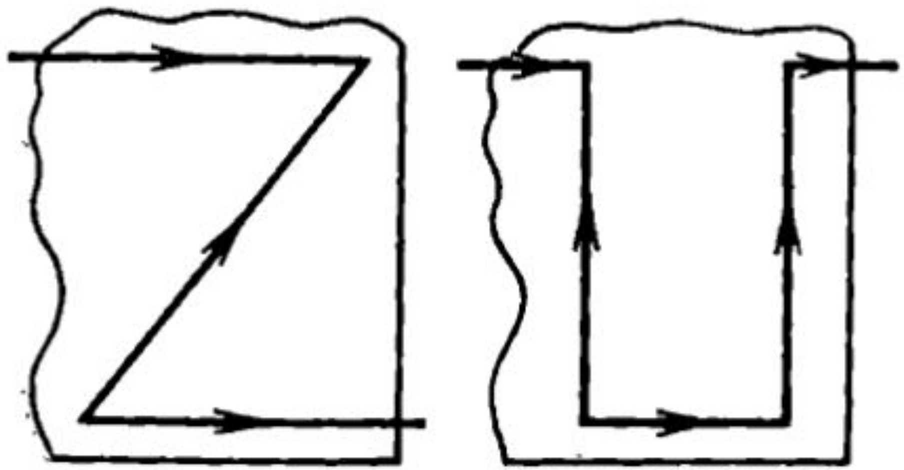
МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

- Для изучения изменений биоразнообразия во времени необходим мониторинг биоразнообразия – регулярные, проводимые через определенный промежуток времени, его исследования.
- Первый этап изучения биоразнообразия – составление видовых списков (качественное изучение фауны).
- Для оценки степени полноты видовых списков можно использовать кривые обнаружения видов:
- по оси абсцисс откладывается период исследований (человеко-часы, человеко-дни), по оси ординат – число видов в видовом списке. Через какое-то время график образует плато – значит большая часть видов уже обнаружена.

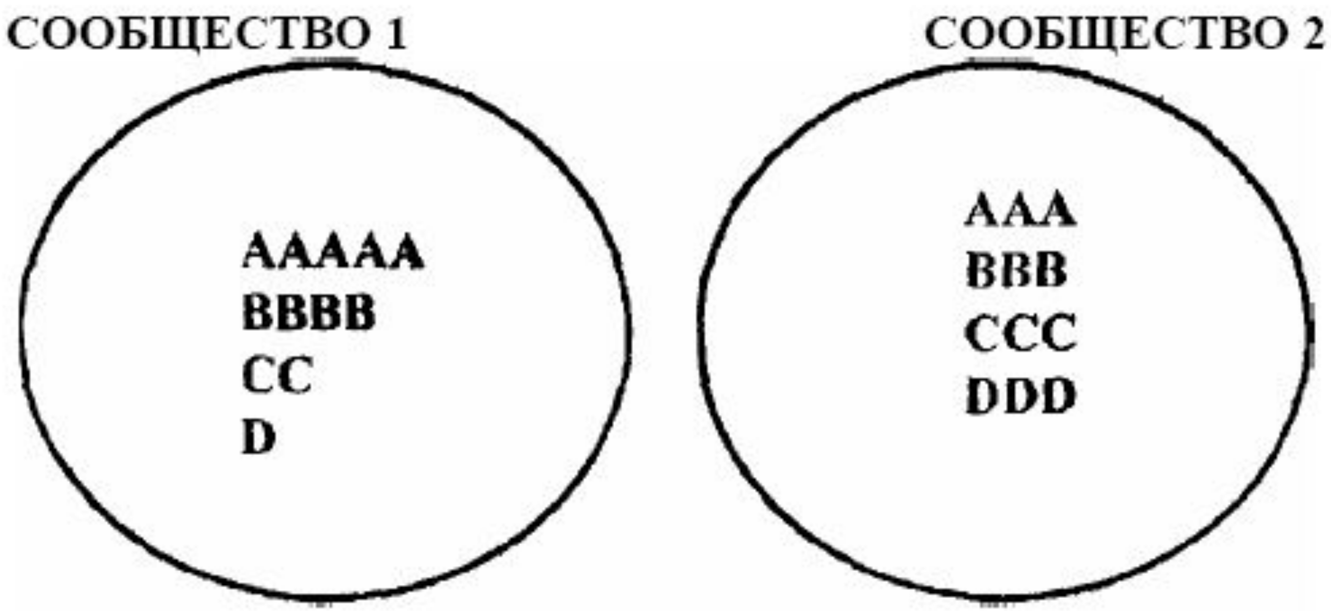
Для точного определения изменений в разнообразии недостаточно качественных данных (списки видов), а необходимы количественные данные по численности особей входящих в сообщество видов.
Для получения таких данных проводят учеты видов.
Методы проведения учетов могут подразделяться на:
1. Абсолютные учеты – подсчет всех особей, обитающих на данной территории.
2. Метод учетных площадок – подсчитываются особи на нескольких площадках, затем данные экстраполируются на всю изучаемую территорию.
3. Метод учетных маршрутов – учитываются особи вдоль маршрута движения наблюдателя, затем данные пересчитываются на всю исследуемую территорию.
4. Специальные методы учета – используются для групп, которые невозможно учитывать иными мнениями – методы ловушко-линий и др.
Для дальнейших исследований, как правило, используются не абсолютное число особей, а относительное обилие – экземпляры на площадь или объем, экземпляры на ловушкосутки и т.п.



Схемы расположения маршрутов сборщика или трансект для размещения проб [по: Любищев, 1958а]

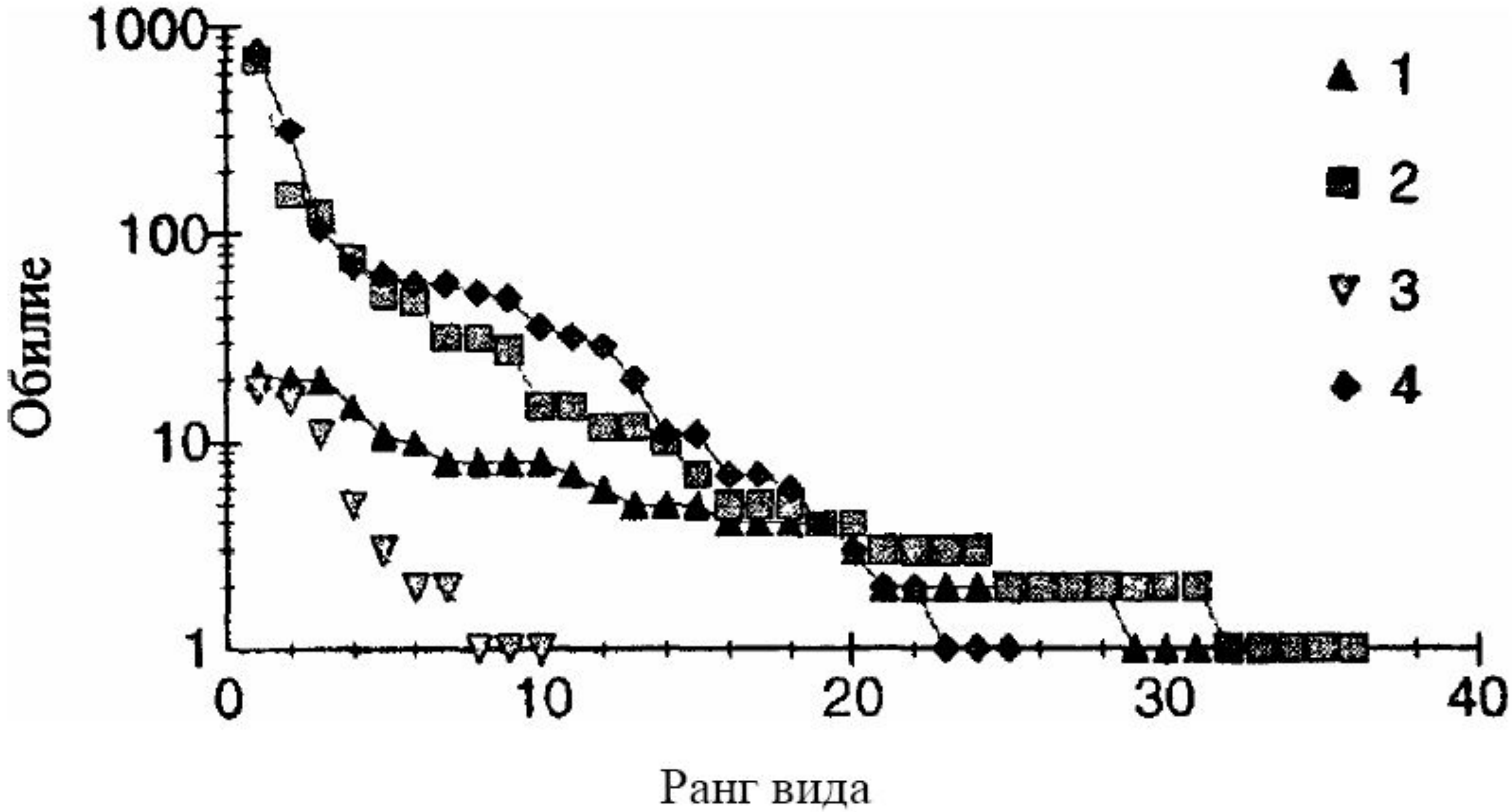
Стрелками показано направление движения сборщика

- При оценке альфа-разнообразия принимаются во внимание два фактора: ВИДОВОЕ БОГАТСТВО и ВЫРАВНЕННОСТЬ ОБИЛИИ ВИДОВ.
- *Видовое богатство* - число видов, для сравнения отнесенное к определенной площади.
- *Выравненность* - равномерность распределения видов по их обилию в сообществе.



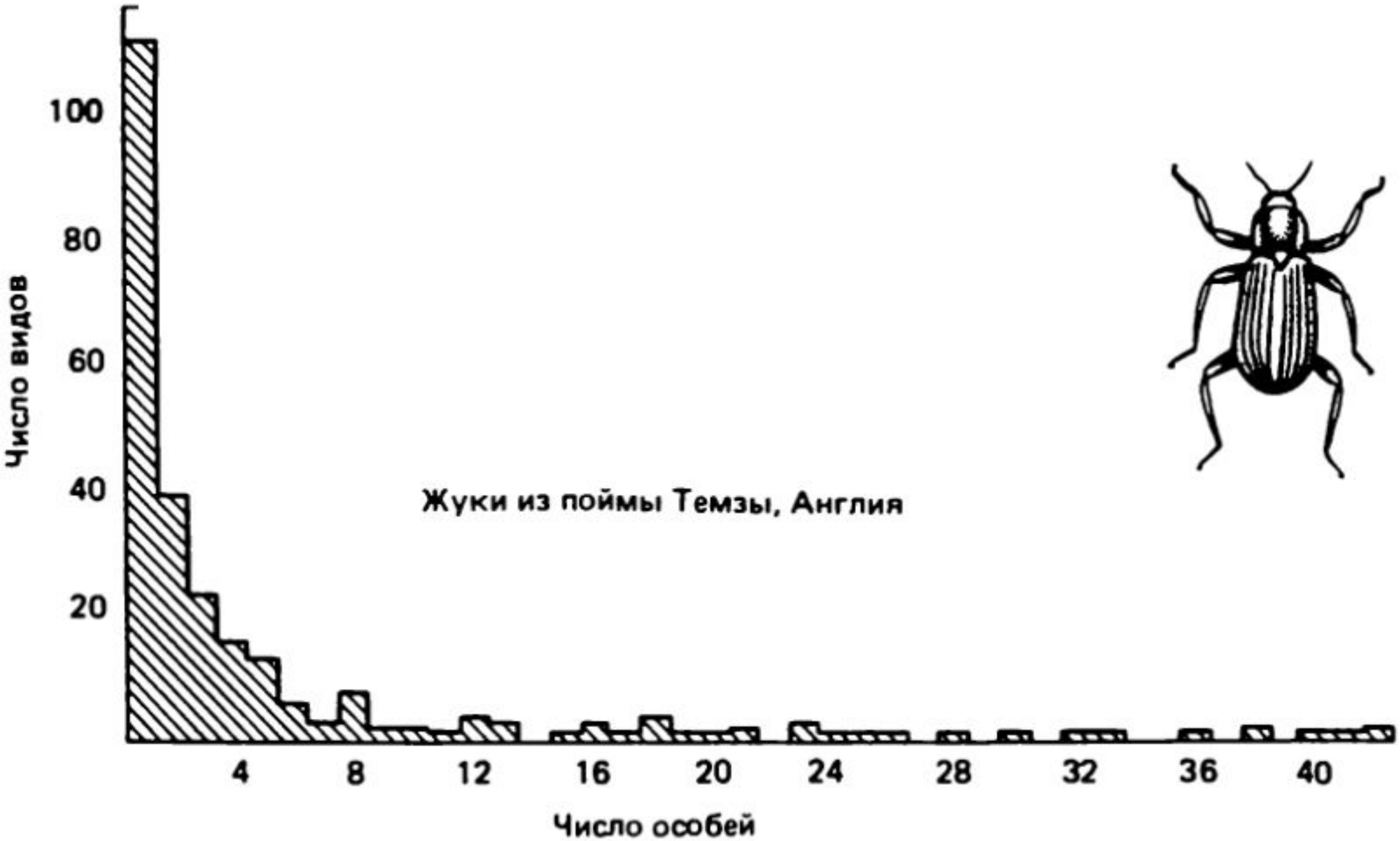
Гипотетические сообщества с разной выравненностью

Методы построения графиков видового обилия

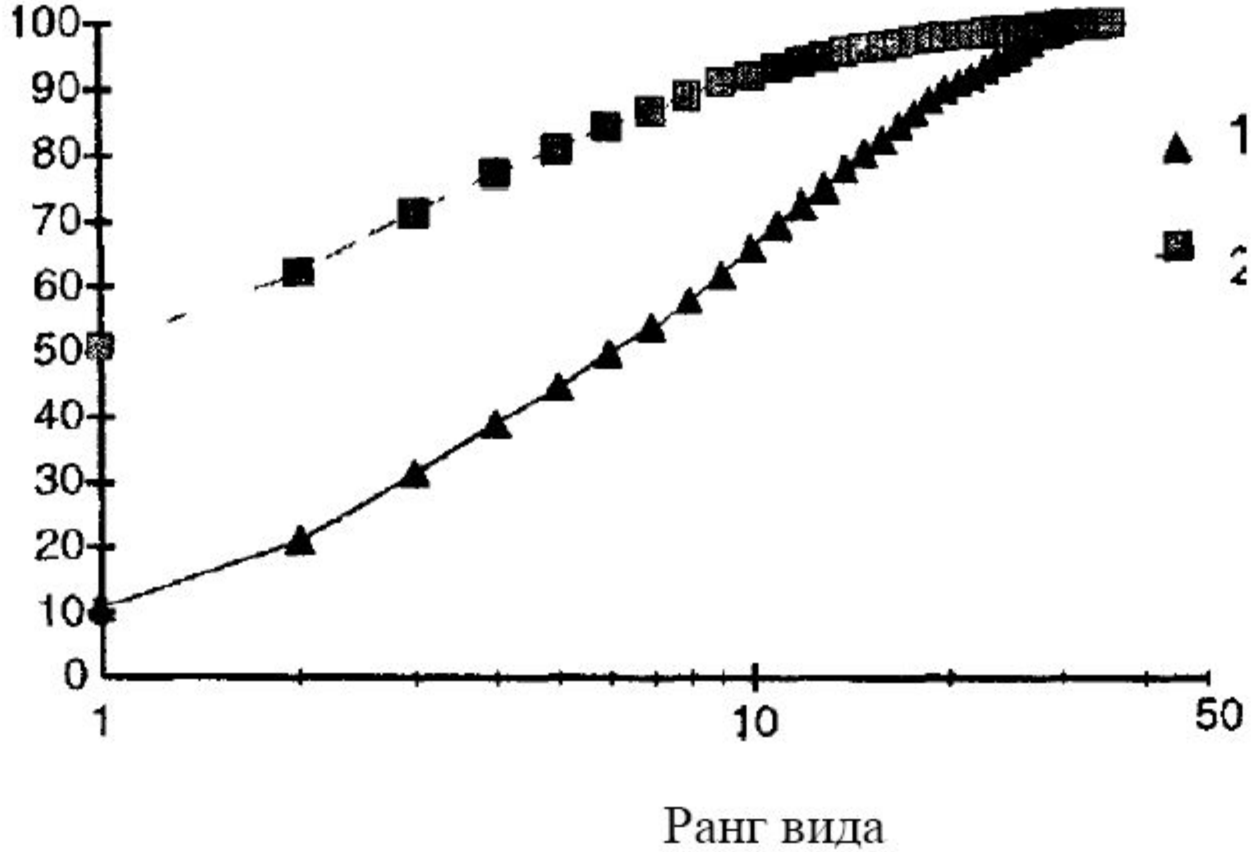


Динамика разнообразия сообществ птиц в рекреационных зонах г. Ростова-на-Дону: на Левом берегу Дона зимой (1) и весной (2). зимой в парках (3) и в Ботаническом саду (4)

Частотное распределение устанавливает зависимость между числом особей каждого вида и числом видов. Ось абсцисс - количество особей. Ось ординат - количество видов.



- Этот же график используется *при логарифмически нормальном распределении,* ось абсцисс при этом представлена в логарифмическом масштабе.
- 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).
- Можно использовать по оси ординат накопленное обилие, выраженное в %, в зависимости от логарифма порядкового номера вида (ранга вида).

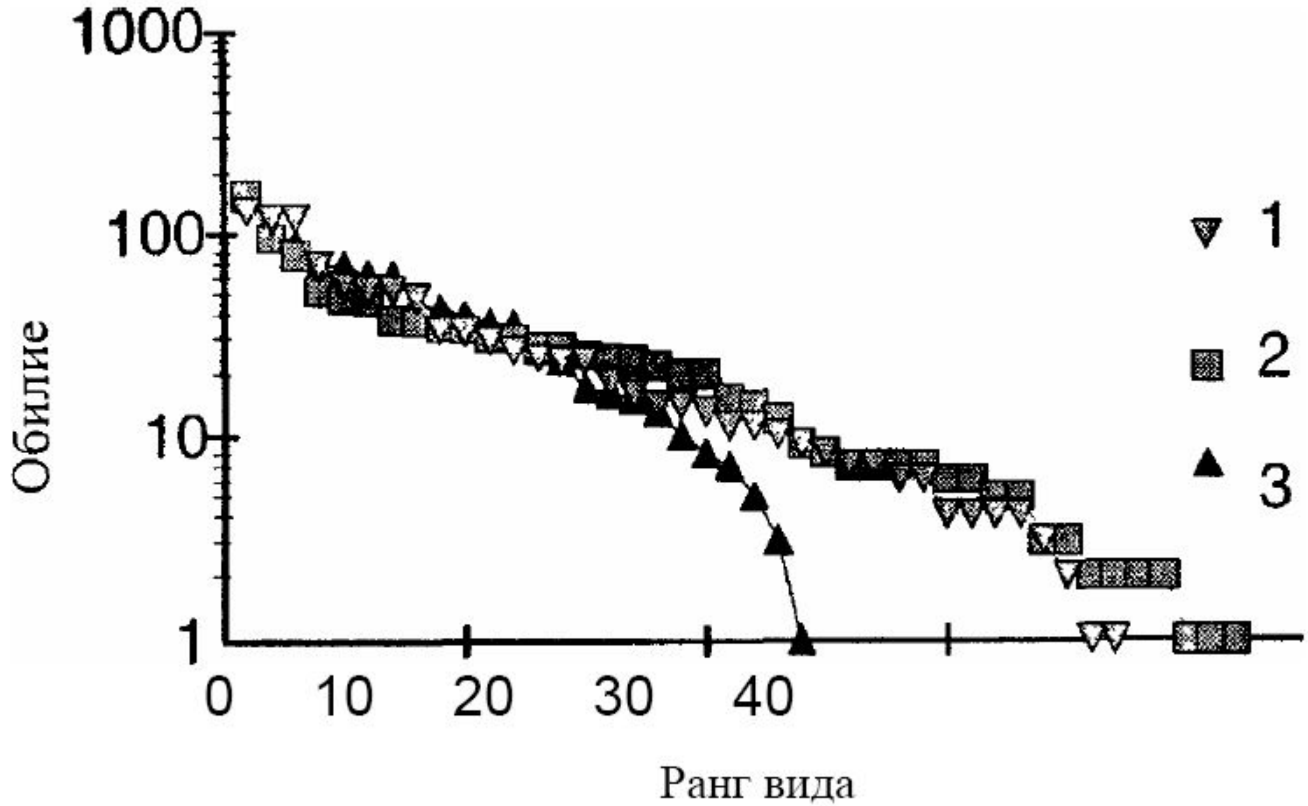


Распределения накопленных обилий в зимних сообществах птиц в рекреационной зоне на Левом *берегу Дона (1) и Ботаническом саду (2) г. Ростова-на-Дону*

Типы графиков в анализе видового разнообразия

№	ТИП ГРАФИКА	ОСЬ АБСЦИСС	ОСЬ ОРДИНАТ	МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
1	Ранг/обилие	Ранг вида	Обилие вида	Геометрическое распределение
2	Ранг/обилие	Логарифм ранга вида	Относительное обилие, %	Модель "разломанного стержня"
3	Ранг/обилие	Логарифм ранга вида	Накопленное обилие, %	Логарифмическое распределение
4	Частотное распределение	Число особей	Количество видов	Модель "разломанного стержня"
5	Частотное распределение	Логарифм числа особей	Количество видов	Лог-нормальное распределение

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.

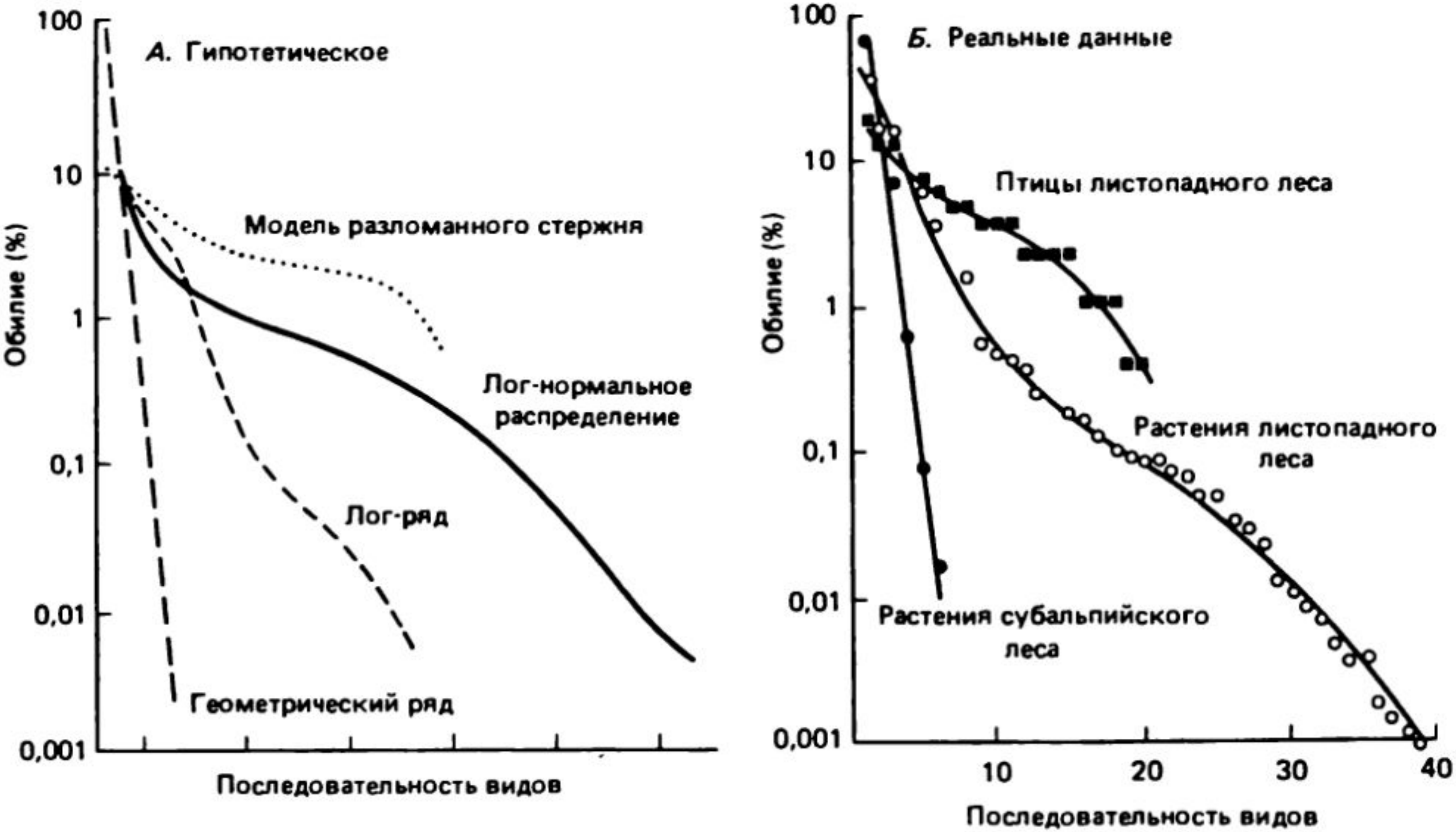


Кривые доминирования-разнообразия сообществ птиц из окрестностей Среднеуральского медеплавильного завода в трех зонах: 1 - контрольной (20 км от завода); 2 - буферной (4 км); 3 - импактной (1,5 км)

Модели распределения видового обилия

Для анализа разнообразия необходимо учитывать следующие основные теоретические распределения:

1) геометрическое
2) логарифмическое
3) логарифмически-нормальное (лог-нормальное)
4) распределение, описываемое моделью "разломанного стержня" Мак-Артура.



100
10
1
0,1
0,01
0,001
Обилие (%)
А. Гипотетическое
Модель разломанного стержня
Лог-нормальное распределение
Лог-ряд
Геометрический ряд
Последовательность видов
Б. Реальные данные
Птицы листопадного леса
Растения листопадного леса
Растения субальпийского леса
10
20
30
40

Геометрический ряд

Рассмотрим ситуацию, в которой вид-доминант захватывает часть k некоего ограниченного ресурса, второй по обилию вид захватывает такую же долю k остатка ресурса, третий по обилию — k от остатка и т. д., пока, ресурс не будет разделен между всеми видами (S). Если это условие выполнено и если обилия видов (выраженные, например, их биомассой или числом особей) пропорциональны используемой доле ресурса, распределение этих обилий будет описываться геометрическим рядом (или гипотезой преимущественного захвата ниши). В геометрическом ряду обилия видов от наибольшего к наименьшему выражаются формулой

$$n_i = NC_k k(1 - k)^{i-1},$$

где n_i — число особей i-го вида;
N — общее число особей;
$C_k = [1 - (1 - k)^S]^{-1}$ — константа, при которой $\sum n_i = N$.

Поскольку отношение обилия каждого вида к обилию предшествующего вида всегда постоянно, график зависимости логарифма обилия от ранга вида будет прямой линией. Построение такого графика — самый простой метод выяснения, соответствует ли исследуемый массив данных геометрическому ряду. Полевые данные показывают, что распределение обилий видов по типу геометрического ряда обнаруживается преимущественно в бедных видами (и часто суровых) местообитаниях или на очень ранних стадиях сукцессии. В ходе сукцессии (или по мере улучшения условий) характер распределения обилий видов постепенно приближается к лог-ряду.

Логарифмический ряд

Лог-ряд описывается формулой:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots \frac{\alpha x^n}{n},$$

где αx — число видов, представленных одной особью, $\alpha x^2/2$ — число видов, представленных двумя особями и т. д. (Fisher et al., 1943; Poole, 1974).

Общее число видов S получается сложением всех членов ряда, что приводит к равенству

$$S = \alpha [-\ln(1 - x)];$$

значение x оценивается путем итерационного решения уравнения

$$S/N = (1 - x)/x[-\ln(1 - x)],$$

где N — общее число особей.

На практике x почти всегда больше 0,9 и никогда не превышает 1,0. Если $N/S > 20$, $x > 0{,}99$ (Poole, 1974).

Параметры α (индекс лог-ряда) и N полностью характеризуют распределение и связаны между собой зависимостью

$$N = \alpha \ln(1 + N/\alpha),$$

S

где α — индекс разнообразия, который широко использовался и до сих пор остается популярным (Taylor, 1978).

Этот индекс можно получить из уравнения

$$\alpha = \frac{N(1 - x)}{x}$$

с доверительными пределами, устанавливаемыми выражением

$$\mathrm{Var}\,(\alpha) = \frac{\alpha}{-\ln(1 - x)}$$

Модель логарифмического ряда была первой попыткой математически описать отношение между числом видов и числом особей этих видов. Хотя сначала она просто использовалась из-за хорошего соответствия эмпирическим данным, ее широкое применение, особенно в энтомологических исследованиях, привело к детальному анализу свойств такого распределения. Можно предположить, что геометрический ряд соответствует ситуации, когда виды проникают в ненасыщенное биотически местообитание через равные интервалы времени, захватывая части оставшегося на их долю гиперпространства ниши. Лог-ряд, напротив, будет описывать такое положение, когда интервалы между заносом видов случайные, а не регулярные. Малое число обильных видов и большая доля «редких», предполагаемые моделью лог-ряда, говорят о наибольшей вероятности такого распределения (как и в случае геометрического ряда) в ситуациях, где экология сообщества определяется одним или немногими факторами.

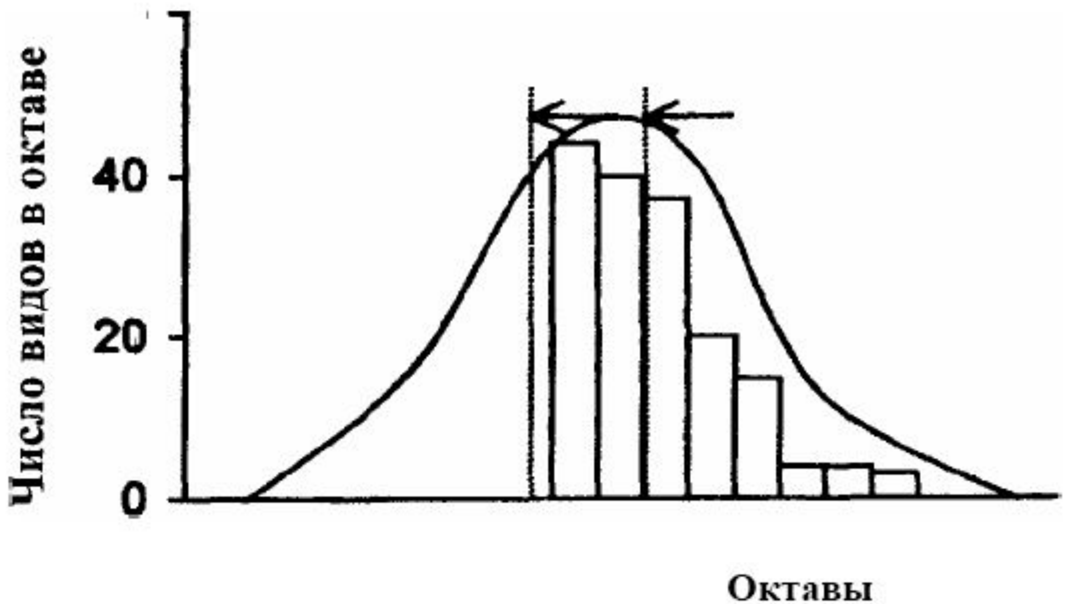
Логарифмически нормальное распределение

Для большинства сообществ характерно лог- нормальное распределение обилий видов, но обычно эта модель указывает на большое, зрелое и разнообразное сообщество. Такое распределение характерно для систем, в которых величина некоей переменной определяется большим числом факторов.
Эта модель впервые была применена к распределению обилий видов Престоном. На разнообразном эмпирическом материале он показал, что частоты видов в больших выборках распределены в соответствии с логарифмически-нормальным законом. По разработанной им методике в частотные классы группируются виды с числом особей, заключенным в промежутках, которые ограничены числами геометрической прогрессии. Престон нанес на ось обилия видов в масштабе логарифма по основанию 2 (Log_2) и назвал получившиеся классы октавами. Для описания модели можно использовать любое основание логарифма. На графике распределения частот видов по полученным таким способом классам численности соответствуют известной кривой нормального распределения, усеченной слева, в области частот редких видов.
Распределение обычно записывается в форме:

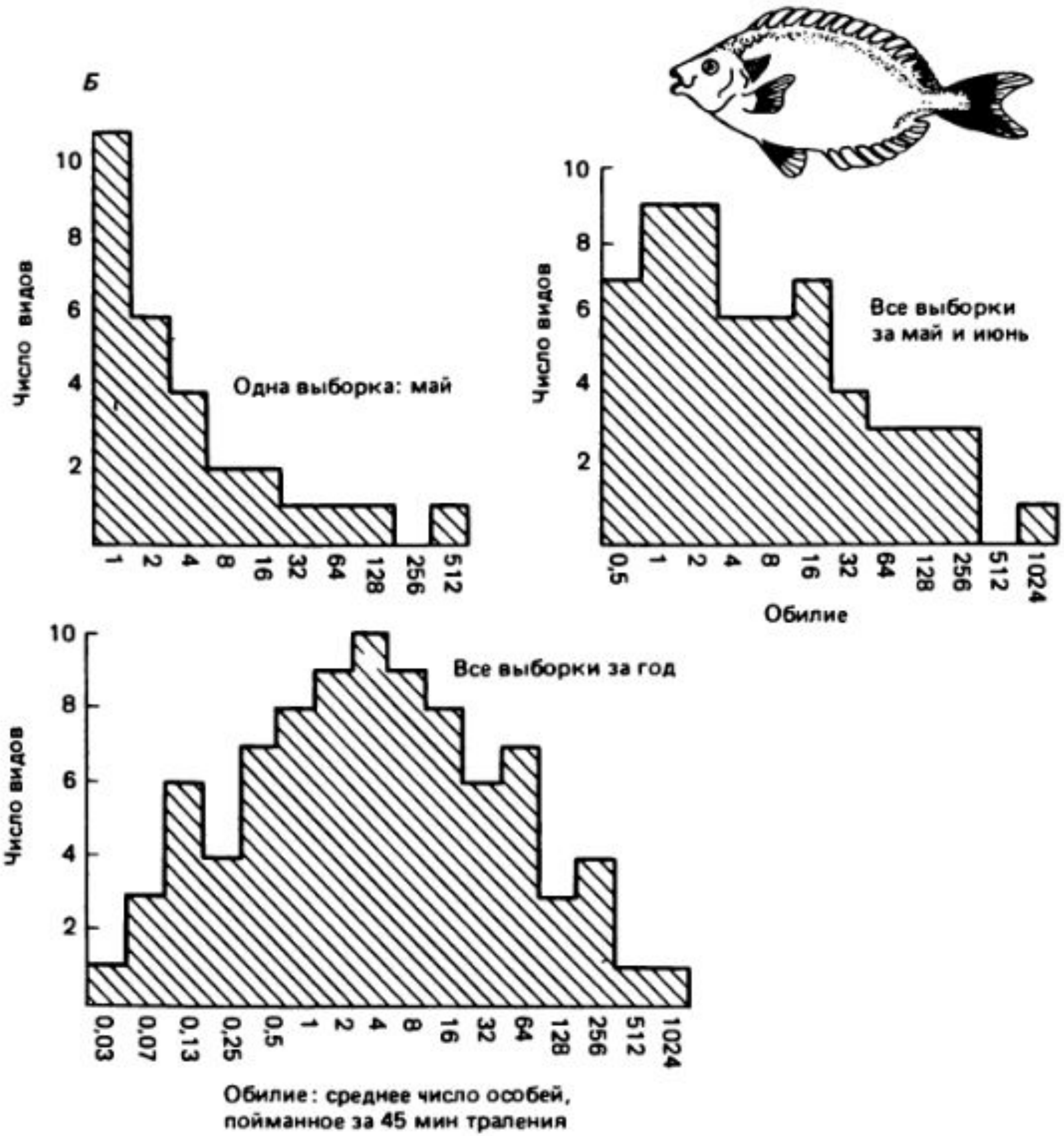
$$S_R = S_{mo} \exp\left(-R^{2}/2\sigma^{2}\right),$$

где S_R – теоретическое число видов в октаве, расположенной в R октавах от модальной октавы; S_{mo} – число видов в модальной октаве; σ – стандартное отклонение теоретической лог-нормальной кривой, выраженное в числе октав.

Лог-нормальное распределение описывается симметричной "нормальной", т. е. колоколобразной кривой



Однако если данные, которым соответствует кривая, получены из ограниченной выборки, то левая её часть (т. е. редкие, неучтенные виды) будет выражена нечетко. Престон назвал такую точку усечения кривой слева "линией занавеса". "Линия занавеса" может сдвигаться влево при увеличении объема выборки. На рисунке она указана стрелкой. Для большинства выборок выражена только часть кривой справа от моды. Только при огромном количестве данных, собранных на обширных биогеографических территориях, прослеживается полная кривая. *S* - образная кривая указывает на сложный характер дифференциации и перекрывания ниш. Большинство видов в природных открытых экосистемах существует в условиях соревнования за ресурсы, а не на условиях прямой конкуренции; множество адаптации дает возможность делить ниши без конкурентного исключения из местообитания. Эта модель наиболее вероятна для ненарушенных сообществ.


Б
Число видов
Одна выборка: май
1 2 4 8 16 32 64 128 256 512
Число видов
Все выборки
за май и июнь
0,5 1 2 4 8 16 32 64 128 256 512 1024
Обилие
Число видов
Все выборки за год
0,03 0,07 0,13 0,25 0,5 1 2 4 8 16 32 64 128 256 512 1024
Обилие: среднее число особей,
пойманное за 45 мин траления

Распределение по модели "разломанного стержня“ Мак-Артура

Мак-Артур в 1975 г. предложил три гипотетических распределения особей по видам в сообществе, основанных на различных типах взаимоотношений ниш разных видов:
1) ниши видов в сообществе не перекрываются, но тесно прилегают друг к другу;
2) ниши видов частично перекрываются:
3) ниши видов не перекрываются и разделены промежутками.
Наиболее подробно Мак-Артур исследовал свойства первого гипотетического сообщества. Он сравнил разделение пространства ниши в пределах сообщества со случайным и одновременным разламыванием стержня на *S* кусков. *S* видов разделяют среду случайно между собой так, что они занимают неперекрывающиеся ниши. При этом число особей каждого вида пропорционально ширине ниши. Эта модель рассматривает только один ресурс. Она отражает более равномерное его разделение, чем модель лог-нормального распределения, логарифмического и геометрического распределений. Распределение по модели "разломанного стержня" характеризуется только одним параметром *S* (числом видов) и сильно зависит от объема выборки.

Число особей в *i*-ом по порядку обилия среди *S* видов *(N_i)* получают по формуле:

$$N_i = N / S \cdot \sum_{n=1}^{S} 1 / n \, ,$$

где N – общее число особей, а S – общее число видов.

Эту модель можно выразить также в величинах стандартного распределения обилии видов согласно выражению, описанному Мэем:

$$S_n = \frac{S(S-1)}{N} \cdot \left(\frac{1-n}{N} \right)^{S-2} .$$

Модель Мак-Артура предполагает; что пространство ниш поделено на случайные, соприкасающиеся, но не перекрывающиеся участки. Такое распределение характерно для сообществ с интенсивной межвидовой конкуренцией, территориальным поведением, например, для лесных птиц. Лучше всего использовать модель "разломанного стержня" для доказательства большей выравненности обилии видов в определенном сообществе.

Индексы биоразнообразия (Альфа-разнообразие)

- В настоящее время предложено более 20 индексов, которые предназначены для оценки биоразнообразия. Индексы, применяемые в анализе разнообразия сообществ, должны удовлетворять следующим основным требованиям:
- 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.

Индексы видового богатства

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

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

и *индекса видового разнообразия Менхиника*

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

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

Для оценки видового разнообразия Кемптоном и Тейлором в 1976 г. был предложен *индекс Q,* учитывающий распределение видовых обилий и не требующий соответствия какой-либо модели.
Этот индекс представляет собой меру межквартильного наклона кривой накопленного видового обилия и обеспечивает измерение разнообразия сообщества, не отдавая предпочтения ни очень обильным, ни очень редким видам.

Индекс Q рассчитывается по эмпирическим данным:

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum_{R1+1}^{R2-1} n_r + \frac{1}{2}n_{R2}}{\log(R2/R1)},$$

где n – общее число видов с обилием R, S – общее число видов в выборке; Rl, $R2$ – нижний и верхний квартили; n_{R1} – число особей в классе, соответствующем $R1$;n_{R2} – число особей в классе, соответствующем $R2$ (рис. 8).

По оси абсцисс откладывается обилие видов в логарифмическом масштабе ($\log_{10}$), а по оси ординат - накопленное число видов. Индекс *Q* — угол *Q* между двумя квартилями. Если выборки малы, индекс *Q* может смещаться относительно генерального параметра. Однако эта ошибка невелика, если в выборку попадает более 50% всех видов.
Некоторые ученые считают, что *Q* = *a* логарифмического распределения. Для лог-нормальной модели $Q == 0{,}371S/\sigma/$

Индексы, основанные на относительном обилии видов

Эту группу индексов называют *индексами неоднородности,* так как они учитывают одновременно оба параметра разнообразия: 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.
Выделяют две категории непараметрических индексов:
1) индексы, полученные на основе теории информации (информационно-статистические) ;
2) индексы доминирования.

Индекс Шеннона

Шеннон в 1949 г. вывел функцию, которая стала называться ***индексом разнообразия Шеннона.*** Расчёты индекса разнообразия Шеннона предполагают, что особи попадают в выборку случайно из "неопределенно большой" (т. е. практически бесконечной) генеральной совокупности, причем в выборке представлены все виды генеральной совокупности. Неопределенность будет максимальной, когда все события *(N)* будут иметь одинаковую вероятность наступления (p_i = 1 / *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:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

где величина *pi* - доля особей i-го вида.
В выборке истинное значение *pi* неизвестно, но оценивается как n_i/N.
Таким образом, формулу можно представить в следующем виде:

$$H = -\sum(ni/N)\ln(ni/N), \text{ где}$$

n_i -число особей i-того вида, N - общее число особей.

Причины ошибок в оценке разнообразия с использованием этого индекса заключаются, прежде всего, 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.
Для проверки значимых 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 *N1* и *N2* - общее число видов в двух выборках.

На основе индекса Шеннона можно вычислить показатель выравненности *E* (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному) еще называемый мерой Пиелу:

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

E колеблется от 0 до 1, причем *E* = 1 при равном обилии всех видов.

Индекс Бриллуэна

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. Подходящей формой информационного индекса в таких случаях может быть индекс Бриллуэна. определяемый по формуле:

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

ni -число особей i-того вида, N - общее число особей. Значок «!» означает факториал. Например, 4! = 4x 3x2x 1 = 24.

Индекс Бриллуэна 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 $r = N - S \cdot [N/S]$.

Меры доминирования

Меры доминирования уделяют основное внимание обилию самых обычных видов, а не видовому богатству. Лучшим среди индексов доминирования считается *индекс Симпсона.* Индекс Симпсона описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества к разным видам, формулой:

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

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 и пределах от 0 до 1.

Многие авторы считают, что наилучшая мера доминирования -это "индекс полидоминантности":

$$S\lambda = 1/D,$$

$$S\lambda = \frac{N(N-1)}{\sum n_i(n-1)},$$

Мера разнообразия Макинтоша

В 1967 г. Макинтош предложил рассматривать сообщество как точку в 5-мерном гиперпространстве с координатами *n1, п2..., ns).* 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:

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

Далее 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:

$$d = \frac{N_{\max}}{N},$$

где N_{max} - 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 его величину оказывает влияние объем выборки. Некоторые исследователи считают этот индекс лучшей мерой разнообразия.

Рекомендации для анализа данных по разнообразию видов (по Мэгарран)

- **Формирование выборок. Анализируемые выборки должны быть репрезентативны, достаточно велики и одинаковы по объему, сформированы с соблюдением правил случайного отбора.**
- **Графический анализ данных. Необходимо построение графиков рангового распределения обилий, которые позволят получить первое представление о модели распределения.**
- **Проверка соответствия эмпирических данных теоретической модели. В тех исследованиях, где оценка разнообразия является основной задачей, часто бывает полезно формально оценить соответствие эмпирических распределений основным моделям видового обилия. Результаты подтвердить с помощью критериев согласия, используя графики рангового распределения обилий и сравнивая их с ожидаемым распределением. Этот прием представляет наибольший интерес, когда исследуемые сообщества подвергаются действию средового стресса.**
- **Расчет индексов разнообразия. Видовое богатство и доминирование рассчитываются по индексам Маргалефа и Бергера-Паркера. Легкость вычисления и интерпретации - их большое преимущество. Затем определяется параметр а логарифмического распределения. Это стандартная статистическая мера разнообразия. Вместо него можно использовать индекс *Q.* Для сравнения с результатами исследований других авторов бывает полезным определение индекса Шеннона.**

- Проверка статистических гипотез. Когда выборки представлены несколькими повторностями, для проверки значимости различий между сообществами необходимо использовать дисперсионный анализ. Если непосредственно сравниваются результаты двух исследований, важно использовать один и тот же индекс разнообразия. По этой причине более информативным может оказаться использование индекса Шеннона, а не поиск новых показателей, более приемлемых с теоретической и прикладной точек зрения.

Анализ бета-разнообразия: сравнение, сходство, соответствие сообществ

Показатели сходства, основанные на мерах разнообразия

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

Мера Уиттекера описывается формулой:

$$\beta_W = \frac{S}{\alpha} - 1,$$

где *S* - общее число видов, зарегистрированных в системе, **α** - среднее разнообразие выборок стандартного размера, измеряемое как видовое богатство.

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

$$\beta_C = \frac{g(H) + l(H)}{2},$$

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

Меры Ратледжа. Учитывает общее видовое богатство и степень совпадения видов:

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

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

Мера β_I основана на теории информации и была упрошена для качественных данных и равного размера выборок:

$$\beta_I = \log(T) - (1/T)\sum e_i \log(e_i) - (1/T)\sum \alpha_j \log(a_j),$$

где e_i - число выборок вдоль трансекта, в которых представлен (i-й вид, $\boldsymbol{\alpha}_i$ - видовое богатство i -ой выборки, а $T = \sum e_i = \sum a_j$

Мера β_E – экспоненциальная форма β_I:

$$\beta_E = \exp(\beta_I) - 1 .$$

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

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / 2\alpha$$

Все 6 мер сходства были оценены Мэгарран по 4-м критериям с целью определить лучший показатель. Большинству критериев удовлетворяет мера Уиттекера βw

Основные индексы общности для видовых списков

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.

Определение индексов общности

a (число общих видов для двух списков)	b (число видов, имеющихся только во втором списке)	$a + b$ (общее число видов во втором списке)
c (число видов, имеющихся только в первом списке)	d (число видов, отсутствующих в обоих списках, но имеющихся 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* - числом положительных и *d* - числом 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.
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.

Основные индексы общности, учитывающие положительные совпадения

ФОРМУЛА	АВТОР	ОТНОШЕНИЕ
$I_B = \frac{a}{a+b}, \; b \geq c$	Браун-Бланке, 1932	a к числу видов в большем списке
$I_{SzS} = \frac{a}{a+c}, \; b \geq c$	Шимкевич,1926, Симпсон, 1943	а к числу видов в меньшем списке
$I_{Cs} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$	Чекановский, 1900, Серенсен, 1948	a к среднему арифметическому числу видов в двух списках
$I_{K1} = \frac{a}{2}\left(\frac{1}{a+b}+\frac{1}{a+c}\right)$	Кульчинский, 1927	a. к среднему гармоническому числу видов в двух списках
$I_{OB} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$	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 числа необщих видов
$I_{K2} = \frac{a}{b+c}$	Кульчинский, 1927	a к числу необщих 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. Наиболее распространенными из индексов, учитывающих отрицательные совпадения, являются коэффициент простого совпадения или *индекс Сокапа-Майченера:*

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

и индекс общности Барони - Урбани и Бюссера:

$$I_{BB1} = \frac{\sqrt{ad} + a}{\sqrt{ad} + a + b + c}, \; 0 \le I_{BB1} \le 1$$

Индекс общности для количественных данных

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.