i>	<i>H</i>	<i>SH</i>	μ	<i>R_T</i>
Зависимость максимального значения индекса от <i>N</i>	Есть	Есть	Нет	Есть	Есть	Есть	Есть
Максимальное значение индекса	= <i>N</i>	= $1 - 1/N$	= 1	= $\log N$	= $\exp(\log N)$	= <i>N</i>	= $2 \cdot \log N$
Зависимость минимального значения индекса от <i>N</i>	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Есть
Минимальное значение индекса	→ 1 при любом <i>N</i>	→ 0 при любом <i>N</i>	= 0 при любом <i>N</i>	→ 0 при любом <i>N</i>	→ 1 при любом <i>N</i>	→ 1 при любом <i>N</i>	→ $\log N$

Примечания. При вычислении энтропии условилось считать, что $\log 0 = 0$ [11], *N* – количество фракций в спектре.

заложенных в формулы их вычисления (табл. 3). Максимальные значения индексов (кроме индекса Пиелу) определяются количеством фракций (*N*), минимальные же значения стремятся к определенной величине, не зависящей от *N*. Это обуславливает незначительные расхождения величин индексов разнообразия в невыравненных системах. Зависимость минимального значения индекса от количества компонентов в системе имеется только при расчете коэффициента Тейла.

Следует подчеркнуть, что все сравниваемые показатели (кроме коэффициента Тейла) оце-

нивают в первую очередь эквитабельность систем. Их зависимость от числа компонентов системы незначительна и математически обеспечивается благодаря операции суммирования количественных параметров компонентов. Особенно отчетливо такое свойство индексов разнообразия проявляется в показателе Пиелу, который оценивает «чистую выравненность» [6]. В разных индексах эквитабельность вычисляется разными способами, что приводит к индивидуальным особенностям индексов в оценке выравненности. Значение индекса Симпсона в значительной степени определяется удель-

Таблица 4
Сопоставление статистических характеристик
и свойств коэффициента Тейла (R_T)
с показателем разнообразия K_D

Статистические параметры и свойства индексов	Индексы разнообразия	
	R_T	K_D
Среднее арифметическое *	3,48	7,28
Стандартное отклонение *	1,81	8,19
Стандартная ошибка среднего арифметического *	0,33	1,47
Коэффициент варьирования *	52,1	112,5
Корреляция варьирования значений индекса с варьированием показателей спектра *	0,98	0,99
Максимальное значение индекса	$= 2 \cdot \log N$	$= N \cdot \log N$
Минимальное значение индекса	$\rightarrow \log N$	$\rightarrow \log N$
Сопоставление индексов, полученных для разных спектров (x_{i+n}/x_i), %		
№ 12 и 2	232	581
№ 22 и 12	143	286
№ 20 и 11	219	233
№ 23 и 24	103	121
№ 24 и 25	102	115
№ 29 и 19	140	143
№ 30 и 20	141	143
№ 31 и 21	141	143
№ 20 и 21	101	101
№ 30 и 31	101	101

* Расчеты проведены на основе данных оценки всех модельных электрофоретических спектров (табл. 1).

ным весом мажорных фракций, так как возведение в квадрат малых величин существенно снижает их вклад в общую сумму. Индекс Шеннона более чувствителен к колебаниям удельного веса минорных фракций. Сопоставление двух указанных индексов приводит к заключению, что при оценке электрофоретических спектров более предпочтительным является расчет разнообразия, основанный на формуле дисперсии, как в индексе Симпсона (см. требование 4).

Принято считать, что высокая эквивалентность системы эквивалентна ее высокому внутреннему разнообразию [10]. Действительно,

фраза из ста разных слов гораздо богаче, разнообразнее, нежели текст с таким же количеством слов, в котором одно будет встречаться в половине случаев. Однако установление вероятности встречаемости разных компонентов системы (степени выравнивания) явно недостаточно для адекватной оценки уровня внутреннего разнообразия. Другим важнейшим критерием внутреннего разнообразия системы выступает количество составляющих ее элементов.

Таким образом, в формуле расчета уровня разнообразия должны учитываться два критерия: количество компонентов системы и ее выравнивание. Из сравниваемых показателей это обеспечивается при использовании только коэффициента Тейла. Однако диапазон варьирования значений упомянутого показателя слабо зависит от уровня разнообразия системы, что уменьшает его наглядность и может понизить в определенных ситуациях вероятность установления достоверности различий в сравнительных исследованиях. Кроме того, коэффициент Тейла в определенной степени толерантен к колебанию значений мажорных компонентов системы (табл. 4). Сказанное поставило перед необходимостью разработки иного показателя разнообразия, который бы в большей мере удовлетворял сформулированным выше требованиям. В общем виде степень разнообразия прямо пропорциональна количеству компонентов и обратно пропорциональна уровню невыравнивания системы. Связь разнообразия с числом компонентов (N) выразили, как и Тейл, через известную формулу Эшби [11] $= \log_2 N$.

Выравнивание системы рассчитывали по формуле дисперсии, а не через энтропийный показатель Шеннона, как это сделал Тейл. Взаимодействие двух основных составляющих сложности системы (число компонентов системы и ее эквивалентность) устанавливали не через операцию суммирования, а через умножение.

Предлагаемая формула оценки разнообразия

$$K_D = \log_2 N / \sum p_i^2,$$

где K_D – показатель разнообразия спектра, N – количество фракций в спектре, p_i – удельный вес в спектре каждой фракции, выраженный в долях.

В табл. 4 показаны результаты сравнения предлагаемого индекса с индексом Тейла.

Из представленных в табл. 4 данных видно, что предлагаемый показатель разнообразия спектра K_D зависит как от количества фракций, так и от степени выравненности спектра. При этом показатель K_D имеет больший размах варьирования значений, чем коэффициент Тейла, что может оказаться полезным при сопоставлении спектров со сходным распределением фракций. Предлагаемый показатель в отличие от коэффициента Тейла сильнее реагирует на общее количество фракций, менее чувствителен к колебаниям минорных компонентов, но более восприимчив к изменению мажорных фракций спектра (см. сравниваемые варианты № 23 и 24, 24 и 25). Последнее означает, что при использовании показателя K_D в большей мере обеспечивается выполнение четвертого требования, чем при проведении расчетов на основании коэффициента Тейла.

Приведем пример анализа реального спектра, полученного при выявлении пероксидазной активности после электрофоретического разделения грубого экстракта из двух растительных объектов (рисунок). Анализ спектров ферментов можно проводить на денситометрах, однако эта аппаратура довольно дорогостоящая. Мы документировали электрофореграммы с помощью сканирующей приставки к персональному компьютеру. Для количественной обработки изображения гелей использовали компьютерную программу АнаИС (М.А. Поджарский, Д.Г. Рыбалка, *podzharsky@ukr.net*), с помощью которой для каждой изоформы определяется коэффициент относительной подвижности (R_f), активность в условных единицах (пиксели) и ее удельный вес в спектре фермента (%). Необходимые для расчетов количественные показатели исследуемых спектров приведены в табл. 5.

Для расчета коэффициента показателя разнообразия спектров использовали программу Microsoft Excel. Содержание операций в ячейке Microsoft Excel при расчете коэффициента K_D следующее:

$$= \text{LOG}(N;2)/\text{СУММКВ}(\text{число1}; \text{число2}; \dots \text{числоN}) * 10000 \text{ENTER},$$

где N – количество изоформ (фракций) в



Электрофоретические спектры пероксидазы *Riccia fluitans* L. (1) и *Leptodictum riparium* (Hedw.) Warnst. (2)

Таблица 5
Количественные показатели электрофоретических спектров пероксидазы исследуемых видов растений

Порядковый номер изоформы	Удельный вес изоформы в спектре, %	
	<i>R. fluitans</i>	<i>L. riparium</i>
1	7,77	4,46
2	17,20	4,34
3	15,90	4,42
4	16,80	5,90
5	10,80	5,64
6	3,78	5,37
7	1,88	3,26
8	2,19	1,68
9	1,49	1,86
10	1,59	1,92
11	1,79	1,99
12	4,79	2,06
13	4,86	3,40
14	4,93	43,20
15	4,23	10,50
Общее количество изоформ	15	15
Значение показателя K_D	34,66	18,00
Значение коэффициента Тейла	7,36	6,94

спектре, число1; число2; ... числоN – значения удельного веса каждой изоформы в процентах. Операция умножения на 10 000 связана с переводом значений удельного вес изоформ, выраженных в процентах, в доли единицы.

Расчет показателя K_D продемонстрировал, что, несмотря на одинаковое число тестируемых фракций, исследуемые спектры существенно различаются по уровню сложности. Действительно, у образца из *L. riparium* более 40 % всей ферментативной активности сосредоточено в одной малоподвижной фракции (№ 14), тогда как у *R. fluitans* распределение активности более равномерно, т.е. спектр характеризуется более высоким уровнем эквитабельности и соответственно имеет более высокий уровень сложности. На приведенном примере хорошо видно

преимущество показателя K_D по сравнению с коэффициентом Тейла R_T . В первом случае различие по уровню сложности между спектрами двух видов практически двукратное, тогда как коэффициент Тейла дает довольно близкие значения. Полученные для исследуемых образцов значения коэффициента Тейла почти достигают максимальной величины для спектра, имеющего 15 изоформ (7,81). Значения же показателя K_D для тестируемых электрофореграмм составляют лишь 30 и 59 % от максимально возможного (58,60).

С помощью показателя внутреннего разнообразия электрофоретических спектров ферментов можно, в частности, произвести оценку уровня сложности систем организма, обеспечивающих и контролирующих исследуемое разнообразие множественных форм ферментов. Известно, что в основе множественности ферментов лежат две основные группы факторов: генетические (разные гены, аллели генов и их комбинации) и различные механизмы посттрансляционной модификации белков [17]. Последние в конечном счете также во многом определяются генетическим аппаратом клеток. В соответствии с первым законом кибернетики разнообразие системы управления должно быть адекватно разнообразию управляемой системы [11]. В приложении к рассматриваемому примеру более высокому уровню разнообразия спектра белков должна соответствовать более сложно организованная система (в первую очередь, генотип), которая контролирует формирование упомянутого спектра. Вместе с тем процесс управления приводит к уменьшению разнообразия управляемой системы, понижению уровня ее неопределенности. Следовательно, уменьшение уровня разнообразия спектра множественных форм в одном объекте по сравнению с другими аналогичными объектами при прочих равных условиях можно объяснять наличием более жесткой системы контроля со стороны генетического аппарата и передаточных систем в организме. Получение определенных выводов потребует специально организованных экспериментов.

Показатель внутреннего разнообразия может также найти применение при анализе электрофоретических спектров нуклеиновых кислот, получаемых при исследовании фраг-

ментов рестрикции ДНК и ПЦР-анализе в его количественном варианте.

V.A. Topnikov, L.F. Diachenko, V.M. Totzky

ESTIMATION OF ENZYME MULTIPLE MOLECULAR FORMS SPECTRA USING THE INDEX OF SYSTEM DIVERSITY LEVEL

Comparative estimation of the most widely used indexes of the system diversity has been carried out using model electrophoretic spectra. The basic requirements to the diversity index of electrophoretic spectra are formulated. A formula for the estimation of the level of spectra diversity of multiple forms on the basis of synthesis of the Ashby complication of the system index and the Simpson index is offered.

В.А. Топтиков, Л.Ф. Дьяченко, В.М. Тоцкий

ОЦІНКА СПЕКТРІВ МНОЖИННИХ ФОРМ ФЕРМЕНТІВ ЗА ДОПОМОГОЮ ПОКАЗНИКА РІВНЯ ВНУТРІШНЬОГО РОЗМАЇТТЯ СИСТЕМИ

На модельних електрофоретичних спектрах проведена порівняльна оцінка індексів розмаїття системи, які найчастіше використовують у практиці. Сформульовано основні вимоги до показників розмаїття електрофоретичних спектрів. Запропоновано формулу для оцінки рівня розмаїття спектрів множинних форм на основі показника складності системи Ешбі та індексу Симпсона.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — 429 с.
2. Драгавцев В.А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и методы прогноза эффективности аналитической лесной селекции. — М.: Центральный НИИ лесной генетики и селекции, 1973. — 16 с.
3. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. — 1980. — 41, № 6. — С. 828–836.
4. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерки учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.
6. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
7. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. — М.: Наука, 1968. — 451 с.
8. Царев А.П. Методы количественной оценки внутривидового разнообразия лесных древесных пород. — Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. ун-та, 1998. — 52 с.

9. *Залепухин В.В.* Теоретические аспекты биоразнообразия : Учеб. пособие. — Волгоград : Изд-во ВолГУ, 2003. — 192 с.
10. *Шитиков В.К., Розенберг Г.С.* Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения. Избранные главы из монографии : Структурный анализ экологических систем [Электронный ресурс]. — 2006. — Режим доступа: http://www.ievbran.ru/kiril/Article/A20/Div_Bak.htm.
11. *Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. — М.: Изд-во иностр. лит-ры., 1959. — 432 с.
12. *Левич А.П.* Структура экологических сообществ. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 181 с.
13. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. — М.: Мир, 1992. — 181 с.
14. *Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М.* Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. — М.: Наука, 1994. — С. 86–98.
15. *Протасов А.А.* Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Киев : Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2002. — 105 с.
16. *Пузнецките К.С., Марушкина Е.В.* Применение индексов альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ для оценки трофического статуса водоемов (на примере некоторых озер чебаркульской группы) // Вестн. Челябин. гос. ун-та. Сер. 12. Экология. Природопользование. — 2005. — № 1(1). — С. 22–25.
17. *Райдер К., Тейлор К.* Изоферменты. — М.: Мир, 1983. — 106 с.

Поступила 26.11.08