

# РОЗДІЛ 9

## МЕТОДИ АНАЛІЗУ УГРУПУВАНЬ

Дотепер ми мали справу з показниками, що характеризують різні показники одного окремо узятото виду (або популяції). Усі ці параметри використовуються при проведенні аутокологічних досліджень. У даному розділі розглядаються показники, що використовуються при проведенні сінекологічних досліджень, тобто при аналізі структури біоценозів або окремих їхніх частин (угруповань).

Для детального аналізу досліджуваного біоценозу існує цілий ряд показників, що характеризують:

- видове розмаїття і рівень домінування окремих видів;
- видове багатство;
- однорідність розподілу видів;
- рівень подібності між окремими парами різних біоценозів.

Розглянемо деякий біоценоз, що складається з  $n$  видів, і в ньому групу близьких у деякому відношенні популяцій (угруповання). Наприклад, це можуть бути квіткові рослини досліджуваної екосистеми, ґрунтові комахи, птахи і таке інше. Для визначення усіх вище перерахованих показників необхідно спочатку визначити як видовий склад аналізованої групи, так і показники їхньої абсолютної чисельності. Якщо неможливо провести повний кількісний облік всіх особин угруповання, приходиться прибігати до вибіркових оцінок, методи розрахунку яких наведено в розділі 1. Часто користуються й оцінками відносної чисельності або щільності.

### 9.1. Методи розрахунку показників домінування

Деякі види будуть частіше зустрічатися у вибірках і з високою чисельністю (*види-домінанти*), інші, навпроти, дуже рідко, і чисельність їх виявиться досить низкою. Чисельну характеристику співвідношення між чисельністю різних видів дає індекс домінування Симпсона ( $c$ ):

$$c = \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2, \quad (9.1)$$

де  $n_i$  — чисельність особин кожного з видів;  $N$  — сумарна чисельність особин всіх аналізованих видів.

Індекс домінування Бергера-Паркера враховує лише частку виду-домінанта:

$$D_{BP} = \frac{n_{\max}}{N}, \quad (9.2)$$

де  $n_{\max}$  — чисельність виду, що найбільше часто зустрічається.

Обидва показника приймають тим менше чисельне значення, чим більш вирівняно структуру домінування, тобто, чим ближче оцінки чисельності для усіх видів. При цьому індекс Симпсона надає звичайним видам більшу вагу, оскільки при зведенні в квадрат малих відносин ( $n_i/N$ ) виходять дуже малі величини.

*П р и к л а д 9.1.* При аналізі одного угруповання відзначено присутність 10 видів, чисельність особин яких представлено в таблиці 9.1.

Необхідно оцінити індекси домінування для даного угруповання.

Таблиця 9.1

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Чисельність (особин/га)	100	75	60	55	40	35	15	10	5	5

Насамперед необхідно обчислити загальну кількість особин усіх зареєстрованих видів:  $N = 100 + 75 + \dots + 5 + 5 = 400$ .

Тоді індекс домінування Симпсона розраховується як:

$$c = \left(\frac{100}{400}\right)^2 + \left(\frac{75}{400}\right)^2 + \dots + \left(\frac{5}{400}\right)^2 = 0,159.$$

Індекс домінування Бергера-Паркера більш простий в обчисленні:

$$D_{BP} = \frac{100}{400} = 0,250.$$

Якщо розрахувати показники відносного домінування кожного з видів (тобто, їхню частку в сумарній чисельності -  $p_i = (n_i/N) \cdot 100\%$ ), а потім нанести їх на графік у напівлогарифмічному масштабі, де уздовж осі ОХ розташовуються номери видів у міру убавання їхнього відносного домінування, то отримана крива (рис.9.1) дозволяє установити цікаві співвідношення її форми і деяких особливостей взаємовідносин видів в угрупованнях. Такі криві названі Уїттекером “кривими домінування-розмаїття”.

Крива I типу відповідає ситуації, коли всі члени угруповання знаходяться в сильній залежності від деякого ресурсу, причому має місце випадковий (але без перетинань) розподіл екологічних ніш видів уздовж градієнта даного ресурсу (так називана модель “розламаного стрижня”).



Крива II типу характерна для угруповань, що складаються з невеликого числа видів, між якими існує жорстка конкуренція за обмежені ресурси, нерідко в суворих умовах зовнішнього середовища.

Нарешті, крива III типу характерна для угруповання з високою видовою насиченістю в умовах, коли "успіх" того або іншого виду визначається великим числом незалежних і однорідних по силі впливу факторів.

Таким чином, чим вище крива і чим більш вона сплюснена, тим більше при даному числі видів загальне розмаїття.

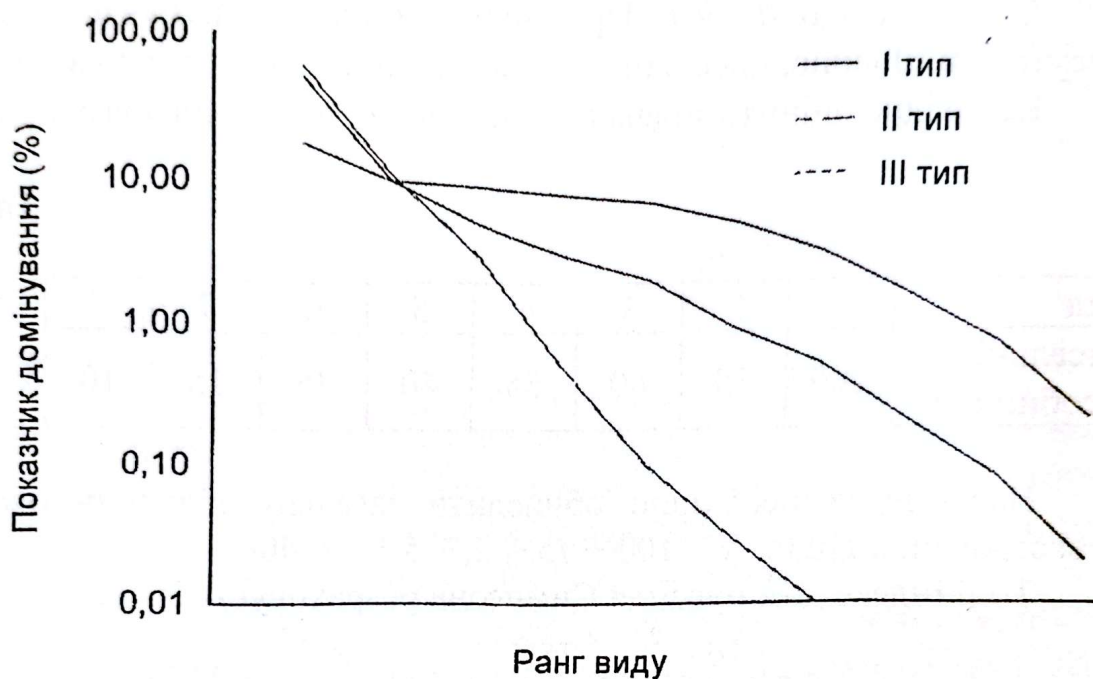


Рис. 9.1. Головні типи кривих домінування-розмаїття

Звичайно, у багатьох реальних угрупованнях криві домінування-розмаїття будуть відрізнятися від трьох зазначених вище типів, так що про характер біотичних відносин в угрупованнях із проміжними типами кривих можна судити за ступенем їхньої близькості до трьох варіантів, що зображені на рис.9.1, у послідовності від I типу до II через III.

Для даних з прикладу 9.1 крива домінування-розмаїття зображена на рис. 9.2; вона опинилася ближче усього до кривої I типу. Це свідчить про те, що в цьому прикладі розглядається група організмів з інтенсивною міжвидовою конкуренцією і територіальною поведінкою (прикладом такої групи може бути угруповання лісових птахів).

## 9.2. Методи розрахунку показників видового розмаїття та видового багатства

Видове розмаїття, або міра видової неоднорідності угруповання, визначається найчастіше за формулою Шеннона:

$$H_{Sh} = -\sum \left( \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} \right), \quad (9.3)$$

або за формулою Симпсона:

$$H_s = 1 - \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2 = 1 - c. \quad (9.4)$$

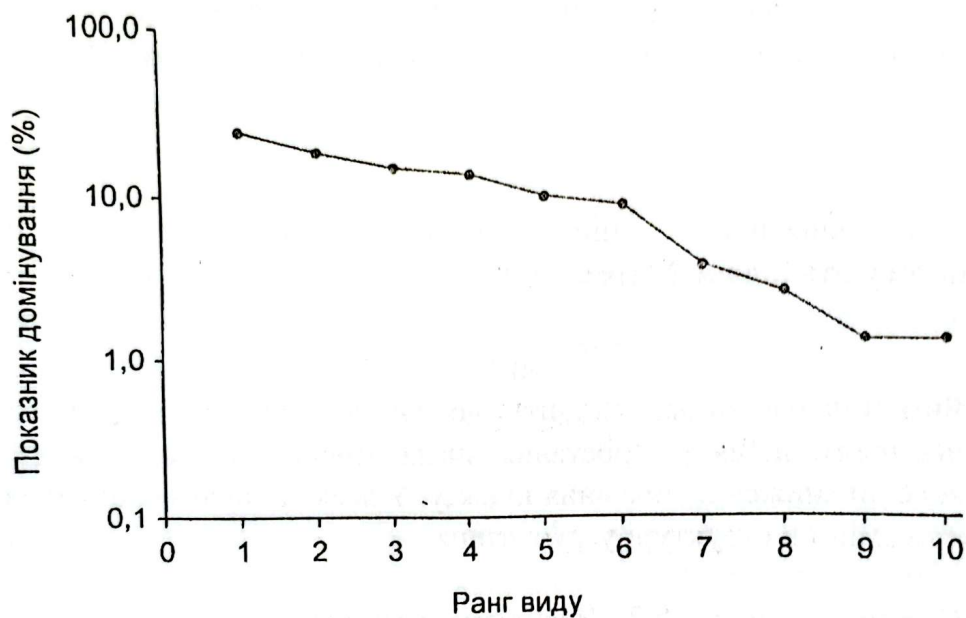


Рис. 9.2. Крива домінування-розмаїття для угруповання з прикладу 9.1

Як неважко перевірити, обидва показники володіють тією властивістю, що приймають максимально можливе значення при рівності чисельності усіх видів в угрупованні. При цьому показник розмаїття Шеннона  $H_{Sh} \rightarrow \ln s$ , а показник розмаїття Симпсона —  $H_s \rightarrow (s-1)/s$ , де  $s$  — загальна кількість видів. З іншого боку, коли частка якогось виду прагне до 1, а всіх інших — до нуля, обидва показники також прагнуть до нуля. При незмінному співвідношенні чисельностей і рівному числі видів пропорційне збільшення числа особин усіх видів не впливає на значення показника Шеннона. Показник розмаїття Симпсона знижує роль



рідких видів, тоді як показник Шеннона додає їм більшої ваги. Крім того, останній показник майже не залежить від розміру проби.

Оскільки багато авторів критично ставляться до використання поняття видового розмаїття як міри стабільності угруповання, іноді рекомендують у цьому зв'язку використовувати показники  $H_S$  тільки при довгострокових спостереженнях рівних площ в умовах навколишнього середовища, що змінюється.

Для того, щоб розмаїття усередині одного місцеперебування або одного типу угруповання не плутати з розмаїттям ландшафту або регіону, що містить суміш місцеперебувань, запропоновано наступні терміни:

1)  $\alpha$ -розмаїття для характеристики рівня розмаїття усередині місцеперебування або усередині угруповання;

2)  $\beta$ -розмаїття — розмаїття між місцеперебуваннями;

3)  $\gamma$ -розмаїття — розмаїття у великих регіонах біому, континенту, острова і т.д.

Для чисельної оцінки видового багатства угруповання використовують індекс Маргалєффа:

$$d_M = \frac{s-1}{\ln N} \quad (9.5)$$

Чим більше видів входить до складу угруповання, тим вище значення цього індексу. Зростання числа особин при незмінному числі видів веде до зниження значення індексу. У деяких випадках він може і не відбивати зміни в структурі угруповання.

*П р и к л а д 9.2.* Необхідно розрахувати показники видового розмаїття і видового багатства для даних із прикладу 9.1.

Значення показника видового розмаїття Симпсона визначити простіше всього так, як це одиниця мінус індекс домінування Симпсона, тобто

$$H_S = 1 - 0,159 = 0,841.$$

Показник розмаїття Шеннона:

$$H_{Sh} = -[0,25 \cdot \ln 0,25 + 0,188 \cdot \ln 0,188 + \dots + 0,013 \cdot \ln 0,013] = 1,986.$$

Нарешті, індекс видового багатства Маргалєффа:

$$d_M = \frac{10-1}{\ln 400} = 0,667.$$



Зі збільшенням числа видів в угрупованні максимальні значення показників розмаїття Шеннона і Симпсона збільшуються. Тому для одержання незалежних від числа видів характеристик прибігають до їх нормування шляхом віднесення до максимально можливого значення показника.

Зокрема, для оцінки рівномірності видового розподілу, що також відбиває ступінь розмаїття угруповання, використовують індекс Пієлу:

$$E = \frac{H_{Sh}}{\ln s}, \quad (9.6)$$

де  $H_{Sh}$  — значення показника розмаїття Шеннона для даного угруповання.

Індекс Пієлу приймає значення від 0 до 1. Для реальних угруповань даний показник рідко перевищує 0,80.

Для даних з попереднього прикладу, значення індексу Пієлу складає:

$$E = \frac{1,986}{\ln 10} = 0,863.$$

Не позбавлена змісту оцінка однорідності окремих пробних майданчиків у часі, тобто *відносної сталості розмаїття* їх біоти протягом річного циклу. У випадку непорушених ділянок з відносно стійкими кліматичними параметрами (наприклад у лісі) варто очікувати високого видового розмаїття, що слабо змінюється протягом усього року (або доступного для спостереження періоду активності). У порушеній системі з сильними коливаннями кліматичних факторів повинна спостерігатися більш виражена мінливість складу таксоценозів. Графічне зображення динаміки рівня розмаїття угруповання допоможе оцінити момент впливу дестабілізуючого фактора.

Міру однорідності ( $B_G$ ) розраховують за такою формулою:

$$B_G = \frac{H_{dt}}{H_S}, \quad (9.7)$$

$$H_{dt} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n H_i,$$

де  $H_S$  — загальне видове розмаїття;  $H_{dt}$  — середнє видове розмаїття окремих обліків, проведених у різний час;  $n$  — кількість обліків.

Посилення коливань чисельності, навіть при однаковому числі видів, призводить до помітно зниження показників  $H_{dt}$  і  $B_G$  протягом року.



Аналогічно, індекси розмаїтості, видового багатства або рівномірності можуть використовуватися і для аналізу просторової мінливості угруповання залежно від градієнта якогось із факторів середовища, або ж залежно від тиску антропогенного навантаження на біотоп.

Наприклад, у місці постійно діючого скидання в ріку недостатньо очищених стічних вод рівень розмаїття угруповання низький, тоді як далі від місця скидання значення цього показника поступово підвищується (рис. 9.3).

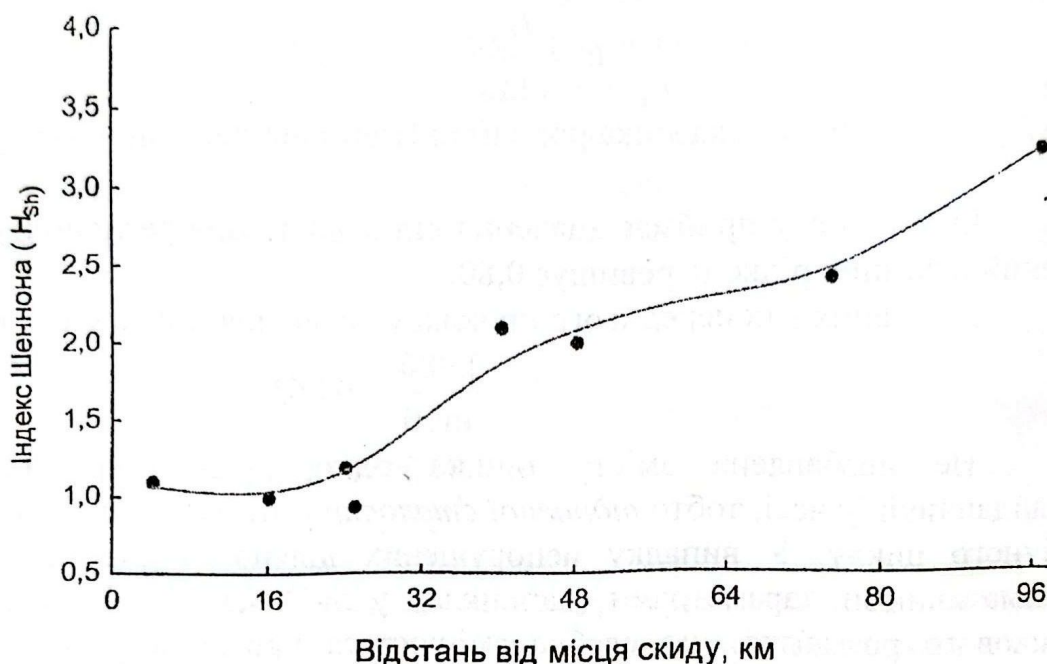


Рис. 9.3. Характер просторової мінливості рівня видового розмаїття угруповання залежно від відстані від місця постійно діючого скидання в ріку недостатньо очищених стічних вод

#### 9.4. Методи розрахунку індексів подібності фаун

Для порівняння між собою угруповань, що сформовані у різних місцеперебуваннях, а також для аналізу їхніх змін уздовж досліджуваного градієнта фактора середовища, використовується цілий ряд індексів подібності фаун, що базуються на оцінці часток загальних і відмінних видів у порівнюваній парі таксономічних наборів.

Першим етапом такого порівняння є складання списку усіх видів, що зустрічаються в обох наборах даних, при цьому відзначається чи зустрічається кожний з видів у даному угрупованні. Далі визначаються наступні значення:



$a$  — число видів, що зустрічаються в обох порівнюваних угрупованнях;

$b$  — число видів, наявних тільки в першому угрупованні і відсутніх у другому;

$c$  — число видів, наявних тільки в другому угрупованні і відсутніх у першому.

Перші два із запропонованих нижче індексів використовують лише дані про наявність або відсутність кожного з розглянутих видів у порівнюваних списках, тоді як для розрахунку двох інших необхідна інформація і про чисельність кожного з видів в обох угрупованнях.

**Індекс подібності Чекановського-С'єренсена** визначає відношення числа загальних видів до середнього арифметичного числа видів у двох списках:

$$I_{CS} = \frac{2a}{2a+b+c}. \quad (9.8)$$

Цей індекс виражає подібність видового складу біоценозів, наприклад на двох пробних майданчиках. Значення цього індексу  $I_{CS} = 0$ , якщо у двох угрупованнях немає жодного загального виду, і  $I_{CS} = 100$ , якщо усі види для двох майданчиків (угруповань) загальні.

Ступінь домінування кожного виду при цьому не враховується, як і при використанні індексу **Жаккара**, що визначає відношення загальних видів до числа видів в об'єднаному списку:

$$I_J = \frac{a}{a+b+c}. \quad (9.9)$$

**Індекс Ренконена**, навпроти, враховує рівень відносного домінування окремих видів, але досить чуттєвий до присутності в угрупованні явних домінантів, що при цьому можуть і неповно характеризувати розглянуті ценози:

$$I_D = \sum_{i=1}^s d_i^{\min}, \quad (9.10)$$

де  $d_i^{\min}$  — більш низьке (із двох наборів) значення індексу відносного домінування виду  $i$ , де  $i \in [1; s]$ .

Практично ідентичний індексу Ренконена індекс **перекривання по Роджерсу-Шенеру**:



$$C_{jk} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^s |p_{ij} - p_{ik}|}{2}, \quad (9.11)$$

де  $p_{ij}$ ,  $p_{ik}$  — частка  $i$ -того виду в загальному числі особин вибірок  $j$  та  $k$  (тобто, ті ж показники  $d_i$ , але тільки в частках одиниці).

Якщо індекси Ренконена і Роджерса-Шенера дорівнюють нулю, порівнювані угруповання абсолютно різні у фауністичному відношенні; якщо ж  $I_D = 100$ , чи  $C_{jk} = 1$ , то вони ідентичні.

*Приклад 9.3.* При порівнянні двох наборів видів отримано наступні результати:  $a = 15$ ;  $b = 7$ ;  $c = 13$ . Необхідно оцінити рівень близькості (індекси подібності) між цими двома угрупованнями.

Індекс подібності Чекановського-С'єренсена дорівнює:

$$I_{CS} = \left[ \frac{2 \cdot 15}{2 \cdot 15 + 7 + 13} \right] \cdot 100 = 60,0\%,$$

а індекс Жаккара:

$$I_J = \left[ \frac{15}{15 + 7 + 13} \right] \cdot 100 = 42,9\%.$$

*Приклад 9.4.* У таблиці 9.2 наведено значення чисельності для 10 видів, що відмічені у двох ценозах. Необхідно оцінити індекси подібності Ренконена і Роджерса-Шенера між ними.

Таблиця 9.2

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Угруповання 1										
Чисельність	10	5	—	5	25	10	2	1	—	—
$d^i$	17,2	8,6	0	8,6	43,2	17,3	3,4	1,7	0	0
Угруповання 2										
Чисельність	15	10	1	2	15	—	—	2	1	5
$d^i$	29,4	19,6	2,0	3,9	29,4	0	0	3,9	2,0	9,8

Сумарна чисельність особин усіх видів першого угруповання —  $N_1 = 58$ , другого —  $N_2 = 51$ . Розрахуємо показники відносного домінування  $d^i$  для кожного виду в обох угрупованнях. Для першого виду першого угруповання він дорівнює —  $d_1^1 = \left[ \frac{10}{58} \right] \cdot 100 = 17,2$ ; для другого виду



першого угруповання —  $d_1^2 = \left[ \frac{5}{58} \right] \cdot 100 = 8,6$  ; для першого виду другого угруповання —  $d_{II}^1 = \left[ \frac{15}{51} \right] \cdot 100 = 29,4$  і т.д. (у таблиці ці значення набрано курсивом).

Індекс Ренконена розраховується як сума мінімальних значень показників відносного домінування кожного з видів обох угруповань; наприклад, для першого виду показник відносного домінування приймає менше значення в першому угрупованні (17,2% проти 29,4%), для другого виду — також у першому угрупованні (8,6% проти 19,6%), для четвертого виду, навпроти, менше значення показника відносного домінування зареєстровано у другому угрупованні (8,6% проти 3,9%), і т.д.

Тоді індекс Ренконена дорівнює:

$$I_D = 17,2 + 8,6 + 0 + 3,9 + 24,9 + 0 + 0 + 1,7 + 0 + 0 = 56,3.$$

Таким чином, з огляду, з одного боку, на збіг присутності кожного виду в обох угрупованнях, а з іншого, і на їхню чисельність, індекс Ренконена показує, що рівень подібності між розглянутими угрупованнями складає 56,3%.

Для того, щоб розрахувати індекс перекривання Роджерса-Шенера, спочатку необхідно обчислити модулі різниці між показниками відносного домінування (представлені тут у частках одиниці).

Отже,

$$C_{jk} = 1 - \frac{|0,172 - 0,294| + |0,086 - 0,196| + \dots + |0 - 0,098|}{2} = 0,608.$$

Як і очікувалося, результати, отримані з використанням індексів Ренконена і Роджерса-Шенера, виявляються досить близькими.

Для порівняння, розраховані тільки на основі збігу числа видів в обох порівнюваних угрупованнях, значення індексу Чекановського-С'єренсена складає 66,7%, а Жаккара — 50,0%.

Після того, як розраховано показники подібності (враховуючи чисельність особин, або не враховуючи) між кожною парою угруповань (або вибірок), наступним етапом аналізу є класифікація наборів даних, тобто виявлення груп близьких за видовим складом угруповань.

Методи класифікації можуть бути використані не тільки при порівнянні фауністичних комплексів різних регіонів, але і для аналізу просторово-видової структури на більш низькому рівні — на рівні біотопів. Ординація за характером (мікро)біотопів представляє більший інтерес при проведенні сінекологічних досліджень, оскільки тут приходиться поєднувати однотипні стації в серії різних природно-географічних зон досліджуваної території. Ступінь близькості визначається мікрогеографічними особливостями порівнюваних стацій, що



знаходить своє відображення в близькості видового складу тваринного (або рослинного) населення.

Основою для таких порівнянь також служить первинний список усіх видів, що зустрічаються у всіх стаціях, де для кожного виду відзначено його присутність/відсутність відповідно у кожній стації (найчастіше ставлять "1", якщо вид присутній у даній стації, і "0", якщо він тут не зустрічається). Дана матриця служить основою для подальшої ординації (тобто, розбивки на більш однорідні групи) фаун досліджених стацій.

У попередньому прикладі розглянуто процес ординації фауністичних комплексів на основі розрахованих для кожної їх пари індексів близькості Жаккара. Однак при великій розмірності вихідної таблиці розрахунок усіх значень індексу подібності (наприклад Жаккара) без сучасного комп'ютерного обладнання та необхідного програмного забезпечення є досить довготривалою та стомлюючою процедурою. Однак розроблені комп'ютерні непараметричні процедури, що хоча і базуються на інших алгоритмах, ніж індекси подібності, однак також дозволяють одержувати цікаві результати при ординації об'єктів.

Спочатку на підставі матриці вихідної бази даних (тобто, матриці  $i \times j$ , де  $i$  — число видів, а  $j$  — число стацій) розраховується матриця близькості між кожною парою вибірок на підставі присутності/відсутності в них кожного з розглянутих видів. У підсумку одержуємо нову матрицю вимірності  $j \times j$ . Розрахунок цієї матриці виробляється автоматично в процедурі кластерного аналізу в пакеті STATISTICA. Як показує наш досвід, кращою метрикою для розрахунку відстаней при рішенні подібних задач є "частка незгоди" — Percent disagreement. Даний показник є відношенням суми розбіжностей в обох списках до загального числа видів:

$$P_D = \frac{b+c}{a+b+c}; \quad (9.12)$$

Значення величини  $(1-P_D)$  збігаються з оцінкою індексу Жаккара (якщо немає видів, що відсутні в обох вибірках).

Потім ця матриця використовується для ординації вихідних об'єктів у процедурі багатовимірного шкалювання. При своєму зародженні методи багатовимірного шкалювання були призначені для аналізу суб'єктивних суджень, хоча розроблялися не тільки для обробки психологічних даних, і тому цілком придатні й для проведення сінекологічних досліджень. Основною задачею непараметричного багатовимірного аналізу є задача, аналогічна розв'язувану з використанням параметричних методів (аналізу головних компонент чи факторного дискримінантного аналізу; див. розділ 10) — зниження вимірності первинних даних при мінімізації втрати вихідної інформації, й адекватне представлення об'єктів ординації в двох- або тривимірній проекції. Нижче представлено результати, отримані з



використанням методу багатовимірної шкалювання при аналізі просторової структури населення дрібних ссавців Копетдагу (рис.9.4).

Як видно з рис.9.4, у підсумку виділено 4 типи угруповань на підставі близькості їхнього видового складу дрібних ссавців (4 види комахоїдних, 2 види зайцеподібних 18 видів гризунів). Кожен виділений тип теріоугруповання характеризується подібністю екологічних умов (мікроорографічних, мікрокліматичних, фітоценотичних і т.п.), що більшою мірою визначає набір фонових видів дрібних ссавців. Перша вимірність відповідає рівню петрофітності фауністичних комплексів, а друга — відображає ступінь гігрорежиму місця перебування видів.

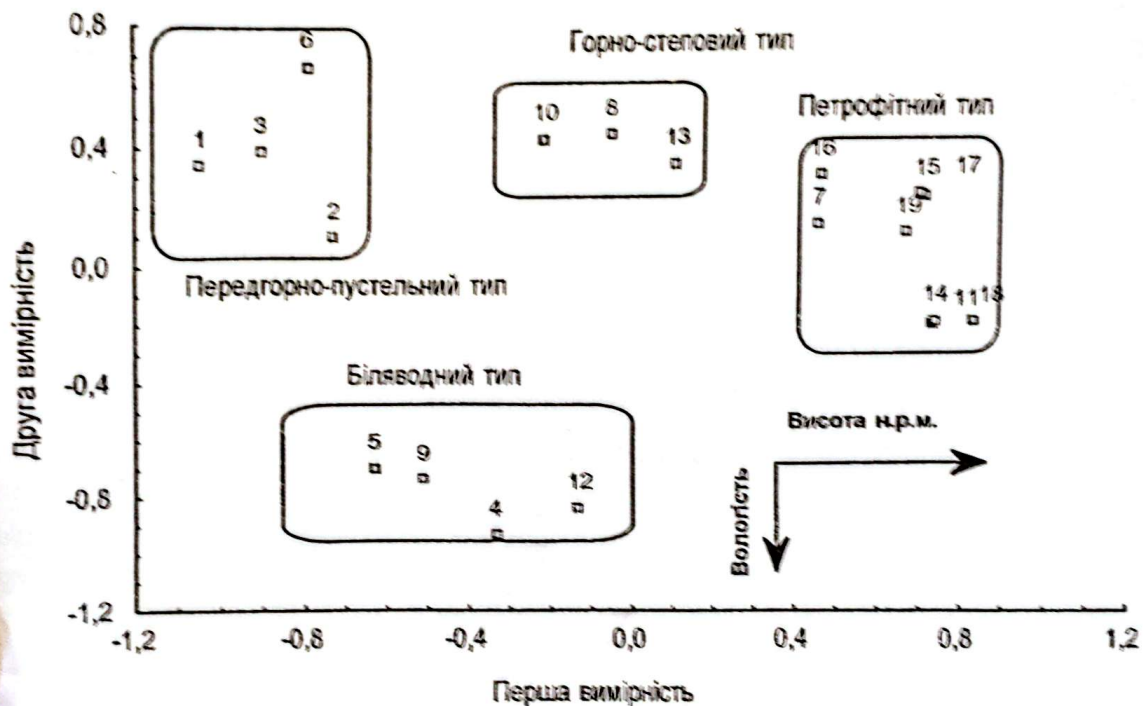


Рис. 9.4. Результати ординації 19 угруповань дрібних ссавців Копетдагу.

Класифікація й ординація об'єктів при сінекологічних дослідженнях має розглядатися із двох боків. По-перше, можуть класифікуватися угруповання на основі присутності/відсутності спільних видів з використанням індексів подібності (Жаккара, Чекановського-С'єренсена та т.п.) — так званий R-аналіз, а, по-друге, можуть класифікуватися види на основі частоти зустрічальності їх у різних біотопах — так званий Q-аналіз.

Для кожного біотопу може бути дана не тільки якісна оцінка присутності виду (у виді бінарної системи запису), але і кількісна на основі частоти зустрічальності даного виду в серії проб від загального числа



розглянутих у даному біотопі проб. Матрицю подібності для кожної пари видів тоді можна розрахувати, скориставшись індексом Піанки ( $I_{jk}$ ):

$$I_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}}, \quad (9.13)$$

де  $P_{ij}$  і  $P_{ik}$  — відносна частота зустрічальності в  $i$ -тому біотопі  $j$ -того та  $k$ -того видів (всього досліджено  $n$  біотопів) При подібності фауністичного складу і близькості ймовірностей зустрічі кожного виду в двох порівнюваних біотопах даний показник прагне до 1, у зворотному випадку — до 0.