ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ ВЫП. 119

Применение количественных методов в экологии

«Применение количественных методов в экологии». Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обсуждены вопросы выбора признаков, сбора и анализа материала в экологической работе. На конкретном материале показано применение оригинальных или новых для экологии методов: последовательного анализа и вычисления расстояния Махаланобиса для черепных признаков песцов из разных фаз численности, определения характера связи между варьирующими признаками, определения объема мозга млекопитающих и связи его с весом тела, простых методов изучения поведения грызунов, определения погрызов листьев и вычисления индексов биоценотического сходства.

При обсуждении ряда методических вопросов, таких как выбор показателя для оценки метаболизма животных, использование «эпигенетических» признаков черепа и оценка сочетанности функций по сезонным колебаниям признаков, затронуты вопросы общебиологического характера.

Сборник представляет интерес для экологов и зоологов широкого профиля.

Ответственный редактор **В. С. Безель**

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ В ЭКОЛОГИИ 1979

И. А. БОГАЧЕВА

О НЕКОТОРЫХ ИНДЕКСАХ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО СХОДСТВА И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ

При изучении различных группировок животных нередко используются коэффициенты фаунистического сходства. В своем обзоре методов сравнительного анализа группировок почвенных животных Ю. И. Чернов (1975) отмечает, что наиболее часто для этой цели употребляются коэффициенты попарного сходства Жаккара и Серенсена. Рассматривая недостатки и преимущества этих и многих других коэффициентов сходства, он указывает, что индексы фаунистического сходства формальны в синэкологическом смысле, так как виды, встречающиеся в обоих анализируемых сообществах, могут тем не менее быть в количественном отношении очень неравноценными: в одном сообществе вид фоновый, в другом — случайный. Индексы фаунистического сходства не учитывают этого обстоятельства. Поэтому Ю. И. Чернов советует применять для анализа индексы количественного сходства или общности по обилию. Наиболее приемлемой он считает формулу, предложенную Р. Л. Наумовым (1964):

$$K_n = \frac{\sum c_{\min} \times 100}{a + b - \sum c_{\min}},$$

где в числителе — сумма меньших показателей обилия каждого вида (группы), а в знаменателе a и b — общее обилие по всем видам (группам) для каждого из двух сравниваемых сообществ. При расчетах могут использоваться любые показатели обилия: численность, биомасса, встречаемость и т. д.

Изучая беспозвоночных подстилки в пойменных лесах тундровой зоны (Южный Ямал), мы столкнулись с необходимостью дать характеристику сходства населения подстилки на различных участках леса, из которой было бы видно, какие из выделенных нами биотопов внутри леса стоят ближе друг к другу и насколько велико сходство между ними. Для этой цели мы и попытались воспользоваться формулами, рекомендованными Ю. И. Черновым (1975).

Нам пришлось отказаться от коэффициентов фаунистического сходства. Во-первых, такой анализ затруднителен для нас, так как фауна Севера изучена слабо, и часто невозможно не только определить, но и с достаточной уверенностью отнести обнаруженные в пробах экземпляры к одному виду или разграничить их. Во-вторых, доказательство Ю. И. Чернова (1975, стр. 199) о том, что «сходство сопряженных группировок может быть высоким в силу случайного попадания нетипичных видов», нам также кажется веским. Тем более, что «степень сходства сильно зависит от полноты выборки», а мы в силу необходимости вынуждены ограничиться небольшим числом В-третьих (и это, пожалуй, самое важное), мы считаем, что сравнение между собой различных сообществ, особенно биогеоценозов, не следует проводить на уровне видов. Один биогеоценоз отличается от другого по уровню и интенсивности энергетических процессов, по путям превращения вещества и энергии; «рабочими единицами» в нем являются не виды, а трофические звенья. Поэтому нет необходимости выделять при анализе сходства биогеоценозов отдельные виды: более правильным было бы выделять функциональные группы, например, листогрызущие насекомые, потребители семян, ксилофаги, хишники, паразиты, сапрофаги и т. д. Однако в первом приближении мы использовали для характеристики не трофические, а крупные систематические группы — семейства или даже отряды, так как имевшийся у нас материал был уже подготовлен для такого анализа.

Прежде чем использовать коэффициент общности по обилию, предложенный Р. Л. Наумовым (1964) для нашего анализа, мы решили проверить, как он действует в условиях, когда ситуация нам более или менее известна. У нас имелся материал по беспозвоночным подстилки в четырех типах тундровых сообществ: в собственно тундре, на сухом лугу, в ивовых зарослях и в пойменном лесу. В каждом из четырех этих сообществ, которые мы считали различными биогеоценозами, в течение летних месяцев 1974—1975 гг. пробы брались трижды примерно в одни и те же сроки: в конце июня, в середине июля и в начале августа. Каждый раз брали 16 проб по 1/16 м² на расстоянии 15—20 м одна от другой. Приводим краткую характеристику изучаемых сообществ (более общая характеристика дана ранее; Пешкова, 1977) и их населения (детальная характеристика дана в статье И. А. Богачевой и В. Н. Ольшванга, 1977).

Тундра занимает плакорную часть территории стационара. Исследованный в 1974 г. участок представлял из себя лишайниково-зеленомошную тундру, где в кустарниковом ярусе преобладал багульник Ledum palustre; в травяно-кустарничковом — водяника Empetrum nigrum, морошка Rubus chamaemorus, брусника Vaccinium vitis — idaea, Arctous alpina, осоки Carex globularis и C. hyperborea; моховой покров образован

Aulacomnium turgidum, Dicranum congestum и D. elongatum, Hylocomium splendens. На микроповышениях лучше развит лишайниковый покров.

В 1975 г. работы велись на другом участке, весьма сходном с первым. Наиболее заметные отличия состояли в том, что на втором участке был лучше развит лишайниковый покров и было больше сфагновых мхов. Численность мезофауны подстилки колебалась в тундре от 102 до 207 $3\kappa 3/m^2$, биомасса — от 295 до 936 me/m^2 . Основу численности (44—63% в 1974 г. и 50—85% в 1975 г.) и биомассы (31—36% в 1974 г. и 42—45% в 1975 г.) составлял северный пластинчатый червец Arctorthezia cataphracta. Много было также пауков (до 22% от общей численности мезофауны); жесткокрылых (до 21%); перепончатокрылых, в основном муравьев (до 28%). Значительную долю от общей биомассы составляли личинки двукрылых, преимущественно типулид и слепней Hybomitra (до 42%), жесткокрылых (до 25%) и пауков (до 15%).

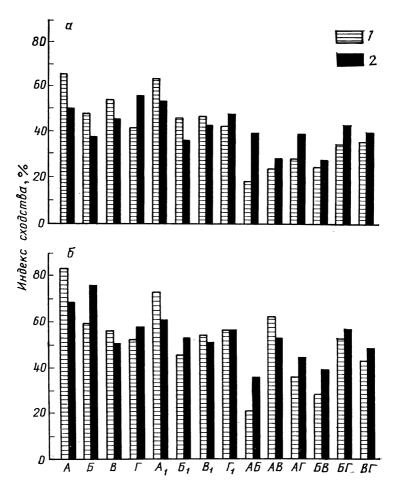
Кустарниковые заросли располагаются преимущественно по берегам рек и озер, в различных понижениях рельефа. В 1974 и 1975 гг. работы проводились на одном и том же участке. В кустарниковом ярусе здесь преобладали ива Salix dasyclados и S. glauca, жимолость Lonicera coerulea и L. altaica; в травяном ярусе — вейник Calamagrostis langsdorfii, чемерица Veratrum lobelianum, вероника Veronica septentrionalis, подмаренник Galium boreale, хвощ Equisetum arvense, золотарник Solidago sp. и др. Численность членистоногих мезофауны составляла 81-215 экз/м², общая биомасса — 458—1083 мг/м². По численности преобладали пауки (26—58%), жесткокрылые (до 49%), червец Arctorthezia cataphracta (до 39%), двукрылые, в основном эмпидиды (до 25%). Основу биомассы составляют двукрылые — личинки слепней и типулид (23—62%), жесткокрылые (до 29%), пауки и сенокосцы (до 26%) и к концу сезона личинки пилильщиков (до 34%).

Луга занимают значительные участки в пойме р. Хадыты. Исследуемый участок представлял из себя вейниково-крупноразнотравный луг. Фоновые виды — вейник Calamagrostis langsdorfii и чемерица, обычны также вейник С. neglecta, мятлик Poa arctica, хвощ E. arvense, чихотная трава Ptarmica vulgaris, горец Polygonum viviparum, пижма Tanacetum bipinnatum, подмаренник, золотарник, княженика Rubus arcticus, лисохвост Alopecurus sp. Численность мезофауны подстилки колебалась от 62 до 112 $3\kappa 3/m^2$, биомасса — от 400 до 1230 $m \epsilon/m^2$. Наиболее многочисленны были пауки (24—45% от общей численности); двукрылые (до 26%); жесткокрылые, в особенности стафилины (до 31%); медяницы и цикадки в середине и конце сезона (до 16%). Биомасса создавалась в основном двукрылыми (39-54%), жесткокрылыми (до 25%); в конце сезона до 40%общей биомассы составляли личинки пилильшиков.

Леса неширокой полосой располагаются вдоль р. Хадыты. Исследование проводилось в 1974—1975 гг. на разных, но очень похожих участках. Древесный ярус представлен здесь елью Picea obovata, березой Betula tortuosa, лиственницей Larix sibirica, ольхой Alnus fruticosa; изредка встречается рябина Sorbus glabrata. В кустарниковом ярусе преобладают ива Salix glauca и S. phylicifolia, жимолость, смородина Ribes hispidulum, карликовая березка Betula nana, шиповник Rosa acicularis. Травяно-лишайниковый ярус очень мозаичен. В микропонижениях встречаются разнотравье, злаки, хвощи, изредка пятна Mnium и Sphagnum. На светлых повышенных местах развит покров тундрового типа с участием брусники, линнеи, голубики, морошки, водяники, мхов Polytrichum и Aulacomnium и лишайников. Мезофауна подстилки на 60-76% по численности и на 39—59% по биомассе была представлена, как и в тундре, одним видом — червецом Arctorthezia cataphracta. Многочисленны были также пауки (14-24% от общей численности). Значительную биомассу местами составляют двукрылые, в особенности долгоножки (до 31%); пауки и сенокосцы (до 20%); жесткокрылые (16%). Общая численность членистоногих составляла 274-458 экз/м², общая биомасса — 1032-2110 мг/м².

Нами были проведены следующие сравнения: 1) состава биогеоценоза в течение вегетационного сезона (1975 г.), т. е. в июне и июле, июле и августе, июне и августе (соответственно были получены три значения коэффициента); 2) состава биогеоценоза в разные годы — между данными 1974 и 1975 гг. (для каждого сообщества также получены три значения коэффициента сходства); 3) различных биогеоценозов между собой в близкие календарные сроки 1975 г.: тундра (июнь) — лес (июнь); тундра (июль) — лес (июль), и т. д. Таким образом, для каждой пары сообществ было получено три значения коэффициента. На рис. 1 представлены средние значения из полученных трех. Коэффициенты сходства были найдены и по численности, и по биомассе; последние расчеты при сравнении разных биогеоценозов мы считаем более правильными.

Рассуждая логически, мы могли бы ожидать следующее. Наиболее одинаковыми должны были оказаться показатели биогеоценоза в течение вегетационного сезона и менее — в разные годы (впрочем, это зависит от величины колебаний по численности и по биомассе в течение сезона и по годам). Заметно больше должны различаться биогеоценозы между собой. При этом, как видно из описаний изучаемых биогеоценозов, более сходными должны оказаться лес с тундрой (характер травянолишайникового яруса почти одинаков в обоих биогеоценозах, по численности и биомассе доминирует один и тот же вид) и луг с кустарником (исследуемые участки расположены рядом, травяной ярус в кустарнике еще явно луговой, поэтому можно ожидать сходства мезофауны подстилки).



На рис. 1 мы видим, что за исключением различий в абсолютных величинах показателей и большей нивелированности показателей, вычисленных по биомассе, картина примерно одинаковая. Наиболее сходен биогеоценоз сам с собой в разные сезоны одного года (коэффициент сходства по численности в среднем 52,9, по биомассе 48,2), чуть меньше — в разные годы (51,0 и 46,4 соответственно). Гораздо менее похожи между собой разные сообщества (коэффициент сходства по численности в среднем 28,3, по биомассе 37,0). Однако из шести пар различ-

ных сообществ пары луг — кустарник и лес — тундра оказываются не самыми близкими. Происходит это потому, что качественная сторона (сходство доминирующих видов или групп) затушевывается чисто количественной (разница в абсолютных показателях обилия).

Ю. И. Чернов (1975, стр. 202) отмечает: «При сравнении по обилию нескольких пар группировок, в которых обитают одни и те же виды, ...но при 2-кратных, 4-кратных и т. д. различиях в численности каждого, формула... дает соответственно величины индексов 50%, 25% и т. д.» Представим себе две ассоциации: в обеих обитают одни и те же виды, но количество особей каждого вида в ассоциации В в четыре раза меньше, чем в А. Коэффициент сходства по обилию между такими ассоциациями будет составлять всего 25% по формуле Р. Л. Наумова (1964). Однако, если численность особей всех видов уменьшается пропорционально, то сообщество продолжает функционировать попрежнему: соотношение между количеством хищников и жертв и между количеством паразитов и хозяев остается одинаковым. С этой точки зрения наши гипотетические ассоциации А и В совершенно подобны, между тем, как по формуле Р. Л. Наумова (1964) сходство между ними получается весьма малым. То же наблюдается и при расчетах по любой другой формуле из перечисленных в обзоре Ю. И. Чернова (1975), если индекс определяется на основании абсолютных величин обилия. Выбор в качестве основы для расчетов численности или биомассы произволен.

Освободиться от этого недостатка можно, подставляя в формулу относительные показатели обилия вместо абсолютных. Пользуясь относительными величинами, мы вычислили новые индексы биоценотического сходства; расчеты велись так же, как было описано выше, только вместо абсолютных цифр численности и биомассы каждой группы в формулу вводили долю этой группы от общей численности или биомассы, выраженную в процентах. Результаты представлены на рис. 1, 6.

Отметим, что новые показатели, вычисленные по численности и биомассе, несколько различаются между собой, как и прежние. Следует упомянуть также, что индексы, вычисленные по относительным величинам обилия, выше, чем по абсолютным (см. рис. 1). Перейдем к характеристике существенных сторон новых показателей. Наибольшее сходство снова выявлено у одного сообщества в течение сезона (коэффициент по численности в среднем равен 62,9, по биомассе 63,2), меньшее в разные годы (56,9 и 55,1 соответственно). Еще менее похожи между собой разные биогеоценозы: коэффициенты сходства составляют в среднем 40,1 по численности и 27,6 по биомассе. Очень важно подчеркнуть, что близость леса с тундрой и луга с кустарником по относительным показателям гораздо выше, чем других пар сообществ, т. е. по своим расчетам мы получили ожидаемую кар-

тину. При дальнейшем анализе мы будем пользоваться этими новыми показателями.

Как было показано, существующие между биогеоценозами закономерные различия делают коэффициент сходства между ними низким. Внутри одного биогеоценоза также существуют закономерные сезонные и годовые различия, поэтому нельзя ожидать очень высокого индекса сходства биогеоценоза в разные годы и сезоны, хотя он должен быть (и в действительности был) выше, чем индекс сходства разных биогеоценозов. Полного сходства можно ожидать при сравнении биогеоценоза с самим собою в один и тот же момент, если бы не существовало еще двух видов изменчивости: микробиотопической и случайной.

Обратимся сначала к микробиотопической изменчивости. Чтобы показать ее величину, мы материал 1975 г. обработали по-новому. В 1975 г. при взятии проб в каждом биоценозе отмечались места взятия, чтобы в следующий раз пробу брать рядом, в тех же самых микробиотопах. Поэтому, разделив 16 проб на две выборки (на четные и нечетные), мы каждый раз получали выборку, взятую вдоль всей учетной линии. Эти выборки сравнивались друг с другом в каждый из трех месяцев. На рис. 2 представлены полученные индексы (средние значения по трем данным). Для сравнения даны индексы, характеризующие сезонное сходство сообщества с самим собою (эти показатели получены также по восьми пробам, а не по 16, как на рис. 1). Какой-либо закономерности по рис. 2 выявить нельзя: получается, что биогеоценоз более сходен сам с собою в разное время, чем в один и тот же момент. Это бессмысленное на первый взгляд заключение легко объяснимо. При анализе сезонного сходства сообщества мы исключили микробиотопические различия. При анализе же сходства сообщества с самим собою в

один и тот же срок, сравнивая четные и нечетные пробы, мы отвлекаемся от сезонных различий, но сохраняем микробиотопические. Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют (рис. 2) о том, что микробиотопическая изменчивость в биогеоценозах настолько высока, что в ряде случаев перекрывает сезонные различия.

Случайная изменчивость обусловлена тем, что живые организмы никогда не распределяются равномерно даже в пределах одного микро-

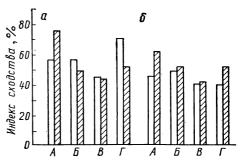


Рис. 2. Индексы сходства населения подстилки одного биогеоценоза в одно и то же время (белое) и в разные месяцы (заштрихованное), рассчитанные по относительной численности (a) и по относительной биомассе (δ).

A, B, B, Γ — то же, что на рис. 1

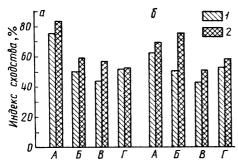


Рис. 3. Индексы сходства населения подстилки одного биоценоза в разные месяцы, рассчитанные по восьми (1) и 16 (2) пробам.

Условные обозначения те же, что на рис. 2

биотопа. Если отвлечься от других видов изменчивости, существующих внутри био-(годовой, сезонгеоценоза ной и микробиотопической), т. е. взять в одном биогеоценозе в один и тот же день в каждом микробиотопе по две рядом, то получим случайную изменчивость в чистом виде. К сожалению, мы не имеем в своем распоряжении такого материала. Сравнивая эти две серии, можно было бы показать, насколько еще несходным остается биогеоценоз сам с собой в силу одних только

случайных различий. Только при взятии бесконечно большого количества проб, биогеоценоз окажется полностью сходен сам с собою.

Отсюда следует, что, помимо прочих факторов, индексы сходства должны зависеть и от числа взятых проб (объема материала). Для иллюстрации этого индексы сезонного сходства сообществ, полученные по восьми и 16 пробам, сравнивались между собой (рис. 3). Предвидя это обстоятельство, мы все анализы проводили на одинаковом объеме материала. О зависимости величины индекса сходства от числа взятых проб необходимо помнить при вычислении индексов.

Выводы

- 1. При исследовании сходства группировок и вычислении коэффициента сходства по обилию лучше использовать не абсолютные, а относительные величины обилия, иначе качественные (сходство отношений между группами в сравниваемых биоценозах) различия затушевываются чисто количественными (различное число особей).
- 2. Коэффициенты сходства, вычисленные по численности и биомассе, позволяют сделать одинаковые выводы.
- 3. При анализе надо во всех случаях использовать одинаковый объем материала.
- 4. Кроме анализа сходства биогеоценозов, из полученных индексов можно извлечь дополнительную информацию: например, о сравнительном варьировании численности и биомассы, о сравнительной величине микробиотопической и сезонной или других видов изменчивости и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А., Ольшванг В. Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара р. Хадыта.— Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 106. Свердловск, 1977.

Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского

края. Автореф. канд. дисс. М., 1964.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 106. Свердловск, 1977.

Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа. — Методы почвенно-зоологических иссле-

дований. М., «Наука», 1975.