

УДК 591.55

ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

И. В. Загороднюк, И. Г. Емельянов, В. Н. Хоменко
(представлено академиком Д. М. Гродзинским)

Estimation of taxonomic diversity in faunistic communities. Zagorodniuk, I. V., Emelianov, I. G., Khomenko, V. N. Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine. — For estimation of the diversity of biotic communities, among other a much used indexes of the species richness and the species diversity, the structure of the taxonomic relations as a measurement of taxonomic diversity is proposed to treat. When on estimation of the species diversity as variables are considered the indexes of abundance of specieses (estimation of the dominance structure), but on calculation of the index of taxonomic diversity as variables are proportions of taxons of different ranges. This approach has its bases in correlation of levels of taxonomic and morphological differentiation and allows to determine the progress of taxonomic relations in community. For quantitative estimation of taxonomic diversity there is suggested to use already well-known indexes of diversity. The communities models with different structure of taxonomic relations are viewed, and their comparative analys using Shannon information index is performed. Methodical approaches are justified and methodical aspects of use of indexes of species richness, species and taxonomic diversity when analysing of local faunistic communities are considered.

Существенные изменения природной обстановки, как глобальные, так и региональные, вызывают необходимость разработки критериев оценки состояния природных экосистем. Для сохранение биоразнообразия в современных условиях необходимы четкие представления об экологической емкости конкретных экосистем, оценка которой может проводиться на основе показателей структурного разнообразия фаунистических комплексов [2, 3], включающих те или иные группы животных-консументов, занимающих различные трофические уровни.

Анализ литературы [5–7] показал, что наиболее широкое распространение получили два способа оценки разнообразия биотических сообществ (фаунистических комплексов): 1) видовое богатство (количество видов), 2) видовое разнообразие (распределение видов по обилию). В данной работе предлагается рассматривать структуру таксономических отношений в сообществе, или таксономическое разнообразие. Изложение предлагаемого подхода проведем в сравнении с уже известными, наиболее часто применяемыми в эколого-фаунистических исследованиях.

Видовое богатство и видовое разнообразие. Оценка богатства фауны по числу зарегистрированных видов является наиболее удобной предварительной характеристикой при анализе структуры фаунистических комплексов. При прочих равных условиях сообщество, включающее 10 видов, очевидно, является более богатым в сравнении с 5-видовым. Однако при таких сравнениях существенное значение имеют степень изученности фауны и характер доминирования тех или иных видов. Последнее важно в связи с проблемой редких видов. Во многовидовом сообществе может наблюдаться доминирование 1–2 видов, тогда как в сообществе с малым числом видов все они могут оказаться содоминантами. Такие различия обычны также при сравнении разновеликих сообществ: при формальном их сходстве по видовому богатству, одно из них может быть беднее в связи с более благоприятными условиями существования для ограниченного числа видов. Из этого следует, что оценка видового богатства не должна отождествляться с оценкой разнообразия, хотя такая *подмена понятий*, к сожалению, стала нормой.

Чаще всего при оценке видового разнообразия используется информационный индекс Шеннона (H') [1, 5–7], позволяющий количественно (в битах) оценивать равновероятность регистрации разных видов изучаемой группы в сообществе:

$$H' = - \sum p_i \log p_i,$$

где p_i — доля i -го вида по обилию; S — число видов.

Такой метод оценки разнообразия позволяет дифференцировать сообщества с одинаковым видовым богатством, но с разной структурой доминирования (рис. 1).

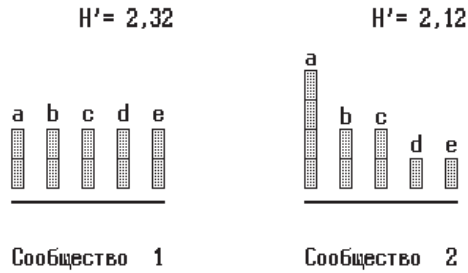


Рис. 1. Распределение видов (a...e) по обилию и оценка видового разнообразия (H') в двух равновеликих по числу видов ($S = 5$) и суммарной численности (биомассе, $N = 10$) сообществах с разной структурой доминирования.

Таксономическое разнообразие. Очевидно, что сообщество, в состав которого входят виды, относящиеся к разным таксонам высших категорий, при сравнении с другим, включающим виды одного таксона, по своей природе более гетерогенно, что само по себе нельзя игнорировать, а, следовательно, необходимо оценить. В этой связи в основу оценки таксономического разнообразия положено два базовых подхода — концепции адаптивной радиации и информационной меры разнообразия.

Суть первой состоит в ограничении числа адаптаций в пределах одного адаптивного типа, в связи с чем повышение ранга таксона сопровождается, как правило, более четкой дифференциацией экологических ниш (функциональной специализацией). Каждый таксон i -го ранга (например, род грызунов *Microtus*) реализует свои экологические потенции в пределах относительно узкой ниши (в данном случае — мелкие луговые зеленоядные формы) и принципиальной разницы в присутствии того или иного вида этого рода, выполняющих сходную функцию в биогеоценозе, нет. Напротив, существование полифункциональной плеяды, скажем, "мышь + полевка + землеройка", указывает на высокую степень реализации экологической емкости местообитаний (в рассматриваемом случае — семяяд + зеленояд + насекомояд) и на высокую сочетанность таксонов высших рангов (3 вида из 3 родов, 3 семейств, 2 отрядов). Очевидно, что таксономическое разнообразие тем выше, чем большее число видов регистрируется и чем более высокие таксономические ранги они представляют (рис. 2).

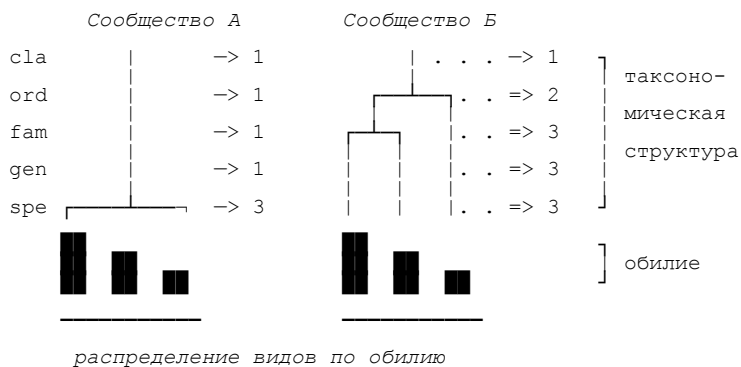


Рис. 2. Распределение видов по обилию (видовое разнообразие) и таксономическая структура (таксономическое разнообразие) в двух равновеликих сообществах: *spe, gen, fam, ord, cla* — вид, род, семейство, отряд, класс соответственно.

Суть второго подхода заключается в использовании информационной меры разнообразия, которая оценивает равновероятность представленности в исследуемом множестве (фауне) подмножеств. Если при оценке видового разнообразия в качестве переменных p_i выступают показатели обилия видов, то в приложении к предлагаемому методу переменными являются доли таксонов разного ранга, без учета показателей обилия.

В результате такого метода анализа биоразнообразия удастся выявить структуру таксономических отношений в сообществе. Таким образом, $H' = - \sum p_i \log p_i$, где p_i — доля таксонов i -го ранга; N — число рангов (вид, род, ..., отряд и т.д.).

При этом следует отметить, что для получения значимой величины показателя таксономического разнообразия ($H' > 0$) необходим учет не менее 2-х таксономических уровней. Здесь важно подчеркнуть, что число таксонов более высокого ранга всегда будет меньше или равно числу таксонов предыдущего низшего уровня.

Модели. Рассмотрим варианты, включающие равное и разное число видов, принадлежащих к одному отряду (рис. 3, табл. 1):

- A* — все виды относятся к одному роду;
- B* — виды дифференцированы на уровне родов двух семейств;
- D* — каждый род и семейство включают по 2 вида;
- E* — каждое семейство включает по 2 рода, в которых по 1 виду;
- C, F* — каждый вид представляет отдельный род и семейство.

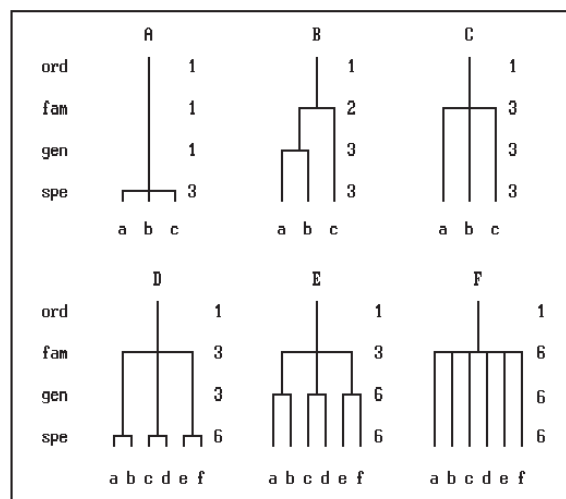


Рис. 3. Модели таксономической структуры сообщества.

Таблица 1. Оценка таксономического разнообразия для шести моделей фаунистических группировок животных (см. рис. 3)

Модель	Число	Таксонов по рангам			Сумма таксонов	Разнообразие H'
	видов	родов	семейств	отрядов		
<i>A</i>	3	1	1	1	6	
<i>B</i>	3	3	2	1	9	
<i>C</i>	3	3	3	1	10	
<i>D</i>	6	3	3	1	13	
<i>E</i>	6	6	3	1	16	
<i>F</i>	6	6	6	1	19	
<i>A'</i>	3 (3/4)	1 (1/4)	—	—	4	0,811
<i>B'</i>	3 (3/8)	3 (3/8)	2 (2/8)	—	8	1,561
<i>C'</i>	3 (3/9)	3 (3/9)	3 (3/9)	—	9	1,585
<i>D'</i>	6 (6/12)	3 (3/12)	3 (3/12)	—	12	1,500
<i>E'</i>	6 (6/15)	6 (6/15)	3 (3/15)	—	15	1,522
<i>F'</i>	6 (6/18)	6 (6/18)	6 (6/18)	—	18	1,585

Как видно из таблицы, при равных оценках видового богатства (т. е. количества видов, $n = 3$ или $n = 6$) в рассматриваемом ряду сумма таксонов существенно возрастает за счет увеличения числа высших таксонов и большей выровненности их рангов (от 3–1–1 до 3–3–3 и от 6–3–3 до 6–6–6), что влечет за собой увеличение таксономического разнообразия.

Очевидно, что число видов (видовое богатство) и сумма всех таксонов (таксономическое богатство) не влияют на величину показателя таксономического разнообразия при условии выровненности таксонов по рангам (модели *C* и *F*). Однако при анализе маловидовых сообществ может случиться так, что сообщество с меньшим числом видов (модель *B*) окажется более развитым, чем то, которое характеризуется большим видовым богатством (модели *D, E*). Это можно рассматривать как ограничение этого подхода.

Для получения сопоставимых результатов при сравнении сообществ необходимым условием является использование одномасштабной таксономической шкалы (в наших моделях: вид — род — семейство). В реальных условиях обычны случаи таксономической вырожденности, когда таксоны более высоких рангов инвариантны и равны 1. В таком случае иерархические схемы минимизируются и уровни, представленные одним таксоном, не учитываются.

Тем не менее, когда вырожденность таксономической структуры сообщества максимальна (например, модель *A*), то для получения значимой величины H' необходимо принимать во внимание второй таксономический уровень. Так, модель *A* должна рассчитываться по схеме *A'*, а модели *B...F* — по схемам *B'...F'* (табл. 1).

Обсуждение. Основой для оценки разнообразия биосистем, в том числе видового и таксономического разнообразия сообществ (фаунистических комплексов), являются ясные представления о количественном и качественном составе подсистем. В этой связи необходим не только тщательный подбор групп (очевидно, из числа консументов), но и четкие представления о структуре их таксономических отношений. Если показатель видового разнообразия сообществ и, в частности, фаунистических комплексов, относящихся к одному трофическому уровню, может служить индикатором экологической емкости экосистем [2], то показатель таксономического разнообразия в значительной мере отражает развитость структуры ценотически связанных функциональных группировок животных. Анализ упрощенной модели показал два основных момента: чем разнороднее и богаче в видовом отношении сравниваемые сообщества, и соответственно большее число таксономических рангов анализируется, тем корректнее использование предлагаемого показателя при оценке сложности таксономической структуры сообществ.

Как показали наши исследования [4], в ряде случаев наблюдаемое уменьшение видового богатства ценотически сходных фаунистических комплексов сопровождается увеличением таксономического разнообразия за счет возрастания монотипичности высших таксонов (рис. 4).

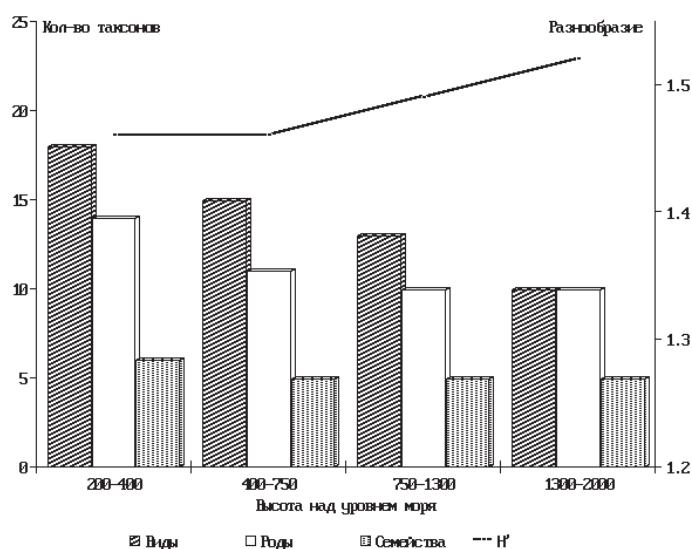


Рис. 4. Таксономическое разнообразие сообществ грызунов в различных высотных поясах Восточных Карпат.

Эти результаты свидетельствуют о том, что функциональная устойчивость биотических сообществ в экосистемах с небольшой экологической емкостью (напр., в горах), поддерживается благодаря существованию полифункциональной системы монотипичных таксонов, что является одной из стратегий адаптации биотических сообществ к специфическим условиям ландшафтов.

Работа выполнена в рамках проекта АН Украины «Изучение структурного разнообразия экосистем в условиях антропогенного воздействия на природные комплексы».

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і сообщества. — Москва : Мир, 1989. — Том 2. — 479 с.
2. Емельянов И. Г. О понятии "емкость среды" // Биогеоэкологические исследования на Украине. — Львов, 1984. — С. 9–11.
3. Емельянов И. Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. — Киев, 1992. — 64 с. — (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.6).
4. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическая структура сообществ грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. — Ужгород, 1993. — С. 57–60.
5. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. — Москва : Мир, 1992. — 184 с.
6. Одум Ю. Основы экологии. — Москва : Мир, 1975. — 740 с.
7. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — Москва : Наука, 1982. — 288 с.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
НАН України, Київ

Надійшло до редакції
20.03.94

Бібліографія

Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доклады НАН Украины. — 1995. — № 7. — С. 145–148.

Zagorodniuk, I. V., Emelianov, I. G., Khomenko, V. N. Estimation of taxonomic diversity in faunistic communities. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 1995. N 7: 145–148.

Резюме (не увійшло в публікацію)

Оцінка таксономічної різноманітності фауністичних угруповань. — Загороднюк І. В., Емельянов І. Г., Хоменко В. М. — Доклади НАН України. — Для оцінки різноманітності біотичних суспільностей крім поширених показників видового багатства та видової різноманітності запропоновано визначати структуру таксономічних відношень, тобто показник таксономічної різноманітності. Якщо при визначенні видової різноманітності як мінливі беруться показники численності видів (оцінка структури домінування), то у розрахунках таксономічної різноманітності мінливими ї частки таксонів різного рангу. Такий підхід базується на супряженні таксономічної та морфо-екологічної диференціації і дозволяє визначати розвиненість структури таксономічних відношень в угрупованнях. Для кількісної оцінки таксономічної різноманітності пропонується використовувати вже відомі показники різноманітності. Розглянуто моделі угруповань з різною структурою таксономічних відношень та проведено їх порівняльний аналіз з використанням інформаційного індексу Шеннона. Обґрунтовано методичні підходи та розглянуто методологічні аспекти використання показників видового багатства, видової і таксономічної різноманітності при аналізі конкретних фауністичних угруповань.

Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов. — Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. — Доклады НАН Украины. — Для оценки разнообразия биотических сообществ кроме широко используемых показателей видового богатства и видового разнообразия предлагается рассматривать структуру таксономических отношений, или таксономическое разнообразие. Если при оценке видового разнообразия в качестве переменных выступают показатели обилия видов (оценка структуры доминирования), то при расчете показателя таксономического разнообразия переменными являются доли таксонов разного ранга. Такой подход основан на сопряженности уровней таксономической и морфо-экологической дифференциации и позволяет определять развитость структуры таксономических отношений в сообществе. Для количественной оценки таксономического разнообразия предлагается использовать уже известные показатели разнообразия. Рассмотрены модели сообществ с разной структурой таксономических отношений и проведен их сравнительный анализ с использованием информационного индекса Шеннона. Обоснованы методические подходы и рассмотрены методологические аспекты использования показателей видового богатства, видового и таксономического разнообразия при анализе конкретных фаунистических комплексов.