



В.Г. Суховольский, Ю.Н. Баранчиков

МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ

Задача количественной оценки изменений структуры сообществ животных и растений после различных воздействий на экосистемы, а также задача оценки различия между отдельными сообществами являются весьма важными. После воздействий в сообществе может измениться список встречающихся видов, общая численность особей в сообществе, число встречающихся видов, численности отдельных видов. Все эти показатели можно использовать в качестве характеристик изменений структуры сообществ. Однако для сообществ с большим числом видов прямое сравнение изменений показателей структуры весьма громоздко. Обычно в этом случае в качестве количественных показателей структуры и ее изменений используют индексы видового разнообразия и индексы сходства (Песенко, 1982).

При анализе изменений в сообществе возникают проблемы, связанные со статистической оценкой различий показателей структуры. Особенно серьезно эти проблемы встают при сравнении сообществ, структуры которых выявлялись по результатам одноразовых учетов. Так, например, если в одном сообществе по результатам учета было выявлено 10 видов насекомых, а в другом - 15 видов, означает ли это, что видовое обилие насекомых во втором сообществе выше? Понятно, что различия в числе встреченных видов могут быть связаны как с изменением структуры сообщества, так и с ошибкой случайной выборки из двух одинаковых генеральных совокупностей. Для того, чтобы оценить достоверность различия между числом видов в разных сообществах, согласно правилам математической статистики необходимо иметь данные нескольких учетов. При разовых учетах ни тот, ни другой метод оценки значимости различия числа встреченных видов, общего числа особей, числа особей отдельных видов неприменимы. Таким образом, встает проблема разработки методов оценки структуры сообществ, которые позволяли бы количественно сравнивать показатели структуры.

Энтомологические исследования в Сибири. Вып. 1. Красноярск: КФ РЭО, 1998

Еще одна проблема связана с имеющейся порой невозможностью определить видовую принадлежность всех особей в выборке. Иногда ясно, что собранные особи принадлежат к одному виду, но определить видовую принадлежность не удается; иногда можно заключить, что собранные особи принадлежат к определенному роду, но видая принадлежность отдельных особей неясна; иногда удается определить собранных особей лишь с точностью до семейства. Определение видовой принадлежности собранных особей (а без этого невозможно корректно вычислить индексы видового разнообразия и индексы сходства) в этом случае требует обращения с специалистам-систематикам (если таковые вообще имеются), на что обычно уходит много времени. Таким образом, при оценке изменений структуры сообществ растений и животных встает задача получения статистически достоверных оценок показателей в условиях недостаточной компетентности в вопросах систематики тех, кто проводит учеты численности. В настоящей работе предложены методы, позволяющие для ряда случаев подойти к решению этой задачи.

Рассмотрим сообщество, состоящее из n видов с численностями $N(1), N(2), \dots, N(n)$. Построим ряд, где на первом месте поставим наибольшее из значений $N(1), N(2), \dots, N(n)$, на втором месте - наибольшее из оставшихся значений и т.д., пока не выстроим весь ряд из n членов. Будем говорить, что вид с наибольшей численностью имеет ранг 1, следующий за ним вид - ранг 2, и так далее, до вида с наименьшей численностью, которому присваивается ранг n .

Если рассмотренное сообщество связано общими консортивными связями, то встает вопрос - существует ли какие-либо закономерности соотношений численностей видов, входящих в состав консорции. Если между видами существует свободная конкуренция за один общий ресурс, то связи между численностями (или величинами относительного обилия) видов могут описываться уравнением Ципфа-Парето (Кондаков и др., 1985):

$$p(i) = \frac{p(1)}{i^b} \quad (1),$$

где i - ранг вида ($i = 1, 2, \dots, n$); $p(1)$ - относительное обилие вида ранга 1; b - параметр.

Если прологарифмировать выражение (1), то получим:

$$\ln p(i) = \ln p(1) - b \cdot \ln i \quad (2)$$

Выражение (2) - уравнение прямой в двойных логарифмических координатах. Таким образом, если ранжированный ряд величин относительного обилия видом аппроксимируется прямой в двойных логарифмических координатах, то для этих видов справедливо уравнение (1).

Уравнение Ципфа-Парето-Мандельброта описывает структуру сообщества в случае, если у некоторых видов есть селективное преимущество в конкуренции за ресурс или существует несколько ресурсов, за которые идет конкуренция (не всегда в ней участвуют все виды):

$$p(i) = \frac{A}{(i+k)^\gamma} \quad (3),$$

где i - ранг вида ($i = 1, 2, \dots, n$); A, k, γ - параметры уравнения.

Если k достаточно велико ($k \approx 5-6$), то для первых членов ряда (когда $k > i$), уравнение (3) описывает в двойных логарифмических координатах прямую, почти параллельную оси абсцисс. Для членов ряда с большими рангами (когда $i \gg k$), уравнение (3) практически совпадает с уравнением (1) и в двойных логарифмических координатах описывает прямую с угловым коэффициентом γ . При достаточно больших n уравнение (3) хорошо аппроксимируется следующим выражением:

$$\ln p(i) = p(1) - b \cdot i \quad (4),$$

где b - параметр.

Уравнение (4) описывает прямую в полулогарифмических координатах $\{\ln p(i) - i\}$.

Таким образом, если ранжированный ряд величин относительного обилия видов описывается прямой в полулогарифмических координатах, можно говорить о том, что относительное обилие видов в таком сообществе описывается уравнением (3).

Так как

$$\sum p(i) = 1 \quad (5),$$

то подставляя значения $p(i)$ из (1) в (5), получим:

$$1 = \sum_{i=1}^n p(i) = p(1) \cdot \sum_{i=1}^n i^{-b} \quad (6).$$

Величина $\sum_{i=1}^n i^{-b}$ представляет собой неполную ζ -функцию

Римана. Аналитического выражения для величины этой функции не существует, но она легко табулируется при постоянных значениях параметров ζ -функции n и b . Из (6) видно, что для определенного значения b величина относительного обилия наиболее часто встречающегося вида есть обратное значение неполной ζ -функции Римана. Таким образом, между параметрами b и a ($a = \ln p(1)$) существует однозначная связь и для описания рангового распределения с определенным значением числа видов в семействе n достаточно одного параметра b .

Если параметр b стремится к нулю, это указывает на то, что у всех видов в сообществе одинаковые численности и видовое разнообразие в таком сообществе максимально. Значительное увеличение b говорит о том,

Таблица 1

Показатели видового разнообразия, вычисленные по результатам учетов численности для трех сообществ дневных бабочек.

Район	Семейство	N	S	(S-1)/ln N	H	R
Нижнее	Papilionidae	218	3	0,371	0,416	0,621
Приангарье	Pieridae	333	7	1,033	1,489	0,235
(Баранчи- ков, 1978)	Satyridae	911	10	1,321	1,029	0,553
	Nymphalidae	436	23	3,620	2,472	0,212
	Lycaenidae	444	19	2,953	2,515	0,146
Заповедник	Papilionidae	552	4	0,475	0,768	0,446
Столбы (Коршунов, 1969)	Pieridae	209	11	1,872	1,984	0,172
	Satyridae	582	12	1,728	1,841	0,259
	Nymphalidae	1059	30	4,164	3,045	0,105
	Lycaenidae	1079	27	3,723	2,742	0,168
Северный	Pieridae	18	4	1,038	1,228	0,114
Урал (Баранчи- ков, 1980)	Satyridae	128	9	1,649	0,983	0,553
	Nymphalidae	75	12	2,548	2,037	0,180
	Lycaenidae	130	7	1,233	1,353	0,305

Примечание: N - суммарные численности особей разных семейств; S - число видов в каждом семействе; H - среднее число особей на вид в каждом семействе (энтропия); R - выравненность; (S-1)/ln N - индекс Маргалефа.

что в сообществе есть один или немного господствующих видов и видовое разнообразие этих сообществ минимально.

Так как параметры ранговых распределений (1) и (3) вычисляются по значениям величин относительного обилия видов методом наименьших квадратов, то при этом определяются не только расчетные значения параметров уравнений, но и стандартные ошибки этих величин, что позволяет сравнивать параметры ранговых распределений разных сообществ или одинаковых сообществ в различных экологических условиях. Так как величины ошибок параметров a и b известны, то значимость различий между параметрами рангового распределения для разных семейств или

Таблица 2

Параметры рангового распределения относительного обилия видов в различных семействах дневных бабочек

Район	Семейство	Параметры рангового распределения обилия видов*					Тип уравнения**
		a	s(a)	b	s(b)	R ²	
Нижнее	Papilionidae	0,075	0,681	-4,008	0,909	0,951	ЦП
Приангарье	Pieridae	-0,770	0,228	-1,097	0,205	0,905	ЦП
	Satyridae	-0,248	0,236	-2,377	0,150	0,973	ЦП
	Nymphalidae	-1,542	0,077	-0,193	0,009	0,975	М
	Lycaenidae	-1,465	0,048	-0,201	0,004	0,992	М
Заповедник "Столбы"	Papilionidae	1,342	0,461	-1,495	0,168	0,975	М
	Pieridae	-1,233	0,138	-0,714	0,101	0,910	ЦП
	Satyridae	-0,320	0,227	-0,503	0,031	0,964	М
	Nymphalidae	-1,968	0,103	-0,122	0,006	0,937	М
	Lycaenidae	-1,835	0,090	-0,148	0,006	0,962	М
Северный	Pieridae	-0,897	0,153	-0,478	0,204	0,846	ЦП
Урал	Satyridae	-0,632	0,208	-1,984	0,132	0,970	ЦП
	Nymphalidae	-1,241	0,159	-0,261	0,022	0,936	М
	Lycaenidae	-0,759	0,178	-1,219	0,160	0,951	М

Примечание: a, b - параметры уравнения (2); s(a), s(b) - стандартные ошибки этих параметров; R²; ** - тип уравнения, характеризующего ранговое распределение: ЦП - уравнение Ципфа-Парето, М - уравнение Ципфа-Парето-Мандельброта.

для одного и того же семейства в различных местообитаниях можно сравнивать с помощью t-критерия Стьюдента:

$$t = \frac{b(1) - b(2)}{\sqrt{s(1)^2 + s(2)^2}} \quad (7).$$

Рассмотрим ряд примеров.

Были проанализированы результаты учетов численности видов из пяти семейств дневных бабочек на трансектах в лесах Нижнего Приангарья (Баранчиков, 1978), в Манском районе заповедника "Столбы" (Коршунов, 1969) и в окрестностях горы Косьва на Северном Урале (Баранчиков, 1980). В табл. 1 приведены суммарные

численности особей разных семейств, число видов в каждом семействе и вычисленные показатели видового разнообразия: среднее число особей на вид в каждом семействе, энтропия $H = - \sum p(i) \cdot \ln p(i)$; выравненность $R = 1 - H/\ln s$; индекс Маргалефа $(S-1)/\ln N$. В табл. 2 приведены характеристики рангового распределения относительного обилия видов в различных семействах насекомых.

Существует принципиальное различие между показателями видового разнообразия, приведенными в табл.1, и показателем видового разнообразия b , приведенным в табл.2. Если для данных в табл.1 невозможно определить, насколько значимы различия в величинах показателей видового разнообразия, то для данных в табл.2 можно, используя критерий Стьюдента, оценить значимость различий параметра b , характеризующего видовое разнообразие сообщества.

С помощью предлагаемой методики мы обработали данные о структуре трофических группировок птиц в условиях тропиков (Levey, 1988). В этой работе приводятся данные о численности птиц, принадлежащих к трем трофическим группам - насекомоядным, фруктоядным и нектароядным, встречающимся в местообитаниях двух типов - (1) влесу и (2) на опушках и в «окнах» лесных массивов. В табл. 3 приведены данные о численности, числе видов и рассчитанные индексы

Таблица 3

Численности и индексы видового разнообразия сообществ птиц

Тип пищевых предпочтений	Характеристики численности и видового разнообразия*				
	H	R	S	N	(S-1)/(ln N)
Опушки и прогалыны					
Нектароядные	1.09	0.22	4	115	0.63
Насекомоядные	1.72	0.22	9	206	1.50
Фруктоядные	2.13	0.17	13	491	1.94
Лес					
Нектароядные	0.83	0.25	3	38	0.55
Насекомоядные	1.19	0.48	10	175	1.74
Фруктоядные	1.72	0.31	12	264	1.97

Примечание: * - H - энтропия; R - выравненность; S - число видов; N - число особей; (S-1)/(ln N) - индекс Маргалефа.

видового разнообразия для всех групп птиц в местообитаниях разного типа.

В табл. 4 приведены показатели кривых рангового распределения численностей видов для всех трофических групп и местообитаний. Все распределения очень хорошо описывались уравнением Ципфа-Парето. Величины коэффициентов детерминации достигали 0,99.

Таблица 4

Параметры кривых рангового распределения обилия птиц с различными пищевыми предпочтениями в разных местообитаниях

Параметры рангового распределе- ния*	Тип пищевых предпочтений					
	насекомоядные		нектароядные		фруктоядные	
	Окно	Лес	Окно	Лес	Окно	Лес
a	4.55	4.64	4.28	3.32	5.34	4.98
s(a)	0.082	0.221	0.298	0.325	0.203	0.142
t(a)	55.28	21.00	14.34	10.22	26.28	35.15
b	-1.32	-1.91	-1.59	-1.86	-1.25	-1.61
s(b)	0.052	0.161	0.314	0.433	0.108	0.078
t(b)	-25.34	-11.88	-5.06	-4.31	-11.58	-20.58
R ²	0.99	0.97	0.93	0.95	0.92	0.98

* Примечание: a, b - параметры уравнения (2); s(a), s(b) - стандартные ошибки параметров a и b; t(a), t(b) - величина t-критерия достоверности отличия коэффициентов уравнения (2) от нуля; R² - коэффициент детерминации.

Между параметром b рангового распределения трофической группы птиц и численностью птиц этой группы существует значимая (коэффициент детерминации -0,675) линейная связь, выражаемая следующим уравнением:

$$N = 800, 19 - 377,65 * b \quad (8).$$

Из (8) следует, что при увеличении численности особей в трофической группе со 100 до 400 особей (то есть при увеличении общего объема пищевых ресурсов, так как численность можно считать показателем обилия ресурсов) видовое разнообразие трофической группы уменьшается (что соответствует увеличению значения параметра b от 1 до 2). Это указывает на то, что увеличившийся объем ресурсов не распределяется равномерно между встречающимися видами (если бы это

было так, параметр b рангового распределения не изменился бы), а существуют виды, захватывающие непропорционально большую часть пищевого ресурса.

В то же время между показателем выравненности R и численностью особей в трофической группе значимой связи нет (коэффициент детерминации 0,079).

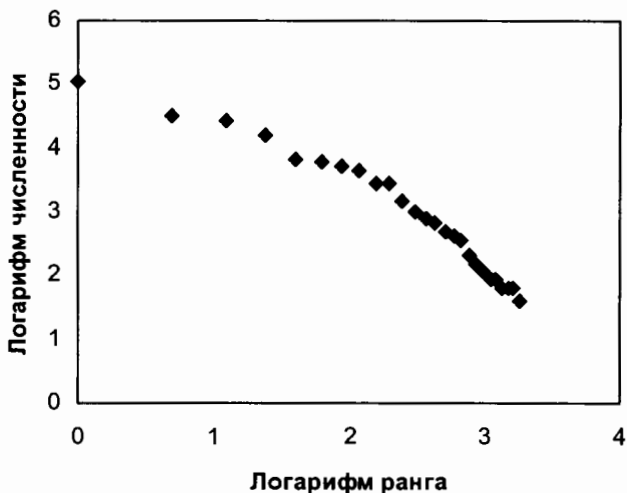


Рис. Ранговое распределение обилия птиц всех трофических групп в «окнах».

На рисунке приведены кривые рангового распределения для сообществ птиц, обитающих в «окнах». Как видно, вид рангового распределения непрямолинеен, но может быть очень хорошо описан уравнением Ципфа-Парето-Мандельброта (3). При малых значениях i рангов и достаточно больших k значения $N(i)$ для различных i мало отличаются и кривая рангового распределения идет почти параллельно оси абсцисс. С увеличением i оно становится больше k и уравнение (3) в этой области значений i ведет себя практически так же, как уравнение (1), то есть представляет собой прямую в двойных логарифмических координатах $\{\ln N(i), \ln i\}$.

Таким образом, если один вид ресурса распределяется между N особями, принадлежащими к S различным видам и идет конкуренция за этот ресурс (в данном случае за нектар или за фрукты, или за насе-

комых), то распределение обилия видов этой трофической группы хорошо описываются уравнением Ципфа-Парето (1). Если же имеется комплекс взаимосвязанных (без цветов невозможно существование насекомых, без насекомых невозможно существование фруктов), но различных ресурсов, то распределение обилия видов в таком сообществе описывается уравнением Ципфа-Парето-Мандельброта (3). В первом случае в качестве характеристики видового разнообразия можно использовать параметр b уравнения (1) или (2). Во втором случае показателями видового разнообразия сообщества могут служить параметры k (так называемый коэффициент рангового искажения) и γ .

Если часть собранного коллекционного материала не удастся определить, то тем не менее возможно оценивать параметры рангового распределения, используя для их оценки два ранжированных ряда значений численностей видов, входящих в состав сообщества: «минимальный» ряд (где все неопределенные особи считаются принадлежащими к различным видам) и «максимальный» ряд (в нем все неопределенные особи считаются принадлежащими к одному виду). Вычисляя параметры рангового распределения для этих двух рядов, можно получить «вилку» значений параметров рангового распределения для данного сообщества. Далее «вилочные» параметры можно сравнивать с параметрами рангового распределения других сообществ или параметрами рангового распределения этого же сообщества в других экологических условиях.

Заключение

Предлагаемая методика дает возможность получить статистически достоверные показатели видового разнообразия сообществ. Метод позволяет оценивать показатель видового разнообразия сообщества для случая, когда не удастся определить часть коллекционного материала. Наконец, определение типа уравнения, характеризующего кривые рангового распределения обилия видов, позволяет получить информацию о характере конкуренции за ресурсы в данном сообществе. Последнее невозможно оценить, используя стандартные показатели видового разнообразия.

Литература

Баранчиков Ю.Н. // Биоценотические группировки таежных животных. - Красноярск: Институт леса и древесины СО РАН, 1978. - С.66-88.

Баранчиков Ю.Н. // Фауна и экология растительных и хищных насекомых Сибири. - Новосибирск: Наука, 1980. - С.218-227.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. - 287 с.

Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат. - 1985. - Т. VII. - С. 123 - 133.

Коршунов Ю.П. // Вопросы энтомологии (Труды гос.заповедника "Столбы. Выпуск 7.). - Красноярск, 1969. - С.165-203.

Levey D. // Ecology. - 1988. - V. 69(4). - P. 1076-1089.

Приложение

Алгоритм расчета показателей рангового распределения обилия видов

1	2	3	4	5	6	7
Число особей разных видов	После сортировки	Ранг	Логарифм ранга	Логарифм численности	Параметры регрессионного уравнения	
			X	Y		
41	90	1	0	4.499	-1.322	4.545
20	41	2	0.693	3.713	0.052	0.082
8	20	3	1.098	2.995	0.989	0.106
6	15	4	1.386	2.708	642.103	7
15	14	5	1.609	2.639	7.235	0.078
14	8	6	1.792	2.079	b	a
90	7	7	1.945	1.945	s(b)	s(a)
7	6	8	2.079	1.791	R ²	s(y)
5	5	9	2.197	1.609	F	n
					SS(reg)	SS(resid)

Примечание: a, b - параметры регрессионного уравнения $\ln N(i) = a - b \cdot \ln i$; s(a) - стандартная ошибка a; s(b) - стандартная ошибка b; s(y) - стандартная ошибка y; R² - коэффициент детерминации; F - величина F-критерия; n - число степеней свободы; SS(reg) - регрессионная сумма квадратов; SS(resid) - остаточная сумма квадратов.

В таблице на конкретном примере приведена схема расчетов параметров регрессионного уравнения, описывающего видовое разно-

образе трофической группы или таксономической единицы (рода, семейства и д.п.)

В колонке 1 приведены результаты учетов - значения численности особей разных видов. В колонке 2 приведены те же самые данные после сортировки. В колонке 3 приведены значения рангов видов после сортировки - вид с наибольшим числом особей получил ранг 1, следующий за ним по обилию вид - ранг 2 и т.д. В колонках 4 и 5 приведены значения натуральных логарифмов рангов $\ln i$ и натуральных логарифмов численностей видов $\ln N$. В колонках 6 и 7 приведены параметры линейного регрессионного уравнения $Y = a + b \cdot X$, где $Y = \ln N$, а $X = \ln i$. В верхних строках этих колонок приведены численные значения параметров регрессионного уравнения, вычисленных в пакете Microsoft Excel с помощью функции «линейн», в нижних строках - значения этих параметров.



Наши новые публикации

Суховольский В.Г. Экономика живого (ЭкоЭкономика). - Красноярск: Изд-во «ГН», 1999. - 110 с.

Процессы, происходящие в экосистемах, такие, как внутри- и межвидовая конкуренция, вспышки массового размножения биологических популяций, изменение видового разнообразия в экосистемах в процессе их развития, рост деревьев и т.п., описываются в книге с точки зрения экономики. С рассматриваемых позиций существенных различий между экономическими и экологическими системами нет, и подавляющее большинство процессов, происходящих в экосистемах, можно сопоставить с процессами, происходящими в системах экономических. Использование при описании экосистем подхода, обычно используемого в экономике, позволяет не только более понятно объяснить читателям процессы, происходящие в экосистемах, но и по новому посмотреть на эти процессы, решить ряд задач, не находящихся решения в рамках традиционных для экологии подходов.

В книге дано описание оптимизационного подхода в экологии, широко используемого в физике и особенно в экономике. Основным в таком подходе является использование для описания поведения систем принципов максимизации или минимизации (например, минимизации длины пути светового луча, максимизации прибыли и др.).

Книга рассчитана на широкий круг лиц, не являющихся специалистами-экологами, но стремящихся понять суть процессов, происходящих в экосистемах.

