

Лекция 17. Биоразнообразие в системе, его моделирование

1. Измерение и оценка биологического разнообразия
2. Параметры биологического разнообразия (альфа-разнообразие)
3. Методы построения графиков видового обилия
4. Индексы биоразнообразия
 - 4.1 Индексы видового богатства
 - 4.2 Индексы, основанные на относительном обилии видов
5. Анализ бета-разнообразия: сравнение, сходство, соответствие сообществ
6. Применение показателей разнообразия
7. Методы определения размеров популяций

1. Измерение и оценка биологического разнообразия

Контроль над биологическим разнообразием требует его измерения, а измерение только тогда становится возможным, когда качественные признаки могут быть описаны количественно, в величинах, которые можно сравнивать.

На уровне интуиции кажется, что разнообразие сообщества тропического леса больше разнообразия сообщества тайги. Видимая простота оценки разнообразия, однако, не позволяет удовлетвориться качественными сравнениями: более разнообразное и менее разнообразное сообщество. В экологии и математике разработано множество моделей и индексов для измерения разнообразия, которые требуют различной интерпретации.

Оценивание биологического разнообразия имеет важное прикладное значение, так как:

- 1) позволяет контролировать сохранение генетического потенциала;
- 2) дает представление о состоянии экосистем на определенной территории;
- 3) служит основой для разработки системы менеджмента отдельных видов.

2. Параметры биологического разнообразия (альфа-разнообразие)

Одна из важных задач экологии – оценка разнокачественности, разнообразия сообществ [Терещенко и др. 1994]. Любое сообщество – не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними. Одним из важных свойств сообщества, которое отражает его сложность и структурированность, принято считать его разнообразие. Видовое разнообразие отражает сложность строения и структуру сообщества. Понятие «биоразнообразия», хотя и является сложным, многогранным и достаточно неопределенным, описывается двумя компонентами. Это число видов и относительное обилие видов.

Разнообразие принято оценивать либо путем подсчета видов, измерения их относительного обилия, либо мерой, объединяющей эти два компонента. Однако оценка разнообразия только простым подсчетом видов малоинформативна, так как ни одно сообщество не состоит из видов равной

численности. Из общего числа видов какого-либо трофического уровня или сообщества в целом обычно лишь немногие бывают доминирующими, т. е. имеют значительную численность (большую биомассу, продуктивность или другие показатели), подавляющая же часть относится к редким видам (т. е. имеет низкие показатели «значимости»). Таким образом, большинство видов в сообществе малочисленны, численности других умеренны и лишь немногие обильны.

При оценке альфа-разнообразия принимаются во внимание два фактора: видовое богатство и выравненность обилий видов.

Видовое богатство – число видов, для сравнения отнесенное к определенной площади.

Выравненность – равномерность распределения видов по их обилию в сообществе.

Видовое разнообразие в разных местах часто зависит от шкалы измерения разнообразия [Мэгарран, 1992]. Например, в 1 м² полуестественных европейских пастбищ может быть больше видов, чем в нижнем ярусе дождевого тропического леса в бассейне Амазонки. Разнообразие видов на 1 км² и более будет выше в тропическом лесу. Видовое разнообразие увеличивается при увеличении размеров изучаемой площади. Маргалеф на примере изучения планктонных сообществ показал, что при увеличении объема выборки разнообразие также увеличивается.

Распределение видового богатства на Земле меняется по долготе, высоте над уровнем моря, в градиенте увлажнения, солености, содержания калия в почве и др. Уиттекер [Whittaker, 1972] пришел к выводу, что разнообразие увеличивается от холодного к теплому климату и от морского к континентальному. Видовое разнообразие увеличивается при продвижении от высоких широт к экватору. Максимум видового разнообразия наблюдается в большинстве случаев в мезофитных сообществах. В сообществах, подвергающихся стрессовым воздействиям, видовое разнообразие уменьшается; но, кроме того, оно может снижаться в результате обострения видовой конкуренции в климаксовых сообществах, существующих в стабильной физической среде.

Высокую выравненность принято считать эквивалентной высокому разнообразию. Например, в двух выборках может быть равное число видов и особей, большая выравненность одной из выборок делает ее разнообразие более высоким. Выравненность максимальна, если все виды в сообществе имеют равное обилие, и минимальна, когда один вид имеет обилие, превышающее обилия всех остальных видов, которые имеют только по единице обилия.

Выравненность – это единственный серьезный показатель структуры сообщества. Выравненность, как правило, высока и постоянна среди популяций птиц (это может быть объяснено их территориальным поведением), а различия этого показателя в разных сообществах и географических зонах определяются, главным образом, видовым богатством.

Напротив, у растений и фитопланктона выравненность в среднем низка, и оба компонента подвержены значительным вариациям.

3. Методы построения графиков видового обилия

Наилучший способ представить оба компонента разнообразия – построить график. Графический анализ биоразнообразия преследует цель выявить закономерности распределения видов в сообществе через обилие и выравненность.

Рассмотрим типы графиков, применяемых в анализе биоразнообразия.

1. График ранг/обилие – один из способов представления данных по обилию видов. Ось абсцисс – ранг вида (порядковый номер ранжированного по обилию вида). Виды располагаются в упорядоченном ряду данных в порядке возрастания обилий. Ось ординат – обилие вида (число особей). Этот график используют при анализе геометрических рядов.

2. Частотное распределение устанавливает зависимость между числом особей каждого вида и числом видов. Ось абсцисс – число особей. Ось ординат – число видов. Не у всех видов в сообществе имеется равное число особей. Обычно большинство видов представлено единичными экземплярами, в то время как всего лишь несколько видов – очень обильны. Частотные распределения по сравнению с ранговыми в более интегральной форме отражают видовую структуру. Их форма определяется соотношением частот редких видов и видов со средним обилием, тогда как массовые виды уходят в «хвосты» распределений. Поэтому эти распределения чаще применяются при анализе экологических выборок и представляют большой интерес при описании видовых структур фаунистических коллекций [Песенко, 1982].

3. Этот же график используется при логарифмически нормальном распределении, но ось абсцисс представлена в логарифмическом масштабе.

4. Типичный график, применяемый в случае модели «разломанного стержня», когда по оси ординат откладывается относительное обилие в линейном масштабе, а по оси абсцисс – порядок видов (ранг) в логарифмическом масштабе от наиболее к наименее обильным (обратное ранговое распределение).

5. Можно использовать по оси ординат накопленное обилие, выраженное в %, в зависимости от логарифма порядкового номера вида (ранга вида).

Различные типы графических построений подчеркивают те стороны объектов, которые стремятся выделить экологи. График, наилучшим образом соответствующий модели «разломанного стержня», показывает равномерное распределение обилий; в случае геометрического ряда график должен демонстрировать присутствие немногих доминантов и многих редких видов; Гауссова кривая при логарифмически нормальном распределении привлекает внимание к видам со средним обилием.

Ранговые распределения более непосредственно отражают видовую структуру и поэтому лучше интерпретируются в терминах обилий видов. Однако при общем подходе они менее удобны, так как их формы (и

параметры) сильно зависят от соотношения немногих обильных видов, на которое оказывают влияние различные случайные факторы [Песенко, 1982].

Кривую доминирования – разнообразия можно использовать для оценки влияния нарушений на видовую структуру. Чем круче падает кривая, тем меньше общее разнообразие и сильнее доминирование одного или нескольких видов. В стрессовых ситуациях независимо от того, вызваны ли они естественными причинами (погодными условиями) или антропогенным воздействием (загрязнения), кривая становится более крутой.

Описанные выше модели распределения видового обилия не могут охватить всего разнообразия реальных распределений, поэтому многими исследователями предпринимались попытки подобрать к эмпирическим сообществам другие теоретические модели.

А. П. Левич, В. Д. Федоров [1980] и др. гиперболической моделью аппроксимировали ранговые распределения видов в планктонных пробах. А. П. Левич предложил модель, представляющую собой обобщение геометрического распределения и гиперболической модели. Для описания ранговых распределений видов в геоботанических выборках Ламонтом была применена экспоненциальная модель. В. Д. Федоров [1978] предложил модель «экспоненциально разломанного стержня», которая основана на введении в модель Макаурта нового параметра – плотности вероятности обилий видов, которая в исходной модели предполагается равномерной. Согласно новой модели, на степень перекрывания ниш видов, а соответственно и на соотношение их обилий, влияет плотность организмов.

4. Индексы биоразнообразия

В настоящее время предложено более 40 индексов, которые предназначены для оценки биоразнообразия. Индексы, применяемые в анализе разнообразия сообществ, должны удовлетворять следующим требованиям [Песенко, 1982]:

1) разнообразие сообщества тем выше, чем больше в нем количество видов;

2) разнообразие сообщества тем выше, чем выше его выравненность.

Большинство различий между индексами, измеряющими биоразнообразие, заключается в том, какое значение они придают выравненности и видовому богатству.

4.1 Индексы видового богатства

Важной мерой оценки разнообразия для ограниченного в пространстве и во времени сообщества, для которого точно известно число составляющих его видов и особей, является видовое богатство. Однако в большинстве случаев исследователь имеет дело с выборкой, не располагая полным списком видов сообщества. В этом случае необходимо использовать «нумерическое видовое богатство», т. е. число видов на строго оговоренное число особей или на определенную биомассу, и видовую плотность.

Видовая плотность (например, на 1 м^2) – наиболее распространенный показатель видового богатства, особенно среди ботаников и почвенных

зоологов. Показатель «нумерическое видовое богатство» используется реже, хотя более популярно его применение при исследовании водных объектов. Например, при исследовании экологических воздействий на сообщества рыб можно использовать показатель число видов на 1000 рыб.

Не всегда можно добиться равного размера всех выборок. Но следует всегда помнить, что при увеличении объема выборки число видов всегда растет.

Различные сочетания S (число выявленных видов) и N (общее число особей всех S видов) лежат в основе простых показателей видового разнообразия:

индекса видового богатства Маргалефа:

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln N};$$

индекса видового богатства Менхиника:

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}.$$

Например, 5 октября 1997 года в Театральном парке г. Ростова-на-Дону в результате экскурсии была получена выборка, которая насчитывала 17 видов птиц, представленных 149 особями. Разнообразие будет составлять: по индексу Маргалефа – $D_{Mg} = 3,2$, по индексу Менхиника – $D_{Mn} = 1,4$.

Достоинство этих индексов – легкость расчетов. Большая величина индекса соответствует большему разнообразию.

4.2 Индексы, основанные на относительном обилии видов

Эту группу индексов называют индексами неоднородности, так как они учитывают одновременно и выравненность, и видовое богатство. Индексы, основанные на относительном обилии видов, относятся к непараметрическим, поскольку они не требуют никаких предположений о распределениях. Их применение углубляет оценки биоразнообразия по сравнению с индексами видового богатства, которые опираются лишь на один параметр.

Выделяются две категории непараметрических индексов:

- 1) индексы, полученные на основе теории информации (информационно-статистические);
- 2) индексы доминирования.

Индекс Шеннона-Уивера. Макартур [1955] и Маргалеф [1957] впервые применили для оценки к исследованию видовой устойчивости и разнообразия сообщества теорию информации. Теория информации основывается на изучении вероятности наступления цепи событий. Результат выражается в единицах неопределенности, или информации. Шеннон в 1949 году вывел функцию, которая стала называться индексом разнообразия Шеннона. Расчеты индекса разнообразия Шеннона предполагают, что особи попадают в выборку случайно из «неопределенно большой» (т. е. практически бесконечной совокупности) генеральной совокупности, причем в выборке представлены все виды генеральной совокупности.

Неопределенность будет максимальной, когда все события (N) будут иметь одинаковую вероятность наступления ($p_i = n_i/N$). Она уменьшается по мере того, как частота некоторых событий возрастает по сравнению с другими, вплоть до достижения минимального значения (нуля), когда остается одно событие и есть уверенность в его наступлении.

Индекс Шеннона рассчитывается по формуле:

$$H' = \sum (p_i \cdot \ln p_i),$$

где величина p_i – доля особей i -го вида в выборке.

В выборке истинное значение p_i неизвестно, но оценивается как n_i/N .

Причины ошибок в оценке разнообразия с использованием этого индекса заключаются в том, что невозможно включить в выборку все виды реального сообщества.

При расчете индекса Шеннона часто используется двоичный логарифм, но приемлемо также использовать и другие основания логарифма (десятичный, натуральный)

Индекс Шеннона обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, очень редко превышая 4,5.

Дисперсию индекса Шеннона ($VarH'$) рассчитывают по формуле:

$$VarH' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - \left(\sum p_i \ln p_i\right)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}.$$

Если значения индекса Шеннона рассчитать для нескольких выборок, то полученное распределение величин подчиняется нормальному закону. Это свойство дает возможность применять мощную параметрическую статистику, включая дисперсионный анализ. Применение сравнительных параметрического и дисперсионного анализа полезно при оценке разнообразия различных местообитаний, когда есть повторности.

Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона Хатчесон предложил использовать параметрический критерий Стьюдента:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\left(VarH'_1 - VarH'_2\right)^{1/2}}.$$

Число степеней свободы определяется по уравнению:

$$df = \frac{\left(VarH'_1 + VarH'_2\right)^2}{\left(VarH'_1\right)^2 / N_1 + \left(VarH'_2\right)^2 / N_2},$$

где N_1 и N_2 – общее число видов в двух выборках.

На основе индекса Шеннона можно вычислить показатель выравненности E (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному):

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

$E \in [0, 1]$, причем $E = 1$ при равном обилии всех видов.

Индекс Шеннона оказался самым популярным в оценке данных по разнообразию и применяется чаще других.

Индекс Бриллюэна. Не всегда исследователи способны гарантировать случайный отбор объектов в выборочную совокупность или учесть все виды сообщества. Это происходит обычно из-за несовершенных методов отлова животных. Нельзя обеспечить случайность попадания объектов в выборку при отлове насекомых на свет (привлекаются виды, активные только ночью, и выпадают из списка видов формы с дневной активностью). Очень разнятся списки видов паукообразных, приносимых в гнезда большой синицей и собранных в биотопе традиционными методами, рекомендуемыми при сборе беспозвоночных. Подходящей формой информационно-статистического индекса в таких случаях может быть индекс Бриллюэна, определяемый по формуле:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

Индекс Бриллюэна дает сходную с индексом Шеннона величину разнообразия, редко превышая 4,5. Однако при оценке одного и того же массива данных его величина ниже индекса Шеннона. Это объясняется тем, что в нем нет неопределенности, свойственной индексу Шеннона.

Выравненность определяется по формуле:

$$E = \frac{HB}{HB_{\max}}$$

$$HB_{\max} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{\{[N/S]!\}^{S-r} \cdot \{([N/S] + 1)\}^r}$$

где $[N/S]$ – целая часть отношения N/S , а $r = N - S \cdot [N/S]$.

Этим индексом мало пользуются, так как он трудно вычисляется, и, если выборка мала, – приводит к неверным выводам. Однако этот индекс рекомендуется использовать, если оценивается коллекция, а не случайная выборка, и если известен полный состав сообщества.

Меры доминирования уделяют основное внимание обилию самых обычных видов, а не видовому богатству. Лучшим среди индексов доминирования считается индекс Симпсона. Его иногда называют «индекс Юла», поскольку он напоминает меру, разработанную Юлом для оценки словарного запаса.

Индекс Симпсона описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к разным видам формулой:

$$D = a \cdot p_i^2, \text{ где } p_i \text{ – доля особей } i\text{-го вида.}$$

Для расчета индекса используется формула, соответствующая конечному сообществу:

$$D = \sum \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right),$$

где n_i – число особей i -го вида, а N – общее число особей.

По мере увеличения D разнообразие уменьшается. Поэтому индекс Симпсона часто используют в форме $(1 - D)$. Эта величина носит название «вероятность межвидовых встреч» и варьирует от 0 до 1. Он очень чувствителен к присутствию в выборке наиболее обильных видов, но слабо зависит от видового богатства. Высокая или низкая величина индекса определяется типом распределения видовых обилий для случаев, когда число видов превышает 10.

Мера разнообразия Макинтоша. В 1967 году Макинтош предложил рассматривать сообщество как точку в S-мерном гиперпространстве с координатами (n_1, n_2, \dots, n_s) . Тогда евклидово расстояние такого сообщества от начала координат можно использовать как меру его разнообразия:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}$$

Индекс Макинтоша U сам по себе не является индексом доминирования, однако, используя его, можно рассчитать меру разнообразия D, или доминирования, которая независима от объема выборки:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}}$$

в дальнейшем можно рассчитать выравненность

$$E = \frac{N - U}{N - N/\sqrt{S}}$$

Индекс Бергера-Паркера – одна из мер доминирования. Его достоинство – простота вычисления. Индекс Бергера-Паркера выражает относительную значимость наиболее обильного вида:

$$d = \frac{N_{\max}}{N}, \text{ где } N_{\max} - \text{число особей самого обильного вида.}$$

Увеличение величины индекса Бергера – Паркера, как и индекса Симпсона, означает уменьшение разнообразия и увеличение степени доминирования одного вида. Поэтому обычно используется величина обратная индексу Бергера – Паркера $1/d$.

Этот индекс независим от количества видов, но на него влияет объем выборки. Некоторые авторы считают этот индекс лучшей мерой разнообразия.

5. Анализ бета-разнообразия: сравнение, сходство, соответствие сообществ

Бета-разнообразие характеризует степень различий или сходства ряда местообитаний или выборок с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов. Этот термин был введен Уиттекером в 1960 году. Один из общих подходов к установлению бета-разнообразия – оценка изменений видового разнообразия вдоль средового градиента. Другой путь его определения – сравнение видового состава различных сообществ. Чем меньше общих видов в сообществах или в разных точках градиента, тем выше бета-разнообразие. Этот путь используется в любых исследованиях, рассматривающих степень различий видового состава выборок,

местообитаний или сообществ. Вместе с мерами оценки внутреннего разнообразия местообитаний бета-разнообразие можно использовать, чтобы получить представление об общем разнообразии условий данной территории.

Выделено 6 мер измерения бета-разнообразия на основе данных по присутствию или отсутствию видов.

Мера Уиттекера описывается формулой:

$$A_W = \frac{S}{a} - 1$$

где S – общее число видов, зарегистрированных в системе; a – среднее разнообразие выборок стандартного размера, измеряемое как видовое богатство.

Мера Коуди разработана для исследования изменений в сообществе птиц вдоль среднего градиента:

$$B_C = \frac{g(H) - l(H)}{2}$$

где $g(H)$ – число видов, прибавившихся вдоль градиента местообитаний, а $l(H)$ – число видов, утраченное на том же трансекте.

Меры Ратледжа. Мера b_R учитывает общее видовое богатство и степень совпадения видов:

$$A_R = \frac{S^2}{2r + S} - 1$$

где S – общее число видов во всех выборках, а r – число пар видов с перекрывающимся распределением.

Мера b_I основана на теории информации и была упрощена для качественных данных и равного размера выборок:

$$A_I = \log(T) - (1/T) \sum e_i \log(e_i) - (1/T) \sum a_j \log(a_j)$$

где e_i – число выборок вдоль трансекта, в котором представлен i -й вид, a_j – видовое богатство j -й выборки, а $T = \sum e_i = \sum a_j$.

Мера b_E – экспоненциальная форма b_I :

$$b_E = \exp(b_I) - 1.$$

Мера Уилсона и Шмиды b_T включает те же элементы утраты (l) и добавления (g) видов, что и мера Коуди, но стандартизована на среднее видовое богатство выборок a , входящее в меру Уиттекера:

$$b_T = [g(H) + l(H)]/2a.$$

Самый простой способ измерения бета-разнообразия двух участков – расчет коэффициентов сходства или индексов общности. Списки видов могут быть представлены как конечные множества (или поля), элементами которых будут составляющие их виды.

Основным приемом упорядочивания данных для определения индексов общности по качественным признакам служит таблица, включающая четыре поля (табл. 5.7.1.)

Таблица 5.7.1 Определение индексов общности

a (число общих видов для двух списков)	b (число видов, имеющих только во втором списке)	a + b (общее число видов во втором списке)
c (число видов, имеющих только в первом списке)	d (число видов, отсутствующих в обоих списках, но имеющих в других, в которые входит всего S видов)	c + d (число отсутствующих видов во втором списке)
a + c (общее число видов в первом списке)	b+d (число отсутствующих видов в первом списке)	a+b+c+d=S (всего видов)

Сумма (a + d) называется числом совпадений качественных признаков; сумму (b + c) называют числом несовпадений; a – число положительных и d – число отрицательных совпадений.

Все известные индексы общности распадаются на две группы в зависимости от того, учитывают они или игнорируют число отрицательных совпадений (d). Наибольшее значение в экологических работах имеют индексы, в формулы которых входит только число положительных совпадений. В табл. 5.7.2 приведены основные индексы общности.

Таблица 5.7.2 Основные индексы общности, учитывающие положительные совпадения [Песенко, 1982]

Формула	Автор	Отношение
$I_B = \frac{a}{a+b}, b \geq c$	Браун –Бланке, 1932	a к числу видов в большем списке
$I_{SS} = \frac{a}{a+c}, b \geq c$	Шимкевич, 1926; Симпсон, 1943	a к числу видов в меньшем списке
$I_{\alpha} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$	Чекановский, 1900; Серенсен, 1948	a к среднему арифметическому числу видов в двух списках
$I_{\chi 1} = \frac{a}{2} \left(\frac{1}{a+b} + \frac{1}{a+c} \right)$	Кульчинский, 1927	a к среднему гармоническому числу видов в двух списках
$I_{GB} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$	Охайя, 1957; Баркман, 1958	a к среднему геометрическому числу видов в двух списках
$I_J = \frac{a}{a+b+c}$	Жаккар, 1901	a к числу видов в объединенном списке
$I_{SS} = \frac{a}{2(a+b+c) - a}$	Сокал, Снит, 1963	a к сумме числа видов в объединенном списке и числу

		необщих видов
$I_{X2} = \frac{a}{b+c}$	Кульчинский, 1927	а к числу необщих видов

Предложено огромное число индексов общности, но чаще в биоценологических, фаунистических и биогеографических работах используются индексы Жаккара и Серенсена – Чекановского. Эти коэффициенты равны 1 в случае полного совпадения видов сообществ и равны 0, если выборки совершенно различны и не включают общих видов.

Индексы общности, учитывающие негативные совпадения, используются обычно при сравнении коллекций, когда известны полные видовые списки. Применение этой группы индексов в экологических и биогеографических исследованиях подвергалось серьезной критике. Ограниченное использование индексов, учитывающих отрицательные совпадения, связано с их большой зависимостью от редких видов, которые могут не попадать в выборки.

Объективные причины отсутствия были проанализированы Ю. А. Песенко [1982]. Отсутствие вида в сборах может быть результатом неподходящих условий для его существования в местах сборов, т.е. вид не может здесь жить, его ниши нет в данной местности. Вследствие некоторых исторических (географических) причин эволюция вида проходила в отдаленных от этих мест регионах, т.е. он не мог сюда попасть, хотя в данной местности и имелись подходящие для него условия. Вид может существовать в данной местности, но не попал в выборку из-за неадекватности методов сбора, или из-за редкости вида. Отсутствие вида как результат первых двух причин несет ценную информацию о фауне и местообитании, но только при исключении третьей причины, что сделать, как правило, невозможно.

Наиболее распространенными из индексов, учитывающих отрицательные совпадения, являются коэффициент простого совпадения или индекс Сокала – Майченера.

$$I_{SM} = \frac{a+d}{a+b+c+d}$$

и индекс общности Барони – Урбани и Бюссера:

$$I_{BEI} = \frac{\sqrt{ad} + a}{\sqrt{ad} + a + b + c}, \quad 0 \leq I_{BEI} \leq 1$$

Проблема оценки достоверности этих индексов не решена. Простота вычисления, являющаяся достоинством многих индексов, оборачивается недостатком – они не включают обилие видов. Это обстоятельство привело к тому, что чаще используются модифицированные индексы, включающие оценку обилий.

По мнению многих авторов [Песенко, 1982; Мэгарран, 1992], наиболее приемлемо использование в экологических исследованиях коэффициента Серенсена:

$$C_N = \frac{2jN}{aN + bN},$$

где aN – общее число особей на участке А; bN – общее число особей на участке В; jN – сумма наименьших из двух обилий видов, встреченных на обоих участках. Так, если 12 особей вида были найдены на участке А и 29 особей того же вида на участке В, подсчитывая jN , следует взять величину 12.

6. Применение показателей разнообразия

Главные потенциальные области применения индексов разнообразия – охрана природы и мониторинг. В основе использования оценок разнообразия в этих областях лежат два положения:

- 1) богатые видами сообщества устойчивее бедных видами;
- 2) уровень загрязнения связан со снижением разнообразия и изменением характера видовых обилий.

При этом в охране природы обычно используются показатели видового богатства, а в экологическом мониторинге – индексы и модели видовых обилий.

В экологических исследованиях показатели разнообразия применяются в самых различных целях. Они с успехом были использованы в работах Макатура и его последователей при изучении конкуренции у птиц, насыщенности и степени перекрывания их экологических ниш. Была выяснена зависимость разнообразия птиц от разнообразия некоторых элементов местообитания и других экологических факторов.

Джейкобс в 1975 году обобщил результаты многих исследований влияния экологических факторов на разнообразие сообществ и установил следующее.

1. Пространственная гетерогенность увеличивает разнообразие.
2. Температурная гетерогенность может уменьшать и увеличивать разнообразие в зависимости от суровости климата и других факторов.
3. Стрессовые условия среды обычно отрицательно связаны с разнообразием.
4. При повышении конкуренции в относительно небольшой период времени разнообразие может уменьшаться, но при ее наличии в течение периода, достаточного для протекания эволюционных преобразований (видообразование), разнообразие может увеличиваться.
5. Враги действуют как конкуренция, их эффект на разнообразие зависит от интенсивности и длительности их воздействия и от влияния врагов на конкуренцию среди жертв.
6. Влияние интенсивности потока энергии через сообщество и объем ресурсов питания могут быть очень важными, но степень и направление их влияния на разнообразие зависят от многих других факторов.

В период сукцессии могут протекать процессы разной направленности при изменении разнообразия.

Показатели разнообразия применяются в сравнении населения разных стадий, сезонной динамики сообществ, для экологической оценки различных

видов, характера их распределения по разным местообитаниям, измерения степени пищевой специализации видов, для измерения разнокачественности пищевого рациона вида. Показатели разнообразия также успешно применяются при оценке загрязнения водоемов и территорий, в частности при сравнении участков в градиенте загрязнения наземных экосистем.

7. Методы определения размеров популяций

В основе рассмотренных способов оценки разнообразия и сходства сообществ лежат количественные данные о численности живых организмов. Существуют специальные методы определения размеров популяций.

Метод изъятия удобен для оценки численности мелких организмов на определенном участке луга или в определенном объеме воды. Специальной сеткой животных отлавливают, записывают число пойманных и не выпускают до конца исследования. Затем еще трижды повторяют отлов в том же месте, причем с каждым разом число пойманных животных будет уменьшаться. Полученные данные заносят в **таблицу ???**.

Таблица ??? Результаты учета пойманных животных.

Проба	Число животных	Совокупный размер образца
1	120	0
2	93	120
3	60	213
4	35	273

При построении графика по оси У отмечают число пойманных при каждом отлове животных, по оси х – совокупный размер образца или общее число пойманных ранее животных. Продолжив линию графика к точке, в которой вновь пойманных животных не окажется (то есть их число в последнем отлове равно нулю), можно оценить общий размер популяции.

Метод мечения и повторного отлова включает отлов животного и его мечение таким образом, чтобы не причинить животному вреда. Например, на жаберной крышке выловленной сетями рыбы прикрепляют алюминиевые пластинки или на ноги пойманных птиц надевают кольца. Мелких млекопитающих можно метить краской. Пойманных животных подсчитывают, метят репрезентативную выборку их них, после чего выпускают в том же самом месте. Через некоторое время животных снова отлавливают и подсчитывают в выборке число животных с меткой. Размер популяции оценивают, используя следующее выражение:

$$\text{общий размер популяции} = \frac{\text{число животных в первом улове} \cdot \text{число животных во втором улове}}{\text{число животных с меткой во втором улове}}$$

Индекс вычисляют исходя из ряда допущений:

1. Внутри популяции организмы размещены случайным образом.
2. Между первым и вторым отловом должно пройти достаточно много времени.

3. Индекс применим только к популяциям, перемещение особей в которых ограничено географическим барьером.
4. Организмы равномерно распределены в пределах ареала.
5. Изменение размеров популяции, связанное с миграциями, рождением и гибелью особей незначительно.
6. Метки не должны мешать передвижению животных и делать их заметными для хищников.

Литература:

1. География и мониторинг биоразнообразия. Колл. авторов. Лебедева Н. В. и др. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. 432 с.
2. Денисова, С.И. Полевая практика по экологии/ С.И. Денисова. Мн.: Універсітэцкае, 1999. – 120 с.
3. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). - Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. - 396 с.