

Показник ступеня біотопної приуроченості у дослідженнях екології видів та структури угруповань

Ігор Загороднюк, Володимир Наглов*

Національний науково-природничий музей НАН України (Київ, Україна)
e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X
Харківська обласна санепідемстанція (Харків, Україна)

Zagorodniuk, I. Naglov, V. The index of habitat preference in ecological studies of species and of the structure of communities. — The essence and features of calculating the degree of habitat preference of species are considered. This index is an easy-to-use statistical approach to describe and analyse the ecological characteristics of species and communities. Its value lies in the possibility of quantitative evaluation of the association level of species to habitats and allows to objectify the concept of steno- and eurytopicity. The limits of index variation (from -1 to $+1$) are convenient to estimate the level of habitat preference (positive values), avoidance (negative values), or indifference (0). This approach allows to form rating lists of habitats and species in habitats according to the degree of preferences. Examples of application of the index in studies of faunal complexes of small mammals are considered.

Вступ

Методи статистичного аналізу даних знаходять все ширше застосування в еколого-фауністичних дослідженнях, в тому числі при аналізі біотопної приуроченості видів, описі структури угруповань та локальних фаун (Песенко 1982; Межжерин *et al.* 1991). Однак, відсутність єдиного методологічного підходу ускладнює порівняння даних, наведених різними авторами, а відсутність практики використання статистичних підходів для аналізу екології видів і структури угруповань (при достатній розробці цієї теми у спеціальній літературі) веде до зниження якості досліджень і зведення їх результатів до простих описів складу фауни та рівнів чисельності різних видів.

В основі повідомлення — опис техніки розрахунку міри біотопної приуроченості видів, опрацьованої на основі розробок Ю. Песенка (1982), що попередньо викладено у нашій праці «Статистичний аналіз приуроченості видів і структури угруповань» (Наглов & Загороднюк 2006).

Мета цієї праці — викласти ідею та особливості застосування і алгоритм розрахунку показник біотопної приуроченості і розглянути приклади його застосування при аналізі екології видів та угруповань.

* Підготовлено в пам'ять про спільні дослідження з В. О. Нагловим (30.09.1930–13.05.2009).

Сутність методики

Розподіл виду за біотопами неоднорідний і залежить від багатьох факторів — забезпеченості їжею та іншими важливими ресурсами, наявності сховищ, місць відпочинку та розмноження, від його власної екологічної пластичності, від взаємин з іншими видами, що входять до угруповання цього біотопу тощо. Звісно, у кожного виду є типові для нього біотопи (оселища), яким він надає перевагу, але є біотопи, яких він уникає.

Всередині ареалу характер зв'язку кожного виду з різними біотопами також може суттєво змінюватися. Наприклад, нориця руда, що мешкає переважно в суходільних лісах, на півдні ареалу зустрічається майже виключно в заплавах річок (Щепотьєв & Спицин 1965; Наглов 1996). З'ясування характеру використання видом території та розподіл за біотопами важливі не тільки для пізнання особливостей його біології, але і для оцінки ролі виду в структурі угруповань, для охорони видів, регуляції їх чисельності, ролі у природних вогнищах зоонозів (Наглов *et al.* 2006).

Для з'ясування особливостей біотопної приуроченості виду, його місця в угрупованнях у різних частинах його ареалу, а також особливостей структури певного типу видових угруповань на різних територіях і в різних природних зонах необхідно мати критерій, виражений певною мірою. Прикладом об'єктів подібного аналізу може бути лісовий комплекс мікромамалій в різних типах лісу та в різних природних зонах або багатовидові зимівельні скупчення кажанів в різних типах підземель.

Зазвичай в якості характеристики рівня чисельності виду використовують показник його відносної рясноти, проте така оцінка навряд чи відповідає поставленій умові: вона не визначає ні ступеня прив'язаності виду до певного типу місцезнаходжень, ні місця чи значимості виду в угрупованні. В цьому відношенні краще використовувати не відносну частку виду, а його частку в загальному населенні (звісно, у межах даної облікової групи тварин).

Отже, результуючою оцінкою ступеню приуроченості виду («вірності біотопу») мало би стати «перехресне» значення з двох оцінок:

- (а) значимості виду в загальній чисельності всіх видів у даному біотопі
- (б) значимості біотопу в загальному розподілі виду за всіма біотопами.

В цьому, власне, і полягає суть показника СБП, і подальший виклад стосується змісту і техніки розрахунку, зокрема з використанням *MS Excel*.

Зміст і властивості показника СБП

Показник ступеня біотопної приуроченості (СБП) враховує частку виду в структурі локальних угруповань (населення різних біотопів) і не вимагає рівного об'єму досліджень в різних оселищах, що важливо при проведенні фауністичних досліджень, оскільки частки біотопів, а тим паче загальні рівні чисельності видів в них ніколи не бувають рівними чи близькими.

Формула показника СБП (F_{ij}) така:

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

де n_{ij} — число особин i -го виду в j -ій вибірці (біотопі) обсягом N_j , n_i — число особин цього виду в усіх ловах загальним обсягом N .

«Геометрична» схема розрахунку СБП (F_{ij}) при внесенні даних в електронну таблицю, зручна для запам'ятовування алгоритму, показана далі.

Величина показника F_{ij} змінюється від -1 до $+1$:

-1 — вид відсутній у цьому місцезнаходженні,

$+1$ — вид зустрічається тільки в цьому місцезнаходженні,

0 — вид «байдужий» до цього біотопу (не надає перевагу, і не уникає).

Відповідно, значення показника F_{ij} менше нуля говорить про певний ступінь уникання видом аналізованого біотопу, а більше нуля — про певний ступінь надання видом переваги даному біотопу, і чим ближче показник до одиниці, тим більш вид приурочений до біотопу.

Цей показник дозволяє точніше визначати поняття еври- чи стенопопності виду. Якщо вид зустрічається виключно в одному біотопі ($+1$), або віддає йому явну перевагу (більше $+0,7$) при негативному або «байдужому» (близькому до нуля) «ставленні» до інших біотопів, то це *стенопопний вид*. Якщо показники приуроченості у всіх досліджених біотопах дорівнюють нулю або незначно (в межах $\pm 0,3$) відхиляються від нуля, то вид слід віднести до *евритопних*. Проміжне положення займають види, що мають достатню екологічну валентність (пластичність) і заселяють кілька біотопів.

Алгоритм розрахунку показника СБП

Для визначення показника СБП попередньо складається підсумкова таблиця обліків (в абсолютних цифрах), звичайно за весь період досліджень. Природно, що чим більший об'єм і тривалість досліджень, тим точнішими (і, отже, достовірнішими) будуть показники приуроченості, які характеризують відповідний вид або угруповання видів певного біотопу.

Найзручніше для цього користуватися програмою *Excel*. Таблиця для розрахунків має виглядати приблизно так, як показано у прикладі (табл. 1). Позначення помірок за типом «морського бою» дозволяє наочно показати розрахунки: так, комірка $[B3]$ — це стовпчик « B » (в ряду $A, B, C, \dots$) і рядок « 3 ». Як випливає з формули, для оцінки показника СБП виду « i » оперують чотирма числами — n_{i1} $[B3]$, N_{j1} $[B7]$, n_{i1} $[E3]$, N_{ij} $[E7]$.

Надалі перші два числа змінюємо на n_{21} та N_{j2} , тобто беремо комірки $[C3]$ та $[C7]$ при тих самих сумах $[E3]$ та $[E7]$ (тобто кількості всіх особин цього виду $[E3]$ і кількості всіх особин всіх видів $[E7]$). І так проходимо до кінця ряду. В результаті отримуємо серію показників СБП для першого виду щодо всього набору оцінених (обовлених) нами біотопів.

Таблиця 1. Схема розрахунку показника СБП (F_{ij}) для матриці з даними щодо розподілу чотирьох видів ($i_1 \dots i_4$) у трьох біотопах ($j_1 \dots j_3$)*

Види (i)	Розподіл за біотопами (j)				Приуроченість теор. (F_{ij})			Приуроченість фактична (F_{ij})			
	j_1	j_2	j_3	сума	j_1	j_2	j_3	j_1	j_2	j_3	сума
Вид 1, i_1	n_{11}	n_{12}	n_{13}	n_{i1}	F_{11}	...	...	[B3]	...	...	[E3]
Вид 2, i_2	n_{21}	...	...	n_{i2}	...	...	...	...	...	...	...
Вид 3, i_3	n_{31}	...	...	n_{i3}	...	...	...	...	...	...	...
Вид 4, i_4	n_{41}	...	...	n_{i4}	...	...	...	...	...	...	...
сума	N_{j1}	N_{j2}	N_{j3}	N_{ij}	...	...	...	[B7]			[E7]

* Сірим фоном виділено комірки, потрібні для розрахунку поточного показника F_{ij} — для першого виду у першому біотопі. Коди комірок позначено у форматі *MS Excel* (напр., [B7]).

Потім у тому самому порядку, зміщуючись по другому ряду, обчислюють показники СБП для наступного виду і т.д. При використанні електронних таблиць типу *MS Excel* техніка розрахунків може бути автоматизована. Зокрема, стосовно нашого прикладу (табл. 1) функціональна комірка (формула) в *Excel* для виводу в ній значення F_{11} має бути записана так:

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

В результаті таких розрахунків у правій частині таблиці в горизонтальних рядках буде оцінка приуроченості певного видів до різних біотопів, а в стовпчиках (тобто в межах біотопу) — ставлення різних видів до цього біотопу, що й характеризує структуру угруповання у цьому біотопі.

В даному контексті структура угруповання буде характеризуватися унікальними, типовими та випадковими видами. Такі характеристики є важливим доповненням до оцінок, пов'язаних з рівнями абсолютної або відносної чисельності видів. Саме доповненням, а не заміною, оскільки домінування не завжди збігається з високою біотопною приуроченістю, а часом і навпаки — характеристичними видами є зовсім не домінуючі.

Приклад розрахунку

Для прикладу таких розрахунків наведемо таблицю з результатами обліків дрібних ссавців в основних біотопах заповідника «Провальський степ» з нашої спільної публікації з О. Кондратенком (табл. 2).

Найбільшим стенотопом виявився мишак жовтогрудий (*Sylvaemus tauricus*): $F_{ij} = 0,9$ для байрачного лісу та $F_{ij} = -0,8 \dots -1,0$ для різних варіантів степу. Дещо меншу прив'язаність до байрачного лісу ($F_{ij} = 0,8$) демонструє соня лісова (*Dryomys nitedula*). Полівка лучна (*M. levis*), навпаки, уникає байраків та заплави і надає перевагу степовим ділянкам ($F_{ij} = 0,6 \dots 0,8$). Аналіз табличних даних стосовно біотопів (табл. 2) засвідчує, що найсильніший зв'язок всі види демонструють із байрачним лісом (таких 4), менше — із заповідним степом (3), а із заплавами луками тісно пов'язаний лише один.

Таблиця 2. Розрахунок СБП на прикладі обліків дрібних ссавців у 4-х біотопах заповідника «Провальський степ» (за даними з: Загороднюк & Кондратенко 2002)*

Вид ($n_i > 10$)	Зловлено екз. (n_{ij})					Вид	Приуроченість (F_{ij})			
	ZS	KS	BL	ZL	сума		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
Всього особин	59	228	323	204	814	середнє F_{ij}	0,2	-0,6	0,4	0,1
Всього видів	6	4	6	6	6	видів с $F > 0$	5	1	5	3

* Список видів і набір біотопів скорочено; наведено види, що представлені в виловках понад 10 екз., і біотопи, в яких виловлено понад 50 особин. Біотопи: ZS — заповідний степ (об'єднано дані щодо абсолютно заповідного + чагарникового степу), KS — косий степ, BL — байрачний ліс (об'єднано дані щодо «байрачний ліс сухий» + «вологий»), ZL — заплавні луки.

Приклад застосування з літератури

Праць з подібними даними стосовно ссавців України небагато, проте вони з'являються. Започатковано ж цей «рух» до оцінок біотопної приуроченості в працях авторів (табл. 3) щодо дрібних ссавців, облікованих на стандартних пастко-лініях. Такі дані є дуже зручними для аналізу, оскільки отримані невибірко-вим методом збору матеріалу (вилову тварин пастками) і звичайно представлені великим його обсягом: не менше 100–300 пастко-діб (часто до 1–2 тис. п.-д.) при обліках дрібних ссавців у заповідниках та подібних типах місцезнаходжень (Кондратенко & Загороднюк 2006), а при стандартних моніторингових дослідженнях у системі обласних СЕС — десятками тисячами пастко-діб на рік (Наглов *et al.* 2006)*.

Наведені приклади засвідчують, що високі рівні біотопної приуроченості найчастіше є характерними для видів, що є індикаторами відповідних біотопів (власне, це одне й те саме) та видів за межами «своїх» природних зон, зокрема для лісових видів у степовій зоні. Що загалом очікувано.

Наприклад, лісові види в лісостепу характерні для нагірних дібров, проте в степу стають типовими для запла-в, і чим далі вглиб степу, тим вищою є така приуроченість (Наглов *et al.* 2006). Такий процес концентрації лісових видів у заплавах має свою межу, після чого вони зникають. Очевидно, що зміни умов існування (напр. кліматичні зміни, зменшення впливу людей на лісові комплекси, зокрема в заплавах) можуть сприяти дальшому поширенню видів, що ми й маємо у стосунку до нориці рудії (*Myodes glareolus*), яка значно розселилася в степу саме по заплавах (Загороднюк 2008).

* Наприклад, у цитованій праці тільки стосовно запла-в обсяг обліку склад 173310 пастко-діб, що дозволило виловити 23285 дрібних ссавців (Наглов *et al.* 2006: 157).

Таблиця 3. Приклади оцінок ступеню біотопної приуроченості видів дрібних ссавців

Об'єкт аналізу	Найвища приуроченість до окремих місцезнаходжень	Джерело
Дрібні ссавці річкових заплав сходу України	Дані з понад 0,75*: 1,000 — полівка економка до «лісостепу», 1,000 — миша курганцева та мишівка степова до «степ-2», 0,938 — хом'ячок сірий, 0,942 — мишак лісовий, 0,794 — сося лісова до «степ-2»	Наглов <i>et al.</i> 2006
<i>Apodemus agrarius</i> в Харківській обл.	Три найбільші значення: + 0,628 — заплави (в цілому для області), + 0,176 — лучні береги озер, + 0,076 — лісові береги озер (в межах заплавного набору біотопів)	Наглов 2006
<i>Micromys minutus</i> в Харківській обл.	Найбільше значення: +0,938 — заплави (в цілому для області), лише 8 місце в угрупованні за чисельністю.	Наглов & Ткач 2008
Дрібні ссавці у НПП Сколівські Бескиди	Дані з понад 0,75: +0,91 — <i>Arvicola scherman</i> до луків, +0,78 — <i>Micromys minutus</i> до зрубів, +0,76 — <i>Sylvaeus tauricus</i> до букового лісу,	Стецула 2010

* Проаналізовано три зональні комплекси — «лісостеп» (пн.-зх. Харківщини), «степ-1» (пд.-сх. Харківщини, більш північний варіант степу) та «степ-2» (Луганщина).

Післямова

Отже, показник ступеню біотопної приуроченості є показовою оцінкою прив'язаності виду до біотопу, який надалі можна порівнювати з даними для інших місцезнаходжень, дозволяє говорити про зміни рівня приуроченості видів до типів для них біотопів та виявляти види, що є індикаторами певного типу оселищ, або, навпаки, виявляти і оцінювати кількісно ключові біотопи, важливі для моніторингу або охорони тих чи інших видів.

Для цього підходять будь-які дані, що зібрані невивірковим способом і містять відомості про щонайменше два види у щонайменше двох різних типах місцезнаходжень, проте очевидно, що більш інформативними будуть дані, що стосуються принаймні 5–15 видів у принаймні 5–7 типах місцезнаходжень (біотопах, групах біотопів, ландшафтних або природних зонах). Показник є важливим і при оцінках біотопної приуроченості для подальших загальних описів особливостей біології досліджених видів.

Література

- Загороднюк, І., О. Кондратенко. 2002. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **30**: 106–118.
- Загороднюк, І. В. 2008. Нориці (Rodentia: Arvicolidae) в басейні Сіверського Дінця: біотопний розподіл, зміни ареалів, видова ідентифікація. *Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. Серія Біологія*, № 7 (814): 74–93.
- Межжерин, В. А., И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич. 1991. *Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих*. Киев: Наукова думка, 1–204. ISBN 5-12-001365-1.
- Наглов, В. А. 1996. Сообщества мелких млекопитающих суходольных дубрав Восточной Украины. 1. Видовой состав и структура сообществ. *Вестник зоологии*, **30** (4–5): 46–52.

- Наглов, В. 2006. Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Mammalia, Muridae) в Харьковской области. *Фауна в антропогенном окружении*. За ред. И. В. Загороднюка. Луганськ, 91–99. (Серія: Праці Теріологічної Школи; Вип. 8).
- Наглов, В., И. Загороднюк. 2006. Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ. *Теріофауна сходу України*. Луганськ, 291–300. (Серія: Праці Теріологічної Школи; Вип. 7).
- Наглов В., А. Кондратенко, В. Кузнецов. 2006. Сообщества мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины. *Теріофауна сходу України*. Луганськ, 156–166. (Праці Теріологічної Школи; Вип. 7).
- Наглов, В., Г. Ткач. 2008. Мышь-малютка (*Micromys minutus*) в Харьковской области. *Раритетная теріофауна та її охорона*, 232–238. (Серія: Праці Теріологічної школи; Вип. 9).
- Песенко, Ю. Н. 1982. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва: Наука, 1–287.
- Стецула, Н. О. 2010. Екологія мишоподібних гризунів Національного природного парку Сколівські Бескиди: Автореф. дис. ... канд. біол. наук; НУБіП. Київ, 1–20.
- Щепотьев, Н. В., Н. А. Спицын. 1965. Опыт картирования размещения и численности вида на границах ареала. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) в Нижнем Поволжье. *Зоологический журнал*, 44 (1): 142–145.

Резюме

ЗАГОРДНЮК, І. НАГЛОВ, В. Показник ступеня біотопної приуроченості у дослідженнях екології видів та структури угруповань. — Розглянуто сутність і особливості розрахунку міри біотопної приуроченості видів. Цей показник є легким у застосуванні статистичним підходом для опису й аналізу екологічних особливостей видів та угруповань. Його цінність полягає у можливості кількісної оцінки рівня прив'язаності видів до біотопів і дозволяє об'єктивізувати поняття стено- й евритопності. Межі варіювання показника (від –1 до +1) зручні для оцінки рівня слідування біотопу (додатні величини) чи його уникнення (від'ємні величини) або індиферентності (0). Цей підхід дозволяє формувати рейтингові списки біотопів та видів у біотопах за рівнем приуроченості. Розглянуто приклади застосування показника при дослідженнях фауністичних комплексів дрібних ссавців.