

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ОТКЛОНЕНИЯ ЛАНДШАФТНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ОТ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ПОМОЩИ ЭНТРОПИИ ШЕННОНА

Введение

В последние 20 лет, в связи с тем, что глобальное изменение климата стало более заметным, экологические исследования проводились в значительно больших пространственных масштабах (O'Neill et al., 1988; Gustafson, 1998). Наземные ландшафты обычно состоят из мозаики различных типов покровов растительность / земля. Ландшафтная экология определенно принимает, что пространственное размещение пятен покрова имеет экологическое значение, и пытается понять взаимодействие между структурой больших пространственно неоднородных территорий и экологическими процессами ландшафтной мозаики (для обзора см.: Forman, Godron, 1986; Forman, 1995 и ссылки в этих работах). Осознание влияния пространственной неоднородности на экологические процессы ландшафтной мозаики требует определенного способа количественной оценки ландшафтного разнообразия в пространстве и во времени посредством набора индексов, которые охватывают значимые экологические аспекты ландшафтной структуры (Turner, 1990; Milne, 1992; Gustafson, 1998). В связи с этим получили широкое распространение дистанционные методы и географические информационные системы (GIS). В результате теперь имеются сотни индексов для количественной оценки различных аспектов ландшафтной структуры и разнообразия, основанных на грид-тематических картах (например, O'Neill et al., 1988; McGarigal, Marks, 1995; Riitters et al., 1995). Более того, когда ландшафтные структуры количественно оценены, их причины и возможные воздействия на экологические процессы могут быть точно протестированы, если ожидаемая структура, при отсутствии специфического процесса, известна (Gardner et al., 1987; Turner, 1990; Gardner and O'Neill, 1991). Этот тип ожидаемой структуры был назван нейтральной ландшафтной моделью (Caswell, 1976; Harvey et al., 1983; Gotelli, Graves, 1996; With, King, 1997). Подход нейтрального моделирования имеет поэтому первостепенное значение для точного анализа влияния ландшафтной мозаики на экологические процессы.

В ландшафтной экологической литературе обычно полагаются на симуляции (эффект внешних соответствий), основанные на случайных и фрактальных компьютерных нейтральных моделях, чтобы проверить гипотезы об ожидаемых взаимоотношениях между данным экологическим процессом и ландшафтной пространственной неоднородностью (Gardner, O'Neill, 1991). Однако, несмотря на большое количество предложенных компьютерных нейтральных моделей (для обзора см.: With, King, 1997), они в основном носили теоретический характер, в то время как их практическое применение не было убедительно показано (Schumaker, 1996). И наоборот, мало внимания было уделено возможному использованию распределения потенциальной естественной растительности (PNV) как экологически значимой точки отсчета для оценки структуры ландшафта.

В этой статье предлагается нейтральная модель, основанная на распределении PNV, как возможный эталон для нормализации индекса разнообразия Шеннона, вычисленный на основе карт растительности.

Измерение ландшафтного разнообразия с помощью индекса энтропии Шеннона

Основанные на энтропии индексы, берущие свое концептуальное начало из теории информации Шеннона (Shannon, 1948), имеют в экологической литературе длинную историю в попытках количественно оценить разнообразие сообщества (Margalef, 1958; Pielou, 1966, 1975; Magurran, 1988). Представим растительное сообщество, состоящее из N видов, где n_i есть число индивидуумов, принадлежащих i -тому виду ($i = 1, 2, \dots, N$), и позволим обозначить относительную частоту p_i , при

$$0 \leq p_i \leq 1, \sum_{i=1}^n p_i = 1.$$

Согласно Шеннону (Shannon, 1948), количество статистической информации (или энтропия Шеннона, H), заключенной в наблюдаемой величине p_i , есть $H = -\log p_i$, где $\log p_i = 0$, для $p_i = 0$. Заметим, что в определении Шеннона основание двоичного логарифма используется, чтобы измерить содержание информации в битах, в то время как в экологических исследованиях традиционно используется натуральный логарифм (Tóthmérész, 1995).

Важное свойство количества энтропии Шеннона состоит в том, что, если p_i не зависит от p_j , то $H_{(n_i, n_j)} = H_{(n_i)} + H_{(n_j)}$. Поэтому энтропия сообщества, состоящего из N видов, определяется как взвешенное среднее количества энтропии, связанной с единичным видом:

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \log p_i \quad (1)$$

Равенство 1 является Шенноновским фундаментальным выражением для описания содержания информации в сигналах, которые несут послание от источника к месту назначения. Теоретическая основа для интерпретации энтропии Шеннона, как меры информации, имеет отношение к связи между теорией информации и концепцией энтропии в пределах классической статистической механики (Khinchin, 1957). Основная идея состоит в том, что информацию можно трактовать как физическое количество, такое как энергия, масса или момент (Kaur et al., 1997). С экологической точки зрения энтропию H данного сообщества можно рассматривать как меру неопределенности в предсказании относительного обилия видов. Идея неопределенности, находящаяся у своего максимума, когда энтропия самая высокая, сделала концепцию энтропии основой теории разнообразия (Orlóci, 1991).

В то время как индекс энтропии Шеннона был широко использован в экологической литературе для количественной оценки таких свойств ландшафта, как уровень разнообразия сообщества и популяции, ландшафтные индексы, основанные на энтропии, являются самыми обычными применяемыми мерами для представления ландшафтного разнообразия в пространстве и во времени (O'Neill et al., 1988; Li, Reynolds, 1993; United States, 1994; Riitters et al., 1995, 1996).

Здесь приводятся традиционные нейтральные модели, основанные на максимуме энтропии, т.е. на равновероятностных случайных распределениях всех классов наземного покрова (O'Neill et al., 1988). Легко видеть, что для данного ландшафта максимальное значение энтропии Шеннона $H_{\max} = \log N$ достигается, если все типы наземного покрова присутствуют в равных пропорциях. Нормализация H в отношении к максимальной энтропии:

$$J = H / H_{\max} \quad (2)$$

называется «выравненностью», поскольку она измеряет отклонение от равномерного распределения индивидуумов среди N видов (Pielou, 1975). Представление максимальной энтропии в уравнении нормализует индекс разнообразия в ландшафтах с различным числом типов наземного покрова. J представляет поэтому отклонение объема (количества) вычисленной энтропии от ее теоретического максимума. В уравнении 2, когда H приближается к H_{\max} , значение J стремится к единице. Заметим, что выравниваемость Pielou (1975) J близко родственна индексу доминирования $D = H_{\max} - H$, предложенному O'Neill et al. (1988) для количественной оценки ландшафтного разнообразия. Для более глубокого вникания в формальное соотношение между выравниваемостью и доминированием см. Hill (1973).

Однако распределение в реальных ландшафтах классов наземного покрова никогда не является случайным, но обнаруживает пространственный и временной порядок в результате сложного взаимодействия природных и антропогенных процессов, так же как и топографических ограничений (Forman, 1995; Schumaker, 1996). Следовательно, в то время как максимальная энтропия H_{\max} представляет собой статистически значимую нейтральную модель для понимания предела, до которого реальные ландшафты отклоняются от случайности и равновозможности, экологически более точная рекомендация для различения ландшафтного разнообразия, которое может быть измерено, и разнообразия, которое относится к критическим экологическим процессам, была бы более полезной опцией.

Нейтральные модели, основанные на распределении PNV

Альтернативой вышесказанному является энтропия, вычисленная исходя из распределения по ландшафту PNV. Она может играть роль нейтральной модели для основанных на разнообразии ландшафтных измерений. Существует давняя традиция в науке о растительности, состоящая в том, что распределение растительности в первую очередь определяется физическими условиями среды, и предполагающая, что устойчивые растительные сообщества и виды находятся в равновесии с параметрами окружающей среды (см., например, Braun-Blanquet, 1928; Whittaker, 1975). PNV может быть определена как заключительное растительное сообщество, которое развилось бы при условии, если все влияния человека на этот участок (местообитание) и его непосредственное окружение внезапно прекратилось бы (Tüxen, 1956; Westhof and van der Maarel, 1978; Bredenkamp et al., 1998). Заметим, что из предыдущего определения следует, что любая PNV является гипотетической, и ее пространственное распределение в ряде случаев сомнительно и поэтому часто устанавливается с трудом (Kowarik, 1987; Härdtle, 1995; Moravec, 1998; Zerbe, 1998). Однако разрозненные остатки естественной и полусредственной растительности, встречающиеся в большинстве современных ландшафтов, обычно существенно помогают в оценке PNV (Ellenberg, 1988; Wildi, Krüsi, 1992). В результате большинство типов сообществ, представляющих потенциальную естественную растительность Европы, было выделено и описано в отношении их видового состава, разнообразия, устойчивости, структуры, продуктивности и условий местообитания (Brzeziecki et al., 1993).

В этой статье мы используем распределение PNV как основу рекомендаций для нормализации ландшафтного разнообразия актуальной реальной растительности (ARV) в горах Лепини (центральная Италия) в grid-based GIS. Новый индекс, подобный индексу выравниваемости, получен путем подстановки энтропии, вычисленной из PNV-карты (H_{PNV}), для традиционного максимума энтропии в уравнении 2.

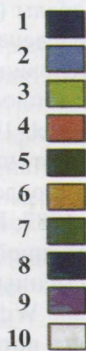
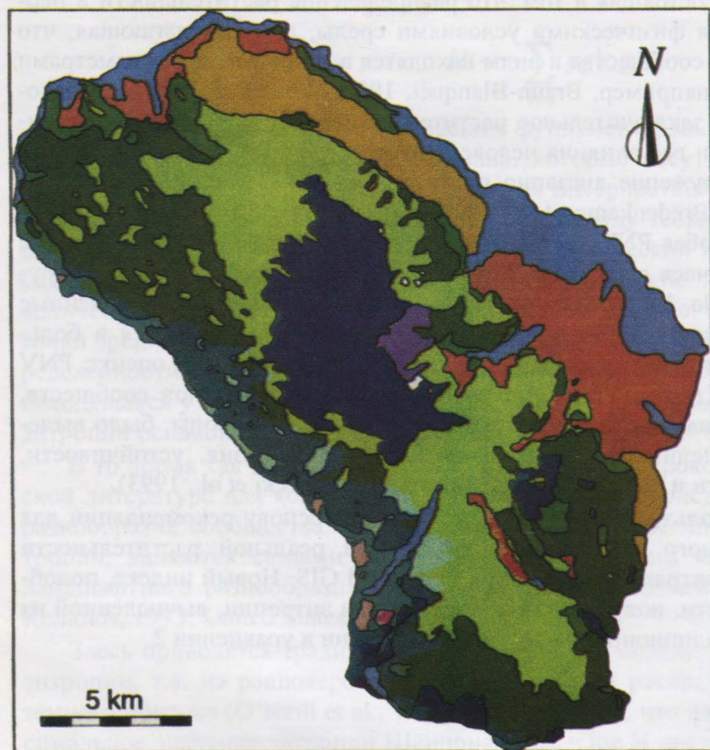
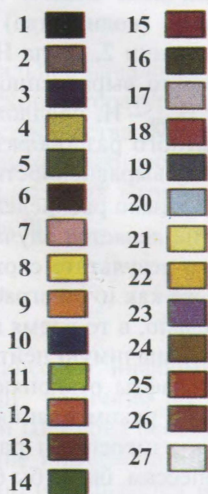
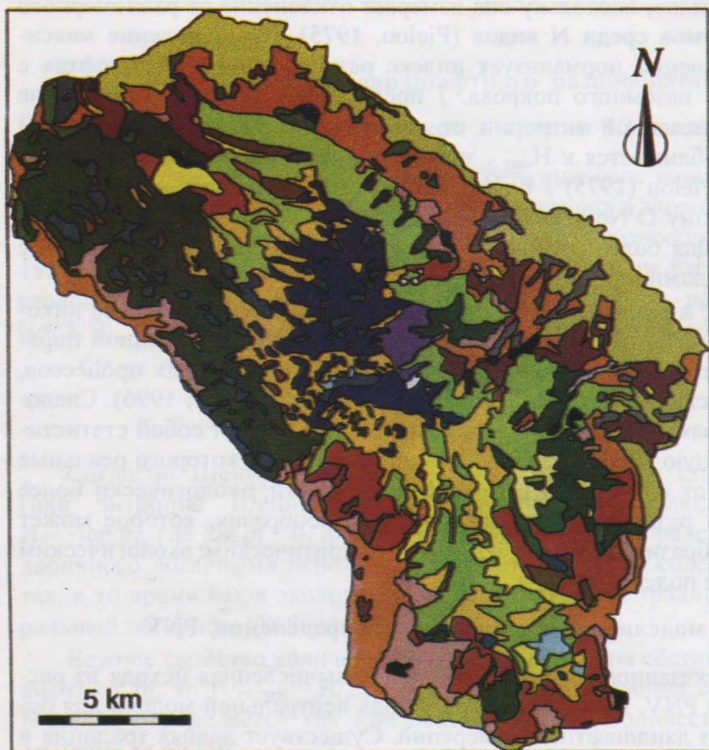


Рис. 1. Карта актуальной реальной растительности (АРВ) района исследования (вверху) и Карта естественной потенциальной растительности (PNV) района исследования (внизу).
 Легенды к картам приведены в тексте

Легенда к Карте актуальной реальной растительности (ARV):

1 – сплошная городская застройка; 2 – прерывистая городская застройка; 3 – карьер; 4 – неорошаемые пахотные земли; 5 – виноградники; 6 – посадки *Castanea sativa*; 7 – оливковые рощи; 8 – пастбища; 9 – мозаика однолетних и постоянных культур; 10 – лес из *Fagus sylvatica*; 11 – лес из *Ostrya carpinifolia*; 12 – лес из *Quercus pubescens* и *Q. cerris*; 13 – молодая поросль из *Castanea sativa*; 14 – лес из *Quercus pubescens*; 15 – кустарники из *Cercis siliquastrum* и *Pistacia terebinthus*; 16 – лес из *Quercus ilex*; 17 – лес из *Robinia pseudacacia*; 18 – посадки *Pinus* sp.; 19 – луг из *Lolium* sp.; 20 – папоротниковые заросли из *Pteridium aquilinum*; 21 – луг из *Dorycnium pentaphyllum* и *Lotus tenuis*; 22 – луг из *Festuca circummediterranea* и *Koeleria splendens*; 23 – горная гаррига из *Salvia officinalis*; 24 – луг из *Trifolium* sp.; 25 – степь из *Ampelodesmos mauritanicus* и *Clematis* sp.; 26 – кустарники из *Prunus spinosa* и *Rosa* sp.; 27 – растительность осыпей.

Легенда к Карте естественной потенциальной растительности (PNV):

1 – лес из *Fagus sylvatica*; 2 – пиротрофильный лес из мозаики *Quercus cerris* и *Q. robur*; 3 – лес из *Ostrya carpinifolia*; 4 – лес из *Quercus cerris*; 5 – лес из *Q. ilex*; 6 – лес из *Q. pubescens* и *Q. cerris*; 7 – лес из *Q. pubescens*; 8 – лес из *Q. suber*; 9 – горная гаррига из *Salvia officinalis*; 10 – растительность осыпей.

Методы и результаты

Для анализа был выбран пробный участок, приблизительно равный 243 км², в северо-восточной части гор Лепини (центральная Италия). Эти горы образуют северную часть хребта Вольци (Volsci Range), большого известнякового массива, состоящего из двух параллельных цепей, преимущественно ориентированных с северо-запада на юго-восток, разделенных долиной Карпинето. Высоты варьируют от 100 м над ур. м. в пределах самых низких аллювиальных равнин до 1339 м над ур. м. на горе Салерно. Согласно классификации Бласи (Blasi, 1994), биоклимат гор Лепини варьирует от переходного среднесредиземноморского до умеренного. Однако из-за их сложных топографических, геоморфологических и геологических условий горы Лепини подвержены сильным локальным колебаниям климата и условий среды.

Чтобы обозначить положение границ, была составлена карта ARV м. 1 : 50 000 на основе геоботанических описаний и панхроматических аэрофотоснимков в м. 1 : 44 000, сделанных весной 1993 г. Затем была составлена PNV-карта путем наложения ARV-карты на карту экотопов изученного района (рис. 1). Карта экотопов была получена путем объединения информации, добытой из вспомогательных тематических карт, таких как топографические, геоморфологические и почвенные (Carranza, 1998), и была использована, чтобы определить пространственное распределение потенциальной ниши для каждого PNV-типа, при этом знания автора, как эксперта, были решающими при выделении картируемых единиц PNV.

Карты ARV и PNV были оцифрованы с пространственным разрешением в 50 м. Из растровых карт H_{ARV} и H_{PNV} были рассчитаны, используя натуральные логарифмы. Наконец, были рассчитаны традиционная выравненность ($J=H / H_{max}$) и новый, подобный выравненности индекс, названный "отношение актуальной энтропии к потенциальной" ($H_{A, P} = H_{ARV} / H_{PNV}$), где H_{max} заменено на H_{PNV} .

Путем подстановки H_{PNV} вместо H_{max} отношение актуальной энтропии к потенциальной $H_{A, P}$ измеряет предел, до которого разнообразие ARV-карты отклоняется от такового PNV-карты и поэтому может интерпретироваться как мера дивергенции (скорость уменьшения) энтропии Шеннона от ARV к PNV-разнообразию. Заметим, однако, что если традиционный максимум энтропии ($H_{max} = \ln N$) представляет верхнее (теоретически) значение энтропии для ландшафта, состоящего из N классов наземного покрова, то H_{PNV} представляет (теоретически) самый нижний уровень энтропии, которого наземный ландшафт может достигнуть при отсутствии значительного, вызванного человеком, или естественного нарушения. Поэтому обычно $H_{A, P} > 1$. Для больших значений $H_{A, P}$ распределение ARV гораздо больше нарушено и фрагменти-

ровано, чем PNV. Напротив, особенно сильное влияние человека может привести к ландшафтной мозаике, состоящей из больших гомогенных сельскохозяйственных или городских пятен с уровнями энтропии, которые значительно ниже, чем пятна с соответствующим распределением PNV (Forman, Godron, 1986; Chytrý, 1998). В этом случае отношение актуальной энтропии к потенциальной, индекс $H_{A/P}$, обычно меньше 1.

Заметим также, что замена H_{max} биологически более значимым показателем для нормализации актуальной энтропии H было уже предложено Lloyd and Ghelardi (1964) в контексте анализов популяции и сообществ. Поскольку модели вид-обилие представляют биологически наиболее реалистичное выражение равномерного видового распределения (Magurran, 1988), Lloyd и Ghelardi (1964) предложили сравнить энтропию пробы с энтропией, предсказанной моделью вид-обилие.

Подсчет обеих традиционных выравненностей и H для пробной площади гор Лепини дал $J=0.794$ и $H_{A/P}=1.395$ соответственно. Другими словами, благодаря вызванной человеком фрагментации ландшафта, которая обычно характеризует горные ландшафты Центральной Италии (Ricotta et al., 1996; Carranza, 1998), ARV-разнообразие (статистическая неопределенность) нашего пробного участка составляет 1.395 от разнообразия соответствующей гипотетической PNV.

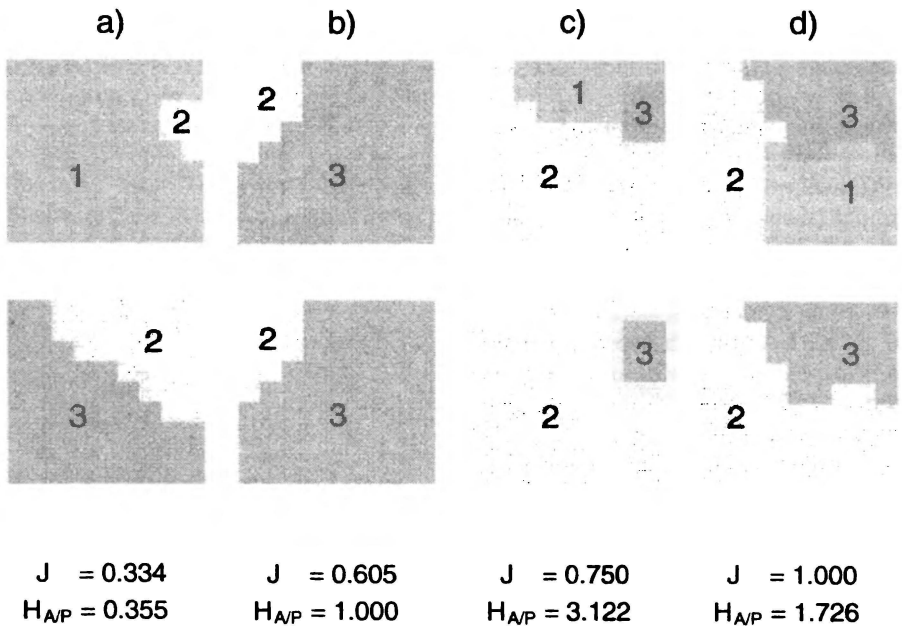


Рис. 2. Искусственные ландшафты, состоящие из клеток (9 x 9). Вверху – распределение актуальной реальной растительности (ARV), внизу – распределение естественной потенциальной растительности.

1 – пастбища, 2 – лес из *Ostrya carpinifolia*, 3 – лес из *Fagus sylvatica*.

Различие между традиционной выравненностью и индексом $H_{A \cdot P}$ также иллюстрируется использованием четырех искусственных ландшафтов из 9×9 клеток (рис. 2). Для каждого ландшафта были рассчитаны J и $H_{A \cdot P}$.

Ландшафт a представляет собой ситуацию, в которой разнообразие ARV ниже, чем таковое PNV, и, следовательно, $H_{A \cdot P} < 1$, в то время как на рис. 2 ($b-d$) $H_{A \cdot P} \geq 1 \geq J$, и традиционная выравненность J в целом увеличивается от ландшафта b к ландшафту d . Три типа наземного покрова ландшафта d равномерно распределены так, что $H_{ARV} = H_{\max} = \ln 3$, и $J = 1.000$ (см. уравнение 2). Напротив, индекс $H_{A \cdot P}$ самый высокий для ландшафта c и самый низкий для ландшафта b . Кроме того, поскольку пространственное распределение ARV ландшафта соответствует распределению в нем PNV, H_{ARV} равняется H_{PNV} и $H_{A \cdot P} = 1.000$. Заметим, что $H_{A \cdot P}$ не определено для $H_{PNV} = 0$ (т.е. для ландшафта, состоящего только из одного PNV-типа). В этом случае выражение $H_{A \cdot P} = H_{ARV} / H_{PNV}$ дает в результате бесконечность.

Закключение

В этой статье предложена нейтральная модель, основанная на распределении потенциальной естественной растительности, с целью количественной оценки отклонения типов структуры актуальной растительности от экологически значимого состояния нулевого нарушения. Мы предложили подобный выравненности индекс, представляющий собой отношение актуальной энтропии к потенциальной ($H_{A \cdot P} = H_{ARV} / H_{PNV}$), теоретическое обоснование которого берет начало из теории информации Шеннона (Shannon, 1948). Заметим, однако, что похожие нормализованные выражения, в которых данный показатель выражен через распределение PNV, могут быть получены для большинства систем расчета, которые были предложены, чтобы количественно оценить различные аспекты ландшафтной пространственной неоднородности и разнообразия (Riitters et al., 1995; Smith, Wilson, 1996; Ricotta et al., 2000).

Тем не менее, это предложение не должно быть принято без критики. Хорошо известный недостаток любого ландшафтного измерения состоит в том, что полученные результаты зависят как от разрешающей способности, так и точности классификации на тематической карте, использованной для расчетов (Wickham, Riitters, 1995; Frohn, 1998). Более того, как выше упоминалось, PNV-карты сокращают число растительных типов по сравнению с ARV-картами. Критерии сокращения – синтаксон-специфичные и регион-специфичные, зависящие от синтаксономического знания естественной растительности и от масштаба карты (Chytrý, 1998).

Мы полагаем, однако, что использование распределения PNV как основы для сравнения со структурой актуальной растительности, представляет интересное концептуальное усовершенствование в создании общей модели для оценки воздействия нарушений на структуру и разнообразие растительности.

ЛИТЕРАТУРА

- Blasi C. 1994. Fitoclimatologia del Lazio. *Fitosociologia* 27: 151–175.
- Braun-Blanquet J. 1928. *Pflanzensoziologie*. Wien.
- Bredenkamp G., Chytrý M., Fischer H. S., Neuhauslova Z., van der Maarel E. 1998. Vegetation mapping: Theory, methods and case studies: Introduction. *Appl. Veg. Sci.* 1: 162–164.
- Brzeziecki B., Kienast F., Wildi O. 1993. A simulated map of the potential natural forest vegetation of Switzerland. *J. Veg. Sci.* 4: 499–508.
- Carranza M. I. 1998. *Fitosociologia ed Ecologia del Paesaggio: Individuazione e Tipizzazione di Unità di Paesaggio a Scale Diverse per un Area del Distretto Tirrenico (Lazio Meridionale)*. Ph. D. Thesis. University of Rome "La Sapienza".
- Caswell H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.* 46: 327–354.
- Chytrý M. 1998. Potential replacement vegetation: an approach to vegetation mapping of cultural landscapes. *Appl. Veg. Sci.* 1: 177–188.
- Ellenberg H. 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge.
- Forman R. T. T. 1995. *Landscape Mosaics*. Cambridge.
- Forman R. T. T., Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. New York.
- Frohn R. C. 1998. *Remote Sensing for Landscape Ecology: New Metric Indicators for Monitoring, Modeling and Assessment of Ecosystems*. Lewis Publishers. Boca Raton, FL.
- Gardner R. H., Milne B. T., Turner M. G., O'Neill R. V. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape patterns. *Landscape Ecol.* 1: 19–28.
- Gardner R. H., O'Neill R. V. 1991. Pattern, process and predictability: the use of neutral models for landscape analysis. Turner M. G., Gardner R. H. (eds.) *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, pp. 289–307. New York.
- Goteelli N. J., Graves G. R. 1996. *Null models in ecology*. Washington. DC.
- Gustafson E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1: 143–156.
- Härdtle W. 1995. On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to-date modification. *Folia Geobot. Phytolax.* 30: 263–276.
- Harvey P. H., Colwell R. K., Silvertown J. W., May R. M. 1983. Null models in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 189–211.
- Hill M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–431.
- Kaur R., Panda B. C., Srivastava S. K. 1997. One dimensional characterization of natural surfaces using n-dimensional spectral information. *Int. J. Remote Sensing* 18: 409–416.
- Khinchin A. I. 1957. *Mathematical Foundations of Information Theory*. Dover. New York.
- Kowarik I. 1987. Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemässen Modifikation. *Tuexenia* 7: 53–67.
- Li H., Reynolds J. F. 1993. A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecol.* 8: 155–162.
- Lloyd M., Ghelardi R. J. 1964. A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *J. Animal Ecol.* 33: 217–255.
- Magurran A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton. NJ.
- Margalef R. 1958. Information theory in Ecology. *Gen. Syst.* 3: 36–71.
- Mc Garigal K., Marks B. J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA Forest Service. Pacific Northwest Research Station. General Technical Report PNW-GTR-351. Portland, OR.
- Milne B. T. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *Am. Nat.* 139: 32–57.
- Moravec J. 1998. Reconstructed natural versus potential natural vegetation in vegetation mapping: a discussion of concepts. *Appl. Veg. Sci.* 1: 173–176.

- O'Neil R. V., Krummel J. R., Gardner R. H., Sugihara G., Jackson B., De Angelis D. L., Milne B. T., Turner M. G., Zygmunt B., Christensen S. W., Dale V. H., Graham R.L.* 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecol.* 1: 153–162.
- Orloci L.* 1991. *Entropy and Information.* The Hague. NL.
- Pielou E. C.* 1966. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse. *Am. Nat.* 100: 463–465.
- Pielou E. C.* 1975. *Ecological Diversity.* New–York.
- Ricotta C., Avena G. C., Ferri F.* 1996. Analysis of human impact on a forested landscape of central Italy with a simplified NDVI texture descriptor. *Int. J. Remote Sensing* 17: 2869–2874.
- Ricotta C., Stanisci A., Avena G. C., Blasi C.* 2000. Quantifying the network connectivity of landscape mosaics: a graph–theoretical approach. *Community Ecology*, in press.
- Riitters K. H., O'Neil R.V., Hunsaker C. T., Wickham J. D., Yankee D. H., Timmins S. P., Jones K. B., Jackson B. L.* 1995. A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecol.* 10: 23–39.
- Riitters K. H., O'Neil R. V., Wickham J. D., Jones K. B.* 1996. A note on contagion indices for landscape analysis. *Landscape Ecol.* 11: 197–202.
- Schumaker N. H.* 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77: 1210–1225.
- Shannon C.* 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Tech. J.* 27: 379–423.
- Smith B., Wilson J. B.* 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76: 70–82.
- Töthmérés B.* 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *J. Veg. Sci.* 6: 283–290.
- Turner M. G.* 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecol.* 4: 21–30.
- Tixen R.* 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau)* 13: 5–42.
- United States Environmental Protection Agency.* 1994. *Landscape Monitoring and Assessment Research Plan.* U.S. EPA 620/R–94–009. Office of Research and Development. Washington. DC.
- Westhoff V., van der Maarel E.* 1978. The Braun-Blanquet approach. Whittaker R. H. (ed.). *Classification of Plant Communities*, pp. 287–374. The Hague. NL.
- Whittaker R. H.* 1975. *Communities and Ecosystems.* New York.
- Wickham J. D., Riitters K. H.* 1995. Sensitivity of landscape metrics to pixel size. *Int. J. Remote Sensing* 16: 3585–3594.
- Wildi O., Krüsi B.* 1992. Revision der Waldgesellschaften der Schweiz: Wunsch oder Notwendigkeit? *Schweiz. Z. Eorstw.* 143: 37–47.
- With K. A., King A. W.* 1997. The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos* 79: 219–229.
- Zerbe S.* 1998. Potential natural vegetation: validity and applicability in landscape planning and nature conservation. *Appl. Veg. Sci.* 1: 165–172.

SUMMARY

C. RICOTTA, M.L. CARRANZA, G. A VENA, C. BLASI QUANTIFYING THE DEVIATION OF LANDSCAPE DIVERSITY FROM POTENTIAL NATURAL VEGETATION WITH SHANNON'S ENTROPY

In the past 20 years, several metrics have been developed to quantify various aspects of landscape structure and diversity in space and time, and most have been tested on grid based thematic maps. Once landscape patterns have been quantified, their effects on ecological functions can be explained if the expected pattern in the absence of specific processes is known. This type of expected pattern has been termed a neutral landscape model. In the landscape-ecological literature, researchers traditionally adopt random and fractal computer-generated neutral landscape models to verify the expected relationship between a given ecological process and landscape spatial heterogeneity. Conversely, little attention has been devoted to distribution patterns of potential natural vegetation (PNV) as an ecological baseline for the evaluation of pattern-process interactions at the landscape scale. As an application for demonstration, we propose a neutral model based on PNV as a possible reference for a quantitative comparison with actual vegetation (ARV) distribution. Within this context, we introduce an evenness-like index termed "actual-to-potential entropy ratio ($HA/P=HARV/HPNV$, where H is Shannon's entropy). Results show that, despite the hypothetical character of most PNV maps, the use of PNV distribution as a baseline for a quantitative comparison with ARV distribution may represent a first step towards a general model for the evaluation of the effects of disturbance on vegetation patterns and diversity.