

GDK 182+945.9

Prispelo / Received: 02. 11. 2000

Sprejeto / Accepted :13. 12. 2000

Pregledni znanstveni članek
Review scientific paper

RAZLIČNO RAZUMEVANJE IN POMEN BIODIVERZITETE V EKOLOGIJI, POSEBNO V FITOCENOLOGIJI

Dušan ROBIČ*

Izveček

Pregledni članek obravnava terminološke, pojmovne in aplikativne vidike biodiverzitete. S primerjalno analizo pisnih virov ugotavlja, da so razlike med pogostnostjo uporabe diverzitetnih meril odvisne zlasti od narave raziskovalnega predmeta, cilja raziskave in interesov raziskovalcev. Opazen je trend povečanega zanimanja za diverzitetna merila. Vrsta diverziteta je lahko pomembna prvina strukturne analize gozdnih fitocenoz. Zaradi korelacijskih povezav z drugimi elementi in strukturami gozda predstavlja uporaben in koristen pripomoček pri ugotavljanju in pojasnjevanju pojavov in dogajanj, ki potekajo v gozdnem ekosistemu.

Ključne besede: biotska pestrost, vrstna raznolikost, indeks raznolikosti, rastišče, habitat.

DIFFERENT UNDERSTANDING AND MEANING OF BIODIVERSITY IN ECOLOGY AND PHYTOCOENOLOGY IN PARTICULAR

Abstract

The review paper gives terminological, conceptual and applicable aspects of biodiversity. Based on relevant literature the author has found that frequency of use of biodiversity tools depends on the nature of the research object, goals of investigation and the researcher's intention as well. The increase of interest in biodiversity tools is significant. Species diversity can be an important part of structural analyses of forest communities. It correlates with other elements of forest ecosystem; therefore it can be a useful and efficient tool to determine and to explain phenomena concerning forest ecosystems and their functions.

Key words: biodiversity, species diversity, diversity indices, site, habitat.

* mag., Pučjeva 27, 1000 Ljubljana, SVN

VSEBINA
CONTENTS

1	UVOD	
	INTRODUCTION	49
2	DIVERZITETA	
	DIVERSITY	49
3	SKLEP	81
4	CONCLUSIONS	83
5	VIRI	
	REFERENCES	85

1 UVOD INTRODUCTION

V pojmovanju biodiverzitete se pojavljajo precejšnje razlike. Različni avtorji, ekologi, gozdarji, krajinarji, biologi idr. dokaj neenotno razumevajo, razlagajo in poimenujejo raznolikost objektov, ki jih zanimajo in jim tako ali drugače namenjajo pozornost. Razlike med posameznimi razlagami so tolikšne, da je pogosto težko prepoznati bistveno od manj pomembnega, saj ne manjka avtorjev, ki zaradi modnih muh - biodiverziteta je namreč trenutno v modi - brez potrebe vnašajo zmedo z ekologičnimi razlagami pojavov in dogajanj v biosferi.

V prispevku želimo podati pregled različnih poimenovanj, razlag in načinov uporabe različnih (bio)diverzitetnih različic v zgodovinski perspektivi, predvsem pa bi radi opozorili na možnosti, ki se ponujajo z ustrezno uporabo diverzitetnih meril pri analizi pojavov in procesov v ekosistemih nasploh in še posebej pri strukturnih analizah gozdnih ekosistemov.

2 DIVERZITETA DIVERSITY

2.1 TERMINOLOŠKE POSEBNOSTI TERMINOLOGICAL PARTICULARITIES

Biološko, ali bolje, biotsko raznolikost, mnogovrstnost, raznovrstnost, pestrost ali mnogoterost opisujemo s splošnim pojmom **diverziteta** ali **biodiverziteta**, redkeje in manj primerno pa tudi kot diverznost.

Uvodoma omenimo rabo slovenskih strokovnih izrazov s tega področja, ki jih je mogoče zaslediti v literaturi. Avguštin Lah opisuje **biološko raznovrstnost** kot "...mnogovrstnost (raznoterost) življenja na Zemlji v vseh njegovih oblikah, ravneh in kombinacijah; vsebuje **ekosistemsko, vrstno in gensko raznovrstnost...**" (LAH 1995, s.37). Kazimir Tarman piše o **raznovrstnosti ali** (podčrtal D. R.) **diverziteti** združbe, o **vrstni pestrosti** (TARMAN 1992 s. 275, URBANČIČ / KUTNAR 1998), najpogosteje pa o **vrstni**

diverziteti (TARMAN 1992 s. 276-284). Isti avtor je pri prevajanju knjige M. Scotta (SCOTT 1997) uporabil termin **biodiverzitet**. Boris Kryštufek uporablja izraze **biotska pestrost**, **biodiverzitet**, **biološka raznolikost** ali **biotska raznovrstnost**, piše o **genetski diverziteti**, **vrstni diverziteti**, **genski raznovrstnosti**, uporablja termine kot: **a-diverzitet** (**točkovna diverzitet**), **b-diverzitet** in **g-diverzitet** (KRYŠTUFEK 1998, 2000).

Biolog Narcis Mršič je pisal o **biodiverziteti**, **biotski diverziteti**, **biotski raznovrstnosti**, **pestrosti živih bitij** in z utemeljitvijo odklanja termine kot biološka raznovrstnost, biološka pestrost, biotična diverzitet, ki jih srečujemo v dnevnem časopisju (MRŠIČ 1997). Še nekaj zgledov rabe terminov iz bližnjega okolja: **biotska raznovrstnost** in sestavljenke: **genska**, **vrstna**, **ekosistemska**, **kulturna raznovrstnost** (ANKO 1998, 2000), **biotska pestrost** (ANKO 2000, GROZNIK ZEILER 2000), **krajinska pestrost**, **vrstna pestrost**, **pestrost ptic**, **pestrost ornitofavne**, **ekosistemska pestrost**, **ekopestrost**, **agrikulturna biotska pestrost**, **znotrajkrajinska pestrost** (GROZNIK ZEILER 2000), **krajinska raznovrstnost** (HLADNIK 1998), **genetska raznolikost** (BRUS et al. 1999), **biotska pestrost gozdov** (FERLIN et al. 1999), **biološka raznovrstnost**, **biotska raznovrstnost**, **vrstna diverzitet**, **diverzitet funkcijskih tipov**, **genska diverzitet**, **starostna diverzitet**, **diverzitet sestojev**, **diverzitet rastišč**, **rastlinska raznovrstnost**, **vrstna diverzitet**, **alfa raznovrstnost**, **raznovrstnost ornitofavne** (BONČINA 1997), **genetska pestrost**, **biodiverzitet** (KRAIGHER et al. 2000), **genetska različnost**, **fenološka različnost**, **genetska variabilnost** (BOŽIČ 2000), **biotska raznovrstnost**, **biodiverzitet** (SKOBERNE 2000), **biotska raznolikost** (PAPEŽ et al. 1998).

Pisec sestavka daje prednost rabi tujejezičnega termina **diverzitet** in poljubnih sestavljenk ter pomenskih povezav, npr. **biodiverzitet**, **vrstna diverzitet** itd., ker meni, da je za dobro sporazumevanje na tem, razmeroma obširnem in nekoliko tudi modnem segmentu bioloških, ekoloških in drugih ved potrebna enotnejša in bolj dosledna terminologija. Morda poreče kdo, da je prav tu uvajanje tujk manj primerno, saj bi očitno zlahka našli ustrezne slovenske izraze, ki jih ponuja npr. Slovar slovenskega knjižnega jezika:.... mnogoličje, mnogoličnost, mnogoobraznost, mnogoterost, mnogovrstnost, pestrost, pisanost, različje, različnost, raznoličnost, raznolikost, raznovrstnost in raznoterost. V tem slovarju se lahko prepričamo, da pretežni del naštetih izrazov pomeni

raznovrstnost oz. mnogovrstnost, mnogoterost, izraz raznoličnost je pomensko ožji, saj označuje v biologiji pojav, da ima živo bitje iste vrste razne oblike. Težave nastanejo ob dejstvu, da taksonomski termin "species" slovenimo z "vrsta", s čimer izpeljanke na to temo pomensko zožujemo. Izraza raznovrstnost in mnogovrstnost že sama govorita o tem, da gre za večje število raznovrstnih objektov, v danem primeru različnih vrst (species), tako da postane sestavljanka "vrstna raznovrstnost", ki naj pomeni različnost vrst (species), v našem jeziku nekoliko okorna. Seveda bi kaj lahko uporabili izraz "raznovrstnost" v pomenu vrstna diverziteteta, vendar bi si s tem zmanjšali možnosti za opisovanje drugačnih oblik raznoterosti (diverziteteta), ki se ne nanašajo natančno na vrsto (species).

2.2 TEMELJNA INFORMACIJA O BIODIVERZITETI, NJEN RAZVOJ, OPREDELITVE IN UPORABA

BASIC INFORMATION CONCERNING BIODIVERSITY, ITS DEVELOPMENT, DEFINITIONS AND APPLICATION

V vsaki skupnosti, združbi ali cenozi, ki jo sestavljajo raznovrstni organizmi (organizmi različnih vrst (species)) so posamezni organizmi (osebki, individui) razmeščeni na različne načine in so navzoči v različnih množinah. Zato so v pretežni meri spontano nastale združbe organizmov (biocenoze) dokaj neenotne. Kadar kako cenozo sestavljajo raznovrstni osebki, najprej opazimo medvrstne razlike: organizmi različnih species se med seboj razlikujejo po obliki, velikosti, barvi, po načinih življenja, razmnoževanja, dolgoživosti itd. Če podrobneje pogledamo, kaj hitro ugotovimo, da tudi istovrstni osebki niso med seboj popolnoma enaki. Razlike so očitne, zlasti kadar so bitja dolgoživa. Deset let staro bukovo mladico je komaj mogoče primerjati z orjaško bukvijo, ki je lahko stara več desetletij ali celo stoletij. Očitno je torej, da je **raznolikost, raznovrstnost, raznoterost, pestrost, mnogovrstnost**, s tujko lahko rečemo - **diverziteteta** - živih sistemov velikanska.

Biodiverziteteta je raznovrstnost, značilna za ves živi svet; to je različnost med vrstami, v številni različnosti med osebki istih vrst in različnost ekosistemov (SCOTT 1997 s. 154).

Z **biodiverzitet**o lahko v najširšem smislu označujemo "... raznolikost tipov organizmov, rastišč (habitatov) in ekosistemov na Zemlji ali pa na določenih lokacijah na njej" (RICKLEFS / MILLER 1999 s. 723).

Avtor sodobnega učbenika iz gozdne ekologije James P. Kimmins predstavlja "... **biodiverzitet**o (ang.: *biodiversity*) kot variiranje v biotski skupnosti..." Termin uporabljajo kot "... sinonim za izraz biološka diverzitet (ang.: *biological diversity*)... Na voljo je več meril za biodiverzitet: genetska diverzitet (ang.: *genetic diversity*), lokalno vrstno bogastvo (ang.: *local species richness*) in poravnanos (ang.: *evenness*) in lokalna diverzitet (ang.: *local diversity in community structure*); variiranje vrstnega bogastva in združbine strukture čez lokalno krajino (beta diverzitet) (ang.: *variation in species richness and community structure across the local landscape*); časovno spreminjanje naštetih biodiverzitetnih meril (časovna diverzitet) (ang.: *temporal diversity*). Vsa našeta merila se lahko nanašajo na določeno krajinsko enoto (ang.: *landscape unit*). Krajinska (fizična ali ekološka) diverzitet določa ogrodje regijske biodiverzitet (gama diverzitet) (ang.: *regional biodiversity*). Nekateri bi želeli omejiti rabo termina le na biološko diverzitet tistih ekosistemov, ki jih ljudje s svojim delovanjem niso predruščali. Ker pa je njegova raba postala tako splošna, je kaj malo verjetno, da bi se to uresničilo..." (KIMMINS 1997 s. 521).

DIERSCHKE (1994) opozarja na izčrpno razpravo o tej temi, ki jo je mogoče najti pri Haeuplerju (HAEUPLER 1982), sicer pa sta zbrala bibliografijo o tem KNAPP (1977) in VAN DER MAAREL (1988). L. in P. Legendre (LEGENDRE et al 1983) navajata ključna dela s tega področja (PIELOU 1969, 1975, MARGALEF 1974, PEET 1974), v katerih so diverzitet in z njo povezana vprašanja obširneje obdelana.

Že **nabor vrst**, ki sestavljajo združbo, **ni** povsem **naključ**en, še zlasti pa ne obilje in razmestitev raznovrstnih osebkov (individuov) v prostoru, ki ga naseljujejo. Zato so ljudi, ki jih je poklicno ali pa ljubiteljsko delo povezovalo z življenjskimi skupnostmi (biologi, gozdarji, lovci, ribiči, kmetijci idr.), že od nekdaj zanimala pravila in zakonitosti v zvezi s **pojavljanjem**, **razmeščanjem** in **obiljem** določenih organizmov, ki so jih izkustveno z opazovanji ali pa z raziskovanjem odkrivali z namenom, da bi povečali učinkovitost svojega dela.

V prvem približku lahko predstavimo **vrstno diverziteto** kar z **vrstnim bogastvom**, kar pomeni, da ugotovimo **število različnih vrst** (species) organizmov, katerih osebki (individui) sestavljajo združbo, ki jo opazujemo. Bolj zahtevna je naloga, kadar želimo pri določanju vrstne diverzitete upoštevati tudi **število osebkov** oziroma **abundanco** ali **obilje osebkov** posamezne vrste. Lahko rečemo, da imajo osebki in njihove skupine različno **obilje** (abundanco); prvih je več (glede na številčnost, maso ali pa površino, ki jo zastirajo), drugih je manj, tretji so le redkeje pojavljajo itn. Poleg tega se lahko kaj hitro prepričamo, da je v nekaterih združbah, skupnostih ali cenozah veliko število **raznovrstnih organizmov** (različnih species), medtem ko jih je v drugih manj. Za prve navadno rečemo, da so **bogate** z vrstami, druge so **skromnejše** ali pa celo **siromašne** glede števila vrst (species). Najpogosteje je sorazmerno malo takšnih vrst (species), ki bi v določeni skupnosti prevladovali oziroma **dominirale** po številu osebkov, biomasi, zastiranju, produkciji ali poljubnem znaku njihove **pomembnosti**, lahko bi rekli tudi po **veljavi** v skupnosti. Osebki pretežne večine vrst, ki sestavljajo določeno združbo, so spričo peščice dominant manj opazni, lažje jih prezremo in nehote jim pripisujemo tudi manjšo pomembnost ali veljavo. Vsekakor je naša ocena pomembnosti določene vrste za dogajanje v skupnosti lahko tudi zmotna. Če je primarna produkcija avtotrofne dominante v kaki skupnosti odločilna v usvajanju in akumulaciji energije, bo velika raznovrstnost sicer napol spregledanih organizmov zanesljivo med tistimi, ki omogočajo večje, pestrejše in učinkovitejše uveljavljanje heterotrofnih organizmov. Kadar nas zanima, kako so podatki o abundanci ali obilju **porazdeljeni** po posameznih vrstah, govorimo o **enakomernosti porazdelitve osebkov med vrstami** (ali po vrstah), ki jo lahko izrazimo z indeksi **vrstne poravnosti** (ang.: *species evenness*, tudi *equitability*), tudi z **indeksom izenačenosti** (TARMAN 1992 s. 281) ali pa z **indeksom enakomernosti** (BONČINA 1997 s. 47). Posebno pozornost pa lahko namenimo **porazdeljenosti osebkov** določene populacije **na ploskvi** ali **v prostoru**, ki jo lahko izrazimo z **gostoto populacije** (ang.: *population density*). V tem primeru število osebkov, njihovo biomaso ali pa drug kolikostni znak preračunamo na enoto ploščine ali volumna.

Vprašanja v zvezi z **načini razmeščanja** posameznih osebkov ali njihovih skupin na površini oz. v prostoru, ki ga zavzema združba, je še zlasti zanimivo v primerih, kadar osebki niso pretirano mobilni, npr. v fitocenozah. Analize **porazdelitvenih tipov rastlin** v času med obema vojnama in **razmestitvenih vzorcev** rastlinskih populacij (ang.: *spatial pattern*) po drugi svetovni vojni so znane zlasti po zaslugi raziskovalcev iz

anglosaškega govornega področja (prim. GREIG-SMITH 1957, 1964, KERSHAW 1973 idr.). Analize **razmeščanja dreves** za ocenjevanje strukturnih elementov gozdnih sestojev pa je izčrpno in pregledno zbral V. Puhek v doktorski disertaciji (PUHEK 1998). Pravkar omenjene analize razmeščanja rastlin sicer niso neposredno povezane z vrstno diverziteteto, omeniti pa jih je bilo treba zato, da bi lažje razumeli razlike, ki jih pri uporabi diverzitetnih meril zaznamo med fito- in zoocenologi.

Čeprav naj bi ne bilo načelne razlike med pojmovanjem diverzitetete med ekologi-zoologi in ekologi-botaniki, je ločeno obravnavanje tematike precej običajno in temelji na njihovem individualnem interesu. Ne kaže spregledati določenih posebnosti, ki jih predstavljajo živali in rastline kot predmet preučevanja. V rastlinskih združbah so zaradi sesilnega načina življenja fluktuacije zaradi migracij neprimerno manjše kot v živalskih skupnostih. Pomembne razlike nastopajo tudi v časovno-prostorskih vidikih njihovega pojavljanja. V svetu živali je osebek (individuom) prostorsko in časovno bolj opredeljen, čeprav ga je pogosto težavneje najti, kot pri nekaterih rastlinah, ki zaradi razraščanja otežujejo identifikacijo osebka. Nikakor pa ni zanemarljivo tudi dejstvo, da so fitocenologi in geobotaniki praviloma obravnavali rastlinsko združbo kot **celoto** na vsej površini, ki so jo analizirali. Zato so jih predvsem zanimali in zaposlovali **problemi** enotnosti, enovitosti ali **homogenosti** rastlinskih sestojev, združb in njihovih rastišč, ki so jih opisovali. Vsekakor so jih občutno manj zanimali problemi raznorodnosti, različnosti, raznoterosti, raznovrstnosti, se pravi **heterogenosti**, ki je smiselno bližja **diverziteti**. Zoocenologi pa so se v pretežni meri ukvarjali zlasti s **populacijami organizmov**, posameznih vrst ali pa določenih taksonomskih skupin, ki so bile kot raziskovalni objekt enotnejše, bolj istorodne in zato tudi pri vzorčenju manj problematične.

Mogoče je prav v teh posebnostih treba iskati vzroke za dejstvo, da je uporaba diverzitetnih meril med zoologi dokaj običajna, medtem ko so raziskovalci rastlinskih združb in vegetacije do njene uporabe bolj zadržani. Vseeno pa drži, da med ekologi, še zlasti onimi, ki si prizadevajo opisovati in pojasnjevati dogajanja na ekosistemski ravni, vsekakor naglo narašča število tistih, ki poizkušajo kvantificirati diverziteteto biocenoz.

Kazalo bi opozoriti na razlike v obravnavanju biotske raznovrstnosti v najširšem pomenu med botaniki in zoologi, ki so se zanimali za organiziranost in lastnosti združb rastlinskih (fitocenoze) in združb živalskih (zoocenoze) organizmov. **Fitocenologi** so navadno

uporabljali **razmerje med vrstami** (species) in **površino**, na kateri so jih našli. Omenjeno razmerje posredno odraža tudi relativno število osebkov med temi vrstami (species). Najbolj so znane **krivulje števila vrst na ploskvi**, ki opredeljujejo **minimalno površino**, na kateri so ustrezno predstavljene rastlinske vrste kot sestavni del obravnavane fitocenoze. Primerov za neposredno ugotavljanje števila osebkov rastlinskih vrst in računanja diverzitetnih indeksov na njihovi osnovi ni veliko. **Zoocenologi** pa so prav nasprotno večinoma ugotavljali **razmerja med vrstami** (species) in **številom osebkov** (individuov), ki spadajo k posamezni vrsti. Zoocenološke raziskave so najpogosteje omejene na posamezne populacije organizmov ali pa taksonomskih skupin različnih ravni.

Ker se je pri večini diverzitetnih indeksov (vsaj na začetku) pojavljalo število osebkov kot ključni vhodni podatek, omenjeno pa je že bilo, da je neposredno ugotavljanje števila osebkov v fitocenologiji prej izjema kot pravilo, je več kot na dlani, zakaj se vrstna diverziteta kot termin in pojem v fitocenologiji "ni prijela".

Iz povedanega sledi, da je očitno ena od temeljnih nalog pri opisovanju in označevanju (karakterizaciji) biotskih skupnosti opredelitev in razlaga (interpretacija) razmerja med številom vrst, ki dano cenozo sestavljajo, in porazdeljenostjo njihovih osebkov. Ker se navedene posebnosti očitno nanašajo na združbe, skupnosti ali cenoze, v katerih dani osebki (individue) živijo, so njihove raziskovalce že od nekdaj zanimala zakonitosti teh pojavov, njihov ekološki pomen in morebitne praktične implikacije.

Med raziskovalci rastlinskih združb (fitocenz) je bil prav gotovo danski ekolog in geobotanik C. Raunkiaer (1860-1938) - sicer bolj znan po domiselnem sistemu življenjskih oblik rastlin - prvi, ki je leta 1918 (RAUNKIAER 1918, cit. po VASILEVIČ 1969) postavil zakonitost o **frekvenčnih porazdelitvah vrst** v rastlinskih združbah. Pravkar omenjena zakonitost pokaže, kako se vrste porazdeljujejo glede na njihovo obilje, ki je bilo izmerjeno s **pogostnostjo**. Pogostnosti (frekvence) pretežne večine rastlinskih vrst v dani združbi naj bi bile majhne (do 20 %), znatno manjše je število vrst, ki dosegaajo srednjo pogostnost, medtem ko naj bi se število vrst z večjo pogostnostjo (nad 80 %) ponovno povečalo. Grafi imajo obliko obrnjene J, včasih tudi U porazdelitve. Čeprav je zanimanje za tovrstno zakonitost upadlo že pred drugo svetovno vojno, je

zanimiva ponovna oživitev njene uporabe pri ocenjevanju homotonosti vegetacijskih (fitocenoloških) tabel (prim.: WESTHOFF / MAAREL, van der 1978).

Leta 1944 (WILLIAMS 1944) so predlagali uporabo diverzitetnega indeksa (*ang.*: *index of diversity*), ki je temeljil na označevanju (karakterizaciji) porazdeljevanja vrst glede na njihovo obilje z logaritemsko porazdelitvijo. V združbi naj bi bilo tedaj največ takšnih vrst, ki so predstavljene z enim samim osebkom, manj tistih s po dvema, še manj takšnih s tremi osebki itd. Razmerje med številom vrst in številom osebkov predstavlja diverzitetni indeks, kar pomeni, da bo število tistih vrst (species), ki imajo veliko število osebkov, hitro pojemalo z naraščanjem vrednosti diverzitetnega indeksa.

F. W. Preston (PRESTON 1948) je pokazal, da je mogoče izraziti porazdelitev vrst po razredih obilja z logaritemsko-normalno (lognormalno) porazdelitvijo. Uporabnost tovrstnega prikazovanja razmerja med vrstami in njihovimi kvantitativnimi značilnostmi potrjujejo mnoge razprave (npr. BESCHEL / WEBBER 1962, WHITTAKER 1965, 1969 idr.).

E. H. Simpson (SIMPSON 1949) je določil **indeks prevladovanja**

$$c = \sum_{i=1}^N \left(\frac{n_i}{N}\right)^2 \quad \text{ali tudi} \quad c = \sum_{i=1}^N \frac{n_i \cdot (n_i - 1)}{N \cdot (N - 1)},$$

ki je, resnici na ljubo, med prvimi splošno uporabljenimi diverzitetnimi indeksi v ekologiji in je dandanes sicer bolj znan kot **Simpsonov diverzitetni indeks**, tudi **Simpsonov indeks**

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2,$$

pri čemer je relativno obilje *i*-te vrste podano kot

$$p_i = \frac{n_i}{N}, \quad i = 1, 2, 3, \dots, S,$$

kjer sta n_i število osebkov *i*-te vrste, N pa skupno število osebkov vseh S vrst iz dane populacije.

Vrednosti Simpsonovega indeksa variirajo od 0 do 1 in opredeljujejo, s kolikšno verjetnostjo bosta dva naključno izbrana osebka pripadnika iste populacije. Drugače povedano, diverzitetna skupnosti (cenoze) bo majhna, kadar so v vzorcu samo istovrstni

osebki. Pravkar zapisana enačba velja le za populacije, v katerih poznamo število vseh osebkov ($N=n$). Največkrat imamo opravka s populacijami, v katerih skupnega števila vseh osebkov (N) ne poznamo. Za takšne primere velja nepristranska ocena:

$$\hat{\lambda} = \sum_{i=1}^S \frac{n_i \cdot (n_i - 1)}{n \cdot (n - 1)},$$

Za numerično izražanje bogastva z vrstami ali **vrstnega bogastva** so najbolj znani trije indeksi: Margalefov (R_1), Menhinickov (R_2) in Odumov (R_3) indeks vrstnega bogastva.

$$R_1 = \frac{S-1}{\log N}, \quad R_2 = \frac{S}{\sqrt{N}}, \quad R_3 = \frac{S}{1000},$$

pri čimer pomeni S število vrst (species), N pa število osebkov.

Indeksi vrstnega bogastva so uporabni za medsebojno primerjanje združb, njihovih skupin ali pa tudi vrstnih skupin in populacij. Za pravilnost primerjav mora biti izpolnjen pogoj, da je število vrst (S) bodisi linearna funkcija logaritma iz N ali pa kvadratnega korena iz N . Kadar vrednosti vrstnega bogastva (R_2) variirajo z velikostjo ploskve na neznan način, njegova uporaba ni primerna (PEET 1974).

Kadar so vzorci enako veliki, je mogoče vrstno bogastvo ugotavljati kar z neposrednim preštevanjem. Ker so takšni primeri prej izjema kot pravilo, priporočajo grafične metode, in sicer s **krivuljami pomembnosti vrst** (ang.: *importance-value curves*), kjer je na abscisi zaporedje vrst (species), na ordinati pa število osebkov ali pa katerih drugih znakov pomembnosti vrst, ki so nanizane na abscisi (glej WHITTAKER 1975 s. 92; sicer pa je imenovan avtor uporabljal ta način prikazovanja že v šestdesetih letih).

Za ugotavljanje vrstnega bogastva v pogojih neenako velikih vzorcev priporočajo (LUDWIG / REYNOLDS 1988) statistično metodo, znano kot **rarefrakcija** (ang.: *rarefraction*), za katero je na voljo tudi računalniški program.

S. Hurlbert navaja v razpravi, ki je sicer tudi zelo pomembna za obravnavano tematiko (HURLBERT 1971), med drugim še en način izražanja **vrstnega bogastva**, in sicer z enačbo:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^S \left\{ 1 - \left[\frac{\binom{N-n_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\}, \quad \text{če je } i = 1 \text{ in gre do } S.$$

Vrstno bogastvo je torej enako pričakovanemu številu vrst v vzorcu z n osebkami, ki so bile izbrane naključno (brez ponavljanja) med N osebki, razdeljenimi med S vrst (species).

Z deli R. Margalefa in R. H. MacArthurja iz druge polovice petdesetih let nastane v ekologiji pravi informacijski bum. Raznovrstnost (diverziteteta) kot značilnost (znak) združbe, cenoze ali skupnosti so začeli vsesplošno meriti z **informacijsko entropijo**. Med merami za diverziteteto se je v ekoloških raziskavah na ravni združb najbolj uveljavil Shannonov diverzitetni indeks. Temelji na informacijski teoriji (SHANNON / WEAVER 1949) in meri srednjo stopnjo nedoločenosti pri napovedovanju, kateri vrsti pripada osebek, ki smo ga naključno izbrali med N osebki v skupini S -tih vrst.

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \cdot \ln p_i), \quad \text{pri čemer je } p_i = N_i / N; \text{ in } N = \sum N_i, \text{ če je } i = 1 \text{ in gre do } S.$$

Funkcijska vrednost H' bo enaka nič, kadar bodo v vzorcu organizmi ene same vrste, maksimum pa bo dosegla tedaj, ko bo imela vsaka izmed S vrst enako število osebkov.

V splošnem velja, da diverzitetni indeksi združujejo vrstno bogastvo (*species richness*) in vrstno poravnanoost (*species evenness*) v eni sami vrednosti. Po Hillovi (HILL 1973) zaslugi je njihovo računanje poenostavljeno, zlasti pa praktično in razumljivo. Čeprav je diverziteteta pojem, pomemben za teorije o stabilnosti, zrelosti, produkcijskem času, prostorski heterogenosti idr., so **diverzitetna števila** (N_0 , N_1 in N_2), ki jih je vpeljal "... zgoj števila, ki jih je treba ločevati od teorij, ki jih podpirajo..." (HILL 1973 s. 431). To so **diverzitetna števila** (*diversity numbers*), ki jim nekateri (npr. LUDWIG / REYNOLDS 1988) pravijo kar **Hillova števila** (*Hill's numbers*), s katerimi je mogoče kvantificirati poravnanoost (*evenness*) kot komponento vrstne diverzitetete.

$N_0 = S$, pri čemer je S ... skupno število vrst; $1/N_0$ predstavlja harmonično sredino relativnih obilij (abundanc).

$N_1 = e^{H'}$, pri čemer je H' ... Shannonov indeks; $1/N_1$ predstavlja geometrično sredino relativnih obilij (abundanc).

$N_2 = 1/\lambda$, pri čemer je λ Simpsonov indeks; $1/N_2$ predstavlja aritmetično sredino relativnih obilij (abundanc).

(Matematične izpeljave so v ustrezni referenci (HILL 1973)).

Med **diverzitetnimi indeksi**, ki jih ni malo, največkrat uporabljajo **Simpsonov indeks** in **Shannonov indeks**, ki temelji na informacijski teoriji (SHANNON / WEAVER 1949), po vsebini pa je merilo povprečne stopnje nedoločenosti pri napovedovanju tega, katere vrste (species) bo osebek, ki smo ga naključno izbrali med N osebkami in S vrstami.

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \cdot \ln p_i) ,$$

kjer so p_1, p_2, \dots, p_i , relativna obilja (abundance).

Bolj znan je zapis:

$$\hat{H}' = - \sum_{i=1}^S \left[\left(\frac{n_i}{n} \right) \cdot \ln \left(\frac{n_i}{n} \right) \right] ,$$

kjer je n_i število osebkov i -te vrste med S vrstami, n pa skupno število osebkov v vzorcu. Ker je zveza med H' in logaritmom števila vrst v vzorcu – linearna ($N_1 = e^{H'}$), bo N_1 število vrst z enakim obiljem, vse pa imajo enako vrednost H' kot vzorec.

Zgled: V vzorcu so tri vrste s po 100, 50 in 100 osebkami, $H' = 1,05$, $N_1 = 2,87$, kar pomeni, da ima 2,87 vrst z enako abundanco vrednost $H' = 1,05$.

Različne indekse **poravnosti** (ang.: *evenness indices*) je najlažje računati z diverzitetnimi (Hillovimi) števili. Kadar imajo vse vrste iz vzorca enaka obilja, bo indeks vrstne poravnosti največji. Njegova vrednost pa se bo zmanjševala, kadar bodo vrstne abundance različne.

J. A. Ludwig in J. F. Reynolds priporočata pet načinov določanja indeksov vrstne poravnosti (E_1, E_2, E_3, E_4 in E_5).

Prvega, ki ga najpogosteje uporabljajo, pripisujeta E. C. Pieloujevi (PIELOU 1975).

Določa razmerje:

$$E_1 = \frac{H'}{\ln(S)} = \frac{\ln(N_1)}{\ln(N_0)} .$$

Drugega je predlagal A. L. Sheldon (SHELDON 1969):

$$E_2 = \frac{e^{H'}}{S} = \frac{N_1}{N_0} .$$

Tretjega je predlagal C. Heip (HEIP 1974):

$$E_3 = \frac{e^{H'} - 1}{S - 1} = \frac{N_1 - 1}{N_0 - 1}.$$

Četrtega predstavlja razmerje med dvema Hillovima diverzitetnima številoma (HILL 1973):

$$E_4 = \frac{N_2}{N_1} = \frac{1}{\lambda e^{H'}}.$$

Peti indeks vrstne poravnosti je znan kot **modificirano Hillovo razmerje** (ang.: *modified Hill's ratio*) in se približuje vrednosti 0, kadar ena sama vrsta (species) v združbi vedno bolj prevladuje:

$$E_5 = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1} = \frac{\left(\frac{1}{\lambda}\right) - 1}{e^{H'} - 1}.$$

Indeksi vrstne poravnosti morajo biti neodvisni od števila vrst v vzorcu in se naj ne bi spreminjali s spreminjanjem števila vrst. Kaže pa, da vrstno bogastvo najmanj vpliva na indeksa E_4 in E_5 .

2.3 PROSTORSKI VIDIKI BIODIVERZITETE SPATIAL ASPECTS OF BIODIVERSITY

Pri obravnavanju vrstnega obilja v prostoru sta odločilna merilo, v katerem obravnavamo prostorsko komponento, in ekološka vsebina, ki se v njem manifestira. Če sledimo ameriškemu ekologu R. H. Whittakerju (WHITTAKER 1972, 1977), je koristno razlikovati več različnih diverzitetnih tipov.

1. Lokalna diverziteta, alfa diverziteta, raznovrstnost alfa, alfa raznovrstnost, tudi α -raznovrstnost je po vsebini kazalnik sestavljenosti (kompleksnosti) cenoze. Nanaša se na bogastvo z vrstami v določeni združbi oz. vzorcu, ki smo ga izbrali. Pri opisovanju rastlinskega sestoja z Braun-Blanquetovo metodo gre za izrez vegetacije, ki je bil zajet s fitocenološkim popisom. V mejah opisanega sestoja lahko govorimo o notranji diverziteti popisne ploskve (*nem.: innere Diversität*), lahko pa se nanaša tudi na diverziteto celotne rastlinske združbe, fitocenoze (*nem.: Gesellschafts-*

Diversität). V vsakem primeru gre za lokalno diverzitetu oziroma raznovrstnost v mejah enega samega, bolj ali manj enotnega rastišča.

Kadar gre za **gozdni sestoj**, lahko z **alfa diverzitetu** izrazimo njegovo **vrstno diverzitetu** in **kompleksnost sestojne strukture**. Vrstno diverzitetu v najpreprostejši obliki podamo kar z **vrstnim bogastvom** (število različnih vrst (species)), lahko s katerim od **diverzitetnih indeksov**, ki povezujejo vrstno bogastvo, s katerim od meril za relativno pojavljanje osebkov (npr. pogosto, srednje, redko ipd.), se pravi z **vrstno poravnostjo** (izenačenostjo), lahko pa tudi s kakšnim drugim **merilom relativnega obilja vrst**.

Alfa diverzitetu je posledica evolucije konkretne skupnosti, v kateri so se raznovrstne rastline razmestile po **ekoloških nišah** glede na funkcijo, položaj pa tudi glede na razmerja do drugih rastlin v cenozi.

Vrstna diverzitetu alfa za številne skupine organizmov narašča: a) če se življenjske razmere v splošnem izboljšujejo in b) če je okolje vedno bolj stanovitno. Nikakor pa ni mogoče pričakovati, da bi se raznovrstnost alfa kar preprosto zmanjševala ob gradientu vedno slabših življenjskih razmer. Največje vrednosti za raznovrstnost alfa niso ugotovili pri ekstremnih vrednosti na gradientu vlažnosti, temveč nekje na sredini. Ob gradientu kemične reakcije tal so dognali, da vrstna diverzitetu v splošnem narašča v smeri proti manj kislim in bolj bogatim tlem. Vrstna diverzitetu, življenjske oblike ter razslojenost v rastlinskih združbah so na splošno **vzajemno neodvisni pojavi**. Raznovrstnost v zeliščni plasti je v listnatih gozdovih večja kot v iglastih, navadno je tudi večja v nesklenjenih gozdovih z nižjimi drevesi. Zveza med raznovrstnostjo in produktivnostjo fitocenzov pa **ni jasna**.

2. **Medrastiščna diverzitetu, beta diverzitetu**, diverzitetu beta, raznovrstnost beta, vrstna diverzitetu beta, beta raznovrstnost, β -diverzitetu ali tudi **medrastiščna vrstna diverzitetu** se nanaša na stopnjo **spreminjanja vrstne sestave** v vzorcih, ki smo jih nabrali **ob določenem gradientu**. Predstavlja torej raznoterost organizmov določenega ozemlja, do katere prihaja zaradi spreminjanja oz. **preobratov v vrstni sestavi** (*ang.: turnover of species; nem.: Artenwechsel*) habitatno (rastiščno) različnih cenoz ob okoljskih gradientih (klinih). Tako predstavlja **cenoklin zvezno** (kontinuirano) spreminjanje (variiranje) znakov določene fitocenze zaradi

postopnega speminjanja **okoljskih razmer**. Pri tem je merilo medrastiščne ali beta diverzitete t.i. **zamenjava polovice vrst [HC]** (ang.: *half change [HC]*; rus.: *polusmen [HC]*), ki nam pove, kdaj se je ob **kompleksnem gradientu** spremenila polovica vrstne sestave združbe. Lahko bi tudi rekli, da diverziteta beta odslkava tudi **stopnjo kontrastnosti vrstne sestave** v vzorcih, zbranih v določeni krajini. Ker biodiverziteta beta izraža tudi stopnjo floristične diferenciacije cenoklin, jo lahko uporabimo za merilo stopnje spreminjanja floristične sestave ob njih. Drugače povedano: ob različnih gradientih okolja se fitocenoze floristično razlikujejo. Stopnjo takšne diferenciacije pa lahko merimo z diverziteto beta. Ta je v določenem cenoklinu posledica nakopičenja raznovrstnih rastlin, ki se med seboj razlikujejo po življenjskih potrebah. Kadar pa se ob danem gradientu, vrstne amplitude zožujejo, pa ni izključeno tudi sočasno povečevanje interspecifične konkurence med rastlinami. Po Wilmannsovi (WILMANNNS 1993) izraža β -raznolikost število združb ali drugačnih enot življenjskih skupnosti na enoto površine.

3. **Regijska diverziteta, diverziteta gama, gama diverziteta, raznovrstnost gama, gama raznovrstnost, vrstna diverziteta gama, γ -diverziteta** vključuje diverziteto vseh habitatnih (rastiščnih) tipov določenega ozemlja ($\gamma = \alpha \times \beta$). Je kazalnik raznovrstnosti vegetacije določene krajine (npr. določenega **vegetacijskega pasu**) ali tudi vegetacijskega kompleksa (nem.: *Vegetationskomplex*). Vsebinsko povezuje alfa in beta diverziteto. V rastlinskem svetu najpreprosteje podamo vrstno diverziteto gama s konkretno floro določene krajine.

Velike topografske in druge posebnosti iz domene fizične geografije, ki jih predstavljajo npr. gorovja, prostrana nižavja, planote, obsežna strnjena gričevja in oddaljenost ali bližina morja, **so povezane** z večjimi in izrazitejšimi **podnebnimi spremembami**. Ker **življenjske oblike** organizmov, še zlasti pa **sestava in zgradba njihovih skupnosti** (združb, cenoz) bolj ali manj očitno **odsevajo razmere**, v katerih so nastajale in se oblikovale, med njimi tudi tiste, ki jih oblikuje splošno podnebje, je smiselno razlikovati **regijsko** ali tudi **gama diverziteto**. Glede na velikost prostora, ki ga obravnavamo, je mogoče z gama diverziteto zajeti tudi ekološke cone, biome in vegetacijske formacije.

Regijska diverziteta obsega skupno število vseh vrst iz vseh habitatov določene regije. Pod regijo pa si ekologi v splošnem predstavljajo ozemlje, v katerem ni pomembnejših pregrad za razširjanje organizmov. Meje regije so odvisne tudi od tega, katere organizme upoštevamo. Pomembno je, da mora biti v mejah iste regije pri razmeščanju osebkov posameznih vrst bolj izražena njihova izbira ustreznih habitatov, kot pa njihova nesposobnost za to, da bi naselile določeno lokacijo.

Za naše razmere bi kazalo pri določanju regijske ali diverzitete gama preveriti možnost uporabe karte biotopov in skupin podobnih biotopov, ki sta jo pred leti pripravila S. D. Matvejev in Ivo Puncer (MATVEJEV / PUNCER 1986).

(ang.: γ -diversity, gamma-diversity, over-all species diversity, total richness in species; nem.: Gamma- Beta-Diversität, γ - Diversität ; rus.: gamma-raznoobrazie;).

2.4 RASTIŠČE, OKOLJE, HABITAT, BIVALIŠČE, ŽIVLJENJSKI PROSTOR, BIOTOP IN NAHAJALIŠČE

SITE, ENVIRONMENT, HABITAT, DWELLING PLACE, LIFE SPACE, BIOTOPE AND LOCALITY

Pogosto uporabljeni izraz **habitat** (ang.: *habitat*; nem.: *Lebensraum*, *Biotop*, *Habitat* (prim. DIERSCHKE 1994:31); rus.: *mestoobitanie*), ki je v ožjem pomenu lahko tudi sinonim za **rastišče** (ROBIČ 1981), širše lahko slovenimo s terminom **bivališče** kot tip neposrednega okolja z vsemi dejavniki okolja, na katere je vrsta organizma prilagojena (prim. SCOTT 1997 s.154). Kazimir Tarman je zapisal "... Živalske in rastlinske vrste se ne pojavljajo kjerkoli, ampak le na mestih, kjer najdejo ustrezne življenjske pogoje, kombinacijo dejavnikov, ki omogočajo njihovo preživetje in razmnoževanje. Takšno mesto imenujemo **bivališče** ali **habitat**..." (TARMAN 1992 s. 14).

Ne bo odveč opomba, da je izraz **bivališče** kot slovenski ekvivalent za nemški "*Standort*" uporabljal Gabrijel Tomažič že leta 1934 (TOMAŽIČ 1934). Še bolj jasno pa je v doktorski disertaciji zapisal "...Označena so **nahajališča** (Fundorte), t.j. geografska imena krajev, kjer posamezne vrste rastejo. Navadno je dodano tudi **bivališče** (Standort), t.j. zunanje okolje, v katerem rastline - poedinke žive...Nekateri so upoštevali tudi **okolišne**

razmere (klimat, tlo)..." (TOMAŽIČ 1939 s.1). V razpravi, ki je bila sprejeta v tisk leta 1940 in se je kot sestavni del elaborata z naslovom Gozdarska anketa (TOMAŽIČ 1941) ohranila, pa je Gabrijel Tomažič, očitno pod vplivom gozdarskih strokovnjakov, prevzel izraz in pojem **rastišče** kot ekvivalent nemškemu terminu "*Standort*" namesto **bivališča**, ki ga kasneje v tem pomenu ni več uporabljal.

Zato lahko brez večje zadrege pritrđimo Hartmutu Dierschkeju (DIERSCHKE 1994 s. 31), ki podaja naslednjo, docela sprejemljivo razlago razmerij med temeljnimi pojmi in termini: **rastišče** (nem.: *Standort*) je povsem ekološki pojem in predstavlja skupaj z **nahajališčem** (nem.: *Wuchsort, Fundort*) - slednji označuje zemljepisno lokaliteto - **življenjski prostor** (nem.: *Lebensraum*) ali **biotop** oz. **habitat**.

Po E. P. Odumu (ODUM 1963 s. 27) je **habitat** kakega organizma kraj, v katerem živi, oz. kraj, kjer ga je navadno mogoče najti, povedano s prisposodobno: habitat je "**naslov**" obravnavanega organizma, medtem ko je ekološka niša njegov "poklic", saj je z njo podana vloga tega organizma v ekosistemu.

Čeprav upoštevanja vredna avtorja kot sta npr. S. H. Spurr in B. V. Barnes istovetita angleška termina "*habitat*" in "*site*" (SPURR / BARNES 1980 s. 4), je za boljše razumevanje pomenskih odtenkov angleškega termina "*habitat*" koristno, če pogledamo, kaj si ameriški gozdarji predstavljajo z izrazom "*forest habitat type*". Poglejmo prikupni priročnik našega rojaka Janeza (Johna) Kotarja, ki ga je s sodelavci (KOTAR / KOVACH / LOCEY 1988) pripravil za določanje **gozdnih habitanih tipov** severnega Wisconsina (ZDA). Sistem habitanih tipov predstavlja naravni klasifikacijski sistem gozdnih (rastlinskih) združb in **rastišč** ("*sites*" ne "*habitats*", op. D. R.), na katerih so nastale. Uporablja sistematično interpretacijo naravne vegetacije s poudarkom na vrstah (*species*) iz spodnjih plasti vertikalne stratifikacije rastlinske združbe. Najbolj ga uporabljajo pri ocenah bioloških potencialov gozdnih rastišč ("*sites*"), ki jih potrebujejo pri ravnanju ("*management*") z različnimi naravnimi viri. Sam sistem habitanih tipov temelji na delih Rexforda Daubenmireja, ki je v šestdesetih letih (DAUBENMIRE / DAUBENMIRE 1968) razvil klasifikacijski sistem habitanih tipov za severni Idaho in vzhodni Washington. Po njihovi opredelitvi "... vključuje **habitatni tip** ("*habitat type*") vsa **rastišča** ("*sites*") ali površine, na katerih lahko v klimaksni fazi nastanejo podobne rastlinske združbe... Vsak habitatni tip predstavlja relativno ozek segment variiranja

okolja ("environment"), ki ga označujejo določene možnosti za razvoj vegetacije. Čeprav so v vsakem habitatnem tipu navzoče raznotere motnje ali pa serijske skupnosti rastlin, nastanejo kjerkoli v mejah istega habitatnega tipa, v sklepnih sukcesijskih etapah, podobne klimaksne rastlinske združbe. Tako predstavlja sistem **habitanih tipov** metodo za klasificiranje **rastišč** ("site") in uporablja rastlinsko združbo za integralni indikator okoljskih dejavnikov, ki vplivajo na reprodukcijo vrst, kompeticijo in razvoj same rastlinske združbe" (KOTAR / KOVACH / LOCEY 1988 s. 1-2). Ne glede na vsebinske podrobnosti povedanega je očitno, da je tudi za ameriške gozdarje **rastišče** ("site") pojmovno ožje od **habitata** ("habitar").

Na ruskem govornem področju v splošnem tudi enačijo (istijo) angleška izraza "habitar" in "site" z ekvivalentom "mestoobitanie" (prim. GREBENŠČIKOV 1965, ODUM 1975, SPURR / BARNES 1984, GORYŠINA / NICENKO / GREBENŠČIKOV 1988), vendar pa razlike v pomenskih odtenkih med obema terminoma rešujejo v okviru **gozdotipološke** terminologije (prim. DYRENKOV / ČERTOV 1975, MELEHOV 1980, LESNAJA ENCIKLOPEDIJA 1985, 1986) in strokovnega izrazja drugih gozdarskih disciplin. Tudi v obširnem angleško-ruskem gozdarsko-tehničnem slovarju (MOŽAEV et al. 1983) razlikujejo termina "habitar" in "site". "Habitar" je pomensko splošnejši in lahko predstavlja **obdajajoče naravno okolje, bivališče, prebivališče, kraj razprostranjenosti**, medtem ko je angleški "site" pomensko bolj določen: poleg **rastišča** (rus.: mestoobitanie) in **rast(išč)nih razmer** (rus.: lesorastite'nye uslovija) najdemo vsaj še trideset pomenskih zvez, ki se nanašajo na različna področja gozdarstva.

2.5 TRENDI POJAVLJANJA BIODIVERZITETE V EKOLOŠKIH IN FITOCENOLOŠKIH UČBENIKIH

TRENDS OF BIODIVERSITY APPEARANCE IN ECOLOGICAL AND PHYTOCOENOLOGICAL TEXTBOOKS

V zgodnejših delih obravnava E. P. Odum diverzitetu v poglavju vrstne (species) strukture (ODUM 1963). Poudarek je na vrstni diverziteti, omenja ekološke dominante, prikazuje konkavno, "vdrto" U krivuljo števila vrst v odvisnosti od števila osebkov v zbranih vzorcih. Omejujoči ekološki dejavniki naj bi povzročili bolj izrazite in bolj simetrične U krivulje, v splošnem naj bi bila diverzitetu pri manjših organizmih večja od

one pri velikih. Kazalci diverzitete so preprostejši, v glavnem gre za dve razmerji: 1) kvocient med številom vrst in logaritmom števila osebkov in 2) kvocient med številom vrst in kvadratnim korenom iz števila osebkov. Največjo vrstno diverzitetu je v splošnem mogoče najti pri sredinskih vrednostih okoljskega (fizičnega) gradienta. Poudarja mnogostransko pomembnost vrstne diverzitete pri obravnavanju ekosistemov (stabilnost, sukcesije ipd.). Delež števila strani, ki obravnavajo diverzitetu, je v obravnavani knjigi 5,3 %.

V zadnji izdaji zajetnega učbenika fitosociologije izpod peresa enega od utemeljiteljev te vede, Josiasa Braun-Blanqueta (BRAUN-BLANQUET 1964), termina in pojma diverziteta (nem.: *Diversität*) ne bomo našli. S tem seveda ni rečeno, da se opisovalci in raziskovalci rastlinskih združb niso ukvarjali s problemi **porazdelitve števila osebkov po rastlinskih vrstah** (species) ali z **razmeščanjem rastlin po površini**, ki jo rastlinska združba naseljuje. Slednje so opisovali z **družljivostjo** (nem.: *Geselligkeit*) ali **sociabilnostjo** (nem.: *Soziabilität*) rastlin in z njo povezano **disperzijo** (nem.: *Dispersion, Streuung*), v dobesednem (kot razmeščanje) pa tudi v statističnem (kot porazdeljevanje) pomenu. Narava raziskovalnega objekta jim je narekovala drugačen pristop k reševanju teh problemov. Vselej so se ukvarjali z **določeno konkretno površino**, izrezano iz celotne rastlinske odeje, na kateri so **družno uspevale raznovrstne** (različnih species) **rastline** v različnih, vendar zelo konkretnih **kombinacijah** in v različnih vzajemnih **količinskih razmerjih**. Ker so verjeli, da kombiniranje rastlin v rastlinski združbi **ni naključno**, so prizadevno iskali vzroke, pravila oz. zakonitosti, na katerih so se v razvoju rastlinske odeje izoblikovale različne **rastlinske skupnosti, združbe ali cenoze**. Ugotovili so, da so si nekatere rastlinske združbe, ki so jih opisovali, med seboj bolj podobne kot druge, od tretjih pa se npr. popolnoma razlikujejo. Ker je **rastlinska odeja** povsod - kjer podnebne razmere ali pa drugi omejujoči dejavniki ne preprečujejo uspevanja rastlin - zelo pestra, raznovrstna, raznotera in raznolika, so v tej neenotni (**heterogeni**) množici rastlinskih kombinacij poizkušali najti enotnejše (**bolj homogene**) predele, ki bi jih bilo mogoče primerjati, jim poiskati skupne značilnosti, odmisлити podrobnosti in si ustvariti predstavo o **tipu rastlinske skupnosti (rastlinski asociaciji)**.

Ker fitosociološka ali tudi fitocenološka metoda dela gradi na kar se da popolni **floristični analizi** vrstne sestave raziskovalnega objekta (popisne ploskve), so z metodo

empirično ugotovljenih krivulj, ki kažejo razmerja med številom rastlinskih vrst (species) in površino (velikostjo) ploskve, na kateri so jih našli (*nem.: Art-Arealkurve*), ugotovili velikost minimalne popisne (vzorčne) ploskve. Pri ugotavljanju obilja (abundance, števila osebkov) v analizah osebkov največkrat ne preštevamo. Vzrok za to so velikostna nesorazmerja med rastlinskimi osebki in težavna določljivost osebkov (razraščanje, šopi ipd.). Uporablja se kombinirano oceno številnosti in zastiranja (*nem.: Gesamtschätzung, Artmächtigkeit*), ki omogoča ob primerni izvežbanosti popisovalca ocenjevati kolikostna razmerja med vrstami (species). Za kvantificiranje podobnosti med popisi (vzorci) so na voljo različni koeficienti podobnosti (*nem.: Gemeinschaftskoeffizient, Ähnlichkeitsquotient; ang.: quotient of similarity*) in sorodnosti (*nem.: Verwandtschaft, Affinität; ang.: affinity*). Za skupno kvantificiranje skupine izbranih vrst (značilnic, razlikovalnic) je mogoče računati skupinsko obilje (*nem.: Gruppenabundanz, Gruppenmächtigkeit*), za kvantificiranje skupine primerjanih popisov (istega tipa) pa je mogoče izračunati iz srednjih vrednosti intervalov zastiranja (za vsako od šestih stopenj kombinirane ocene) srednje zastiranje ali pokrovno vrednost (*nem.: Deckungswert*).

Z uporabo računalniške obdelave analiznih podatkov (vegetacijskih popisov) in pri uvajanju numeričnih metod v klasificiranju in ordinaciji vegetacije je koristna in potrebna transformacija srednjih vrednosti intervalov zastiranja (prim. VAN DER MAAREL 1979). Pravkar opisana problematika zavzema v obravnavanem učbeniku okrog tri odstotke (2,8 %) od skupnega števila strani.

Monografija o ekosistemih in biosferi, ki sta jo pripravila P. Duvigneaud in M. Tanghe (DUVIGNEAUD / TANGHE 1967), zanimivo in poučno predstavlja kvantitativno podprte opise pojavov in procesov (kroženje snovi, energijski pretoki) na ekosistemski in biosferski ravni, vključno z ravnanjem ljudi in perspektivami človeštva. Razen nekaterih podatkov o absolutnih vrednostih števila vrst in številčnosti populacij podatkov o diverziteti ne vsebuje.

V. I. Vasilevič podeljuje v knjigi o statističnih metodah v geobotaniki (VASILEVIČ 1969) le skromno informacijo o vrstni diverziteti (npr. Simpsonov indeks). Delež števila strani ne presega 1 %.

R. H. Whittaker v svojem opisovanju združb in ekosistemov (WHITTAKER 1970) že nameni vrstni diverziteti krajši (dve strani), vendar samostojni razdelek v poglavju Struktura in sestava združbe. Opredeli stopnjo pomembnosti vrst in jo predstavi s posebnimi krivuljami (*ang.: importance-value curves*), omenja večino danes že uveljavljenih diverzitetnih indeksov, tudi informacijske, vendar jih podrobneje ne obravnava, ampak daje bralcu napotke za iskanje primarnih virov. Predstavi tudi alfa in beta diverziteti in opozori na nekatere trende diverzitetnih indeksov v procesih, ki potekajo v združbah in ekosistemih. Delež strani v knjigi, ki obravnavajo diverziteti znaša 7,5 %.

Na posvetovanju o uporabi kvantitativnih metod pri raziskovanju strukture fitocenoz, ki ga je pripravil moskovski oddelek Vsezveznega botaničnega društva Akademije znanosti SZ leta 1972, kljub veliki udeležbi (preko 100 delegatov) ni tekla beseda o vrstni diverziteti (URANOV 1972).

V pregledni razpravi o kvantitativnih metodah raziskovanja strukture vegetacije, ki jo je napisal V. I. Vasilevič, izšla pa je v redni zbirki VINITI za leto 1972 (VASILEVIČ 1972), je vrstni diverziteti posvečenih šest strani (7,9 %). Upošteva reference iz vsega sveta do leta 1971.

K. A. Kershaw v drugi izdaji Kvantitativne in dinamične rastlinske ekologije (KERSHAW 1973) vrstne diverziteti posebej ne omenja, razmerju med številom vrst in številom osebkov posveča malo pozornosti (relativna pogostnost, stopnje pomembnosti). Večje pozornosti so deležni načini razmeščanja vrst. Vrstno diverziteti v opisanem smislu najdeno na manj kot 2 % strani.

E. P. Odum v znamenitih Temeljnih ekologije (ODUM 1971) namenja vrstni diverziteti v združbah poseben razdelek (9 strani) v poglavju O načelih in pojmovanju organiziranosti na združbeni ravni. Opredeli ekološke dominante, našteje in razloži kazalce dominiranja, kazalce vrstne diverziteti, indeks poravnosti ter pojasni načine grafičnega prikazovanja razmerij med številom vrst in njihovimi obilji s krivuljami, ki omogočajo medhabitatne primerjave. Zaradi obsežnosti knjige je delež števila strani, ki se nanašajo na diverziteti, manjši (3, 2%).

R. Dajoz v svojem Pregledu ekologije (DAJOZ 1972) opisuje diverziteto med lastnostmi biocenoze. Razmerje med številom vrst (S), številom osebkov (N) in kazalcem diverzitete (α) opisuje z enačbo:

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

ki so jo za ugotavljanje diverzitete živalskih populacij pripravili R. A. Fisher, A. S. Corbet in C. B. Williams (FISHER / CORBET / WILLIAMS 1943). Za lažje ugotavljanje vrednosti α so na voljo tudi nomogrami. V knjigi je diverziteta omenjena na približno dveh (1,9 %) odstotkih strani.

V obširnem priročniku o nalogah in metodah dela pri preučevanju vegetacije, ki sta ga pripravila D. Mueller-Domboise in H. Ellenberg (MUELLER-DOMBOISE / ELLENBERG 1974), je namenjeno vrstni diverziteti le malo prostora (1 %). Omenjata ga v povezavi s krivuljami, ki prikazujejo odvisnost števila vrst od površine, na kateri so jih preštevali, alfa in beta diverziteti komentirata tako, kot ju je opisal R. Whittaker (WHITTAKER 1970 s. 39). Ugovarjata pa Whittakerjevi tezi o prekrivanju vrstnih porazdelitev kot edini rezultanti evolucije združb, saj dopuščata kot enakovredno možnost tudi sinhronizacijo oz. usklajevanje vrstnih porazdelitev med potekanjem evolucijskih procesov. Čeprav v splošnem prevladuje mnenje, da se z napredujočo evolucijo povečuje specializacija, drugače rečeno, vrste s širokimi ekološkimi amplitudami (generalisti) naj bi zavzemale vedno ožje segmente ob gradientih okolja, ni nujno, da bi bilo vselej tako. Procesi specializacije se namreč udejanjajo le, če so učinkoviti, torej če povečujejo verjetnost preživetja organizmov, ki se specializirajo. V nasprotnem primeru so odveč in se ne izrazijo. Regijska vrstna diverziteti tedaj ni le funkcija časa in morebitnega pritoka novih vrst, temveč je v enaki meri odvisna tudi od vrste in načinov delovanja stresnih dejavnikov, ki delujejo v regiji med potekanjem evolucije. Lahko vzamemo za pravilno trditev, da je specializacija ali pa prilagoditev s speciacijo torej tudi vrstna diverziteti, verjetno največja v območjih s stabilnimi okolji, v katerih ni večjih motenj. Vendar pa je visoka speciacija mogoča tudi v nestanovitnih okoljih, če se le motnje pojavljajo v pravilno se ponavljajočih sosledjih. Kakor hitro pa se motnje pojavljajo nepravilno in nenapovedljivo, specializacija v preživetvenem smislu ne predstavlja prav nobene prednosti, saj bodo imeli generalisti najboljše možnosti za preživetje, zato bo vrstna diverziteti torej nujno manjša. Oba avtorja opisane premisleke dokumentirata s sklicevanjem na ustrezne vire, njun namen pa je opozoriti na dejstvo, da diverzitetna merila niso povsem enoznačna, se pravi, da sama po sebi ne povedo dosti (ali

pa premalo) in zahtevajo temeljito in smiselno razlago. Na kratko se dotakneta tudi vzajemnih razmerij med diverzitetjo in stabilnostjo ekoloških sistemov. Sklicujeta se na posebno posvetovanje v Brookhavnu (BROOKHAVEN SYMPOSIUM 1969), ki je bilo namenjeno prav tem vprašanjem. Na posvetovanju so predstavili mnogo različnih pojmovanj stabilnosti in postalo je očitno, da pomenski spekter tega pojma presega število različnih razlag klimaksa. Na istem simpoziju so tudi pokazali, "... da je termin diverziteteta zelo nejasen ali pa ga vsaj napačno uporabljajo" (MUELLER-DOMBOIS / ELLENBERG 1974 s. 405). Od tod najbrž tudi zadržanost H. Ellenberga do uporabe vrstne diverzitetete, ki jo srečujemo v drugih delih.

Ekolog R. E. Ricklefs je v svojem učbeniku o Ekonomiji narave (RICKLEFS 1976) namenil diverziteti nasploh 4 %, od tega vrstni diverziteti malo več kot en odstotek od števila strani.

P. A. Colinvaux iz ZDA, ki sodi med zgodnje pisce ekoloških učbenikov (prvega, Uvod v ekologijo, je objavil že leta 1973), je v zajetnem učbeniku ekologije (COLINVAUX 1986) namenil biosferski diverziteti in stabilnosti kar celotno (zadnje) poglavje, ki predstavlja skoraj dvajsetino (4,8 %) knjige.

H. Ellenberg v četrti izdaji monografije o srednjeevropski vegetaciji (ELLENBERG 1988) komaj omenja (manj od 1 %) vrstno diverziteteto in z njo povezano problematiko.

R. E. Ricklefs in G. L. Miller v četrti izdaji zajetnega učbenika Ekologija (RICKLEFS / MILLER 1999) namenjata biodiverziteti samostojno poglavje (30 strani) v razdelku Ekologija združb. Poleg tega pa so v istem razdelku, vendar pod strukturo združbe, temeljito predstavljeni tudi diverzitetni indeksi. Relativno število strani, na katerih so v navedeni knjigi obravnavani različni vidiki diverzitetete, presega štiri odstotke (4,1 %), kar pa seveda niti ni malo pri knjigi, ki premore 822 strani.

Na koncu historičnega pregleda ekoloških in fitocenoloških učbenikov, ki zaradi prostorskih omejitev ni popoln, lahko ugotovimo:

- Število strani, ki obravnavajo različne oblike diverzitetete in problematike, ki je povezana z njo, se povečuje, zato lahko sklepamo, da zanimanje za ta vprašanja narašča.

- V učbenikih, ki se nanašajo na splošno ekologijo in ekologijo živali, je uporaba terminov diverziteta in diverzitetni indeksi povsem običajna.
- Drugače je v učbenikih ekologije rastlin in fitocenologije, geobotanike oz. vede o vegetaciji. V njih so avtorji do uporabe diverzitete v splošnem precej bolj zadržani, čeprav so med njimi tudi izjeme, npr. R. Whittaker.
- Ne glede na zadnjo ugotovitev pa je vendar res, da močno narašča število objav, ki uporabljajo vrstno in druge oblike diverzitete kot metodološke pripomočke pri raziskovanju.

2.6 ZGLEDI ZA UPORABO DIVERZITETNIH INDEKSOV CASES OF BIODIVERSITY INDICES USE

Obravnavanje biodiverzitete nasploh in še posebej različnih diverzitetnih indeksov zaradi njih samih bi ne bilo preveč pomembno, ko bi na njih ne gradili različnih, bolj in manj verjetnih hipotez pa tudi trditev, pomembnih za razumevanje pojavov in dogajanj v biocenozah. Nastale so številne, tudi metodološko pomanjkljive in sporne osnove za sklepe in nekritične posplošitve.

Večina vseh obravnavanih znakov (karakteristik) izvira iz vzorčenja v skupnostih, združbah ali cenozah in jih v svoji končni obliki opisujejo oz. označujejo. Takoj se pojavi vprašanje: kaj sploh predstavlja tisto skupnost, ki bi jo radi vzeli pod drobnogled? Če vzamemo, da so življenjske skupnosti ali biocenoze nadorganizmični biološki sistemi, z lastnostmi velikih, odprtih, slabo determiniranih slučajnostnih sistemov, ki v prostoru in času delujejo kot ekološki sistemi (ekosistemi), nikakor ni lahko izbrati reprezentativnega vzorca za objekt, ki ga nameravamo proučevati. Izjemno veliko število elementov (npr. species) ekosistema, vzajemno povezanih v različnih strukturah in organizacijskih ravneh, lahko predstavlja zahtevno nalogo v analiznem, še zahtevnejšo pa v sinteznem delu raziskave in pri interpretaciji rezultatov. Zato se iz povsem praktičnih razlogov raziskovalci omejujejo na posamezne dele, podsisteme ali sklope ekološkega sistema, npr. na združbe avtotrofne delne sistema, na zoocenoze tal itd., čeprav se vsaj formalno povečini zavedajo, da gre za delne (parcialne) raziskave, iztrgane iz ekosistemskega kompleksa. To je vsekakor realno izhodišče za začetek raziskave, vendar pa pri vseh

delnih raziskavah ne smemo nikoli izgubiti pregleda nad celoto, ne pri statističnih obdelavah izhodnih podatkov, še manj pa pri interpretaciji izračunanih vrednosti.

Do nedavnega je bilo precej razširjeno mnenje, da je lahko vrstna diverzitetna znak, s katerim je mogoče ocenjevati organiziranost in stabilnost združbe. Tezo so argumentirano predstavili zoologi, zlasti McARTHUR (1960, 1961), MARGALEF (1969) in ODUM (1970). Zoocenoze pa praviloma sestavljajo raznovrstne živali, ki v sobivanju v določeni združbi delujejo na različnih trofičnih ravneh. Povečanje raznovrstnosti (vrstne diverzitetne) na nižji trofični ravni se manifestira tako, da so prehranski viri za organizme višje trofične ravni raznovrstnejši. Ker pa je delež organizmov določene vrste v določeni združbi v splošnem razmeroma majhen, se izpad organizmov te vrste na zgornji trofični ravni skoraj ne pozna. Kadar pa je na nižji trofični ravni majhna raznovrstnost, je lahko izpad dominantne vrste iz višje trofične ravni poguben za celotno cenozo.

R. Whittaker je objavil na to temo dve posplošujoči razpravi (WHITTAKER 1965, 1970, 1972), v katerih ugotavlja, da vrstna diverzitetna narašča ob klimatskem gradientu od hladnejšega proti toplejšemu in od morskega proti kontinentalnemu. V večini primerov bomo našli največjo vrstno diverzitetno v združbah, ki uspevajo v mezofitnih razmerah. Povezava med vrstno diverzitetno in produktivnostjo ni statistično značilna. Vrstna diverzitetna sicer narašča z napredujočo sukcesijo, vendar pa največjih vrednosti ne dosega v klimatskih združbah. Ključnega pomena pri vsej stvari je vsebinska interpretacija biodiverzitetne in njenih kazalnikov.

Rastlinske združbe, še zlasti, če upoštevamo le vaskularne rastline, sestavljajo raznovrstni organizmi ene same trofične ravni. Število parazitov in polparazitov med višjimi rastlinami, ki bi jih lahko uvrstili na višjo trofično raven, je namreč zanemarljivo majhno. Zato bi težko našli sprejemljivo razlago, čemu naj bi povečana vrstna diverzitetna povečevala tudi stabilnost rastlinske združbe. Formalno bi H funkcija naraščala le pod pogojem, da so vse vrste enako stanovitne, kar pa nikakor ne drži. Tudi trditev, da lahko s H funkcijo ocenjujemo organiziranost (stopnjo organiziranosti) skupnosti, velja le za združbe, ki jih sestavljajo organizmi različnih trofičnih ravni in ki so v mejah iste trofične ravni tudi prehransko zelo specializirani. S tem v zvezi je zanimiva ugotovitev ruskega gozdarja in raziskovalca S. A. Dyrenkova, ki je dognal, da strukturna kompleksnost ohranjenih smrekovij srednje tajge, izmerjena s H funkcijo, narašča z napredujočimi

endodinamskimi spremembami, od serijskih proti klimaksnim skupnostim. Strukturna kompleksnost pa se ne povečuje na račun povečevanja vrstne diverzitete, temveč zaradi večje diferenciacije (po starosti in velikosti) osebkov iz edifikatorske populacije (smreke), po vsej verjetnosti pa tudi dominant iz spodnjih plasti vertikalne stratifikacije. V primerljivih serijskih združbah sočasnega nastanka je strukturna kompleksnost tem večja, čim bolj je bila v že predhodni fazi razčlenjena horizontalna in vertikalna struktura drevesne plasti in čim večja je bila njena vrstna diverziteta (DYRENKOV 1970). Isti avtor s sodelavci (DYRENKOV / FEDORČUK / GRIGOR'EVA 1981) desetletje kasneje ugotavlja, da je vrstna diverziteta rastlinskih združb prvobitnih smrekovij (*Picea obovata*) iz nekdanje Leningrajske oblasti najbolj odvisna od rodovitnosti rastišč, nato od spremenljivosti ekoloških režimov in končno tudi od edifikatorskih lastnosti nekaterih vrst iz različnih plasti vertikalne stratifikacije fitocenoza.

Zveza med vrstno diverziteto rastlinskih združb in stabilnostjo ekosistemov smrekovih gozdov ni enoznačna. Njihova stabilnost je predvsem odvisna od lastnosti prevladujoče vrste (smreke). Zanimivo pa je, da smreka ni oblikovala najstabilnejših cenopopulacij na najproduktivnejših rastiščih in v razmerah s stanovitnimi ekološkimi režimi, temveč na sorazmerno revnih, malo produktivnih rastiščih smrekovja s šotnimi mahovi, ki omogočajo kontinuiran, razmeroma enakomeren obnovilni proces ob počasnem priraščanju dreves. Za gozdnogojitveno prakso je pomembna tudi ugotovitev, da poti za doseganje največje produktivnosti gozdov ne sovpadajo z onimi, ki vodijo do njihove največje stabilnosti. Velika vrstna diverziteta pa ni nujno neposredni znak stabilnosti fitocenoza (DYRENKOV / FEDORČUK / GRIGOR'EVA 1981).

Iz južne Afrike poroča B. M. Campbell s sodelavci o kazalcih vrstne diverzitete v "finbošu", to je posebni obliki trnaste grmiščne vegetacije, katere nastanek in razvoj krojijo občasni požari (CAMPBELL / VAN DER MEULEN 1980). V okolici Capetowna so raziskovali alfa in beta vrstno diverziteto ob dveh gradientih: 1) nadmorska višina in 2) trajanje obnovilne sukcesije. Dognali so, da je alfa diverziteta odvisna od dolžine trajanja sukcesije. Njene vrednosti so najnižje v starejšem "finbošu" in to ne glede na nadmorsko višino. Najnižje vrednosti lokalne ali alfa diverzitete pa so izračunali v vzorcih iz najstarejšega "finboša" na najnižjih lokacijah. Pojav razlagajo tako, da zaradi vedno bolj tesnega in sklenjenega zastora lesnate vegetacije zgornjih plasti nazaduje podrast nizkega in pritalnega rastlinja. Beta ali medrastiščna diverziteta pa je odvisna

predvsem od nadmorske višine, kar naj bi bilo povezano s specifično sukcesijo finboša, ki sledi modelu inicialne vrstne sestave (EAGLER 1954), pa tudi zaradi občutneje povečanega prestrezanja svetlobe razvijajočih se drevesnih dominant. Lesnate komponente imajo vselej večjo beta diverziteto od graminoidnih.

L. Trabaud in J. Lepart iz Montpelliera (TRABAUD / LEPART 1980) sta proučevala razmerja med diverziteto in stabilnostjo v ekosistemih gariga po požarih, ki so v francoskem sredozemlju poglavitni dejavnik vegetacijske dinamike. Dognala sta, da je floristično (vrstno) bogastvo doseglo maksimum 2-3 leta po požaru, potem se je začelo zmanjševati. Večina raziskovanih ploskev je že po enem letu vsebovala kar tri četrtine (75 %) od števila vrst iz terminalnega stadija, kar priča o tem, da sukcesija sploh še ni izražena. Vzporejanje rezultatov raziskave s primerljivimi podatki od drugod potrjujejo domnevo, da se floristično bogastvo gariga kljub požarom ohranja na visoki ravni prav zato, ker je večina vrst prilagojenih na pogoste požare.

Iz Centra za fitosociološke in ekološke študije v Montpellieru poročajo (HOUSSARD / ESCARRÉ / ROMANE 1980) o spreminjanju vrstne diverzitete v nekaterih mediteranskih združbah ob gradientu napredujoče sukcesije. Dognali so, da se vrstna raznolikost spreminja med potekanjem sukcesije: v začetku, kakih 15 let po prekinitvi obdelovanja, narašča, povečuje se tudi še kasneje, ko se začno uveljavljati drevesne vrste. Dvajset let po opustitvi kmetijske rabe pa se začne vrstna diverziteta zmanjševati, ker začne v zeliščni plasti prevladovati (dominirati) vrsta glote (*Brachypodium phoenicoides*). Zmanjševanje vrstne diverzitete se nadaljuje tudi v poznejših sukcesijskih stadijih. Drugi del razprave obdela povezanost strukture združbe (hrastovje s puhavcem) z biotsko diverziteto. Večje vrstno bogastvo rastlin iz gozdne podrasti pojasnjujejo s tem, da zavzemajo listi teh rastlin zelo različne položaje, pomembno naj bi vplivala tudi skoraj popolna asinhronost osnovnih fenofaz dominantnih vrst, še zlasti pa je odločilna različna horizontalna razmeščenost raznovrstnih rastlin ob gradientu osvetljenosti. Vrstno diverziteto so računali s Shannonovim indeksom v Hillovi preobleki (HILL 1973), razmerja med vrstnim bogastvom in vrstnim dominiranjem pa so izrazili z dominantno-diverzitetnimi krivuljami po Whittakerju (WHITTAKER 1965).

W. E. Westman poroča iz Kalifornije (WESTMAN 1981) o sukcesijah, ki potekajo v žajbljevem grmičevju obalnega dela. Z linearnimi transekti in vzorčnimi ploskvicami so

proučevali raznovrstnost in jo izračunali kot alfa, beta in gama diverzitet. Diverzitet alfa je bila odvisna zlasti od obilja enoletnih rastlin. Pri računanju medrastiščne (beta) diverzitet so uporabili metodo ordinacije, ki je pokazala, da je stopnja razvitosti zeliščne plasti variirala na različnih rastiščih: v odvisnosti od oddaljenosti od morske obale, od količine padavin, od temperatur v zimski in pomladanski sezoni, od stopnje zastrtosti zelišč z grmički in od količine dušika v tleh. Vpliv naštetih dejavnikov je bil kompleksen. V sukcesijskih serijah je bila porazdelitev obilja dvovrha. Prvi modus je nastopil takoj prvo leto potem, ko so grmičevje požgali, drugi (sekundarni) modus pa se je pojavil čez 15-20 let. V starejših ("zrelah") sestojih grmičevja je dosegel indeks vrstne poravnosti (izenačenosti) nizke vrednosti, kar razlagajo kot posledico zastiranja in zniževanja sposobnosti tal za vezanje dušika. Izkazalo se je namreč, da kadar žajbljevega grmičevja na dani površini dvajset let niso požgali, se je simbiozno fiksiranje dušika iz ozračja praktično popolnoma prekinilo. Ugotovitev je zelo zanimiva, saj v splošnem menimo, da s požiganjem zmanjšujemo količino dušičnih snovi v tleh. Očitno pa je tudi res, da lahko s primernim požiganjem ustvarimo pogoje za simbiozno fiksiranje dušika v tleh. Konkretno sukcesijske poti, ki potekajo v žajbljevih grmiščih po požarih, so odvisne zlasti od stopnje pregorevanja opada in temperature tal. Dognali so namreč, da je vegetativno razmnoževanje grmičkov učinkovito le, kadar pregorevanje opada ni pregloboko ali kadar požari niso premočni. V obravnavanih grmiščih so registrirali 375 vrst vaskularnih rastlin, med katerimi pa je bilo le petdeset frekventnejših. Vrstno bogastvo je v obratnem sorazmerju z indeksom dominiranja.

J. F. Fox poroča (FOX 1981), da so na Aljaski preučevali vegetacijo v pasu med 950 in 1000 metri nad morjem. V razmerah gorske tundre nastajajo zaradi močnih in mrzlih vetrov zaplate ogolelega matičnega substrata, na katerih potekajo lokalne sukcesije. Preučevali so, kako vpliva velikost zaplat na napredovanje sukcesijskih stadijev. Za merilo so uporabili vrstno diverzitetu in dognali, da sta največje vrstno bogastvo in največja vrstna diverzitet na zaplatah srednje (intermediarne) velikosti.

A. A. Titljanova iz Laboratorija za biogeocenologijo v Novosibirsku sporoča ugotovitve pri analizi ekosistemske sukcesije v območju gozdne stepe v Sibiriji (TITLYANOVA 1982). Z napredujočo sukcesijo se povečuje intenzivnost biološkega kroženja snovi. Zaloge kemičnih elementov, biomase, vrednosti čiste primarne produkcije in biogeocenoška aktivnost so največje v vmesnih (sredinskih) sukcesijskih stadijih. Zaloge

humusa v tleh ob gradientu napredujoče sukcesije dosledno naraščajo. Raznolikost talnih procesov je največja v inicialnih stadijih, pestrost življenjskih oblik, cenotskih skupin in ekoloških tipov rastlin v vmesnih ali intermediarnih, medtem ko je vrstna diverziteteta največja v sklepnih ali finalnih sukcesijskih stadijih.

A. K. Saxena in J. S. Singh iz Indije (univerza v Kumaunu) sta podrobno analizirala lesnate rastline iz petih tipov gozdnih združb, razporejenih v 1300 metrov širokem višinskem pasu v povodju reke Gola v Kumaunski Himalaji (SAXEN / SINGH 1982). Največjo diverziteteto alfa za drevesne vrste sta našla v mešanih gozdovih, povečuje pa se z naraščajočo temeljnico. Vrstna diverziteteta dreves, mladih dreves (10,5-31,4 cm dbh) in zeliščne plasti je največja v sredinskih toplotnih in vlažnostnih razmerah, medtem diverziteteta alfa grmovnih vrst in mladice narašča, bodisi v smeri hladnejših (vlažnejših), a tudi toplejših (sušnejših) razmer. Vrstna diverziteteta ni nujno največja v stabilnih debeljakah, v nekaterih primerih celo upade, ko dosežejo drevesa fazo zrelosti. Čeprav ni vselej mogoče napovedovati iz vrstne diverzitetete ene plasti (stratuma) diverziteteto druge plasti, se je pokazalo, da se v borovjih (*Pinus roxburghii*) in mešanih gozdnih vrstna diverziteteta gmovne plasti (kjer so tudi mladice dreves) povečuje z naraščanjem vrstne diverzitetete v drevesnem sloju. V hrastovjih (*Quercus lanuginosa*, *Q. floribunda*, *Q. leucotrichophora*) pa so vrednosti vrstne diverzitetete porazdeljene ravno obratno. Dominančno-diverzitetetne krivulje, ki jih uporabljajo za razlago organiziranosti skupnosti, se v mešanih gozdnih približujejo logaritemsko normalni porazdelitvi, medtem ko so v borovjih in hrastovjih bliže geometrijski.

T. M. Zaret z univerze v Seattlu (ZDA) je preverjal veljavnost hipotez, povezanih s stabilnostjo in diverziteteto ribjih združb v sladkovodnih sistemih (ZARET 1982). V stabilnih okoljih je našel večje vrstno bogastvo. Domneve o tem, da naj bi stabilno okolje povečevalo večjo prožnost (*ang.:resilience*) skupnosti, mu ni uspelo potrditi. Empirično je potrdil hipotezo, da so v stabilnem okolju z veliko vrstno diverziteteto združbe živali manj stabilne. Opozarja pa, da fizična heterogenost in sezonska nihanja bolj odločilno vplivajo na vrstno prožnost združbe kot pa število vrst oz. vrstna diverziteteta organizmov, ki živijo v skupnosti. Zadnja ugotovitev je pomembna še zlasti kot opozorilo, da dogajanj, ki potekajo v naravnih sistemih, zaradi njihove enkratnosti ni mogoče zadovoljivo pojasnjevati z eno samo analizo trenutnega stanja sistema na en sam način.

Na kraškem svetu osrednje Češke je J. Lepš s sodelavci preverjal hipoteze o stabilnosti in kompleksnosti rastlinskih združb med študijem poteka sekundarne gozdne sukcesije (LEPŠ / OSBORNOVA-KOSINOVA / REJMANEK 1982). V zvezi z vrstno diverziteto (alfa diverziteta), ki so jo določali ločeno v mlajših (7 let) in starejših (50 let) stadijih, v normalnih (povprečnih) razmerah namočenosti (leto 1975) in v zelo sušnem letu (1976), so ugotovili pomembne razlike. Pokazalo se je, da utegnejo biti mlajši stadiji, z manjšo vrstno diverziteto, glede na sušo manj odporni (*ang.: resistance*), vendar pa prožnejši (*ang.: resilience*). Starejši stadiji z večjo vrstno diverziteto pa kažejo večjo odpornost (*ang.: resistance*), vendar so manj prožni (*ang.: resilience*). Prožnost in odpornost rastlinskih združb pa sta zlasti odvisni od rastlinskih strategij vrst (*species*), ki jih sestavljajo.

N. L. Christensen in R. K. Peet iz Severne Karoline (ZDA) sta z gradientno analizo preverjala, kako je s konvergenco med potekanjem sekundarne gozdne sukcesije (CHRISTENSEN / PEET 1984). Z izbiro vzorcev sta zajela vso paleto talnih in topografskih razmer na ozemlju, kjer je že precej časa potekalo postopno zaraščanje opuščene kmetijske površine. Med drugim sta neposredno (program DECORANA) izračunala tudi medrastiščno ali beta diverziteto, ki je pokazala, kako se vrstna diverziteta alfa spreminja ob gradientu napredujoče sekundarne sukcesije. Dognala sta, da utegne imeti beta diverziteta maksimum v klimaksem stadiju. Sukcesijske konvergenca v Clementsovem smislu, ki predpostavlja, da naj bi diferenciacija združbe pojemala ob naraščanju vrednosti gradienta, pa nista dokazala.

Z. Dzwonko in S. Loster iz Jagelonske univerze v Krakovu (DZWONKO / LOSTER 1998) sta pri analizi sekundarne vegetacijske sukcesije na opuščeni kmetijski površini potrdila že staro domnevo, da je potekanje zaraščanja najbolj odvisno od izhodiščnih razmer. Ker sta načrtno posegala v dogajanja s tem, da sta v eksperimentu odstranjevala drevesa iz 35-letnega borovega stadija, sta lahko spremljala naglo spreminjanje vrstne sestave in zastiranja v zeliščni plasti. S kanonično korespondenčno analizo sta ugotovila značilno razliko v vrstni sestavi med sicer primerljivima cenozama, od katerih je ena nastala spontano v vrzeli borovega stadija, druga pa v vrzeli, ki je nastala po poseku dreves. Vrstno bogastvo in tudi vrstna sestava sta popolnoma odvisna od vrstne sestave pred posekom dreves in od navzočnosti travniških vrst v soseščini. Lokalno vrstno

diverziteto (diverziteta alfa) pa je mogoče ohranjati le z občasnim izsekovanjem dreves, s katerim se vzdržuje prostorsko-časovni mozaik grmiščnih in traviščnih rastlinskih združb.

Možnost uporabe diverzitetnih meril v komparativnih študijah potrjujejo tudi izsledki A. Bončine, ko je pri primerjanju pragozdnega sestoja s sestojem v gospodarskem gozdu dognal zanimive razlike tudi v vrstnem bogastvu, vrstni diverziteti rastlin iz zeliščne plasti in pri vrstni diverziteti ptičev (BONČINA 2000).

Zadnji čas (ALARD / POUDEVIGNE 2000) se pojavljajo nekoliko bolj sofisticirani načini računanja (kanonična korespondenčna analiza) biodiverzitetnih meril, kot so npr. vrstno bogastvo, vrstna diverzitetna, vrstna poravnost (izenačenost), srednja podobnost, mozaična in faktorska diverzitetna. Z metodo je mogoče prepoznati najpomembnejši gradient določene krajine in identificirati tiste ekološke dejavnike, ki so najtesneje povezani z njim. Biodiverzitetno uporabljajo za indikacijo ekoloških dejavnikov. Kot poročajo, deluje ta metoda na poljubnih ravneh, od združbene do regijske, za računanje pa je na voljo tudi ustrezna programska oprema.

2.7 POMISLEKI, POVEZANI S PREMALO KRITIČNO RABO DIVERZITETNIH MERIL

SOME SCRUPLES ABOUT UNCRITICAL USE OF BIODIVERSITY INDICES

V povezavi z ugotavljanjem in razlago vrstne diverzitete je poučno opozorilo R. K. Peeta, sicer poznavalca tovrstne problematike, v prispevku, nanašajočem se na vrstno diverzitetno (PEET 1989) v gozdnih ekosistemih. Sklicuje se na mnenje znanega R. H. Whittakerja, nastalo ob ponavljajoči se napaki ekologov pri iskanju splošnih vzorcev (*pattern*) vrstne diverzitete kopenskih ekosistemov. Napeljale so ga na misel, da je evolucijska in ekološka preteklost biote določenega področja (regije) pri oblikovanju lokalnih porazdelitvenih vzorcev (*pattern*) vrstne diverzitete tolikanj odločilna, da je vsakršno posploševanje slej ko prej jalovo. Isti avtor pa z namenom, da predstavi le nekoliko bolj optimistično vizijo, pove še mnenje R. MacArthurja in R. Maya, češ da je ekologija veda, polna negotovih posploševanj, pri katerih moramo za vsako posplošitev vedno znova preverjati, kako so začetne (inicialne) razmere opredelile recentni ekološki vzorec (*pattern*).

A. M. Giljarov (GILJAROV 1969) opozarja na možnost napačne interpretacije bioloških podatkov, ki so bili obdelani z metodami teorije informacij. Sklicuje se tudi na očitke pomembnega ruskega zoologa in evolucionista I. I. Šmal'gauzna, ki je opozarjal (ŠMAL'GAUZEN 1968) na dejstvo, da mnogi raziskovalci pri uporabi omenjenih metod, največkrat premalo upoštevajo kakovostne razločke med biološkimi objekti ali pa jih sploh ne upoštevajo. Pri ocenjevanju vrstne diverzitete poljubne združbe organizmov z omenjenimi metodami je predpostavljeno, da so vrste (species) popolnoma enakovredne kategorije, ki se med seboj razlikujejo po enem samem znaku - pogostnosti pojavljanja. Očitno pa to ne drži, saj so vloge raznovrstnih rastlin v cenozi, kjer živijo, precej različne. Stopnje organiziranosti ekološkega sistema ne določajo le raznovrstni organizmi, ki ga sestavljajo, temveč število povezav (korelacije) med njimi, zato diverzitetni indeksi nikakor ne morejo biti univerzalno merilo njihove kompleksnosti oz. organiziranosti.

Ko L. N. Seravin v zanimivi knjigi (SERAVIN 1973) razgrinja poglede biologa na teorijo informacije, opozarja na nujnost razločevanja informacije v neorganskih sistemih od one, ki nastopa v bioloških. Če pri prvih obstaja informacija le v obliki preslikav, ki se naključno prenašajo na druge sisteme, je v organskih sistemih mogoča tudi njena pretvorba, s tem pa nastane nova informacija, ki je poprej v sistemu ni bilo. Pri tem ne gre toliko za dosledno razlikovanje med "mrtvo" in "aktivno" informacijo, saj informacija sama po sebi ne more biti niti mrtva ali živa niti koristna ali nekoristna, vse je odvisno od tega, v kakšnem sistemu se znajde in v katere namene jo uporabimo. Ker živih sistemov v posplošeni obliki ni mogoče opisati z naborom zunanjih manifestacij, ki jih zaznavamo, se ponuja odgovor v uporabi notranje (biološke) informacije, od katere je odvisna njihova eksistenca in delovanje. L. N. Seravin je prepričan, da "... brez preučitve biološke informacije ni mogoče razumeti strukturne organizacije, delovanja in obnašanja (vedenja) živih sistemov, četudi bi še tako podrobno poznali fizikalne in kemijske procese, ki potekajo v njih..." (SERAVIN 1973 s.142).

Pri presojanju upravičenosti uporabe metod in parametrov teorije informacij v reševanju bioloških problemov kaže opozoriti še na nekatere pomisleke, kljub prevladujočemu splošnemu mnenju, ki je sicer pritrdilno.

Zanimive so na primer ugotovitve J. M. Svireževa in D. O. Logofeta, ki sta bila v sedemdesetih in osemdesetih letih med vodilnimi strokovnjaki s področja matematične ekologije pri Sovjetski akademiji znanosti. Problema stabilnosti bioloških sistemov sta se lotila s teorijskih vidikov in objavila na to temo dve zanimivi knjigi (SVIREŽEV / LOGOFET 1978, 1983). Ruski izvirnik iz leta 1978 je v revidirani izdaji izšel leta 1983 v angleščini. Že v uvodu ugotavljata, da je stanovitnost oz. stabilnost ekoloških sistemov "... močno preobremenjen termin, ki je brez določene ("stanovitne") opredelitve..." (SVIREŽEV / LOGOFET 1978 s. 9). V povezavi z uporabo diverzitetnih mer menita, da je sicer logično predpostavljati največjo stabilnost združbe, ki je v ravnovesju in maksimalno raznovrstna, vendar pa je mogoče "... zlahka dokazati, da temu ustreza takšna struktura združbe, pri kateri je pogostnost poljubnih vrst (species) enaka, ... vse vrste so enako obilne, ni prevladujočih vrst in v združbi ni kolikostne hierarhije..." (ibidem s. 13). Vsakdo pa se lahko prepriča, da je v realnem svetu nekoliko drugače: v biocenozah so kvantitativna razmerja med vrstami (species) zelo različna, cenoze (med njimi tudi stabilne) so lahko mono-, bi- in polidominantne, s čimer je povezana diferenciacija med vrstami glede usvajanja, akumulacije in pretoka energije, skratka, v združbah obstaja hierarhična struktura. Vse to pa "... napeljuje na misel, da uporaba raznovrstnosti (diverzitet) združbe kot merila njene stabilnosti ni popolnoma upravičena..." (ibidem s. 13). Pomenljiv je tudi njun sklep ob koncu poglavja o ekstremalnih vrednosti ekosistemov, kjer sta zapisala: "... Čeprav nam je v nekaterih posebnih primerih uspelo razložiti rezultate raziskav o stabilnosti dinamičnih modelov združb z vidika ekstremalnih načel, je še vedno zelo daleč do tiste razumljivosti, ki jo poznamo v klasični mehaniki. Najbrž je stvar v tem, da smo v matematični ekologiji še vedno na ravni fenomenološkega opisovanja zakonitosti vzajemnega vplivanja med vrstami. Če imamo v mehaniki za formulacijo enačb o gibanju Newtonove zakone, na tem mestu takšnih zakonov (natančneje povedano, njihovih analogij) nimamo. Kakšne so energijske porabe za konkurenco? Kakšno je razmerje med energijo, porabljeno za reprodukcijo, in energijo, ki jo porabi osebek (individuum) za svoje življenje? Seznam podobnih vprašanj bi bil lahko tudi daljši. Očitno je, da dokler ne bomo poznali mehanizmov, ki nadzorujejo procese vzajemnega vplivanja med osebki v ekosistemu, in njihovega kvantitativnega izraza, bodo imeli vsi poizkusi povezovanja globalnih energijskih značilnosti ekosistema z njegovim lokalnim obnašanjem vsaj do določene mere špekulativni značaj." (ibidem s. 280-281).

Četudi so pravkar navedene opombe stare že skoraj četrto stoletja, jih ne kaže prezreti.

3 SKLEP

Pri pregledovanju literature je zaznati **trend naraščajočega zanimanja** za biodiverziteto in njeno problematiko. Prostor, ki ji je namenjen v standardnih ekoloških učbenikih, je vedno večji. Trditi smemo, da se je biodiverziteta kot pojem in strokovni izraz trdno umestila med **strukturne elemente** življenjskih skupnosti. V fitocenologiji in nasploh v vedi o rastlinskih skupnostih je diverziteta, zlasti še **vrstna diverziteta** (z vsemi komponentami) **pomembna sestavina strukturne analize fitocenoz** in predstavlja, poleg analize vertikalne in horizontalne strukture, temeljno torišče dela v analizni fazi opisovanja in raziskovanja rastlinskih združb.

Primerjava ekoloških in fitocenoloških (vključno z geobotaničnimi in onimi iz vede o vegetaciji) učbenikov kažejo, da je bila diverziteta (raznovernost, raznolikost, pestrost, mnogovernost), zlasti še **vrstna diverziteta** (z vsemi komponentami) pri raziskovalcih avtotrofne komponente ekosistemov ves čas nekako na robu. Vzroke za to lahko iščemo, v **naravi predmeta raziskave**, rastline so kot raziskovalni objekt precej drugačne od živali. Nikakor pa ni zanemarljivo tudi dejstvo, da so fitocenologe in geobotanike v vsej zgodovini razvoja vede precej bolj zanimali in zaposlovali **problemi homogenosti** rastlinskih sestojev, združb in njihovih rastišč. Nasprotje homogenosti je **heterogenost**, to je raznorodnost, različnost, raznoterost, raznovernost, ki pa je smiselno bližja **diverziteti**. Takšna usmeritev zanimanja ni presenetljiva, saj so se zoologi ukvarjali zlasti s **populacijami organizmov**. Fitocenologe in geobotanike pa so zanimali predvsem **rastlinski sestoji** oziroma **združbe rastlin** ali pa kar celotna **vegetacija** kot mogočna prostorska in časovna realnost trajnejše narave.

Zaradi korelacijskih **povezav** biodiverzitete nasploh in vrstne diverzitete posebej s številnimi **pojavi** (fenomeni) in **proces** (dogajanja) v **biocenozah in ekosistemih** so lahko različni **diverzitetni indeksi** **koristen pripomoček** pri odkrivanju, pojasnjevanju, modeliranju in oblikovanju hipotez o **njihovem delovanju** (funkcioniranju). Z računanjem korelacij imamo v rokah **orodje** za ugotavljanje statističnih **vzajemnih povezav** med korelati. Pomembne in statistično značilne korelacije je treba **odbrati** ter **preveriti** njihovo **smiselnost** in **stvarno eksistenco**. Uporabili jih bomo lahko pri **usmerjanju raziskav**, pri postavljanju **raziskovalnih ciljev** ali pa pri izbiranju ustreznih

znakov pri opazovanju (monitoringu) potekanja procesov v gozdnih ekosistemih, oz. njihovih odzivov na naše ravnanje z njimi.

Koristno je razlikovati: 1) indekse vrstnega bogastva, 2) diverzitetne indekse in 3) indekse poravnosti (izenačenosti). Vrstno bogastvo je mogoče neposredno računati s preštevanjem števila vrst samo, kadar so vzorci enako veliki. J. Ludwig in J. Reynolds (LUDWIG / REYNOLDS 1988) menita, da smemo ugotavljati vrstno bogastvo z Margalefovim (R_1) in Menhinickovim (R_2) indeksom le v primerih, ko smo poprej zanesljivo presodili veljavnost funkcionalnih vzajemnih povezav in predpostavk. Ker je tovrstno presojanje pogosto težavno, je rarefrakcijska metoda ustrežnejša alternativa za ugotavljanje vrstnega bogastva. Za računanje indeksa vrstnega bogastva je priporočljiva tudi uporaba parametra S iz lognormalnega modela.

Zaradi razumljivejše in lažje ekološke interpretacije vrstne diverzitetne priporočajo (LUDWIG / REYNOLDS 1988) za njeno računanje Hillovi diverzitetni števili N_1 in N_2 . Prvo temelji na Shannonovem diverzitetnem indeksu (H'), drugo pa ni nič drugega kot obratna vrednost Simpsonovega diverzitetnega indeksa (λ).

Ker je razlaga indeksa poravnosti (izenačenosti) najmanj dvoumna, ga je priporočljivo (LUDWIG / REYNOLDS 1988) določevati z modificiranim Hillovim razmerjem (E_5), predstavljenim s kvocientom dveh Hillovih diverzitetnih števil N_2 in N_1 , ki smo ju poprej zmanjšali za 1.

Pri določanju alfa (α), beta (β) in gama (γ) diverzitetne je koristno, če lokalno ali alfa ter regijsko ali gama diverzitetno ugotavljamo neposredno z objektu primernim diverzitetnim indeksom. Beta ali medrastiščno (medhabitatno) diverzitetno pa je preprosteje ugotavljati posredno iz razmerja med gama in alfa diverzitetno ($\beta = \gamma \div \alpha$), saj je zaradi prekrivanja ekoloških niš njeno neposredno določanje težavneje in manj zanesljivo.

Zlasti pa bi kazalo upoštevati priporočila J. Ludwiga in J. Reynoldsa, ko opozarjata na omejitve in z njimi povezano previdnost pri uporabi vseh diverzitetnih meril, ki jih je sicer razmeroma "... lahko izračunati, vendar pa navadno težavno interpretirati..." (LUDWIG / REYNOLDS 1988 s.103).

4 CONCLUSIONS

Among reviewed extensive literature an increasing interest on biodiversity and related problems can be found. Page numbers devoted to biodiversity in standard textbooks of ecology are constantly increasing. Biodiversity as a notion as well as a term made its way among structural elements of the biotic community. In phytocoenology (phytosociology, plant sinecology) as well as in vegetation science diversity, particularly species diversity of all kinds (i.e. α , β and γ , respectively) becomes, beside vertical and horizontal structure, a basic constituent of structural analysis of plant communities (phytocoenoses) in the analytic stage of their description and study.

It is necessary to emphasise that in the recent past a big difference in application of diversity indices between animal- and plant ecologists was evident. In the field of phytocoenology and plant sinecology as a comparison of related references indicates, diversity of all kinds has obtained a more or less marginal position among researchers of the autotrophic component of the ecosystem. Such a situation has been caused by the nature of the object under study and by aims and methods of investigation itself. It is to be noted that interests and engagement of researchers in plant and animal communities differ significantly. Plant (sin)ecologists were engaged in the problems of homogeneity of plant stands, of plant communities, and of the sites they grow in. Their attention was focused on relatively permanent (because of sessile way of life), lasting and apparently stable plant settlements and communities, occupying more or less fixed area along environmental gradients. Homogeneity is in opposition to heterogeneity, that more closely relates to diversity. On the other hand animal ecologists have paid attention to more dynamic and migrant animal assemblages especially to populations of organisms, so they focused on different kinds and aspects of diversity.

Because of correlative interrelationships between biodiversity and different phenomena and processes occurring in biocoenoses and ecosystems, diversity indices can be useful in the detection and explanation of their function mechanisms. By means of correlation coefficients between diversity indices and other community and environmental parameters, and by testing their reasonableness and real existence, we have obtained an effective instrument for problem identification, for directing of investigation, for

monitoring of processes occurring in ecosystems, and for detection of their reaction upon impacts caused by management of natural resources.

It is reasonable to distinguish between richness-, diversity-, and evenness indices. According to J. Ludwig and J. Reynolds (LUDWIG / REYNOLDS 1988) the species richness indices R1 and R2 (i.e. Margalef's and Menhinick's index) should not be used unless there is solid justification that their underlying functional relationships and assumptions, in fact, hold. Since this will rarely be the case, they suggest rarefaction methods. As an index of species richness the use of S from lognormal model is recommended too.

As a measure of species diversity, owing to its comprehensible and easier ecological interpretation, J. Ludwig and J. Reynolds recommend for calculations Hill's diversity numbers N1 and N2. The first one is based on the Shannon diversity index (H'), the second one is nothing else as reciprocal of the Simpson diversity index (λ).

As the least ambiguous and most interpretable measure of evenness J. Ludwig and J. Reynolds recommend the use of the modified Hill's ratio E5, defined by quotient of Hill's number N2 and N1 diminished by one.

In determining alpha (α), beta (β) and gamma (γ) diversity, indirect calculation of beta diversity, is of use. We can calculate beta diversity (number of unique habitats) from the relationship: $\beta = \gamma \div \alpha$.

It should be noted that J. Ludwig's and J. Reynolds's recommendations from late eighties are still nowadays notable: "... Be aware of the limitations of all diversity measures...These measures are easy to compute, but usually difficult to interpret..." (LUDWIG / REYNOLDS 1988 p.103).

5 VIRI REFERENCES

- ALARD, D. / POUDEVIGNE, I., 2000. Diversity patterns in grassland along a landscape gradient in northwestern France.- *Journal of Vegetation Science*, 11, s. 287-294.
- ANKO, B., 1998. Nekateri teoretski vidiki krajinskoekološke tipizacije krajin.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, Ljubljana, 56, s. 115-160.
- ANKO, B., 2000. Kako ohranjati (in ohraniti) najvrednejšo naravo? Prispevek k Nacionalnem programu varstva narave.- V: Naprej k naravi II. FLAJŠMAN, B. (ed.). *Zbornik referatov strokovnega posveta Ekološkega foruma Liberalne demokracije Slovenije in dokumenti foruma*, v sodelovanju z Liberalno akademijo, Ljubljana, s. 241-251.
- BEGON, M. / HARPER, J. L. / TOWNSEND C. R., 1990. *Ecology. - Individuals, Populations and Communities. Second Edition.*- Blackwell Scientific Publications, Boston, Oxford, London, 945 s.
- BESCHEL, R. E. / WEBBER, P. J., 1963. Bemerkungen zur log-normalen Struktur der Vegetation.- *Ber.Naturwiss.Mediz.Ver. in Innsbruck*, 53, s. 9-22.
- BONČINA, A., 1997. Naravne strukture gozda in njihove funkcije v sonaravnem gospodarjenju z gozdom.- *Doktorska disertacija*, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo, 210 s.
- BONČINA, A., 2000. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia.- *Global Ecology & Biogeography*, 9, s. 201-211.
- BOŽIČ, G., 2000. Gozdna populacijska genetika v vlogi semenarstva.- V: *Gozdno semenarstvo in drevesničarstvo: od sestoja do sadike*. GRECZ, Z. / KRAIGHNER, H. (eds.). Ljubljana, Zavod za gozdove, Gozdarski inštitut Slovenije, s. 7-8.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964. *Pflanzensoziologie.*- Springer Verlag, Wien, New York, XIV+865 s.
- BRÜNIG, E. / MAYER, H., 1987. *Waldbauliche Terminologie, Fachwörter der forstlichen Produktion.*- Universität für Bodenkultur, Wien, 207 s.
- BRUS, R. / HORVAT-MAROLT, S. / PAULE, L. / GÖMÖRY, D., 1999. Genetska variabilnost bukve (*Fagus sylvatica* L.) v Sloveniji.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, Ljubljana, 60, s. 85-106.
- CAMPBELL, B. M., / VAN DER MEULEN, F., 1980. Patterns of plant species diversity in fynbos vegetation, South Africa.- *Vegetatio*, 43, 1/2, s. 43-47.

- COLINVAUX, P. A., 1986. Ecology.- John Wiley & Sons, New York etc., IX+725 s.
- DAJOZ, R., 1972. Précis d'écologie.- V ruskem prevodu: Osnovy ekologii- Izdate'stvo Progress, Moskva, 1975, 416 s.
- DAUBENMIRE, R. / DAUBENMIRE, J. B., 1968. Forest vegetation of eastern Washington and northern Idaho.- Wash.Agr.Exp.Sta., Pullman: Tech. Bill. 60, 104 s.
- DIERSCHKE, H., 1994. Pflanzensoziologie, Grundlagen und Methoden.- Eugen Ulmer Verlag Stuttgart, 683 s.
- DUVIGNEAUD, P. / TANGHE, M., 1967. Ecosystemes et biosphère.- V ruskem prevodu: Biosfera i mesto v njej človeka.- Izdatel'stvo Progress, Moskva 1973, 290 s.
- DYRENKOV, S. A., 1970. Količestvennaja ocenka stepeni složnosti stroenija lesnyh fitocenzov.- Botaničeskij žurnal, 55, 6, s. 777-786.
- DYRENKOV, S. A. / ČERTOV, O. G., 1975. Lesnaja tipologija v SSSR i za rubežom.- VINITI, Moskva, Itogi nauki i tehniki, Serija lesovedenie i lesovodstvo, T. 1, s. 190-253.
- DYRENKOV, S. A. / FEDORČUK, V. N. / GRIGORE'VA, S. O., 1981. Vidovoe raznoobrazie rastitel'nyh soobščestv korennyh taežnyh el'nikov.- Ekologija, Moskva, 2, s. 26-33.
- DYRENKOV, S. A., 1984. Struktura i dinamika taežnyh el'nikov.- Nauka, Leningrad, 174 s.
- DZWONKO, Z. / LOSTER, S., 1998. Dynamics of species richness and composition in a limestone grassland restored after tree cutting.- Journal of Vegetation Science, 9, s. 387-394.
- EGLER, F. E., 1954. Vegetation science concepts: I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development.- Vegetatio, 6, s. 412-417.
- ELLENBERG, H., 1988. Vegetation ecology of Central Europe.- Cambridge University Press, Cambridge etc. 731 s.
- FERLIN, F. / POGAČNIK, N. / KUTNER, L. / ČATER, M., 1999. Biotska pestrost gozdov v novejših mednarodnih in domačih pravnih dokumentih.- Zbornik gozdarstva in lesarstva, Ljubljana, 60, s. 237-279.
- FISHER, R. A. / CORBET, A. S. / WILLIAMS, C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.- J. animal.Ecol. 12, s. 42-58.

- FOX, J. F., 1981. Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity.- *Nature*, 293, 5833, s. 564-565.
- GILJAROV, A. M., 1969. Indeks raznoobrazija i ekologičeskaja sukcesija.- *Žurnal obščej biologii*, 30, 6, s. 652-657.
- GORYŠINA, T. K. / NICENKO, A. A. / GREBENŠČIKOV, O. S., 1988. Terminologičeskij slovar' po ekologii, geobotanike i počvovedeniju (rusko-anglo-nemecko-francuzskij).- Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad, 248 s.
- GREBENŠČIKOV, O. S., 1965. Geobotaničeskij slovar' (rusko-anglo-nemecko-francuzskij).- Nauka, Moskva, 228 s.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology.- Butterworths & Co., London, XII+256 p.
- GROZNIK ZEILER, K., 2000. Vidiki krajinske pestrosti na primeru pestrosti ornitofavne Ljubljanskega barja.- Magistrsko delo, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij Varstvo naravne dediščine, Ljubljana, X+154 s.
- HAEUPLER, H., 1982. Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. - Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff.- *Disertationes botanicae*, Vaduz, 65, s. 1-268.
- HARPER, J. L., 1977. Population Biology of Plants.- Academic Press, London, New York, San Francisco, 892 s.
- HEIP, C., 1974. A new measuring evenness.- *Journal of Marine Biological Association*, 54, s. 555-557.
- HILL, M. O., 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences.- *Ecology* 54, s. 427-432.
- HLADNIK, D., 1998. Nadzor gozdnih ekotopov na velikoprostorski ravni za sonaravno gospodarjenje z gozdom in gozdnato krajino.- Doktorska disertacija, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 286 s.
- HOUSSARD, C. / ESCARRÉ, J. / ROMANE, F., 1980. Development of species diversity in some Mediterranean communities.- *Vegetatio*, 43, 1/2, s. 59-72.
- HURLBERT, S. H., 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters.- *Ecology*, 52, s. 577-586.
- KERSHAW, K. A., 1973. Quantitative and Dynamic Plant Ecology.- Edward Arnold Publ. Ltd., London, X+308 s.

- KIMMINS, J. P., 1997. *Forest Ecology*.- Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey, USA, XII + 596 s.
- KNAPP, R., 1977. Bibliographie zur Diversität in der Pflanzensoziologie.- *Excerpta Bot. Sect. B.* 16, 4, s. 296-305.
- KORMONDY, E. J., 1996. *Concepts of Ecology. Fourth Edition*.- Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, 559 s.
- KOTAR, J. / KOVACH, J. A. / LOCEY, C. T., 1988. *Field Guide to Forest Habitat Types of Northern Wisconsin*.- Department of Forestry, University of Wisconsin-Madison and Wisconsin Department of Natural Resources, III+217 s.
- KRAIGHER, H. / BOŽIČ, G. / BRUS, R. / ŽITNIK, S., 2000. Slovenska gozdna genska banka in varstvo gozdnih genskih virov.- V: *Gozdno semenarstvo in drevesničarstvo: od sestoja do sadike*. GRECZ, Z. / KRAIGHER, H. (eds.). Zavod za gozdove & Gozdarski institut Slovenije, Ljubljana, s. 4-6.
- KRYŠTUFEK, B., 1998. Zagotavljanje biotske pestrosti in raba naravnih virov.- V: FLAJŠMAN, B. (ed.). *Naprej k naravi - Trajen razvoj, varstvo okolja in gozdarstvo*. Zbornik referatov strokovnega posveta Ekološkega foruma Liberalne demokracije Slovenije v sodelovanju z Liberalno akademijo, Ljubljana, s. 113-127.
- KRYŠTUFEK, B., 2000. Načela varstvene biologije in upravljanje z velikimi zvermi.- V: Človek in velike zveri. FLAJŠMAN, B. (ed.). Zbornik referatov strokovnega posveta Ekološkega foruma Liberalne demokracije Slovenije in Društva kočevski naravni park, v sodelovanju z Liberalno akademijo, Ljubljana, s. 13-39.
- LAH, A., 1995. *Leksikon okolje in človek*.- ČZD Kmečki glas, Ljubljana, 359 s.
- LEGENDRE, L. / LEGENDRE, P., 1983. *Numerical Ecology*.- Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam etc., XVI + 419 s.
- LEPŠ, J. / OSBORNOVA-KOSINOVA, J. / REJMANEK, M., 1982. Community stability, complexity and species life history strategies.- *Vegetatio*, 50, s. 53-63.
- LESNAJA ENCIKLOPEDIJA. 1985. *Sovetska enciklopedija*.- Moskva, Tom pervyj, 563 s.
- LESNAJA ENCIKLOPEDIJA. 1986. *Sovetska enciklopedija*.- Moskva, Tom vtoroj, 631 s.
- LUDWIG, J. A. / REYNOLDS, J. F., 1988. *Statistical ecology*.- John Wiley & Sons Inc., New York etc., 337 s.
- MacARTHUR, R. H., 1965. Patterns of species diversity.- *Biological Reviews*, 40, s. 510-533.

- MATVEJEV, S. D. / PUNCER, I., 1986. Karta biotopov in skupin sorodnih biotopov Slovenije.- Biološki vestnik, Ljubljana, 34, 2, s. 53-64.
- MARGALEF, R., 1974. Ecologia.- Ediciones Omega, Barcelona, XV+951 s.
- McINTOSH, R. P., 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity.- Ecology, 48, 3, s. 392-404.
- McNAUGHTON, S. J., 1978. Stability and diversity of ecological communities.- Nature, 274, 5668, s. 251-253.
- MELEHOV, I. S., 1980. Lesovedenie.- Izd. Lesnaja promyšlennost', Moskva, 407 s.
- MENHINICK, E. F., 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects.- Ecology, 45, 4, s. 859-861.
- MIRKIN, B. M. / ROZENBERG, G. S. / NAUMOVA, L. G., 1989. Slovar' ponjatij i terminov sovremennoj fitocenologii.- Nauka, Moskva, 224 s.
- MIRKIN, B. M., 1985. Teoretičeskie osnovy sovremennoj fitocenologii.- Nauka, Moskva, 137 s.
- MOŽAEV, D. V. / NOVIKOV, B. N. / GLASS, I. S. / MEL'ČER, G. M. / KOLODJAŽNYJ, V. A., 1983. Anglo-russkij lesotehničeskij slovar'.- Izdate'stvo Russkij jazyk, Moskva, 670 s.
- MRŠIĆ, N., 1997. Biotska raznovrstnost v Sloveniji, Slovenija - "vroča točka" Evrope.- Ministrstvo za okolje in prostor, Uprava RS za varstvo narave, Ljubljana, 129 s.
- MUELLER-DOMBOIS, D. / ELLENBERG, H., 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology.- John Wiley & Sons, New York etc., 547 s.
- ODUM, E. P., 1963. Ecology.- Modern Biology Series, Holt, Rinehart and Winston, New York etc. 152 s.
- ODUM, E. P., 1971. Fundamentals of Ecology. Third Edition.- W.B.Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto, 574 s.
- ODUM, J. U., 1975. Osnovy ekologii.- Izd. Mir, Moskva, 740 s. (Prevod ODUM, E.P. 1971, v ruščino).
- ODUM, E. P., 1983. Basic Ecology.- Saunders College Publishing, Philadelphia etc. Prevod v ruščino: ODUM, Ju. (1986). Ekologija.- V dveh tomah, Izdatel'stvo Mir, Moskva, T.1, 328 s., T.2, 376 s.
- PAPEŽ, J. / DAKSKOBLER, I. / PERUŠEK, M. / ČERNIGOJ, V., 1998. Biotska raznolikost kmetijske krajine v k. o. Kozana v Goriških Brdih (zahodna Slovenija).- Gozdarski vestnik, 56, 7-8, s. 315-345.

- PEET, R. K., 1974. The measurement of species diversity.- Annual Review of Ecology and Systematics, 5, s. 285-307.
- PEET, R. K., 1989. Species diversity in forest ecosystems.- V: SJÖGREN, E. (ed.). Forests of world: Diversity and dynamics (Abstracts). Stud.Plant Ecol. 18, Uppsala, s. 201-201.
- PIELOU, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections.- J. theor. Biol., 13, s. 131-144.
- PIELOU, E. C., 1975. Ecological diversity.- John Wiley & Sons, New York. VIII+165 s.
- PRESTON, F. W., 1948. The commonness and rarity of species.- Ecology, 29, s. 254-283.
- PUHEK, V., 1998. Procjena strukturnih elemenata sastojine na osnovu prostornog rasporeda stabala.- Doktorska disertacija. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, 195 s.
- RAUNKIAER, C., 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales.- Biol. Meddr, K. danske Vidensk. Selsk. 1, 3, s. 1-80.
- RICKLEFS, R. E., 1976. The Economy of Nature.- Chiron Press, Inc. Portland, Oregon, USA. Prevod v ruščino, Izdatel'stvo Mir, Moskva. 1979, 424 s.
- RICKLEFS, R. E. / MILLER, G. L., 1999. Ecology.- W.H.Freeman and Company, New York, 822 s.
- ROBIČ, D., 1981. Gozdno rastišče kot pojem in strokovni izraz doma in na tujem.- V: Intenziviranje in racionaliziranje gospodarjenja z gozdovi v SR Sloveniji. Botehniška fakulteta, VTOZD za gozdarstvo, Ljubljana, s. 81-91.
- SAXENA, A. K., / SINGH, J. S., 1982. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya.- Vegetatio, 50, s. 3-22.
- SCOTT, M., 1994. Ekologija.- Prevod iz angleščine K. TARMAN. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana, 160 s.
- SERAVIN, L. N., 1973. Teorija informacij s točki zrenja biologa.- Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta, Leningrad, 160 s.
- SHANNON, C. E., / WEAVER, W., 1949. The mathematical theory of communication.- University Illinois Press, Urbana.
- SHELDON, A. L., 1969. Equitability indices: dependence on the species count.- Ecology, 50, s. 466-467.
- SKOBERNE, P., 2000. Biotska raznovrstnost v Sloveniji.- V: Naprej k naravi II. FLAJŠMAN, B. (ed.). Zbornik referatov strokovnega posveta Ekološkega foruma

- Liberalne demokracije Slovenije in dokumenti foruma, v sodelovanju z Liberalno akademijo, Ljubljana, s. 253-263.
- SPURR, S. H., / BARNES, B. V., 1980. Forest ecology.- Third Edition, John Wiley & Sons. New York etc., X+687 s.
- SPURR, S. H., / BARNES, B. V., 1984. Lesnaja ekologija.- Izdateľstvo Lesnaja promyšlennost', Moskva, 480 s. (Prevod dela SPURR, S.H. et al 1980, v ruščino.)
- SVIREZHEV, YU. M., / LOGOFET, D. O., 1983. Stability of biological communities.- Mir Publishers, Moscow, 319 s.
- SVIREŽEV, JU. M., / LOGOFET, D. O., 1978. Ustojčivost' biologičeskikh soobščestv.- Nauka, Moskva, 352 s.
- TARMAN, K., 1992. Osnove ekologije in ekologija živali.- Državna založba Slovenije, Ljubljana, 548 s.
- TITLYANOVA, A. A., 1982. Ecosystems succession and biological turnover.- Vegetatio, 50, s. 43-51.
- TOMAŽIČ, G., 1934. Rastlinske zadruge (asociacije) gozdov in resav na Golovcu pri Ljubljani in na sosednjem hribovju. I. del: Resave.- Polikopija 45 + XIX s. + 5 tabel popisov (I-V).
- TOMAŽIČ, G., 1939. Asociacije borovih gozdov v Sloveniji.- Doktorska disertacija, predložena 3.6.1939 Filozofski fakulteti v Ljubljani, sprejeta 16.6.1939. 161 strani tipkopisa.
- TOMAŽIČ, G., 1941. Vprašanje našega obrtnega drevja.- V: Gozdarska anketa, elaborat, Kmetijska zbornica v Ljubljani, 9 strani tipkopisa.
- TRABAUD, L. / LEPART, J., 1980. Diversity and stability in garigue ecosystems after fire.- Vegetatio, 43, 1/2, s. 49-57.
- URBANČIČ, M. / KUTNAR, L., 1998. Pestrost talnih razmer in pritalne vegetacije gozdov na morenah poključke planote.- V: DIACI, J. (ed.). Gorski gozd: zbornik referatov XIX. gozdarski študijski dnevi, 26.-28. marec 1998, Logarska dolina.- Biotehniška fakulteta, Ljubljana, s. 223-241.
- URANOV, A. A., (ed.), 1972. Primenenie količestvennyh metodov pri izučenii struktury fitocenozov.- Nauka, Moskva, 176 s.
- VAN DER MAAREL, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity.- Vegetatio, 39, 2, s. 97-114.
- VAN DER MAAREL, E., 1988. Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics.- V: DURING, H. J. / WERGER, M. J. A. / WILLEMS, J.

- H., (eds.), 1988. Diversity and pattern in plant communities.- SPB Academic Publ. The Hague, s. 1-14.
- VASILEVIČ, V. I., 1969. Statističeskie metody v geobotanike.- Nauka, Leningrad, 232 s.
- VESILEVIČ, V. I., 1972. Količestvennye metody izučeniya struktury rastitel'nosti.- VINTI, Moskva, Itogi nauki i tehniki, Serija Botanika, Tom 1, s. 7-83.
- VASILEVIČ, V. I., 1979. Počemu suščestvujut mnogovidovye rastitel'nye soobščestva.- Botaničeskij žurnal, Leningrad, 64, 3, s. 341-350.
- VASILEVIČ, V. I., 1983. Očerki teoretičeskoj fitocenologii.- Nauka, Leningrad, 248 s.
- WESTHOFF, V. / MAAREL, E. VAN DER, 1978. The Braun-Blanquet approach.- V: WHITTAKER, R. H. (ed.), 1978. Classification of plant communities.- Dr W. Junk bv Publishers, The Hague, Boston 1978, s. 287-399.
- WESTMAN, W. E., 1981. Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub.- Ecology, 62,1, s. 170-184.
- WHITTAKER, R. H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities.- Science, 147, s. 250-260.
- WHITTAKER, R. H., 1969. Evolution of diversity in plant communities.- V: Brookhaven Symp. Biol., New York, 22, s. 178-196.
- WHITTAKER, R. H., 1970. Communities and Ecosystems.- Macmillan Company, Collier-Macmillan Limited, London, XI+162 s.
- WHITTAKER, R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity.- Taxon, Utrecht, 21, 2/3, s. 213-251.
- WHITTAKER, R. H., 1975. Communities and ecosystems.- Macmillan Publishing Co., Inc., New York, XVIII+387 s.
- WHITTAKER, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities.- Evol.Biol., Amsterdam, 10, s. 1-67.
- WILLIAMS, C. B., 1944. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems.- Journ.Ecol., 32, 1, s. 1-44.
- WILMANN, O., 1993. Ökologische Pflanzensoziologie. 5.Aufl.- Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden, 479 s.
- ZARET, T. M., 1982. The stability/diversity controversy: a test of hypotheses.- Ecology, 63, 3, s. 721-731.

Prispevek je nastal v okviru raziskovalnega projekta **Trajnost gozda in biotske raznovrstnost (L4-0855-0488-98)**, ki ga financirata Ministrstvo za okolje in prostor ter Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano.