РОЗДІЛ 2
МЕТОДИ АНАЛІЗУ ХАРАКТЕРУ ПРОСТОРОВОГО РОЗПОДІЛУ ОРГАНІЗМІВ

Другою важливою екологічною характеристикою досліджуваної популяції є характер просторового розподілу особин.

Коли особини не схильні до яких-небудь стійких (негативних чи позитивних) взаємодій, вони розподілені в просторі випадково (рис.2.1-А). Коли ж відносини між особинами в своїй основі антагоністичні (негативні), між ними діють сили відштовхування, тому, якщо середовище досить однорідне, просторове розміщення особин виявиться близьким до рівномірного (рис.2.1-Б). І, нарешті, якщо в поводженні особин переважає тенденція до позитивних взаємодій, їхнє розміщення в однорідному середовищі може бути груповим (рис.2.1-В). Крім того, груповий тип розподілу особин у просторі може бути пов'язаний з нерівномірністю (гетерогенністю) самого абіотичного та біотичного середовища.

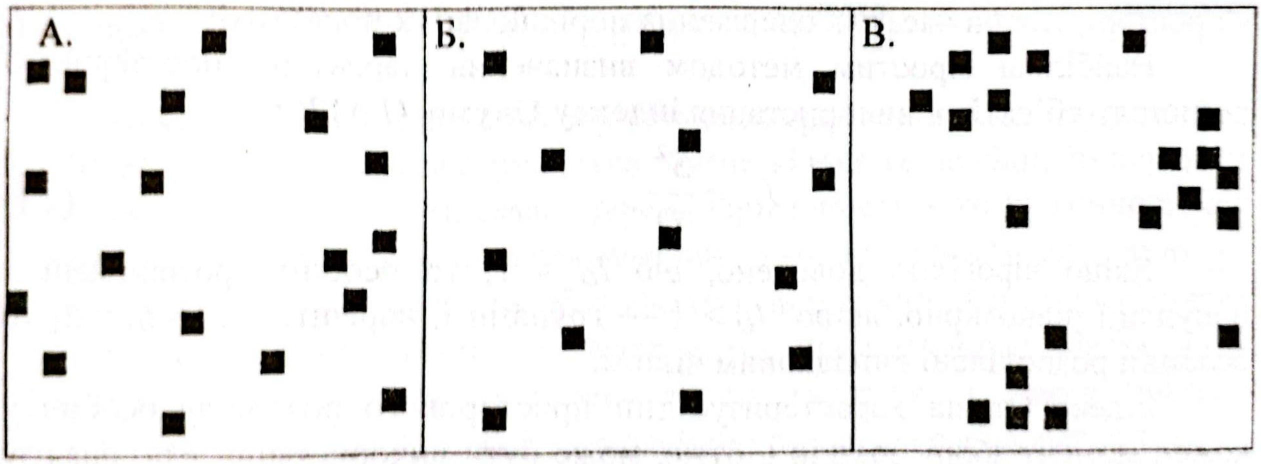

Рис. 2.1. Головні типи просторового розподілу об'єктів: А — випадкове; Б — рівномірне; В — групове розташування.

Характер розподілу особин у просторі може змінюватися в часі. Наприклад, у період статевої активності багато організмів прагнуть скоріше знайти собі статевого партнера, тому в цей період випадковий тип розміщення особин може змінюватися груповим. Змінюється просторова структура популяції і при різних рівнях чисельності. При підвищенні чисельності понад якийсь визначений рівень рівномірний або груповий розподіл змінюється випадковим. Тобто, як правило перенаселення веде до зменшення рівня організації.

2.1. Методи оцінки характеру просторового розподілу, засновані на однократному обліку

Усі методи визначення характеру просторового розподілу особин засновано на важливій особливості випадкового розподілу, яка полягає в тому, що для цього типу розподілу середнє арифметичне дорівнює варіанс (як і для розподілу Пуассона, що використовується як модельний при перевірці відповідності емпіричного розподілу випадковому). Якщо ми визначимо середню щільність організмів у досліджуваній популяції методом пробних майданчиків (або трансект) і розрахуємо варіансу цього показника, то при $D = S^2$ розподіл особин виявиться випадковим, при $D >$ S^2 — рівномірним, а при $D < S^2$ — груповим.

Необхідно вказати, що при зміні масштабу пробного майданчика тип розподілу особин у просторі може змінюватися. Тому обов'язково необхідно дотримуватися однотипності методів дослідження популяції як у просторі, так і в часі для одержання порівнюваних показників.

Найбільш простим методом визначення характеру просторового розподілу об'єктів є використання **індексу Одума** (I_O) [26]:

$$I_O = \frac{S^2}{D}. \qquad (2.1)$$

Якщо вірогідно доведено, що $I_O < 1$, то особини розподілені у популяції рівномірно, якщо $I_O > 1$ — групами і, нарешті, якщо $I_O = 1$, то особини розподілені випадковим чином.

Індекс Одума характеризує тип просторового розподілу особин у кожен момент збору зразків і, отже, може бути використаний для аналізу зміни просторової структури популяції в часі.

Приклад 2.1. Необхідно визначити тип просторового розподілу особин (з використанням індексу Одума) для даних з прикладу 1.1.

Використовуємо отримані дані оцінки середньої щільності (використовуються первинні результати, тобто середня оцінка щільності популяції для території пробного майданчика, не приводячи отримані значення до стандартної одиниці площі, наприклад до 1 м^2) і величини її варіанси:

$$D = 3{,}3 \text{ особини/м}^2;$$

$$S^2 = 10{,}0\,;$$
$$n = 24.$$

Отже, значення індексу Одума дорівнюватиме:

$$I_O = \frac{10{,}0}{3{,}3} = 3{,}33.$$

Однак на цьому аналіз не закінчується. Необхідно довести вірогідність отриманого результату, тобто проаналізувати, чи вірогідно відрізняється значення I_O від 1.

Рівень значимості індексу Одума можна оцінити, порівнюючи розраховане значення I_O з табличним значенням F-критерію Фішера-Снедекора з числом ступенів свободи $df = n - 1$ (додаток В).

У нашому прикладі $df = 24 - 1 = 23$ і табличне значення F-критерію Фішера-Снедекора складає 2,01. Оскільки 3,33 > 2,01, можна зробити висновок, що вибіркова варіанса вірогідно перевищує оцінку вибіркової середньої арифметичної, тобто $D < S^2$ і розподіл особин носить груповий характер.

Примітка 2.1. У тих випадках, коли $D > S^2$, розраховується зворотна величина — D/S^2, яка потім порівнюється з табличним значенням F-критерію Фішера-Снедекора з числом ступенів свободи $df = n - 1$. Якщо розраховане значення перевищує табличне, робиться висновок про те, що розподіл носить рівномірний характер.

Якщо ми маємо досить велику кількість пробних майданчиків (кілька десятків), у межах яких зустрічається лічена кількість особин, то характер просторового розподілу (а саме - рівень вірогідності його відмінності від випадкового) може бути проаналізований з використанням критерію χ^2-квадрат Пірсона (χ^2). Цей спосіб полягає в порівнянні фактичних частот зустрічальності груп тварин з чисельністю, що відповідає членам ряду Пуассона, теоретичним частотам тобто частотам, з якими повинні зустрічатися групи з 0, 1, 2, 3, 4,..., n особин при випадковому розподілі.

На підставі візуального аналізу збігу фактичних і теоретичних частот можна відзначити, що якщо частота малих груп (включаючи порожні вибірки) і рясних груп вище, а частота середніх за величиною груп нижче, ніж очікувана, то ми маємо справу з груповим розподілом. Протилежна ситуація характеризує рівномірний розподіл.

Приклад 2.2. При аналізі 72 пробних майданчиків (розміром 0,25 м^2) в 28 з них не було зареєстровано жодної тварини, у 18 - одна,у 9 - дві, у 7 - три,у 5 - чотири, в 1 - п'ять, у 2 - шість і ще у 2 – сім тварин.

Треба визначити тип просторового розподілу особин у даній популяції.

Спочатку знаходимо середню оцінку щільності особин досліджуваної популяції і її варіансу — D = 1,50; S^2 = 3,23. Використовуючи індекс Одума можна показати, що розподіл особин в цій популяції групового типу, оскільки розраховане значення I_O = 3,23/1,50 ≈ 2,1 перевищує табличне значення F = 1,49 при df = 72 - 1 = 71 (додаток В).

Примітка 2.2. При великій кількості числа ступенів свободи, для яких немає табличних значень F-критерію Фішера-Снедекора, його рівень значимості може бути також оцінений за допомогою u-перетворення:

$$u = \frac{(1-k)(\sqrt[3]{F}-1)}{\sqrt{k(\sqrt[3]{F^2}+1)}}, \qquad (2.2)$$

де $k = 2 : (9 \cdot df)$.

У прикладі 2.2 фактичне значення F (розраховане як індекс Одума) складало 2,1 при df = 72 - 1 = 71; k = 2 : (9·71) = 0,0031. Отже, значення u дорівнює:

$$u = \frac{(1-0{,}0031)\cdot(\sqrt[3]{2{,}1}-1)}{\sqrt{0{,}0031\cdot(\sqrt[3]{2{,}1^2}+1)}} = 3{,}108.$$

Оскільки розраховане значення u перевищує критичне $u_{\alpha=0,05}$=1,96, робиться висновок, що розраховане значення F-критерію Фішера-Снедекора вірогідно перевищує відповідне табличне для того ж рівня значущості.

Необхідно оцінити вірогідність отриманого результату, порівнявши фактичні частоти розподілу з частотами ряду Пуассона при D = 1,5.

Як відомо, частоти ряду Пуассона задаються формулою:

$$Y = e^{-D}\frac{D^X}{X!}. \qquad (2.3)$$

Для розрахунку теоретичних частот складаємо таблицю 2.1.

Значення ряду Пуассона можна взяти з будь-якого підручника з математичної статистики чи біометрії (наприклад, у книзі Г.Ф.Лакіна) або розрахувати. Вираження для розрахунку теоретичних частот у нашому випадку буде мати вигляд:

$$Y = e^{-1,5}\frac{1{,}5^X}{X!} = 0{,}223\cdot\frac{1{,}5^X}{X!}.$$

У такий спосіб для X = 0 значення ряду Пуассона буде дорівнювати: Y_0 = 0,223 (з огляду на те, що $1{,}5^0$ = 1 і 0! = 1). Для X = 1:

$$Y_1 = 0{,}223\times\left(\frac{1{,}5^1}{1!}\right) = 0{,}335.$$

Теоретичні ж частоти одержують множенням відповідного значення ряду Пуассона на загальну кількість досліджуваних пробних майданчиків (тобто, n). Наприклад, теоретичне значення частоти зустрічальності майданчиків, на яких було зареєстровано 3 тварини, складає: 0,126 · 72 = 9,1.

Таблиця 2.1

Кількість особин на майданчику (X)	Фактичні частоти	Значення ряду Пуассона (Y)	Теоретичні частоти
0	28	0,223	16,1
1	18	0,335	24,1
2	9	0,251	18,1
3	7	0,126	9,1
4	5	0,047	3,3
5	1	0,014	1,0
6	2	0,004	0,3
7	2	0,001	0,1
Сума	72	1,000	72,1

Тепер для того, щоб оцінити рівень вірогідності розходжень фактичних і теоретичних частот, ми використовуємо **критерій χ^2-квадрат Пірсона** (χ^2):

$$\chi^2 = \frac{\sum(\Phi - T)^2}{T}, \tag{2.4}$$

де Φ — фактичні значення частот; T — теоретичні.

Оскільки при використанні критерію χ^2-квадрат Пірсона необхідно, щоб порівнювані частоти були не менш 4-5, об'єднуємо значення частот зустрічальності для чотирьох останніх груп (для пробних майданчиків, що містили від 4 до 7 особин) в одну групу (нові значення частот тоді будуть: для фактичного розподілу — 5+1+2+2 = 10; для теоретичного — 3,3+1,0+0,3+0,1 = 4,7).

Розраховуємо оцінку критерію χ^2-квадрат Пірсона :

$$\chi^2 = \frac{(28-16{,}1)^2}{16{,}1} + \frac{(18-24{,}1)^2}{24{,}1} + \frac{(9-18{,}1)^2}{18{,}1} + \frac{(7-9{,}1)^2}{9{,}1} + \frac{(10-4{,}7)^2}{4{,}7} = 21{,}38 \cdot$$

Отримане значення критерію χ^2-квадрат Пірсона тепер необхідно порівняти з табличним ($\chi^2_{табл}$) для відповідного числа ступенів свободи (df). Для того, щоб розрахувати число ступенів свободи, необхідно від загальної кількості градацій показника X (в нашому випадку зустрічалися пробні майданчики з 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 і 7 тваринами, тобто усього 8 градацій) відняти 2. Але необхідно також враховувати кількість об'єднаних груп (в нашому випадку були об'єднані чотири останні групи і загальна кількість градацій знизилася до 5). Число ступенів свободи для даного прикладу буде дорівнювати $df = 5 - 2 = 3$. Якщо розраховане значення критерію χ^2-квадрат Пірсона перевищує табличне (додаток Д), це свідчить про вірогідне розходження двох порівнюваних рядів за характером розподілу; якщо ж табличне значення буде більше – вірогідних розходжень немає.

Як бачимо, отримане нами значення $\chi^2 = 21,38$ набагато перевищує табличне $\chi^2_{табл} = 7,81$ для даного числа ступенів свободи. Отже можемо зробити висновок, що розподіл особин досліджуваної популяції вірогідно відрізняється від випадкового.

Як видно з рисунка 2.2, для фактичного розподілу характерні великі значення частот для майданчиків, що взагалі не містять жодної тварини, а також для майданчиків, на яких зареєстровано велике число тварин (6-7).

Робимо висновок, розподіл особин досліджуваної популяції має чітко виражений груповий характер.

Деякою модифікацією індексу, запропонованого Одумом є **індекс дисперсії Соутвуда** (I_d) [46]. Він показує вірогідність відмінності аналізованого розподілу від рівномірного:

$$I_d = \frac{S^2(n-1)}{D}. \qquad (2.5)$$

Для оцінки рівня вірогідності розраховане значення даного показника порівнюють з табличними значеннями χ^2-квадрат Пірсона для числа ступенів свободи $df = n - 1$ (тобто число пробних майданчиків мінус одиниця).

Приклад 2.3. Необхідно оцінити характер розподілу особин на підставі індексу дисперсії Соутвуда за даними, наведеними у прикладі 1.1

Знову використовуємо отримані оцінки середньої щільності і величини її варіанси: $D = 3,3$ особин/м^2; $S^2 = 10,0$; $n = 24$. Таким чином:

$$I_d = \frac{10 \cdot (24-1)}{3,3} = 69,7.$$

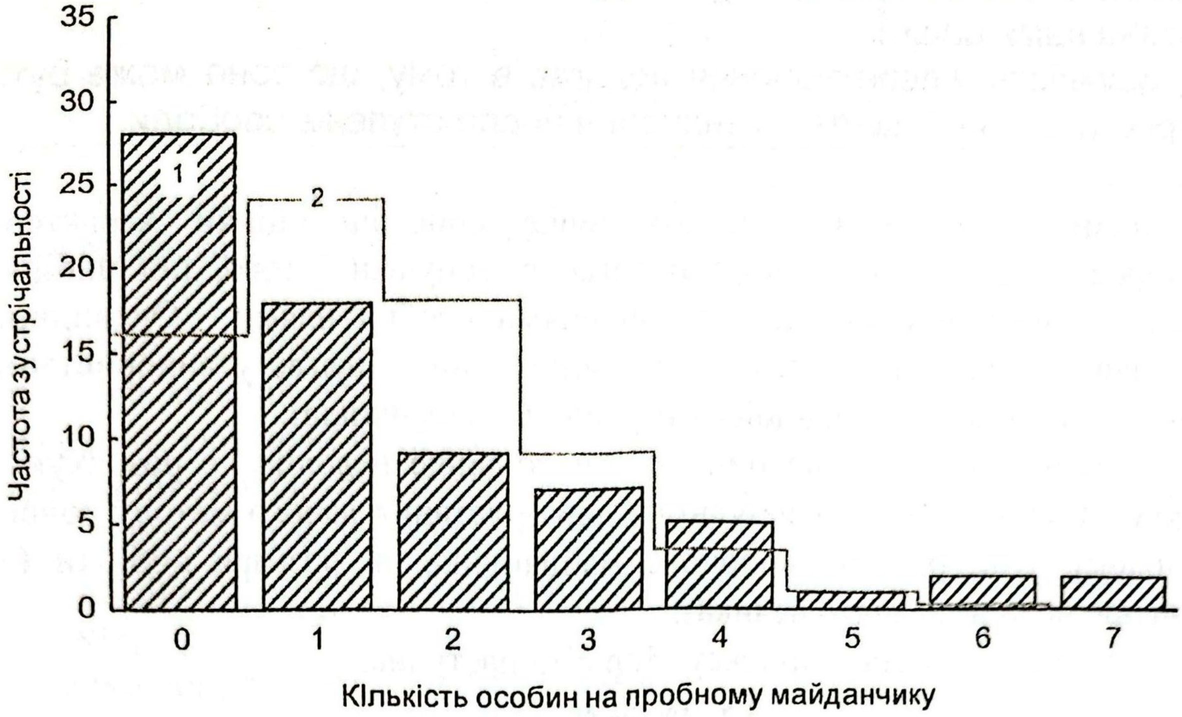

Рис. 2.2. Емпіричний (1) та теоретичний (2) розподіл для даних з прикладу 2.2.

Табличне значення χ^2-квадрат Пірсона при числі ступенів свободи df =24-1=23 складає 35,17. Отже, тип розподілу досліджуваної популяції вірогідно відрізняється від рівномірного.

Примітка 2.3. При використанні індексу Соутвуда може зустрітися ситуація, коли значення числа ступенів свободи буде перевищувати табличні значення критерію χ^2-квадрат Пірсона (тобто df > 30). У такому випадку вірогідність відмінності отриманого значення індексу Соутвуда від табличного визначається за допомогою u-перетворення:

$$u = 3 * \sqrt{\frac{df}{2}} * \left(\sqrt[3]{\frac{\chi^2}{df}} + \frac{2}{9 * df} - 1 \right). \qquad (2.6)$$

Наприклад, використовуючи розраховане значення індексу Соутвуда з прикладу 2.3, визначимо за допомогою u-перетворення вірогідність відмінності його від табличного значення критерію χ^2-квадрат Пірсона. Для χ^2 = 69,7 і df = 23 розраховуємо значення u:

$$u = 3 \cdot \sqrt{\frac{23}{2}} \cdot \left(\sqrt[3]{\frac{69,7}{23}} + \frac{2}{9 \cdot 23} - 1 \right) = 4,68 \; .$$

Оскільки отримане значення u перевищує критичне $u_{\alpha=0,05}$=1,96, відповідно розраховане значення індексу Соутвуда перевищує табличне значення критерію χ^2-квадрат Пірсона для $df = 25$ (що було показано нами вище).

Зручність u-перетворення полягає в тому, що воно може бути використане для будь-якого значення числа ступенів свободи.

Один з недоліків описаних вище способів оцінки характеру просторового розподілу особин полягає в допущенні того, що вибірка набагато менша, ніж утворені скупченнями особин плями. Очевидний вихід, що дозволяє нівелювати таке допущення, полягає у використанні великого числа невеликих вибірок (пробних майданчиків).

Методом, що позбавлений описаного вище недоліку, є розрахунок **індексу Морісіта** [44]. На результати використання даного методу зовсім не впливають ні розміри пробного майданчика, ні розміри вибірки (за умови, що вона не занадто велика).

Формула для оцінки індексу Морісіта наступна:

$$I_\delta = n\frac{\left(\sum fN_i\right) - N}{N(N-1)}, \qquad (2.7)$$

де n — загальна кількість використаних пробних майданчиків; f — кількість майданчиків, що містять N_i особин; N — загальна кількість особин із усіх майданчиків (тобто $N = \Sigma N_i$).

Індекс Морісіта $I_\delta = 1$ при випадковому розподілі, $I_\delta < 1$ при рівномірному і $I_\delta > 1$ при груповому.

Приклад 2.4. Оцінити просторовий розподіл особин із прикладу 2.2, використовуючи індекс Морісіта.

Для зручності розрахунків вихідні дані заносимо в таблицю 2.2.

Таблиця 2.2

N_i	f	N_i^2	fN_i^2
0	28	0	0
1	18	1	18
2	9	4	36
3	7	9	63
4	5	16	80
5	1	25	25
6	2	36	72
7	2	49	98
Сума			392

Оскільки $N = 108$, $n = 72$, то:

$$I_\delta = 72 \cdot \frac{392-108}{108 \cdot (108-1)} = 1{,}77.$$

Отримані результати знову свідчать про груповий характер просторового розподілу особин досліджуваної популяції.

Для рослин, нерухомих тварин, а також для оцінки розподілу в просторі колоній або житла тварин (нір лис і гризунів, гнізд птахів, нір павуків тощо) може бути використаний **метод Дайса**. Він полягає у вимірі будь-яким стандартним способом відстаней між особинами.

Якщо потім побудувати графік частотного розподілу квадратних коренів цих відстаней, то форма отриманого розподілу буде свідчити про характер розподілу. Нормальна дзвоникоподібна крива свідчить про випадковий розподіл, скошена вправо — про рівномірний, скошена вліво — про груповий. Міру ступеня "скошеності" можна оцінити кількісно, використовуючи значення коефіцієнту асиметрії даного розподілу або методи, що дозволяють дати оцінку вірогідності відхилення аналізованого розподілу від нормального (наприклад критерій Колмогорова-Смирнова; процедуру розрахунку цього показника докладно описано у розділі 6).

2.2. Методи оцінки характеру просторового розподілу, засновані на багаторазових обліках

Усі запропоновані вище методи характеристики просторового розподілу особин (об'єктів) у популяції використовуються при одноразовому аналізі, тобто дають характеристику типу розподілу в момент збору матеріалу. Однак, як ми вже вказували вище, у різний час характер просторового розподілу особин може істотно мінятися. Два запропонованих нижче методи характеризують типовий для даної популяції характер просторового розподілу в плині тривалого періоду часу і базуються на наборі пар значень середньої щільності і їх варіанс, отриманих при серії одноразових зборів матеріалу.

Середня щільність особин у популяції піддається значним тимчасовим коливанням. Оскільки при збільшенні середньої щільності зростає також оцінка варіанси щільності, то у таких випадках залежність між даними оцінками може бути описана виразом:

$$S^2 = D + \frac{D^2}{k}, \qquad (2.8)$$

де k — показник, що характеризує мінливість оцінок середньої щільності в різні моменти часу. У цьому випадку розподіл особин у просторі апроксимується негативним біноміальним законом. Даний розподіл виводиться з розподілу Пуассона, але базується на гіпотезі, що середнє значення не фіксовано, а змінюється випадково. Такий розподіл може бути застосовний до популяцій, що утворять скупчення, причому останні розподілені випадково.

Якщо показник $k \to +\infty$, то негативний біноміальний розподіл наближається до розподілу Пуассона, тобто розподіл особин у популяції (або їхніх скупчень) має випадковий характер, якщо ж $k << +\infty$, то це вказує на те, що особини в популяції зібрані у більш-менш численні скупчення [20].

У таких випадках характер просторового розподілу особин у популяції може бути оцінений при використанні параметрів **рівняння Тейлора** [47], що описує залежність між показниками варіанс і середньої щільності, оцінених для досліджуваної популяції під час декількох послідовних відвідувань (період дослідження, як правило складає 2-3 роки, а загальна кількість відвідувань за цей час — 20-30):

$$S^2 = aD^b. \tag{2.9}$$

Якщо значення коефіцієнта b рівняння Тейлора близько до 1, то ми маємо справу з випадковим розподілом, якщо вірогідно перевищує 1, то розподіл особин має груповий характер.

Примітка 2.4. Рівняння Тейлора засновано на тій особливості негативного біноміального розподілу, що воно з високим ступенем точності може бути апроксимоване показовою залежністю, тобто

$$S^2 = D + \frac{D^2}{k} \equiv a * D^b. \tag{2.10}$$

При цьому, якщо показник негативного біноміального розподілу $k \to +\infty$ (тобто розподіл особин носить випадковий характер; див. вище), то показник ступеня рівняння Тейлора $b \to 1$.

Особливість даного методу полягає в тому, що величина параметра b зовсім не залежить ні від числа пробних майданчиків, ні від загального числа тварин у них. Цей параметр є досить важливою характеристикою різних видів (або популяцій), оскільки його значення залишаються відносно постійними в часі.

Статистичний висновок про рівність або перевищення отриманого значення параметра b за одиницю (тобто маємо ми справу з випадковим розподілом чи груповим) робиться, використовуючи t-критерій Ст'юдента:

$$t = \frac{1 - b}{SE_b}, \tag{2.11}$$

де SE_b — помилка параметра b. Отримане значення t-критерію Ст'юдента порівнюють з табличним значенням для $df = n - 2$ (тобто кількість пар значень мінус 2) (додаток А).

Приклад 2.5. Визначити характер просторового розподілу особин у популяції, середні показники щільності і варіанси для якої за 20 послідовних зборів наведено в таблиці 2.3.

Таблиця 2.3

D	9,04	8,41	7,84	8,97	7,77	6,45	6,33	4,34	2,74	4,45
S^2	60,21	57,91	56,10	61,78	83,35	53,87	60,68	26,73	26,63	17,81
D	3,31	3,25	3,31	3,94	4,05	3,94	3,48	2,91	4,40	3,88
S^2	16,65	20,52	26,83	27,04	32,60	39,06	17,98	18,92	32,95	23,62

Рівняння Тейлора для наведених у таблиці даних має вигляд:

$$S^2 = 6{,}66 \cdot D^{1{,}06 \pm 0{,}14}.$$

Графік цього рівняння зображено на рис.2.3.

Знаходимо рівень вірогідності відмінностей отриманого значення параметра b від 1, тобто перевіряємо, чи маємо ми справу з груповим розподілом особин у даній популяції чи ні:

$$t = \frac{1 - 1{,}06}{0{,}14} = -0{,}43.$$

Табличне значення для $df = 20 - 2 = 18$ складає $t = 2{,}10$ (додаток А), що значно перевищує отримане нами значення (за модулем). Отже, особини досліджуваної популяції розподілені в просторі випадковим чином.

З другого боку, необхідно також враховувати той факт, що структура популяції може бути більш складною. Наприклад, особини можуть формувати невеликі скупчення, що у свою чергу також можуть бути розподілені або випадковим чином, або ж групами другого порядку. Існує метод, що дозволяє врахувати такий характер просторової структури популяції. Це — **метод Івао** [43].

Він також заснований на відношенні варіанси до середнього значення щільності, а характер просторового розподілу особин у популяції характеризується параметрами α і β лінійної залежності:

$$D^* = \alpha + \beta D, \tag{2.12}$$

де

$$D^* = D + \left(\frac{S^2}{D} - 1\right). \tag{2.13}$$

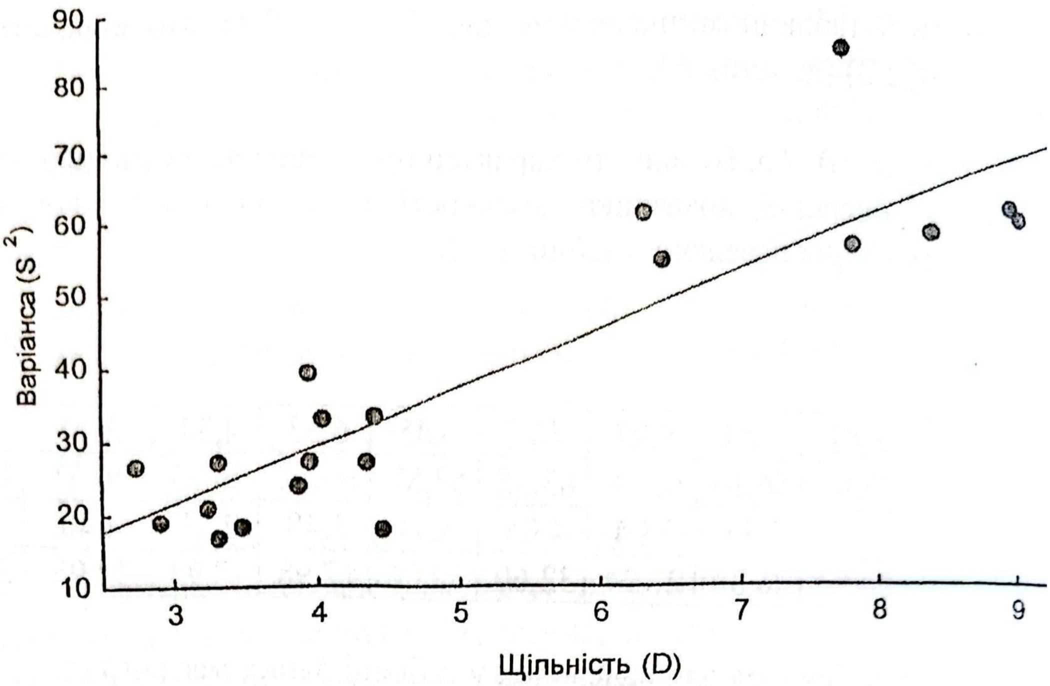

Рис.2.3. Залежність між показниками щільності та варіанси для даних з прикладу 2.5.

Для розподілу одиничних особин значення коефіцієнта $\alpha \leq 0$, а д групового розподілу — $\alpha > 0$; якщо ж особини або колонії розподіляють випадковим чином, то значення коефіцієнта $\beta \leq 1$, а при групово розподілі — $\beta > 1$. Рівень вірогідності відмінностей отриманих значе параметрів α і β від граничних визначається також за допомогою критерію Ст'юдента з урахуванням величин помилок даних параметрів (і в попередньому прикладі).

П р и к л а д 2.6. Визначити характер просторового розподі особин, використовуючи дані з приклада 2.5.

Параметри рівняння Івао (графік зображено на рис.2.4) для дан популяції наступні:

$$\alpha \pm SE_{\alpha} = 5{,}56 \pm 1{,}04;$$
$$\beta \pm SE_{\beta} = 1{,}14 + 0{,}19.$$

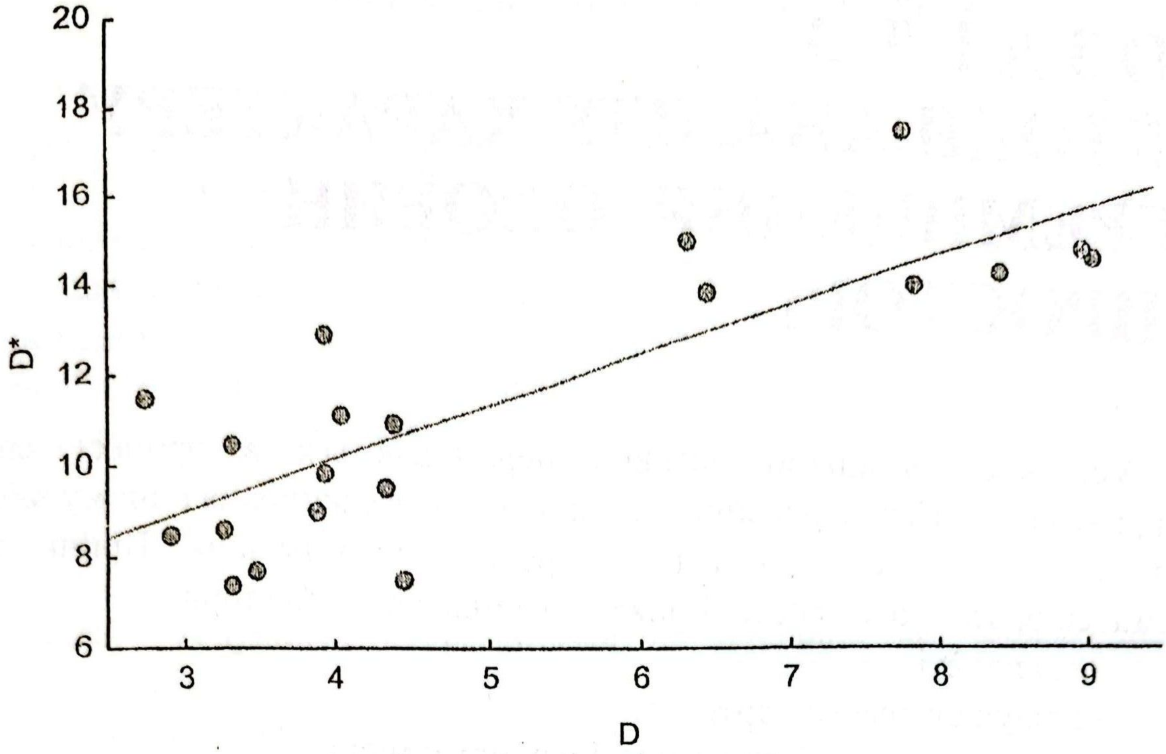

Рис.2.4. Графік залежності щільності (D) від "середньої скупченості" (D^*) для рівняння Івао

Визначаємо вірогідність відхилення отриманих значень, від граничних. Для параметра α значення t-критерію Ст'юдента складає:

$$t_\alpha = \frac{0-5,56}{1,04} = -5,34\ ,$$

для параметра β:

$$t_\beta = \frac{1-1,14}{0,19} = -0,74\ .$$

Табличне значення t-критерію Ст'юдента для df = 18 складає 2,10 (додаток А). Як ми бачимо, значення параметра α вірогідно перевищує граничне значення і, отже, особини в даній популяції формують скупчення, а оскільки отримане значення параметра β вірогідно не відхиляється від 1, то ці скупчення розподілені випадковим чином.

Як бачимо, ми уточнили наше уявлення про досліджувану популяцію, використовуючи метод Івао. Так як і при використанні методу Тейлора, ми з'ясували, що особини даної популяції мають випадковий макропросторовий розподіл, однак додатково було з'ясовано, що найчастіше особини зібрані в невеликі групи.