

УДК 591.5

Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ

Владимир Наглов, Игорь Загороднюк

Статистичний аналіз приуроченості видів і структури угруповань. — Наглов В., Загороднюк І. — Розглянуто статистичні підходи для опису екологічних особливостей видів та угруповань і дозволяють порівнювати сукупності за об'єктивними кількісними оцінками. Серед інших розглянуто такі оцінки, як «ступінь біотопної приуроченості», показники вірності біотопу, індекси спільності фаун, оцінки статистичної структури угруповань, метод тріад домінантів, аналіз структури методом кластерного аналізу та багатовимірного шкалювання.

Ключові слова: угруповання, структура, схожість, біотопна приуроченість.

Введение

Методы статистического анализа данных находят все более широкое применение в эколого-фаунистических исследованиях, в том числе при анализе биотопической приуроченности видов, описании структуры сообществ и локальных фаун. Однако, отсутствие единого методологического подхода сильно затрудняет сравнения данных, приводимых разными авторами, а отсутствие практики использования статистических подходов для анализа экологии видов и структуры сообществ при в целом хорошей разработке этой темы в специальной литературе ведет к снижению качества исследований и сведению их результатов к простым описаниям состава фауны и уровней численности разных видов.

Всем известно, что распределение вида по биотопам зависит от многих факторов, в частности от обеспеченности пищей, которая отвечает требованиям вида, наличия укрытий, экологической пластичности вида, т. е. способности существовать в различных условиях среды, взаимоотношения с другими видами, входящими в сообщества данного биотопа и т.д. Внутри ареала характер связи вида с теми или иными биотопами может меняться в значительных пределах. Так, рыжая полевка, обитающая преимущественно в суходольных лесах, на юге ареала встречается почти исключительно в поймах рек (Щепотьев, Спицин, 1965). Полевая мышь в Харьковской области является преобладающим видом в поймах рек и обитает здесь постоянно (Наглов, 2006), в то время как в среднем течении Оби она в пойме редка и заселяет ее только после спада воды (Максимов и др., 1981) и т.п. Выяснение характера использования видом территории, предпочтения им тех или иных биотопов важно не только для познания особенностей его биологии, но и для оценки роли этого вида в природных очагах тех или иных инфекций и инвазий, пространственного распределения возбудителей тех из них, основным носителем которых он является.

Для выяснения особенностей биотопической приуроченности вида, его места в сообществах в разных частях его ареала, а также особенностей структуры изучаемого сообщества видов в целом на разных территориях, в том числе и зональных отличий, необходимо иметь единый критерий, выраженный определенной величиной. Показатель относительного обилия, применяемый обычно в качестве характеристики уровня численности вида, вряд ли отвечает поставленному выше условию, так как не определяет ни степени привязанности вида к определенному местообитанию, ни его места в сообществе. В этом отношении лучше использовать не показатель относительного обилия вида, а его долю в общем населении той или иной рассматриваемой группы животных.

Степень биотопической приуроченности

Для оценки избирательности вида при выборе им местообитаний, на наш взгляд, лучше всего подходит показатель степени биотопической приуроченности, предложенный Ю. Песенко (1982). Этот показатель учитывает долю вида в структуре сообществ разных мест обитания и не требует равного объема исследований в разных местообитаниях, что немаловажно при проведении фаунистических исследований. Формула показателя следующая:

$$F_{ij} = (n_{ij} \times N - n_i \times N_j) / (n_{ij} \times N + n_i \times N_j - 2n_{ij} \times N_j),$$

где n_{ij} — число особей i -го вида в j -ой выборке (биотопе) объемом N_j , n_i — число особей этого вида во всех сборах общим объемом N .

Величина показателя F_{ij} изменяется от «-1», когда вид отсутствует в данном местообитании, до «+1», когда вид встречается только здесь. Нулевой показатель свидетельствует о безразличии вида к данному биотопу (т. е. вид не предпочитает, но и не избегает его). Соответственно, значение показателя F_{ij} меньше нуля говорит об избегании видом данного биотопа, а больше нуля — о предпочтении видом данного биотопа, и, чем ближе показатель к единице, тем более вид приурочен к данному биотопу.

Этот показатель позволяет более точно определить понятие эври- или стенотопности вида. Если вид встречается только в одном биотопе («+1»), или отдает явное предпочтение одному биотопу (больше «+0,7») при отрицательном или безразличном (близком к нулю) отношении к другим биотопам, то это стенотопный вид. Если показатели приуроченности во всех исследованных выделках¹ равны нулю или незначительно ($\pm 0,3$) отклоняются от него в ту или иную сторону, то вид следует отнести к эвритопным. Промежуточное положение занимают виды, обладающие достаточной экологической валентностью (пластичностью), чтобы освоить несколько биотопов.

Для определения показателя степени относительной биотопической приуроченности предварительно составляется суммарная таблица (в абсолютных цифрах) за весь период исследований. Естественно, что чем больший объем и длительность исследований, тем более точны (и достоверны) показатели приуроченности, характеризующие данный вид или сообщество видов данного биотопа. Таблица для расчетов должна выглядеть примерно так, как показано ниже (табл. 1). Как следует из формулы, для оценки показателя ОБП вида i_j оперируют числами из клеток n_{11} [B3], N_{j1} [B7], n_{i1} [E3] и N_{ij} [E7]. В дальнейшем первые два числа изменяются на n_{21} и N_{j2} и т.д. до конца ряда, в результате чего получаем серию показателей ОБП первого вида ко всему набору исследованных биотопов. Затем в том же порядке, смещаясь по второму ряду, вычисляются показатели ОБП для второго вида и т.д. При переходе на следующий ряд необходимо изменять и число n_i соответствующего ряда.

Таблица 1. Схема расчета показателя относительной биотопической приуроченности вида (ОБП). Для примера составлена матрица с результатами отловов четырех видов ($i_1 \dots i_4$) в трех биотопах ($j_1 \dots j_3$)^{*}

Виды (i)	Биотопы (j)				Приуроченность (F_{ij})		
	j_1	j_2	j_3	сумма	j_1	j_2	j_3
вид1, i_1	n_{11} [B3]	n_{12}	n_{13}	n_{i1} [E3]	F_{11}		
вид2, i_2	n_{21}	n_{i2}			
вид3, i_3	n_{31}	n_{i3}			
вид4, i_4	n_{41}	n_{i4}			
сумма	N_{j1} [B7]	N_{j2}	N_{j3}	N_{ij} [E7]			

* Серым фоном выделены ячейки, используемые для расчета показателя ОБП первого вида к первому биотопу, т.е. необходимые для расчета величины F_{11} . Коды ячеек обозначены в формате, принятом в электронных таблицах типа *MS Excel* (напр., [B7]).

¹ Под «выделом» подразумеваем любой объект, выбранный для анализа: биотоп, группа биотопов, локальное местонахождение в целом, природная зона и т.п.

Техника расчетов может быть автоматизирована при использовании электронных таблиц типа *MS Excel*. Применительно к рассмотренной таблице (табл. 1) функциональная ячейка для вывода значения F_{11} будет выглядеть в *Excel* так:

$$=(B3*E7-E3*B7)/(B3*E7+E3*B7-2*B3*B7).$$

В результате таких расчетов в правой части таблицы в горизонтальных рядах будет характеристика приуроченности каждого вида к различным биотопам, а в вертикальных — отношение разных видов к данному биотопу, определяющее структуру рассматриваемой группы видов этого биотопа. Для примера таких расчетов приведем таблицу с результатами учетов мелких млекопитающих в основных биотопах заповедника «Провальская степь», заимствованную из нашей совместной публикации с А. Кондратенко (табл. 2).

Такие расчеты позволяют говорить о степени привязанности вида к тому или иному биотопу. Наиболее стенотопным видом оказалась мышь желтогорлая: $F_{ij} = 0,9$ для предпочитаемого ею байрачного леса и $F_{ij} = -0,8...-1,0$ для различных участков степи. Несколько меньшую привязанность к байрачным лесам ($F_{ij} = 0,8$) проявила лесная соя. Полевка восточноевропейская, напротив, демонстрирует явное предпочтение степных участков ($F_{ij} = 0,6...0,8$) и т.д. Важным сопутствующим результатом является то, что 5 из 6 рассмотренных видов демонстрируют положительное отношение к виргильным степным участкам, тогда как $F_{ij} > 0$ в косимой степи имеет лишь один — *Microtus levis*, для которого обитание в нарушенных экосистемах, в том числе в агроценозах, садах, приусадебных участках является известным фактом (Загороднюк, Тесленко, 1986; Тихонов и др., 1998).

Показатели «верности» вида биотопу

Дополнительными показателями приуроченности вида к тому или иному биотопу могут служить частота встречаемости вида в данном биотопе в течение ряда лет и коэффициент вариации его численности.

Первый показатель характеризует постоянство обитания (выявления) вида в данном биотопе и выражается отношением количества лет, когда этот вид присутствовал в уловах, к общему числу лет исследований (в %).

Второй показатель — коэффициент вариации численности — оценивает уровень устойчивости численности вида в данном местообитании. В общем виде, чем более устойчива численность вида в данном биотопе (т.е. чем меньше величина *C.V.*), тем благоприятней (стабильнее) условия существования вида в данном биотопе.

Таблица 2. Пример анализа степени биотопической приуроченности видов на примере учетов мелких млекопитающих в различных биотопах заповедника «Провальская степь» (по данным из статьи: Загороднюк, Кондратенко, 2002). Список видов и набор биотопов сокращены*

Вид ($n_i > 10$)	Отловлено экземпляров (n_{ij})					Биотопическая приуроченность (F_{ij})				
	ZS	KS	BL	ZL	сума	Вид	ZS	KS	BL	ZL
<i>Sorex araneus</i>	3	0	9	13	25	<i>S. araneus</i>	0,5	-1,0	0,4	0,6
<i>Dryomys nitedula</i>	1	0	8	2	11	<i>D. nitedula</i>	0,4	-1,0	0,8	-0,2
<i>Mus musculus</i>	6	3	21	16	46	<i>M. musculus</i>	0,6	-0,7	0,5	0,3
<i>Sylvaemus tauricus</i>	1	1	162	50	214	<i>S. tauricus</i>	-0,8	-1,0	0,9	0,0
<i>Sylvaemus uralensis</i>	12	30	113	102	257	<i>S. uralensis</i>	0,1	-0,4	0,5	0,4
<i>Microtus levis</i>	36	194	10	21	261	<i>M. levis</i>	0,6	0,8	-0,7	-0,6
Всего особей	59	228	323	204	814	среднее F_{ij}	0,2	-0,6	0,4	0,1
Всего видов	6	4	6	6	6	видов с $F > 0$	5	1	5	3

* Приведены виды, представленные в отловах более 10 экземплярами, и биотопы, в которых отловлено более 50 особей. Биотопы: ZS — заповедная степь (объединены данные по AZS+ChS = абсолютно заповедная + кустарниковая степь), KS — косимая степь, BL — (объединены данные по BLS+BLV = байрачный лес сухой + влажный), ZL — пойменные луга.

Таблица 3. Коэффициенты вариации численности четырех видов мелких млекопитающих в лесных экосистемах степной и лесостепной зон Харьковщины (по данным из: Наглов, 1997) *

Природная зона	мышь желтогорлая	мышь полевая	хомячок серый	белозубка малая
Лесостепь	84,0 %	111,5 %	443,8 %	607,4 %
Степь	159,4 %	198,5 %	207,3 %	321,7 %

* Очевидно, что здесь имеются ассиметричные распределения ($CV > 100!$), но для попарных сравнений такие (однозначно более простые) расчеты являются возможными и показательными.

К примеру, в суходольных дубравах Харьковщины коэффициент вариации численности у многих видов заметно отличается (табл. 3). У желтогорлой и полевой мышей значения $C.V.$ в лесостепи в два раза ниже, чем в степи, что говорит о более стабильных популяциях в лесостепных дубравах. Напротив, у хомячка и белозубки в лесных сообществах степной зоны коэффициенты вариации гораздо ниже, чем в лесостепных дубравах, что говорит о более частой (регулярной) встречаемости обоих видов в лесах байрачного типа. При этом вариация их численности заметно бóльшая, чем у первых двух видов, что свидетельствует о меньшей пригодности для них лесов (Наглов, 1997). Такой анализ эффективен и при сравнении численности одного вида в разных биотопах: так, в «Провальской степи» у стенопопных видов $C.V. > 100\%$, у эвритопных $C.V. = 17-20\%$ (Загороднюк, Кондратенко, 2002).

Коэффициент вариации рассчитывают по общепринятой формуле: $C.V. = \sigma \times 100 / X_{cp}$, где σ — среднее квадратичное отклонение, X_{cp} — средняя арифметическая численности,

$$\sigma = \sqrt{\sum (X_i - X_{cp})^2 / (n - 1)}.$$

Здесь X_i — численность вида в конкретном году, n — количество лет наблюдений. Эта формула есть в любой компьютерной программе по статистике и в электронных таблицах типа *Excel*.

Индексы общности фаун

К показателям, отражающим степень сходства или различия сообществ, относятся индексы общности фаун, показатели соответствия, основанные на мерах разнообразия и т.д. Довольно часто в практике зоологических исследований используют индексы сходства списков по качественным данным, суть которых сводится к оценке доли общих видов в двух сравниваемых сообществах к общему (объединенному) списку. Однако такая оценка не точна, поскольку сообщества могут иметь подобные формальные списки, но заметно отличаться по показателям обилия отдельных видов.

Из множества показателей, предложенных для определения сходства и различия коллекций по количественным данным, Ю. Песенко предлагает использовать индекс Чекановского-Сьеренсена в форме b , поскольку он «прямо измеряет мощность пересечения множеств, соответствующих структурам сравниваемых коллекций и не зависит от различий в объеме последних» (Песенко, 1982: 199). Формула этого индекса следующая:

$$I_{cs} = \sum \min (P_{ij}, P_{ik}),$$

Как видно из формулы, суммируются минимальные из долей каждого вида (P_{ij} или P_{ik}) из коллекций j или k . Величина индекса изменяется от нуля при отсутствии общих видов до единицы, когда доли каждого вида в обеих коллекциях равны. Чем больше величина I_{cs} , тем больше сходство сравниваемых коллекций и тем меньше их различие ($1 - I_{cs}$).

В качестве примера сравним сообщества мышевидных грызунов в пойме Северского Донца в лесостепи Харьковской (j) и степи Луганской (k) областей (табл. 4). Таблица составлена на основе данных учетов за 1954–1999 гг., приведенных в статье авторов (Наглов и др., 2003). Все расчеты представлены в таблице, в том числе: исходные данные (первые две колонки) и их преобразования в доли (следующие две колонки) и выбор минимальной доли в каждой паре сравнений (пятая колонка). Сумма минимальных долей и есть искомым индекс общности по Чекановскому-Сьеренсену, в нашем случае $I_{cs} = 0,641$.

Таблица 4. Пример расчета индекса общности двух сообществ на примере учетов мышевидных грызунов в двух участках поймы Северского Донца (*j* — лесостепь, *k* — степь)

Виды	Число особей вида в выборках <i>j</i> и <i>k</i>		Доля вида в каждой из двух выборок		Минимальная доля вида в выборках	Ошибка миним. доли	Квадрат ошибки
	<i>j</i>	<i>k</i>	P_{ij}	P_{ik}	P_{ij}, P_{ik}	m_{ij}, m_{ik}	$m_i \times 10^4$
Мышь домовая	72	35	0,020	0,029	0,020	0,0023	0,0529
Мышь лесная	0	33	0,000	0,028	0,000	0,0000	0,0000
Мышь уральская	743	355	0,207	0,298	0,207	0,0068	0,4624
Мышь желтогорлая	149	284	0,042	0,239	0,042	0,0033	0,1089
Мышь полевая	1153	24	0,321	0,020	0,020	0,0060	0,3600
Мышь малютка	77	3	0,021	0,003	0,003	0,0016	0,0256
Полевка рыжая	1158	424	0,323	0,356	0,324	0,0078	0,6084
Полевка луговая	210	29	0,059	0,024	0,024	0,0044	0,1936
Полевка экономка	8	0	0,002	0,000	0,000	0,0000	0,0000
Полевка подземная	7	1	0,002	0,001	0,001	0,0009	0,0081
Хомячок серый	0	1	0,000	0,001	0,000	0,0000	0,0000
Соня лесная	9	1	0,003	0,001	0,001	0,0009	0,0081
Сумма	3586	1190	1,000	1,000	0,641		1,8280

Для оценки существенности различий двух сравниваемых сообществ по индексу Чекановского-Сьеренсена необходимо вычислить ошибки минимальных долей:

$$m_{ij} = \sqrt{P_{ij}(1 - P_{ij})/N_j}$$

где P_{ij} минимальная доля в той или другой коллекции, N_j — общее число особей в коллекции, к которой относится минимальная доля. Полученные значения m_{ij} возводим в квадрат и суммируем, а из полученной суммы извлекаем корень:

$$m_{\Sigma} = \sqrt{\sum m_{ij}^2}$$

Существенность различий оцениваем по формуле:

$$t = (1 - I_{cs})/m_{\Sigma}$$

Если полученное значение t больше или равно критерию Стьюдента (T_{st}) для данного уровня значимости, то различия сравниваемых сообществ достоверны, и мы можем утверждать, что они принадлежат разным генеральным совокупностям, если меньше — говорить о различиях между ними нельзя. Значение T_{st} при разных уровнях значимости и разном числе наблюдений есть во всех работах по статистике (напр., Рокицкий, 1964). Значение T_{st} при числе наблюдений >30 равно 1,96 для уровня значимости $P = 0,05$, $T_{st} = 2,58$ для $P = 0,01$, $T_{st} = 3,29$ для $P = 0,001$.

Из данных таблицы следует: $I_{cs} = 0,641$, $1 - I_{cs} = 0,359$, $\sum m_{ij}^2 = 0,0001828$, $m_{\Sigma} = 0,01352$, $t = 21,73 \gg T_{st}$ при любом уровне значимости. Следовательно, сравниваемые выборки, несмотря на высокую степень общности ($I_{cs} = 0,641$), различаются достоверно.

Пример с биотопами. Очевидно, что, используя этот метод сравнения, можно также рассчитать и достоверность разницы между распределением вида по биотопам в разных частях ареала. В этом случае показатель I_{cs} будет обозначать не общность между двумя сообществами, а общность распределения вида по биотопам.

Для пояснения таких сравнений воспользуемся данными, полученными при изучении использования различных биотопов одним видом. Ход расчетов поясним на примере полевой мыши, для которой, как показано ранее, относительная биотопическая приуроченность в лесостепной и степной зоне различна (Наглов, 2006). Если в лесостепи для полевой мыши свойственны черты эвритопности, то в степи ее приуроченность положительна только к поймам, для остальных исследованных групп биотопов она отрицательна, т.е. вид приобретает черты стеноитопности. Данные представлены в таблице 5.

Таблица 5. Распределение полевой мыши по биотопам в лесостепи (*j*) и степи (*k*) Харьковской обл.

Биотопы	Число особей вида в выборках		Доля видов в выборках		Миним. доля вида в выборках	Ошибка миним. доли	Квадрат ошибки
	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>j</i>	<i>k</i>			
Поля	1078	387	0,204	0,110	0,110	0,0053	0,2809
Поймы	2968	2768	0,560	0,786	0,560	0,0068	0,4624
Боры	71	11	0,013	0,003	0,003	0,0009	0,0810
Дубравы	999	243	0,189	0,069	0,069	0,0043	0,1849
Полезащитные полосы	180	113	0,034	0,032	0,032	0,0030	0,0900
Сумма	5296	3522	1,000	1,000	0,774		1,0992

Произведя соответствующие вычисления, получаем $t = 21,73$, что также значительно превышает значение критерия Стьюдента при любом уровне значимости.

Недостатком метода сравнения по индексу общности является то, что он, определяя существенность разницы между сообществами или распределением вида по биотопам, не определяет ни структуры сообществ, ни степени приуроченности вида к определенным биотопам. Поэтому такие оценки необходимо дополнять расчетами показателей относительной биотопической приуроченности или «верности» вида биотопу.

Структура сообществ

Структуризация сообществ по относительным показателям численности проводится двумя способами.

Метод бальной оценки предусматривает группировку видов внутри сообществ по одинаковым баллам численности. При этом баллы могут присваиваться как по равномерной шкале (напр., 1 балл за каждые 10 % общей численности в структуре сообщества), так и по логарифмической шкале (напр., 0,1, 1, 10 и т. д. особей в пересчете на 100 ловушек или гектар и т.д.). Такой подход позволяет преобразовать исходные оценки численности в более сопоставимые и использовать для анализа данные, полученные разными способами учета. Примеры анализа структуры сообществ на основе бальных оценок присутствия видов приведены в работе И. Загороднюка с соавт. (2002). При сравнении трех и более сообществ (биотопов) можно использовать также расчеты коэффициента корреляции.

Второй метод рекомендован А. Максимовым с соавт. (1981) и назван ими «статистической структурой численности». Суть его заключается в выделении групп видов в составе сообщества по получению достоверной разницы между уровнем численности первого (наиболее многочисленного) вида с одним из последующих в списке видов (предварительно проводится ранжирование видов по убыванию численности). При выявлении достоверной разницы этот вид становится следующим в группе и т.д. Таким способом удается выделить группы, отличающиеся по уровню численности, и статистически корректно отделить, например, группу видов-доминантов от субдоминантов.

Для методов учета, использующих в качестве показателя численности процент попадания в ловушки, ошибка альтернативной выборки определяется по формуле:

$$\pm m = \sqrt{P(100 - P)/N},$$

где P — средний процент попадания вида в ловушки, N — общее число ловушко-суток за время исследования. Достоверность разницы определяется по формуле, приведенной выше при описании расчетов индекса общности.

Например, применение этого метода позволило нам выявить различия в статистической структуре численности сообществ мелких млекопитающих поймы Северского Донца в лесостепи Харьковской и степи Луганской областей. В лесостепи в первую группу численности входят полевка рыжая и мышь полевая, во вторую — мышь уральская.

В степи меняется состав первой группы численности: кроме полевки рыжей, в нее входит мышь уральская, в то время как мышь полевая в структуре сообщества занимает лишь VII позицию (пятая группа численности) (Наглов и др., 2003).

При использовании этого метода надо иметь в виду, что при большом объеме исследований ошибка выборки может быть очень небольшой. Это ведет к излишнему дроблению сообщества на группы, когда каждая группа будет состоять из одного-двух видов. Поэтому желательно объединение групп, содержащих редкие и случайные виды. Общее число групп, в зависимости от числа видов в сообществе, по нашему мнению, не должно превышать 4–5, что, в общем, будет соответствовать бальной оценке численности видов.

Кроме разбивки на группы по относительной численности видов, возможен и другой подход, когда группы выделяются по долям видов в сообществе (т. е. не относительная численность вида в пересчете, например, на 100 ловушек, а численность данного вида относительно всех отловленных особей данной учетной группы).

Сочетания видов. Структура сообществ в многолетнем аспекте не остается неизменной из-за асинхронности подъемов численности разных видов: вид, доминировавший в предшествовавшем году, на следующий год может занимать в структуре сообщества более низкую позицию или даже отсутствовать в уловах, а потом вновь занять доминирующее положение. «Лицо» сообщества определяют в основном наиболее многочисленные и постоянные обитатели данного биотопа. Поэтому целесообразно выявить, какие сочетания многочисленных видов наиболее характерны для сообщества, населяющего данный биотоп.

Для этого мы рекомендуем брать ежегодное сочетание трех наиболее многочисленных в данном году видов («триада» видов) и подсчитывать частоту встречаемости различных «триад». Сравнение встречаемости триад в разных биотопах, зонах и пр. позволит выявить различия сообществ. Подобный анализ проведен нами на примере мелких млекопитающих, заселяющих скирды в лесостепи и степи Харьковской обл. (Наглов, Ткач, 1998).

Многомерное шкалирование. Для отражения структуры сходства видов по спектрам заселяемых ими биотопов (как и сходства биотопов по спектрам заселяемых ими видов) нередко используют кластерный анализ (напр., Шварц, Замолодчиков, 1991). Последний является фактически графическим отражением матрицы сходства, которую рассчитывают на основе одного из критериев подобности (напр., Евклидовой дистанции). При графическом отражении матрицы сходства путем построения дендрограммы неизбежно накапливается ошибка, и она тем больше, чем большую мерность имеет анализируемое пространство. Поэтому авторы часто заменяют кластерный анализ (по сути, вид дендрограммы сбоку) на многомерное шкалирование матрицы сходства (в первом приближении это вид древа с кронами).

Такая техника анализа широко использована в работах авторов и их коллег (напр., Федорченко, Загороднюк, 1994; Киселюк, 1998; Загороднюк, Кондратенко, 2002). Пример такого анализа имеется в представленной выше статье по биотопической приуроченности видов микромаммалий в «Провальской степи» (см.: Загороднюк, Кондратенко, 2002). При этом возможны два варианта анализа матрицы сходства: по строкам и по столбцам. В одном случае анализируется сходство видов по спектрам заселяемых ими биотопов, в другом — сходство биотопов по спектрам видов. По сути, это два способа графического отражения одной и той же исходной таблицы учетов видов в нескольких биотопах.

Наиболее просто эта техника анализа реализуется с использованием статистического пакета “Statistica for Windows” (версии 5.0, 5.5, 6.0). Общий алгоритм анализа такой:

1) подготовить исходные данные в виде электронной таблицы, которая должна представлять собой матрицу $n \times m$, где n — биотопы, а m — виды (или наоборот), а каждая ячейка матрицы — оценка присутствия вида (например, число учтенных экземпляров или бал численности). Матрица может быть введена в файл «статистики» и вручную, однако обычно эта процедура проводится через стадию импорта данных из электронной таблицы. Названия видов и биотопов также могут быть введены в матрицу и в дальнейшем импортированы в «статистику» (рекомендуем использовать краткие их обозначения на латинице);

2) импортировать исходные данные из электронной таблицы (напр., Excel)¹, используя меню «файл», и открыть их в модуле «кластерный анализ» («cluster analysis») в подменю «статистика»; в русской версии этот модуль обозначен как «групповой анализ»;

3) выбрать расчет сходства строк (или столбцов) по одной из предлагаемых метрик сходства (например, Евклидовой дистанции) и сохранить матрицу сходства в новом файле. На этом этапе можно просмотреть кластер-диаграмму, выбрав в меню порядок объединений (строки или столбцы, т. е. виды или биотопы), способ объединения (наиболее часто используют метод UPGA) и набор объединяемых данных (напр., «выбрать все»);

4) сохраненную матрицу сходства открыть в модуле «многомерное шкалирование» (multidimensional scaling) и обработать ее по предложенным алгоритмам. Суть этой процедуры заключается во вращении исходной матрицы в многомерном пространстве (мерность определяется количеством сравниваемых видов или биотопов) и подборе наименее искаженного (в проекции на 2- или 3-мерное пространство) представления этой матрицы. После вращения матрицы исследователь может выбрать вариант графического представления результатов вращения матрицы и сохранить финальный граф в формате *bmp*.

В самом простом случае можно остановиться на анализе древа сходства (этап анализа 3), т. е. кластер-диаграммы. Однако такая одномерная форма представления данных содержит много искажений исходной матрицы. Двух и, тем более, трехмерное представление структуры сходства предпочтительно. Примеры расчетов показаны на рис. 1, где представлены результаты анализа структуры сообществ из трех различных регионов: дельты Дуная, высокогорья Карпат, Провальской степи. Во всех случаях мы имеем возможность анализировать сходство видов и их место в структуре сообществ (центр, подгруппы, градиенты, пр.).

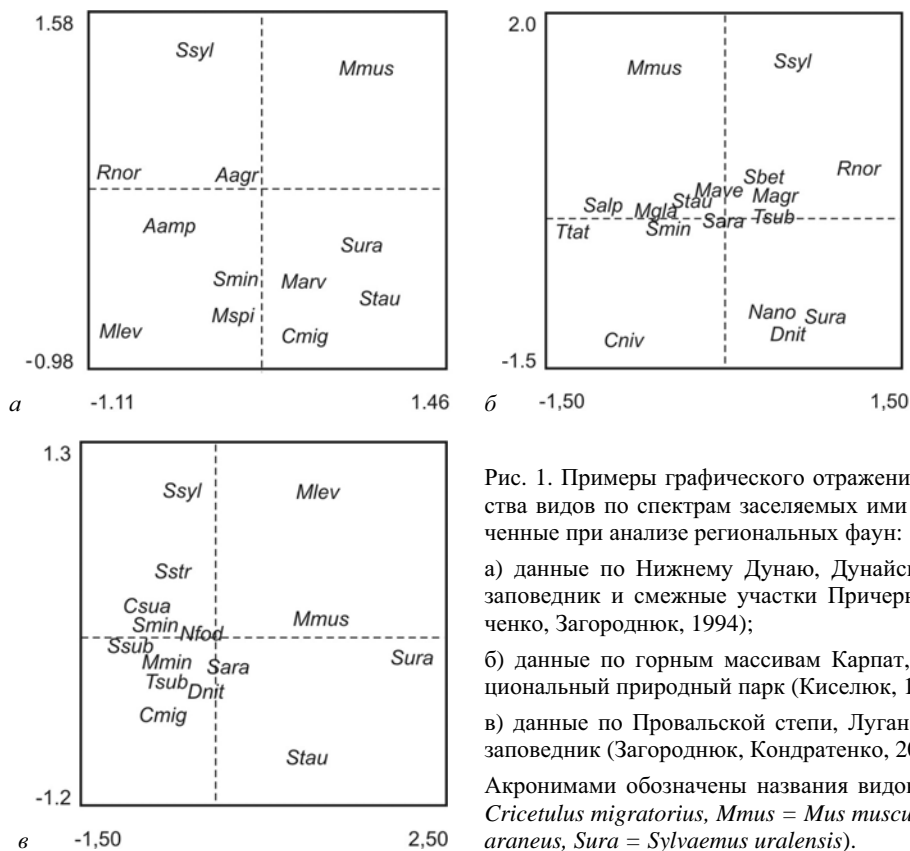


Рис. 1. Примеры графического отражения матрицы сходства видов по спектрам заселяемых ими биотопов, полученные при анализе региональных фаун:

а) данные по Нижнему Дунаю, Дунайский биосферный заповедник и смежные участки Причерноморья (Федорченко, Загороднюк, 1994);

б) данные по горным массивам Карпат, Карпатский национальный природный парк (Киселюк, 1998);

в) данные по Провальской степи, Луганский природный заповедник (Загороднюк, Кондратенко, 2002).

Акронимами обозначены названия видов (напр., *Cmig* = *Cricetulus migratorius*, *Mmus* = *Mus musculus*, *Sara* = *Sorex araneus*, *Sura* = *Sylvaemus uralensis*).

¹ В низких версиях «статистики» (напр., v.5.0) требуется файл из столь же низких версий «Excel».

Обсуждение

Предложенные методы можно использовать для решения многих задач, связанных с распределением организмов по биотопам и структурой их сообществ. В частности, они позволяют выявить сезонные изменения в размещении видов и изменения, вызванные экстремальными периодами (половодье, засуха и пр.). Известны местные миграции грызунов на незатапливаемые участки в половодье, перекочевка домовых мышей с полей в населенные пункты и в скирды осенью, концентрация грызунов в тростниковых зарослях по берегам пойменных озер во время засухи и т.д.

Анализ изменений приуроченности видов к определенным местам обитания в зависимости от выделенных периодов производится раздельно по каждому периоду с последующим сравнением полученных результатов. Для этого составляются отдельные таблицы для каждого периода по примеру табл. 1. То же можно делать и при анализе географических изменений степени биотопической приуроченности. Например, мы нередко предполагаем сужение видовой ниши на краю ареала, но такие выводы следует подкреплять расчетами.

При изучении природно-очаговых инфекций большое значение имеет выяснение характера связей между возбудителями и носителями инфекций. С этой целью важно выяснить не только биотопическую приуроченность переносчиков инфекций, но и тесноту связи возбудителя с тем или иным элементом ландшафта. Известно, например, что выживаемость лептоспир во внешней среде во многом определяется влажностью, химизмом субстрата и микроклиматическими условиями мест, куда выводятся лептоспиры из организма хозяина (Зайцев и др., 1983; Бернасовская и др., 1989). Этими особенностями определяется биотопическая приуроченность природных очагов лептоспироза в целом и его отдельных серогрупп. Так, в Харьковской обл. распределение по биотопам и интенсивность эпизоотий лептоспироза серогруппы Помона зависят от биотопического распределения и численности полевой мыши — основного носителя лептоспир этой группы. Коэффициент корреляции между численностью полевой мыши в разных биотопах и общим уровнем инфицированности остальных обитателей равен 0,846 при $P \ll 0,05$. При общей приуроченности этого лептоспироза к поймам рек эпизоотии достигают наибольшей интенсивности в притеррасных ольшаниках (Наглов, 2003а). В отличие от Помона, природным очагам серогруппы Гебдомадис свойственна полигостальность. Основным носителем Гебдомадис в лесах является полевка рыжая, на лугах — бурозубка обыкновенная, на полях — мышь уральская. При этом природные очаги приурочены к более сухим местам (Наглов, 2003б).

Предложенные методы позволяют решать подобные задачи и при изучении распределения паразитов. Для этого в таблицу для расчетов (см. табл. 1) вносят изменения: в первой графе вместо видов млекопитающих перечисляют виды паразитов, а при изучении приуроченности паразитов к видам хозяев — в строках вместо биотопов перечисляют хозяев¹.

Техника многомерного анализа также оказывается эффективной при анализе сообществ и их структуры. Помимо взаимного расположения видов в пространстве, дающего новые возможности для попарных сравнений, мы можем выделять группы, соответствующие градиентам среды или вариантам сообществ. Так, представленные на рис. 1а данные позволяют говорить о закономерном распределении видов вдоль градиента гидрофильности (в целом соответствует оси абсцисс); на рис. 1б — явное противолежание видов раритетного ядра (снеговая полевка, татранская полевка и альпийская бурозубка в левом нижнем углу полигона) относительно синантропов и т.д.; на рис. 1в, помимо прочего, можно видеть плотный кластер малочисленных видов степного и опушечного комплекса и расхождение широким веером видов-доминантов, характерных для разных местообитаний.

¹ Следует иметь в виду, что абсолютные цифры в таблице можно использовать лишь при полном исследовании всего добытого материала, так как в этом случае будет учитываться и численность хозяев. При выборочном исследовании необходимо использовать относительные показатели, рассчитанные на единицу учета хозяина (Беклемишев, 1961). Этими показателями являются индекс прокормления для эктопаразитов и индекс контакта для возбудителей (детальнее см.: Федоров и др., 1986).

Рассмотренные выше методы позволяют решать многие вопросы синэкологии разных групп животных, эпизоотологии природно-очаговых инфекций и изучения последствий инвазий, поэтому рекомендуются нами для внедрения в практику работы различных учреждений биологического, природоохранного и санитарно-эпидемиологического профилей.

Литература

- Беклемишев В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов // Зоологический журнал. — 1961. — Том 40, № 2. — С. 149–158.
- Бернасовская Е. П., Угрюмов Б. Л., Вовк А. Д. и др. Лептоспироз / 2-е издание. — Киев: Здоровье, 1989. — 152 с.
- Загороднюк І., Киселюк О., Поліщук І., Зеніна І. Бальні оцінки чисельності популяцій та мінімальна схема обліку ссавців // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2002. — Вип. 30. — С. 8–17.
- Загороднюк І., Кондратенко О. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2002. — Вип. 30. — С. 106–118.
- Загороднюк И. В., Тесленко С. В. Виды-двойники надвида *Microtus arvalis* на Украине. Сообщение 1. Распространение *Microtus subarvalis* // Вестник зоологии. — 1986. — Том 20, № 3. — С. 34–40.
- Зайцев А. В., Карасева Е. В., Чернуха Ю. Г. Выживаемость лептоспир серогруппы *Grippytyphosa* в почве природного очага лептоспироза // Лептоспирозы: Тезисы докладов VIII Всесоюзной конференции по лептоспирозам. — Тбилиси: Сабчота Сакартвели, 1983. — С. 38–39.
- Киселюк О. І. Населення дрібних ссавців заповідних екосистем Східних Карпат: Автореферат дис. ... канд. біол. наук. — Київ: Інститут зоології НАН України, 1998. — 16 с.
- Максимов А. А., Ердаков Л. Н., Сергеев В. Е., Салтыков В. В. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 5–63.
- Наглов В. А. Сообщества мелких млекопитающих суходольных дубрав Восточной Украины. Сообщение 2. Сравнительный анализ сообществ // Вестник зоологии. — 1997. — Том 31, № 1–2. — С. 58–63.
- Наглов В. А. Биотопическая структура природных очагов лептоспироза *Pomona* пойменного типа // Эпидемиология, экология и гигиена: Сборник материалов 6-й итоговой региональной научно-практической конференции. — Харьков, 2003а. — Часть 1. — С. 106–109.
- Наглов В. А. Особенности природных очагов лептоспироза серогруппы *Hebdomadis* в Харьковской области // Эпидемиология, экология и гигиена: Сборник материалов 6-й итоговой региональной научно-практической конференции. — Харьков, 2003б. — Часть 1. — С. 120–125.
- Наглов В. Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Mammalia, Muridae) в Харьковской области // Фауна в антропогенному середовищі / За ред. І. В. Загороднюка. — Луганськ, 2006. — С. 91–99. — (Праці Теріологічної Школи, випуск 8).
- Наглов В. А., Кондратенко А. В., Кузнецов В. Л. Сообщества мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины // Зоологический журнал. — 2003. — Том 82, № 5. — С. 639–647.
- Наглов В. А., Ткач Г. Е. Мелкие млекопитающие (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — обитатели скирд // Вестник зоологии. — 1998. — Том 32, № 3. — С. 77–84.
- Песенко Ю. Н. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — Москва: Наука, 1982. — 287 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск. Высшая школа, 1964. — 327 с.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Полякова Л. В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemerdionalis* на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. — 1998. — Том 77, № 1. — С. 95–100.
- Федоров Э. И., Наглов В. А., Чепига Л. П. и др. Морфология природного очага лептоспироза *Pomona* степной зоны // ЖМЭИ. — 1986. — № 8. — С. 32–35.
- Федорченко А. А., Загороднюк И. В. Мыши рода *Sylvaeetus* Нижнего Дуная. Сообщение 2. Распространение и численность // Вестник зоологии. — 1994. — Том 28, № 4–5. — С. 55–64.
- Шварц Е. А., Замолодчиков Д. Г. Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоологический журнал. — 1991. — Том 70, № 4. — С. 113–124.
- Щепотьев Н. В., Спицын Н. А. Опыт картирования размещения и численности вида на границах ареала (рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) в Нижнем Поволжье) // Зоологический журнал. — 1965. — Том 44, № 1. — С. 142–145.