

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И СЛОЖНОСТЬ
БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

И. Г. Емельянов, И. В. Загороднюк, В. М. Хоменко

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
Україна, 01601, Київ-30 МСП, вул. Б. Хмельницького, 15*

ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА ТА СКЛАДНІСТЬ БІОТИЧНИХ УГРУПОВАНЬ

Крім широко відомих показників видового багатства та видової різноманітності, для оцінки різноманіття біотичних угруповань запропоновано визначати структуру таксономічних відносин, тобто показник таксономічного різноманіття (H_{tax}) і показник складності угруповань (C). Наведено алгоритм розрахунку H_{tax} та C . Запропоновані показники дозволяють оцінити структуру ценотично зв'язаних функціональних груп організмів та ступінь реалізації угрупованням ємності екосистеми, що має особливе значення при проведенні моніторингових робіт. Розглянуто моделі угруповань з різною структурою таксономічних відносин. На конкретних прикладах проаналізовано складність угруповань.

Ключові слова: таксономічне різноманіття, структура угруповань, складність угруповань.

I. G. Emelyanov, I. V. Zagorodniuk, V. N. Khomenko

*I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine
B. Khmelniiski str., 15, Kyiv-30, 01601, Ukraine*

TAXONOMIC STRUCTURE AND COMPLEXITY OF BIOTIC COMMUNITIES

Besides wide-known indices of species riches and species diversity, for an estimation of a diversity in biotic communities it is offered to define the structure of taxonomic relations, i.e. index of taxonomic diversity (H_{tax}) and index of complexity of community (C). These indices allow to estimate the structure of ecologically connected functional groups of organisms as well as the degree of realization (by community) of ecosystem capacity, that gets a large importance for the monitoring investigations. The models of communities with different pattern of taxonomic structure are considered. Using the real examples, the indices of complexity of communities are analyzed.

Key words: taxonomic diversity, structure of communities, complexity of communities.

Введение

Биологическое разнообразие представляет собой важнейший природный ресурс, сформировавшийся на протяжении длительного исторического развития органического мира, и является источником стабильности, т.е. выполняет буферную роль в биосфере, благодаря чему уменьшает негативные для всего живого флуктуации абиотических факторов. Поэтому исключительно важное значение имеет сохранение существующего биоразнообразия природных экосистем, которое обеспечивает их устойчивость к негативному действию факторов окружающей среды, в том числе и антропогенного происхождения.

В свете решений Севильской стратегии ЮНЕСКО создание сети природоохранных территорий обуславливает необходимость разработки критериев и алгоритмов выявления природно-территориальных комплексов, характеризующихся высоким биоразнообразием. Среди таких критериев ведущее место занимают оценки разнообразия биоты, основанные на показателях видового богатства и видового разнообразия (Pielou, 1966; Margalef, 1969; Одум, 1975; Песенко, 1982; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992), а также таксономического разнообразия и таксономической сложности сообществ (Емельянов, Загороднюк, 1990, 1993; Загороднюк и др., 1995; Емельянов, 1999). Признание необходимости охраны не только генофонда, но и ценофонда биосферы — положение, зафик-

сированное в Международной конвенции по биоразнообразию (Рио-де-Жанейро, 1992 г.), — обуславливает развитие исследований, которые предусматривают проведение работ по инвентаризации и бонитировке экосистем по богатству и разнообразию живого на системно-структурном уровне биотических сообществ. Все это требует сохранения эталонных участков, которые бы в значительной степени представляли существующее богатство и разнообразие фауны и флоры. Указанные эталонные участки имеют огромное значение как природные банки генофонда и ценофонда живого, центры биоразнообразия, которые могут служить неисчерпаемым источником для восстановления биоты нарушенных экосистем (Смельянов, 1999). Поэтому сейчас исключительно актуальным представляется выбор критериев для определения эталонных по биоразнообразию территорий или акваторий. Этот вопрос является чуть ли важнейшим среди многих проблем, связанных с изучением и сохранением биоразнообразия.

В предыдущем нашем сообщении (Загороднюк и др., 1995), посвященном анализу структуры таксономических отношений в сообществах (фаунистических комплексах), предлагалось использовать информационный индекс Шеннона (H'). На моделях было показано, что при условии выровненности таксонов по рангам более богатое в таксономическом отношении сообщество, т. е. представленное большим числом видов, родов, семейств, отрядов и т.д., не будет отличаться от менее богатого величиной H' . Кроме того, указывалось, что возможны случаи, когда сообщества с меньшим числом видов оказываются более развитыми, чем сообщества, характеризующиеся большим видовым богатством. В этом, как отмечалось, и заключается ограничение предложенного подхода при сравнении сложности структуры сообществ.

Э. Мэгаран (1992), детально проанализировав методы измерения биоразнообразия, акцентирует внимание на иерархическом разнообразии, которое довольно редко рассматривается специалистами. Как отмечает Е.С. Пиелу (Pielou, 1975), интуитивно разнообразие сообщества, представленного видами разных родов выше такового, где большинство видов относится к одному роду. Это же относится и к таксонам более высокого ранга — семействам, отрядам и т.д. Поэтому, формализовав концепцию видового разнообразия в виде вариантов индекса Шеннона, Е.С. Пиелу (Pielou, 1975), предложила использовать его на уровне родов, семейств, отрядов и т.д.

Однако при сравнительном анализе разнообразия сообществ сопоставление их по многим характеристикам вызывает определенные неудобства. Более того, возможны случаи, когда сообщество, характеризующееся большим видовым разнообразием, будет менее разнообразным на уровне родов, семейств и т.д. Поэтому возникает вопрос, как оценить общее разнообразие сообществ, учтя при этом весь спектр оценок разнообразия разных таксономических уровней. Понятно, что ранее предложенный нами (Загороднюк и др., 1995) показатель таксономического разнообразия, отражая структуру таксономических отношений организмов в сообществе и имея ряд ограничений, не позволяет количественно оценить какое из сравниваемых сообществ сложнее.

В этой связи, для того чтобы в полной мере судить о сложности сообществ, необходимо найти какую-то интегральную функцию, которая бы учитывала и структуру таксономических отношений организмов в сообществе, и их представленность (обилие) на разных таксономических уровнях. Рассмотрим показатели, которые используют для оценки богатства и разнообразия биотических сообществ. Среди них, в частности, рассмотрим следующие показатели: богатство видов (родов, семейств, отрядов и пр.), разнообразие видовое (родов, семейств, отрядов и пр.), таксономическое богатство и разнообразие, сложность биотических сообществ.

Богатство видов (родов, семейств, отрядов и т.д.)

Одним из основных показателей филогенетической структуры биотических сообществ (или фаунистических и флористических комплексов) является богатство видов, т.е. насыщенность территории (акватории) видами, родами или таксонами более высоких рангов растительных и животных организмов. В этой связи, кроме числа видов

(родов, семейств, отрядов и пр.), которые встречаются в данной экосистеме, часто рассматривают отношения количества видов к числу родов, семейств, отрядов и т. д. (Второв, Второва, 1983).

Оценка богатства фауны или флоры по числу зарегистрированных видов является наиболее распространенной характеристикой при анализе структуры фаунистических или флористических комплексов. При прочих равных условиях сообщество, включающее 10 видов, является более богатым в сравнении с 5-видовым. Однако при таких сравнениях существенное значение имеют степень изученности фауны или флоры, характер доминирования тех или иных видов и таксономическая структура сообществ. При оценке видового богатства три последние характеристики не учитываются, анализ проводится "при прочих равных условиях", которые в действительности оказываются существенно более значимыми. Во многовидовом сообществе может наблюдаться доминирование лишь 1–2 видов, а сообщество, включающее представителей разных систематических групп, априорно представляется заметно более богатым.

Разнообразие видовое (родов, семейств, отрядов и т.д.)

Количественная оценка таксономической структуры биотических сообществ, помимо показателей общей насыщенности их видами (или таксонами высших рангов), включает характеристики обилия видов или систематических групп высших рангов. Обобщенные данные по богатству видов и их обилию на той или иной территории (или в акватории) выражают при помощи индексов разнообразия (так называемое видовое разнообразие).

Оценка проводится при помощи разных индексов — индекс Симпсона, индексы Маргалефа и Менхиника, индекс Бриллюена, индекс Макинтоша, индекс Бергера-Паркера и др. (Pielou, 1966; Margalef, 1969; Одум, 1975; Песенко 1982; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992). Наилучшим и наиболее распространенным является информационный индекс Шеннона (Shannon, Weaver, 1949; Шеннон, 1963), который, в отличие от многих других показателей, оценивает разнообразие случайных выборок, поэтому чаще всего и используется при изучении структуры природных сообществ. Кроме этого, этот показатель объединяет видовое богатство и выровненность в единую величину и количественно (в битах) оценивает равномерность регистрации разных видов в сообществе: $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$, где p_i — доля i -го вида по обилию. Такой метод оценки разнообразия позволяет дифференцировать сообщества с одинаковым видовым богатством, но с разной степенью доминирования тех или иных видов (рис. 1).

Следует заметить, что показатели видового богатства и разнообразия, как уже указывалось выше, можно применять и на высших уровнях таксономической иерархии (для родов, семейств, отрядов и т.д.). Это приобретает особую актуальность для таких групп организмов, где систематика низших таксонов не разработана или она несовершенна, а также когда возникают трудности с определением материала вследствие его многочисленности. В таком случае можно оперировать такими понятиями, как богатство или разнообразие родов, семейств и т.п.

Иногда только на таких уровнях и возможно проведение эксклюзивной экспертизы оценки богатства или разнообразия биотических сообществ.

Таксономическое разнообразие

Наряду с показателем видового богатства и видового разнообразия, нами было предложено рассматривать структуру таксономических отношений в сообществе. Этот показатель был назван "*таксономическим разнообразием*" (Емельянов, Загороднюк, 1990, 1993). Его оценка проводится аналогично расчету видового разнообразия. При этом на первом этапе исследуется таксономическое богатство сообщества (сумма таксонов компонентов). Следующим этапом является анализ собственно таксономического разнообразия.

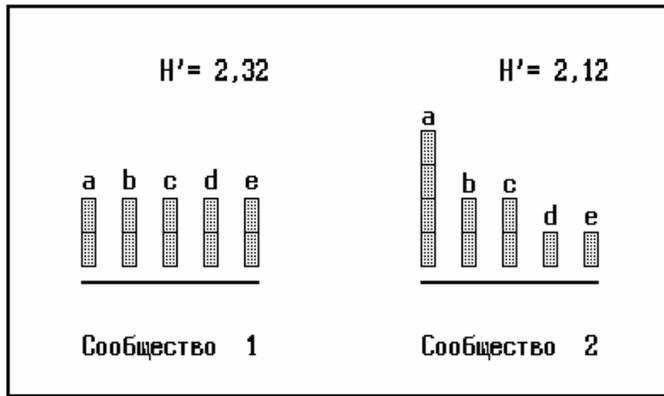


Рис. 1. Распределение видов (а...е) по обилию и оценка видового разнообразия (H') в двух равно- великих (по числу видов и суммарной численности или биомассе) сообществах с разной структу- рой доминирования (по Загороднюк, Емельянов, Хоменко, 1995).

(1) Таксономическое богатство

Определяется при помощи функции, которая представляет сумму таксонов сообщ- щества, обитающего на данной территории (в акватории). Очевидно, что при прочих равных условиях таксономическое богатство будет большим в сообществе, включаю- щем не только разные виды, но и различные надвидовые таксоны. Например, если со- общество включает 5 видов 4 родов 3 семейств 2 отрядов 1 класса, то сумма таксонов $ST=5+4+3+2+1=15$. В этом случае показатель таксономического богатства будет значи- тельно выше по сравнению с сообществом, включающим, к примеру, столько же видов, однако относящимся лишь к 2 родам 1 семейства 1 отряда 1 класса ($ST=5+2+1+1+1=10$).

(2) Таксономическое разнообразие

Используется информационная мера разнообразия (индекс Шеннона), которая оце- нивает равновероятность представленности в исследуемо множестве (фауне или флоре) подмножеств. Если при оценке видового разнообразия в качестве переменных (p_i) вы- ступают показатели обилия видов, то при оценке таксономического разнообразия учи- тывается сумма таксонов разного ранга, а в качестве переменных рассматриваются до- ли таксонов разных рангов без учета количественных показателей обилия (Загороднюк и др., 1995). В нашем примере (см. “таксономическое богатство”) в первом случае сум- ма таксонов $ST=15$, а их доли составляют $5/15, 4/15, 3/15, 2/15, 1/15$; а во втором — $ST=10$, а доли — $5/10, 2/10, 1/10, 1/10, 1/10$.

Очевидно, что таксономическое разнообразие тем выше, чем большее число видов регистрируется, и чем более высокие таксономические ранги они представляют. Чис- ленное выражение получаем, используя известную формулу Шеннона: $H' = - \sum p_i \log p_i$, где p_i — доля таксонов i -го ранга (вид, род, семейство, отряд и т.д.). Для получения значимой величины ($H' > 0$) необходим учет не менее 2-х таксономических уровней¹.

(3) Модели

Рассмотрим несколько вариантов таксономической структуры сообщества, вклю- чающие равное и разное число видов, принадлежащих к одному отряду. Графически эти модели изображены на рис. 2, а количественные результаты их анализа приведены в табл. 1:

¹ Важно помнить, что число таксонов более высокого ранга всегда будет меньше или равно числу таксонов предыдущего низшего уровня.

- (A) все учтенные виды относятся к одному роду;
- (B) виды дифференцированы на уровне родов двух семейств;
- (D) каждый род и семейство включают по 2 вида;
- (E) каждое семейство включает по 2 рода, в которых по 1 виду;
- (C, F) каждый вид представляет отдельный род и семейство.

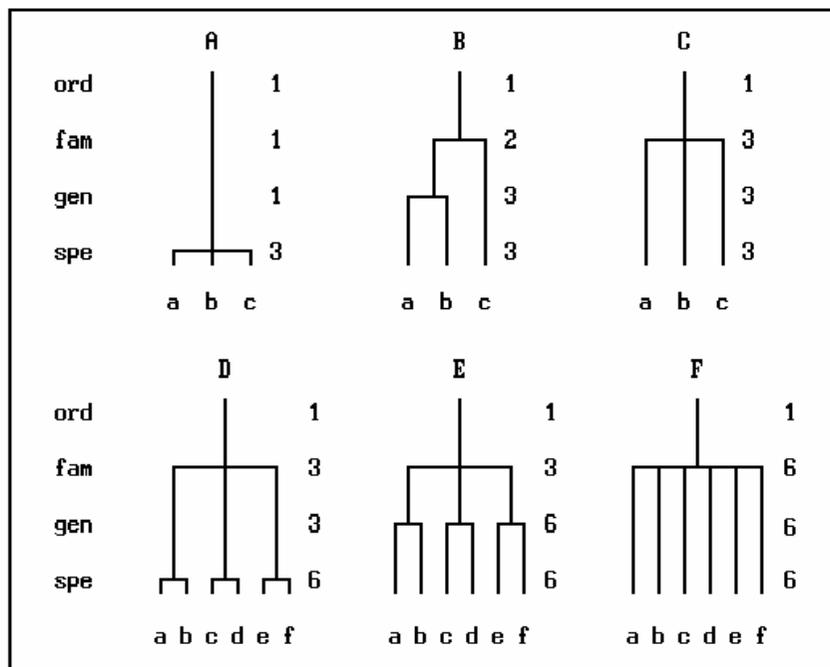


Рис. 2. Модели таксономической структуры в двух сериях равновеликих сообществ. Верхний ряд (A...C) — 3 вида, нижний (D...F) — 6 видов. Таксономические ранги: *spe*, *gen*, *fam*, *ord*, *cla* — вид, род, семейство, отряд и класс, соответственно.

Как видно из таблицы 1, при равных оценках видового богатства (т.е. равных значениях числа видов, $n=3$ или $n=6$) сумма таксонов в рассматриваемом ряду существенно возрастает. Это происходит за счет увеличения числа высших таксонов и большей выравниваемости их рангов (от 3-1-1 до 3-3-3 и от 6-3-3 до 6-6-6), что влечет за собой увеличение таксономического разнообразия. Очевидно, что число видов (видовое богатство) и сумма таксонов (таксономическое богатство) не влияют на величину показателя таксономического разнообразия при условии выравниваемости таксонов по рангам (модели C и F). Однако при анализе маловидовых сообществ может случиться так, что сообщество с меньшим числом видов (модель B) окажется более развитым, чем сообщество, характеризующееся большим видовым богатством (модели D и E). Это можно рассматривать как ограничение данного подхода.

Для получения сопоставимых результатов при сравнении сообществ необходимым условием является использование одномасштабной таксономической шкалы (в наших моделях: вид — род — семейство). В реальных условиях обычны случаи таксономической вырожденности, когда таксоны более высоких рангов инвариантны (равны 1).

Табл. 1. Оценка разнообразия в шести моделях сообществ

Модель	Число видов	Таксонов по рангам:			Сумма таксонов	Разнообразие, H_t
		родов	семейств	отрядов		
<i>A</i>	3	1	1	1	6	—
<i>B</i>	3	3	2	1	9	—
<i>C</i>	3	3	3	1	10	—
<i>D</i>	6	3	3	1	13	—
<i>E</i>	6	6	3	1	16	—
<i>F</i>	6	6	6	1	19	—
<i>A'</i>	3 (3/4)	1 (1/4)	—	—	4	0,811
<i>B'</i>	3 (3/8)	3 (3/8)	2 (2/8)	—	8	1,561
<i>C'</i>	3 (3/9)	3 (3/9)	3 (3/9)	—	9	1,585
<i>D'</i>	6 (6/12)	3 (3/12)	3 (3/12)	—	12	1,500
<i>E'</i>	6 (6/15)	6 (6/15)	3 (3/15)	—	15	1,522
<i>F'</i>	6 (6/18)	6 (6/18)	6 (6/18)	—	18	1,585

В таком случае иерархические схемы минимизируются, и уровни, представленные одним таксоном, не учитываются. Тем не менее, когда вырожденность таксономической структуры сообщества максимальна (например, модель *A*), то для получения значимой величины H' необходимо принимать во внимание второй таксономический уровень. Так, модель *A* должна рассчитываться по схеме *A'*, а модели *B...F* — по схемам *B'...F'* (табл. 1).

Сложность сообществ

В практике эколога-фаунистических и эколога-флористических исследований не всегда можно получить количественные данные по численности того или иного вида, плотности популяций разных групп животных или растений в регионе и т.п., при этом качественные данные присутствуют при любом исследовании. Поэтому наиболее часто возникает вопрос, как можно использовать эти данные при анализе экологического влияния среды на биотические сообщества, а также определить степень антропогенного пресса на биоту в том или ином регионе. Как показал проведенный анализ, использование качественных данных фаунистических исследований с позиций системного подхода и теории информации может дать ответ на эти вопросы. Для этой цели можно воспользоваться данными по видовому богатству сообщества. В дальнейшем, анализируя представленность видов в составе таксонов высших иерархических уровней (для родов, семейств, отрядов и т.д.), можно количественно (в долях от общего числа видов в сообществе) оценить видовую насыщенность таксонов разного ранга. При наличии данных по видовому обилию их включают в анализ вместо долевого представленности видов.

Показатели видового и таксономического разнообразия можно применять для оценки сложности структурной организации фаунистических комплексов, растительных ассоциаций или биотических сообществ. Если показатель видового разнообразия оценивает количественную сторону организованности в сообществе, то показатель таксономического разнообразия отражает качественную сторону степени организованности сообществ. Таким образом, задача состоит в том, чтобы сделать попытку объединить эти показатели и в дальнейшем проводить комплексную оценку сообществ с учетом обоих показателей.

Для этого можно применить мультипликативную функцию, включающую, в качестве одного сомножителя — показатель таксономического разнообразия, а другого — удельный показатель "иерархического" разнообразия (Pielou, 1975; Мэгаран, 1992). Под последним понимается среднее значение видовой насыщенности (количественная

оценка видового богатства), или видового обилия разных таксономических уровней (видового, родового, на уровне семейств, отрядов и т.д.). В этом случае имеем аналог показателя видового разнообразия, который рассчитывается на нескольких разных таксономических уровнях — видовом, родовом, на уровне семейств, отрядов и т.д. Для того, чтобы избавиться размерности показателя в битах в квадрате, целесообразно считать его под квадратным корнем. Итак, структурная сложность сообщества будет оцениваться функцией, которую можно представить математической формулой:

$$C = (H_{tax} * 1/N \sum H_i)^n,$$

где H_{tax} — показатель таксономического разнообразия; H_i — показатель видовой насыщенности (видового разнообразия) i -го таксономического уровня, N — число анализируемых уровней, n — показатель степени ($n = 1/2$).

Предложенный показатель учитывает как структуру таксономических отношений организмов, так и их долевую представленность на разных таксономических уровнях. При этом он отражает качественно-количественную характеристику организованности сообщества. В связи с этим его можно считать интегральным показателем, который оценивает разнообразие биотических сообществ. Анализ на моделях показал достаточную эффективность применения указанного показателя при оценке сложности, или степени организованности сообществ организмов разных таксономических групп.

Расчет сложности на примере нескольких моделей сообществ, характеризующихся различной таксономической структурой (рис. 3), представлен в табл. 2.

Обсуждение

Очевидно, что показатели таксономического разнообразия и сложности сообществ, оценивая структуру ценотически связанных функциональных группировок животных, отражают степень реализации емкости экосистемы биотическим сообществом. Последнее имеет важное значение, так как изменение величины этого показателя во времени может дать ценную информацию о динамике структуры сообщества, характере влияния абиотических факторов (в том числе и антропогенного происхождения) на состояние биоты экосистем, определять возможные направления и скорость сукцессионных процессов, что приобретает особую значимость при проведении мониторинговых работ.

Теперь на конкретных примерах рассмотрим возможности применения показателей видового богатства и разнообразия, таксономического разнообразия и сложности при оценке структурно-функциональной организации биотических сообществ. С этой целью проанализируем фактические данные, полученные нами при проведении инвентаризационных исследований микротерофауны различных высотных поясов Украинских Карпат (рис. 4). Изначально было ясно, что показатели видового богатства уменьшаются с высотой, однако, монтанные сообщества сохраняют свою устойчивость, которая, по-видимому, определяется особым типом их структурно-функциональной организации.

Как показали наши исследования (Емельянов, Загороднюк, 1993), в ряде случаев наблюдаемое уменьшение видового богатства ценотически сходных фаунистических комплексов сопровождается увеличением таксономического разнообразия за счет возрастания монотипичности высших таксонов (рис. 4). Эти результаты свидетельствуют о том, что функциональная устойчивость биотических сообществ в экосистемах с небольшой экологической емкостью (например, в горах), поддерживается благодаря существованию полифункциональной системы монотипичных таксонов, что является одной из стратегий адаптации биотических сообществ к специфическим экологическим условиям горных ландшафтов.

В качестве еще одного примера приведем данные по растительным сообществам пяти заповедных участков Дунайского биосферного заповедника (Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління, 1999).

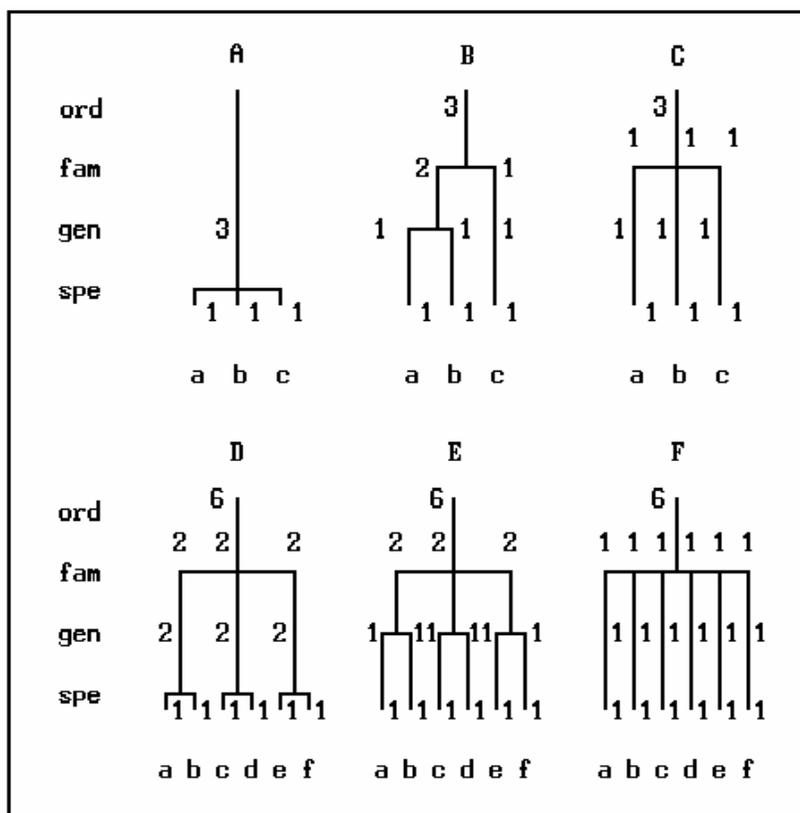


Рис. 3. Модели таксономической структуры сообществ, иллюстрирующие технику расчета показателя их таксономической сложности. Цифры в ключевых точках указывают число соподчиненных таксонов первого таксономического уровня (в нашем случае — видов).

Табл. 2. Оценка сложности в шести моделях сообществ

Модель	H_{tax}	Иерархическое разнообразие			Сложность C
		H_{spe}	H_{gen}	H_{fam}	
<i>A</i>	0,811	1,585	0,000		0,802
<i>B</i>	1,561	1,585	1,585	0,918	1,459
<i>C</i>	1,585	1,585	1,585	1,585	1,585
<i>D</i>	1,500	2,585	1,585	1,585	1,696
<i>E</i>	1,522	2,585	2,585	1,585	1,851
<i>F</i>	1,585	2,585	2,585	2,585	2,024

Примечание: H_{tax} — таксономическое разнообразие; H_{sp} — видовое разнообразие (представленность видов равновероятна); H_{gen} — разнообразие насыщенности видами родов; H_{fam} — разнообразие насыщенности видами семейств.

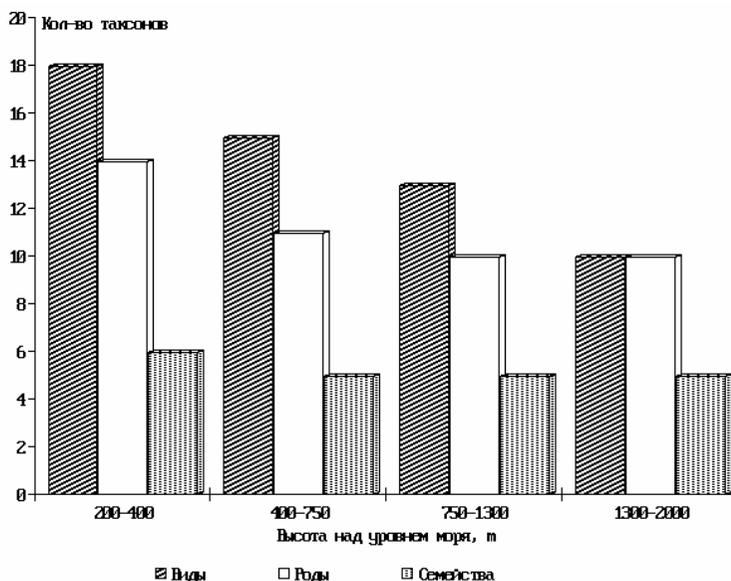


Рис. 4. Характер высотного распределения богатства видов, родов и семейств сообществ грызунов Восточных Карпат (по данным из: Емельянов, Загороднюк, 1993).

Для анализа взяты ассоциации, относящиеся к двум типам растительности: лесного и болотного. Леса в заповеднике являются характерным элементом, хотя занимают относительно небольшую площадь (около 8 % территории заповедника). Эти леса произрастают в экстремальных условиях продолжительного заливного режима, приурочены к прирусловым грядам гирл Дуная и их водотоков и не отличаются большим видовым богатством. Рассмотрены две характерные для ивовых лесов ассоциации: *Salicetum (albae) phalaroidetosum* и *Salicetum (albae) phragmitosum*.

Три другие ассоциации относятся к болотам, которые занимают в заповеднике более половины территории — *Phragmitetum australis*, *Phragmitetum caricosum (acutiformis)* и *Caricetum acutiformis*. Формирование этих ассоциаций происходит по градиенту влажности: первая — наиболее гигрофильная, вторая формируется в условиях с меньшим слоем воды (до 60 см) и имеет второй ярус из осоки, третья — на относительно сухих участках. Результаты расчетов показателей таксономического богатства, разнообразия и сложности указанных растительных сообществ приведены в табл. 3.

Как можно заметить, наиболее репрезентативной по богатству и разнообразию растительности среди ивовых лесов является ассоциация *Salicetum (albae) phalaroidetosum*, формирующаяся на более маловодных участках. Что же касается второй ассоциации (*Salicetum (albae) phragmitosum*), то для нее все показатели разнообразия несколько меньше. Среди болотных растительных сообществ наиболее высокие значения показателей богатства, разнообразия и сложности характерны для ассоциации *Phragmitetum caricosum (acutiformis)*. Однако более интересным в контексте нашего анализа является тот факт, что ассоциация *Phragmitetum australis*, несмотря на меньшее количество видов (n=47) по сравнению с ассоциацией *Caricetum acutiformis* (n=48), является все же более богатой, разнообразной и сложной.

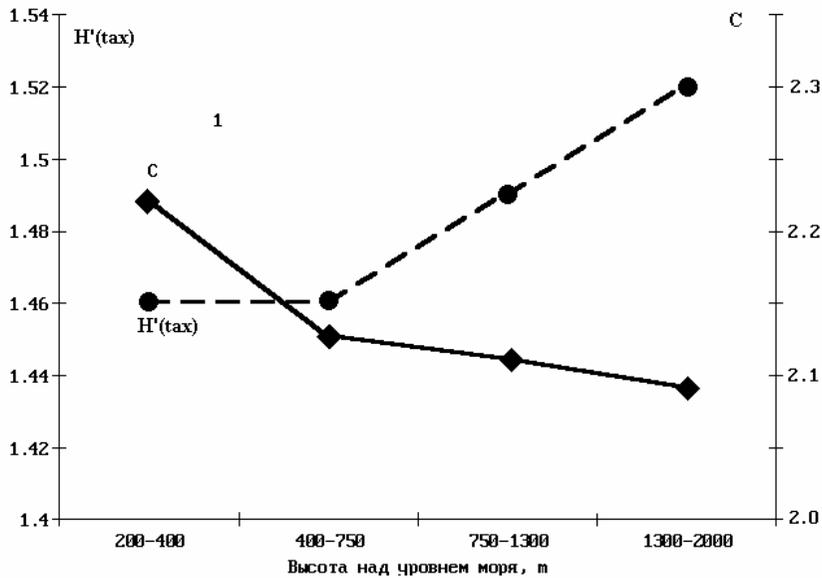


Рис. 5. Изменения с высотой показателей таксономического разнообразия (H_{tax}) и сложности (C).

Хотя сравнения лесных и болотных растительных сообществ не совсем корректны с биологической точки зрения, тем не менее, позволим себе сопоставить две из них по чисто количественным характеристикам, которые иллюстрируют преимущества предлагаемого показателя сложности. Так, несмотря на значительно меньшее видовое и таксономическое богатство, а также видовое и родовое разнообразие, характерное для ассоциации *Salicetum (albae) phalaroidetosum*, она по сравнению с ассоциацией *Caricetum acutiformis* имеет большие значения разнообразия на таксономическом уровне семейств и более высокий индекс таксономического разнообразия, что и предопределяет такое же значение показателя сложности. Здесь мы можем констатировать такой же феномен возрастания монотипичности высших таксонов в растительном сообществе, как это характерно для сообществ грызунов Восточных Карпат (см. предыдущий пример).

Таблица 3. Богатство и разнообразие растительных сообществ экосистем Дунайского биосферного заповедника *

N	Растительные ассоциации	Богатство				Разнообразие				Сложность
		spe	gen	fam	сум-ма	spe	gen	fam	H_{tax}	C
1.	<i>Salicetum (albae) phalaroidetosum</i>	38	35	24	97	5,02	4,85	3,96	1,56	2,68
2.	<i>Salicetum (albae) phragmitosum</i>	36	32	20	88	4,93	4,66	3,82	1,54	2,63
3.	<i>Phragmitetum australis</i>	47	45	23	115	5,26	5,19	4,04	1,52	2,71
4.	<i>Phragmitetum caricosum (acutiformis)</i>	87	66	32	185	6,21	5,72	4,17	1,48	2,82
5.	<i>Caricetum acutiformis</i>	48	41	20	109	5,42	5,19	3,78	1,50	2,68

Примечание: данные любезно предоставлены Ю. Р. Шеляг-Сосонко.

Заклучение

Основой для оценки разнообразия биосистем, в том числе видового и таксономического разнообразия, а также сложности сообществ (фаунистических или флористических комплексов), являются ясные представления о количественном и качественном составе подсистем. В этой связи необходим не только тщательный подбор групп (очевидно, из числа продуцентов или консументов), но и четкие представления о структуре их таксономических отношений. Если показатель видового разнообразия сообществ и, в частности, флористических или фаунистических комплексов, относящихся к одному трофическому уровню, может служить индикатором экологической емкости экосистем (Емельянов, 1984, 1993), то показатель таксономического разнообразия в значительной мере отражает развитость структуры ценотически связанных функциональных группировок растений или животных, а показатель сложности — качественно-количественную характеристику организованности сообщества.

В связи с этим его можно считать интегральным показателем, который оценивает общее структурное разнообразие биотических сообществ. Анализ упрощенной модели показал по крайней мере два важных момента: чем разнороднее и богаче в видовом отношении сравниваемые сообщества, и, соответственно, большее число таксономических рангов анализируется, тем корректнее использование предлагаемых показателей при оценке сложности таксономической структуры сообществ.

Таким образом, при помощи разработанного алгоритма с применением предложенных показателей можно количественно оценивать существующее богатство и разнообразие биотических сообществ природно-территориальных комплексов, что даст возможность проводить бонитировку при выделении репрезентативных, уникальных и ценных по биоразнообразию территорий, а также осуществлять эксклюзивный анализ биоразнообразия экосистем, перспективных для включения в сеть природно-заповедного фонда.

ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 479 с.
- Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. К.: Наук. думка, 1999. 704 с.
- Второв П. П., Второва В. Н. Эталоны природы (Проблемы выбора и охраны). М.: Мысль, 1983. 207 с.
- Емельянов И. Г. О понятии “емкость среды” // Биогеоэкологические исследования на Украине. Львов, 1984. С. 9–11.
- Емельянов И. Г. Разнообразие фаунистических комплексов как показатель состояния биоты // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. Ужгород, 1993. С. 8–20.
- Смельянов І. Г. Оцінка біорізноманіття екосистем у контексті оптимізації мережі природно-заповідних територій // Заповідна справа в Україні на межі тисячоліть. Канів, 1999. С. 119–127.
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическое разнообразие фаунистических комплексов и стратегия сохранения генофонда животного мира // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Фрунзе: Илим, 1990. С. 45–46.
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическая структура сообществ грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. Ужгород, 1993. С. 57–60.
- Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доповіді НАН України. 1995, № 7 (Сер. Математика, Природознавство, Технічні науки). С. 145–148.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетике. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 830 с.
- Margalef R.* Perspectives in ecological theory. Chicago; London: Univ. Chicago press, 1969. 111 p.
- Pielou E. C.* Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse // Amer. Naturalist. 1966. 100, N 916. P. 463–465.
- Pielou E. C.* Ecological diversity. New York: Wiley, 1975. 166 p.
- Shannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois press, 1949. 117 p.

Надійшла 20.05.1999