ISSN 0044-4596

Т. 54, № 6 ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ 1993

УДК 574.4

© 1993 г. Е.Л. ВОРОБЕЙЧИК

О НЕКОТОРЫХ ИНДЕКСАХ ШИРИНЫ И ПЕРЕКРЫВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Широко распространенные индексы ширины и перекрывания экологических ниш могут быть сведены к традиционным статистическим характеристикам варьирования и тесноты связи. Предложен индекс ширины ниши, учитывающий неравнозначность градаций с нулевым и минимальным, но отличным от нуля, использованием ресурса.

Экологическая ниша — одно из наиболее популярных в современной экологии понятий. Несмотря на длительную историю и неоднократные модификации (Гиляров, 1978; Шенброт, 1986 а, б), оно всегда оставалось недостаточно формализованным и воспринимаемым в значительной степени интуитивно. После известной работы Хатчинсона (Hutchinson, 1957) стало общепринятым представление ниши как гиперобъема в многомерном пространстве экологических факторов. Такая трактовка указывает путь для «непосредственного» измерения параметров ниши, в качестве которых чаще всего рассматривают ширину и перекрывание. В частности, он может быть реализован использованием методов многомерной статистики (Litvak, Hansell, 1990). Однако в конкретных работах измерение величины объема области факторного пространства, занимаемой популяцией (т.е. ширины ниши), или объема области, общей для сравниваемых популяций (т.е. перекрывания ниш), наталкивается на ряд препятствий. Это как чисто вычислительные трудности, так и сложности, связанные с получением необходимого эмпирического материала для адекватного представления факторного пространства. Это определяет популярность измерения параметров ниши с помощью различных простых индексов, которых к настоящему времени предложено достаточно много. Однако обоснованность индексов, их преимущества друг относительно друга, математические свойства, связи с обычными статистическими параметрами редко обсуждаются как самими их авторами, так и исследователями, использующими их в своих работах. Более того, «применение того или иного из них основывается в первую очередь на традиции» (Шенброт, 1986а, с. 79). В то же время показано, что истинные значения параметров ниши могут существенно искажаться некоторыми индексами (Linton et al., 1981). Многочисленные модификации измерений параметров ниши (Colwell, Futuyma, 1971; Schoener, 1974; Hurlbert, 1978 и др.) обычно не касаются выбора меры и оставляют неизменными традиционные индексы. Все это создает впечатление некоего особого «математического аппарата», существующего исключительно для анализа экологических ниш (например, Гутин, 1985). Показать ошибочность этого — цель данной работы.

ИНДЕКСЫ ШИРИНЫ НИШИ

При измерении параметров ниши рассматривают частотное распределение использования популяцией различных градаций ресурса. Ширина ниши определяется как разнообразие использования ресурса (при условии равномерности распределения доступности ресурса; в противном случае рассматривается сходство спектров доступности ресурса и его использования — Hurlbert, 1978; Feinsinger et al., 1981; Petraitis 1981, и др.). Чаще всего для оценки ширины ниши, начиная с работы Левинса (Levins, 1968), применяют индексы Шеннона-Уивера (B_1) и Джини-Симпсона (B_2).

Используя разложение в ряд Тейлора можно показать, что

$$B_1 = \exp\left(-\sum_{i=1}^{N} p_i \ln p_i\right) = \exp\left(\ln N - \frac{1}{2}Cv^2 + \frac{1}{6N}As \cdot Cv^3 - \ldots\right), \quad (1)$$

где N — количество градаций ресурса, p_i — доля использования i-й градации ресурса, Cv — коэффициент вариации (в долях единицы) абсолютных значений использования, As — коэффициент асимметрии. Поскольку третий и последующие члены малы и стремятся к нуля при увеличении N, индекс B_1 можно удовлетворительно аппроксимировать первыми двумя.

Для B_2 простейшие преобразования дают следующее (связь B_2 с коэффициентом вариации отмечали многие авторы, например, Colwell, Futuyma, 1971):

$$B_2 = \left[\sum_{i=1}^{N} p_i^2\right]^{-1} = \frac{N}{\left[Cv^2 + 1\right]}. \quad (2)$$

Иногда в качестве меры ширины ниши используют индекс Мориситы, который можно представить в следующем виде:

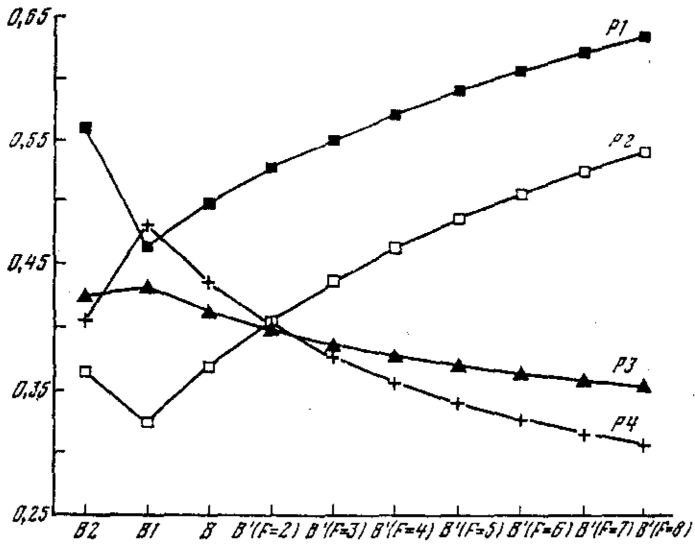
$$B_3 = \frac{N\sum_{i=1}^{N} x_i(x_i - 1)}{\sum_{i=1}^{N} x_i\left(\sum_{i=1}^{N} x_i - 1\right)} = \frac{1 - \frac{l}{\overline{X}} + Cv^2}{1 - \frac{1}{N\overline{X}}} \approx 1 + Cv^2, \quad (3)$$

где x_i — абсолютное значение использования i-й градации, $\overline{X}$ — средняя арифметическая.

Итак, рассмотренные индексы ширины ниши являются некоторой функцией коэффициента вариации и количества градаций ресурса. Следовательно, по своей структуре они являются индексами разнообразия (Песенко, 1982). Но могут ли они быть интерпретироваы таким образом?

Разделение ресурса на градации обычно осуществляется достаточно произвольным образом, поскольку это -- результат классификационных построений, осуществляемых исследователем, а не самими организмами. Именно поэтому имеет смысл сравнивать ширину ниши разных популяций только при одинаковом разделении ресурса на градации. Но в таком случае из-за произвольности задания количества градаций ресурса (в отличие от количества видов в выборке) рассматриваемые индексы не могут интерпретироваться как индексы разнообразия. Ширину ниши должны измерять показатели, аналогичные мерам выровненности выборки, а не разнообразия. Поэтому прямая зависимость индексов от количества градаций ресурса — недостаток, от которого желательно избавиться (например, нормированием к N). Но тогда (принимая, что для сравниваемых популяций N — константа) традиционные индексы ширины ниши являются ничем иным, как формой представления обычного коэффициента вариации. Учитывая же, что обоснованность и простота интерпретации — основные требования, предъявляемые к индексам (Hurlbert, 1978), следует признать, что последний в силу своей простоты имеет преимущество перед рассматриваемыми индексами.

Хотя коэффициент вариации не имеет фиксированных границ (т.е. области значений нуля от единицы), на его основе легко сконструировать необходимую



Значения различных индексов ширины ниши для четырех гипотетических популяций (P1, P2, P3, P4): B_1, B_2 — индексы Шеннона и Симпсона (нормированы к количеству градаций), B — индекс на основе коэффициента вариации (формула 4), F — вес градаций с нулевым использованием в модифицированном индексе B' (формула 4'). По оси ординат — величина индекса, по оси абсцисс — индекс ширины ниши

формулу, которая может служить наиболее простым индексом ширины ниши:

$$B = 1 - \frac{Cv}{\sqrt{N-1}}. \tag{4}$$

Формула (4) выведена для случая смещенной дисперсии, при использовании несмещенной дисперсии $B = 1 - Cv/\sqrt{N}$. Поскольку N — константа, легко найти статистическую ошибку B (которая определяется только ошибкой коэффициента вариации):

$$Cv\left[\frac{\frac{1}{2} + Cv^2}{N(N-1)}\right]^{1/2} \approx \frac{Cv}{N\sqrt{2}}.$$

При минимальной ширине ниши (т.е. когда популяция их нескольких возможных использует только одну градацию ресурса) $B = 0$, при максимальной ширине ниши (т.е. когда популяция равномерно использует все градации ресурса) $B = 1$. Выведение формулы (4) аналогично построению индексов выровненности выборки (коллекций, по Песенко, 1982) с той лишь разницей, что градации ресурса могут иметь нулевое использование, а виды «нулевого обилия» иметь не могут.

Частое использование индексов разнообразия для оценки ширины ниши кроме традиции может быть, вероятно, объяснение стремлением исследователей отразить неравнозначность градаций с минимальным, но отличным от нуля использованием ресурса и градаций с нулевым использованием. Эта проблема имеет длительную историю в количественной экологии (Василевич, 1969). Если у исследователя есть основания придавать градациям ресурса с нулевым использованием большее значение, чем всем остальным, можно предложить следующую модификацию меры ширины ниши:

$$B' = 1 - \left[\frac{Cv^2 + (F-1)\frac{d}{N}}{(N-1)\left(1 + \frac{F-1}{N}\right)} \right]^{1/2}, \qquad (4')$$

где d — количество градаций с нулевым использованием, F — вес градаций с нулевым использованием ($F > 1$; вес остальных градаций принят равным единице). Область значений у B' та же, что и у B.

Для иллюстрации характера различий между традиционными и предложенным индексами ширины ниши рассмотрим следующий гипотетический пример. Пусть четыре популяции (P1, P2, P3, P4) имеют следующие спектры использования семи градаций ресурса:

P1: 60, 10, 10, 5, 5, 5, 5;
P2: 70, 20, 5, 2, 1, 1, 1;
P3: 60, 20, 10, 10, 0, 0, 0;
P4: 50, 25, 25, 0, 0, 0, 0.

Если принять, что ситуация нулевого использования ресурса имеет большее значение в определении ширины ниши, чем малого, но ненулевого, то, очевидно, ширина уменьшается в ряду P1 > P2 >P3 > P4. На рисунке показаны значения различных индексов для рассмотренных гипотетических спектров. Видно, что используя индексы Шеннона и Симпсона, можно получить искаженные ряды спектров: P1 > P3 > P4 > P2 и даже P4 > P1 > P3 > P2. И лишь использование в качестве меры ширины ниши индекса B' (при $F > 3$) позволяет добиться необходимой ординации популяций.

ИНДЕКСЫ ПЕРЕКРЫВАНИЯ НИШ

Под перекрыванием ниш понимают сходство использования ресурса разными популяциями. Чаще всего используют несимметричные меры Левинса (Levins, 1968) O_1 и O'_1, либо их комбинации в виде среднего геометрического $O_2 = \sqrt{O_1 O'_1}$ (индекс Пианки) или среднего гармонического $O_3 = 2/(O_1^{-1} + O'^{-1}_1)$ (индекс Хорна). Несложные преобразования позволяют свести несимметричные меры перекрывания к обычным статистическим показателям:

$$O_1 = \sum_{i=1}^{N} p_{ix} p_{iy} / \sum_{i=1}^{N} p_{ix}^2 = \left(R_{xy} Cv_x Cv_y + 1\right) / \left(Cv_x^2 + 1\right), \qquad (5)$$

$$O'_1 = \sum_{i=1}^{N} p_{ix} p_{iy} / \sum_{i=1}^{N} p_{iy}^2 = \left(R_{xy} Cv_x Cv_y + 1\right) / \left(Cv_y^2 + 1\right), \qquad (5')$$

где p_{ix}, p_{iy} —доля использования i-й градации ресурса популяцией x (или y); R_{xy} — коэффициент линейной корреляции абсолютных значений использования.

Левинс предложил и другую меру перекрывания, также легко сводимую к обычным показателям:

$$O_4 = \sum_{i=1}^{N} \left(p_{ix} - p_{iy}\right)^2 = \frac{1}{N}\left(Cv_x^2 + Cv_y^2 - 2R_{xy} Cv_x Cv_y\right). \qquad (6)$$

Сходная с O_4 широко известная мера O_5 может быть сведена к обычным показателям приближенно:

$$O_5 = 1 - \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{N} \left|p_{ix} - p_{iy}\right| = 1 - \frac{1}{2}\left[Cv_x^2 + Cv_y^2 - 2R_{xy} Cv_x Cv_y\right]^{1/2}\left(1 + A - \sqrt{A(2+A)}\right), \qquad (7)$$

где A — относительная погрешность разложения в ряд Тейлора средней квадратической.

Иногда используемая информационная мера перекрывания при разложении в ряд Тейлора и отбрасывании членов выше второго также сводится к обычным статистическим параметрам:

$$O_6 = \frac{1}{2}\left[\sum_{i=1}^{N}\left(p_{ix}+p_{iy}\right)\ln\left(p_{ix}+p_{iy}\right)-\sum_{i=1}^{N}p_{ix}\ln p_{ix}-\sum_{i=1}^{N}p_{iy}\ln p_{iy}\right]\approx \ln 2+$$

$$+\frac{1}{4}R_{xy}Cv_xCv_y-\frac{1}{8}\left(Cv_x^2+Cv_y^2\right). \qquad (8)$$

Таким образом, рассмотренные индексы перекрывания ниш являются функциями коэффициента линейной корреляции и коэффициентов вариации. Это позволяет рассматривать их как своеобразные меры тесноты связи, аналогичные традиционным.

Рассмотрим вопрос об интерпретации некоторых индексов перекрывания. Индексы Левинса или их комбинации интерпретировались как «вероятность межвидовых встреч», либо как коэффициенты конкуренции в уравнениях Лотки — Вольтерры (Levins, 1968; Гиляров, 1978), что, впрочем, неоднократно подвергалось критике (Lawlor, 1980). Индекс Пианки интерпретировался как косинус угла между двумя единичными векторами в пространстве ресурсов (Slobodchikoff, Schultz, 1980; Petraitis, 1981). Было показано также, что он эквивалентен косинусу угла между векторами потребления в известной модели Тилмана (Petraitis, 1989). Попытаемся дать индексам Левинса интерпретацию как мерам тесноты связи.

Можно показать, что (5) и (5') являются частными случаями более общей формулы (при $t = 1$):

$$O=\frac{1+R_{xy}\left[Cv_xCv_y\right]^{2t-1}}{1+\left(\min\left[Cv_x^2,Cv_y^2\right]\right)^t+\left(\max\left[Cv_x^2,Cv_y^2\right]\right)^{t-1}},$$

$$\text{где } t=\begin{cases}1, \text{если } Cv_y^2Cv_x^2>1,\\ 0, \text{если } Cv_x^2Cv_y^2<1.\end{cases} \qquad (9)$$

Формула (9) выведена следующим образом. В общем виде мера тесноты связи может быть представлена так:

$$K = (\mathrm{Cov}_{xy} - \mathrm{Cov}_{\min}) / (\mathrm{Cov}_{\max} - \mathrm{Cov}_{\min}), \qquad (10)$$

где Cov_{xy}, $\mathrm{Cov}_{\min}$, $\mathrm{Cov}_{\max}$ — регистрируемая в выборке, минимально возможная и максимально возможная ковариации. Последние могут быть выведены как ковариации теоретической («эталонной») выборки, построенной на определенных допущениях. Формула (9) выводится из (10), если допущения следующие: 1) в эталонной выборке присутствуют только два типа значений — $X_{\max}$ и $X_{\min}$; 2) $X_{\min} = 0$; 3) $X_{\max} = (Cv^2 + 1)\bar{X}$ (последнее следует из формулы для максимальной дисперсии при фиксированных лимитах: $S^2 = (X_{\max} - \bar{X})(\bar{X} - X_{\min})$, где S^2 — дисперсия (Воробейчик, 1985)). Другими словами, в эталонной выборке неизменными остаются средние и дисперсии регистрируемой выборки, а определенным образом изменяются лимиты (при этом $X_{\max}$ эталонной выборки может оказаться меньше максимального значения регистрируемой выборки). Заметим, что коэффициент корреляции также можно вывести из (10) как $2K - 1$ при условии, что в эталонной выборке неизменными остаются средние и дисперсии регистрируемой выборки, а лимиты меняются следующим образом: $X_{\min} = \bar{X} - S$, $X_{\max} = \bar{X} + S$.

Итак, индексы Левинса — это меры тесноты связи, аналогичные коэффициенту корреляции, но построенные на необычных предположениях о структуре эталонной выборки. Из того, что индексы Левинса являются частными случаями (9), следует, что «математический» смысл имеет только один индекс (с наименьшим коэффициентом вариации), а различные комбинации индексов Левинса (индексы Пианки и Хорна) некорректны в силу своей эклектичности.

Кроме того, имеется обстоятельство, которое делает саму общую формулу (9) некорректным измерителем тесноты связи. Необходимым условием ее использования является выполнение следующего неравенства $\mathrm{Cov}_{xy} < \mathrm{Cov}_{\max}$. Можно доказать, что $\mathrm{Cov}_{\max}$, вычисленная при указанных выше трех допущениях, в некоторых случаях (например, при $\overline{X} = \overline{Y}$; $S_y^2 > S_x^2$; $x_{i+1} > x_i$, $y_{i+1} > y_i$) не является максимальной и необходимое неравенство не выполняется.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы не рассматривали вопросы теории экологической ниши, ее многомерного описания, моделирования и т.д. Внимание было сосредоточено исключительно на анализе некоторых простых индексов. Но именно они наиболее часто используются в конкретных работах, которые в свою очередь поставляют материал для верификации моделей и развития теории. Поэтому нельзя пренебрегать данным аспектом проблемы. Как отмечает Г.И. Шенброт (1986а) «окончательный результат может существенным образом зависеть от избранных способов вычислений... В связи с этим ощущается настоятельная потребность в обобщающей теории мер, используемых при описании экологических ниш» (с. 89) Мы показали, что наиболее распространенные индексы ширины и перекрывания могут быть сведены к обычным показателям соответственно варьирования и тесноты связи. Это позволяет утверждать, что последние также могут претендовать на роль параметров ниши. Более того, если основываться на принципе неумножения сущностей без необходимости, обычные статистические показатели имеют очевидное преимущество перед используемыми ныне индексами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. М.: Наука, 1969. 232 с.

Воробейчик Е.Л. Количественные показатели пространственной структуры для биогеоценологических исследований наземных экосистем. Деп. в ВИНИТИ, № 2545-85 Деп. Днепропетровск, 1985. 17 с.

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85. № 8. С. 431—446.

Гутин Л.И. Оценка ширины и перекрывания экологических ниш в биотических сообществах // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1985. С. 24—29.

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

Шенброт Г.И. Экологическая ниша: методы изучения // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино, 1986а. С. 76—93.

Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 14. М.: ВИНИТИ, 1986б. С. 5—70.

Colwell R.K., Futuyma D.J. On the measurement of niche breadth and overlap // Ecology. 1971. V. 52. № 4. P. 567—576.

Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W. A simple measure of niche breadth // Ecology. 1981. V. 62. № 1. P. 27—32.
Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59. № 1. P. 67—77.
Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415—427.
Lawlor L.R. Overlap, similarity, and competition coefficients // Ecology. 1980. V. 61. № 2. P. 245—251.
Levins R. Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton: Princeton Univ. Press, 1968. 120 p.
Linton L.R., Davies R.W., Wrona F.J. Resoure utilization indices: an assessment // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. № 1. P. 283—292.
Litvak M.K., Hansell R.I.C. A community perspective on the multidimensional niche // J. Anim. Ecol. 1990. V. 59. № 3. P. 931—940.
Petraitis P.S. Algebraic and grafical relationships among niche breadth mesures // Ecology. 1981. V. 62. № 3. P. 545—548.
Petraitis P.S. The representation of niche breadth and overlap on Tilman's consumer-resourse graphs // Oikos. 1989. V. 56. № 3. P. 289—292.
Schoener T.W. Some methods for calculating competition coefficients from resourse-utilization spectra // The American Naturalist. 1974. V. 108. № 961. P. 332—340.
Slobodchikoff C.N., Schultz W.C. Measures of niche overlap // Ecology. 1980. V. 61. № 5. P. 1051—1055.

Институт экологии растений
и животных Ур РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию
22.VI.1993

ON SOME INDICES OF ECOLOGICAL NICHE BREADTH AND OVERLAP

E.L. VOROBEICHIK

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, ul. 8 Marta 202, 620008 Ekaterinburg

Several commonly used indices of niche breadth and overlap (Shennon's, Simpson's, Levins', etc) can be reduced by simple transformations or by expansion in the Tailor series to standard statistics of variability (coefficient of variation) and co-variability (linear correlation coefficient). A niche breadth index is suggested on the basis of the coefficient of variation, which takes into account nonequal significance of resourse gradations with zero and minimal non-zero utilization:

$$B = [\{Cv^2 + (F-1)d/N\}/\{(N-1)(1+(F-1)/N)\}]^{1/2},$$

where Cv is normalized coefficient of variation, d is number of gradations with zero utilization, F is gradation weights ($F > 1$), and N is number of gradations.