

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ – ОБИТАТЕЛЕЙ ТРАВСТОЯ: ПОДХОД С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДИСКРИМИНАНТНОГО АНАЛИЗА

Методом дискриминантного анализа сравнили пять травостойных комплексов беспозвоночных по относительному обилию шестнадцати таксономических групп. Обнаружены статистически значимые различия между изученными вариантами населения, несмотря на относительно невысокий уровень дифференциации и значительную изменчивость обилия их компонентов. Выделены наиболее весомые таксономические группы, наилучшим образом разграничивающие изученные комплексы.

Совокупность беспозвоночных, обитающих в травостое, образует самостоятельный ярус животного населения суши [1]. Одним из основных аспектов исследования пространственной структуры животного населения является анализ распределения его вариантов в системе биотопов.

Традиционно используется подход, основанный на простом (описательном) сравнении относительного обилия различных компонентов населения, при этом основной вклад в разграничение травостойных комплексов приписывается группам беспозвоночных с высокой относительной численностью и значительной биотопической дискретностью (строгой приуроченностью к определенным местообитаниям). Известно, что население травостоя обладает высоким таксономическим разнообразием и чрезвычайно динамично как в качественном, так и в количественном плане [1, 2]. Поэтому отсутствие статистической оценки значимости вклада каждого из компонентов населения в разграничение его пространственных вариантов может привести к потере или искажению информации.

Цель нашего исследования – оценка уровня дифференциации травостойных комплексов беспозвоночных в пределах одного ботанико-географического района и выяснение значимости вклада их компонентов в выявленные различия с помощью дискриминантного анализа.

Данный статистический метод позволяет изучать различия между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно и основан на максимизации отношений межгрупповой дисперсии

к внутригрупповой, что позволяет наилучшим образом различать выборки с наименьшей потерей информации [3].

Ю.И. Черновым и Л.В. Руденской [2] была обоснована необходимость применения метода круглосуточных укусов для установления соотношения обилия разных компонентов травостойного комплекса беспозвоночных. С помощью данного метода нами была проведена серия учетов в травостое разнотравно-орлякового березняка, костянично-злаково-орлякового сосняка, влажного таволгово-разнотравного луга, мезотрофного вахтово-осоково-сфагнового болота и в зарослях крапивы двудомной на территории Ильменского заповедника (Южный Урал, окрестности г. Миасса). Заповедник расположен в лесной зоне, в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов восточных низкогорий и предгорий Южного Урала [4].

Пробы отбирались стандартным энтомологическим сачком (диаметр обруча 30 см, глубина мешка из мельничного газа 70 см, длина ручки 1,5 м) через каждые 3 часа (6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 3) в трехкратной повторности. На каждой пробной площади проведено несколько серий учетов, приуроченных к трем фенологическим периодам (перволетье, полное лето и спад лета) с 1996 по 1998 год.

В таблице 1 приведена характеристика относительной численности (экземпляров на 100 взмахов сачка) отдельных групп обитателей травостоя ранга отрядов в пяти вышеуказанных местообитаниях (усредненные данные по всем часам отбора проб и фенологическим периодам). При проведении дискриминантного анализа использовали логарифмирова-

Таблица 1. Характеристика относительной численности беспозвоночных в травостое пробных площадей (среднее значение \pm стандартное отклонение; экземпляров на 100 взмахов сачка). В скобках – среднее для всех биотопов

Таксоны	Пробные площади				
	сосняк n=154	березняк n=132	луг n=106	болото n=313	крапива n=274
Gastropoda (13,3)	42,7 \pm 57,6	26,9 \pm 30,2	1,8 \pm 4,6	6,7 \pm 21,6	2,3 \pm 32,1
Aranei (119,7)	204,4 \pm 97,9	294,6 \pm 155,9	40,9 \pm 36,4	44,1 \pm 40,9	104,8 \pm 83,2
Orthoptera (1,6)	0	0,2 \pm 1,2	9,0 \pm 16,1	1,7 \pm 4,9	0,1 \pm 1,3
Homoptera (113,4)	138,8 \pm 121,8	131,7 \pm 108,4	85,7 \pm 64,9	14,6 \pm 17,3	214,0 \pm 173,1
Heteroptera (63,0)	24,6 \pm 31,9	46,5 \pm 69,8	41,8 \pm 37,7	17,1 \pm 34,6	153,2 \pm 171,9
Lepidoptera					
imago (3,1)	2,4 \pm 5,8	8,3 \pm 20,9	2,1 \pm 4,6	0,8 \pm 3,5	3,8 \pm 11,2
larva (13,4)	10,4 \pm 12,3	15,1 \pm 14,8	12,8 \pm 14,6	2,3 \pm 4,8	27,1 \pm 53,1
Coleoptera					
imago (47,1)	15,6 \pm 15,2	94,7 \pm 60,0	92,5 \pm 99,5	25,6 \pm 33,7	49,0 \pm 56,3
larva (2,6)	0,8 \pm 2,7	1,8 \pm 5,1	10,9 \pm 17,0	0,2 \pm 2,0	3,5 \pm 9,3
Hymenoptera					
imago (72,4)	78,5 \pm 57,3	136,1 \pm 89,1	59,0 \pm 49,2	9,8 \pm 13,0	115,2 \pm 109,8
larva (4,0)	6,7 \pm 11,2	6,6 \pm 8,3	8,7 \pm 12,7	2,6 \pm 5,7	1,1 \pm 3,4
Diptera (136,3)	101,4 \pm 91,5	164,3 \pm 173,8	155,5 \pm 128,0	66,5 \pm 48,9	214,8 \pm 160,7
Neuroptera (1,4)	1,0 \pm 3,0	1,3 \pm 3,7	1,6 \pm 5,0	0,1 \pm 0,6	3,0 \pm 7,2
Ephemeroptera (3,6)	0,9 \pm 3,2	5,9 \pm 13,9	0,8 \pm 3,3	7,2 \pm 35,2	0,1 \pm 1,2
Odonata (0,5)	0	0	0,3 \pm 2,2	1,4 \pm 5,0	0,1 \pm 0,6
Psocoptera (1,6)	4,7 \pm 10,6	4,5 \pm 9,4	0	0	0,8 \pm 5,2
Opiliones (0,5)	0,6 \pm 4,4	0	0	0,1 \pm 0,6	1,3 \pm 5,4
Julida (0,4)	0,1 \pm 0,8	0,7 \pm 2,5	2,2 \pm 6,3	0	0,3 \pm 1,9
Lithobiomorpha (0,3)	0,1 \pm 1,1	0,8 \pm 3,2	0,8 \pm 4,1	0	0,4 \pm 2,4

ние данных для стабилизации дисперсии и нормализации распределения. Статистическая обработка данных велась с помощью пакета прикладных программ Statistica 5.0. for Windows.

Дискриминантный анализ пяти изученных травостойных комплексов по относительной численности шестнадцати таксономических групп выявил, что все четыре дискриминантные канонические функции статистически значимы, при этом первые три объясняют 95,67% различий между комплексами (таблица 2).

Выборки (травостойные комплексы) в пространстве канонических осей значительно перекрываются (рисунок 1), однако дискриминация удовлетворительная – λ Уилкса равна 0,06 ($F = 51,45$; $df1 = 76$, $df2 = 3768$; $p < 0,001$). Наиболее тесную группу образуют комплексы лесных местообитаний – сосняка и березняка.

Наибольший вклад в различия биотопических вариантов населения вдоль первой дискриминантной оси, на которую приходится около 55% объясненной межгрупповой дисперсии, вносят равнокрылые насекомые (в основном цикадовые) и паразитические

перепончатокрылые (таблица 3). Вдоль второй оси (около 30% объясненной дисперсии) наибольшая роль в разграничении комплексов принадлежит паукам и брюхоногим моллюскам. Вдоль третьей оси (дисперсия 11%) основной вклад приходится на прямокрылых, личинок пилильщиков и личинок жуков (в основном листоедов). Степень вклада отдельных компонентов населения в значение четвертой дискриминантной канонической функции мы не рассматриваем, так как она является слабым дискриминатором и на нее приходится незначительная часть объясненной межгрупповой дисперсии (таблица 2).

Сравнение значений центроидов выборок изученных травостойных комплексов вдоль первых трех дискриминантных осей показало, что вдоль первой оси наибольшие различия наблюдаются между населением болота и остальными сообществами (рисунок 2). В травостое болота относительная численность равнокрылых почти в 15 раз меньше, чем в зарослях крапивы, а численность паразитических перепончатокрылых в 14 раз меньше, чем в березняке (таблица 1). Вдоль второй оси противопоставляются лесные и безлесные местообитания. В первых

Таблица 2. Оценка значимости межгрупповых различий изученных травостойных комплексов вдоль дискриминантных осей

Показатели	Дискриминантные канонические функции			
	F 1	F 2	F 3	F 4
Собственные числа	2,63877	1,44289	0,53615	0,20912
Каноническая корреляция	0,852	0,769	0,591	0,416
λ Уилкса	0,0606	0,2204	0,5384	0,8270
Критерий χ^2	2708,67	1460,94	598,13	183,45
Число степеней свободы	76	54	34	16
Уровень значимости	$p << 0,001$	$p << 0,001$	$p << 0,001$	$p << 0,001$
Дисперсия, %	54,67	29,89	11,11	4,33

Таблица 3. Стандартизованные коэффициенты дискриминантных канонических функций

Таксономические группы	Дискриминантные канонические функции		
	F 1	F 2	F 3
Gastropoda	0,0019	-0,5186	0,1430
Aranei	-0,0106	-0,5937	-0,1134
Orthoptera	0,1086	0,1641	0,5142
Homoptera	-0,5437	0,0314	0,0174
Heteroptera	-0,2788	0,3571	-0,2605
Lepidoptera imago	-0,0829	-0,0617	0,0278
Lepidoptera larva	-0,2522	0,0997	0,0310
Coleoptera imago	-0,1151	0,1678	0,3011
Coleoptera larva	-0,0195	0,2257	0,4052
Hymenoptera imago	-0,5182	-0,1497	0,1185
Hymenoptera larva	0,0868	-0,1699	0,4981
Diptera	0,1085	0,2969	-0,1072
Neuroptera	-0,1209	0,1491	-0,0643
Ephemeroptera	0,1658	-0,0539	0,1097
Odonata	0,1363	0,0033	-0,0426
Psocoptera	-0,0136	-0,2797	0,0183
Opiliones	-0,0575	0,0936	-0,1185
Julida	-0,0578	0,0670	0,2602
Lithobiomorpha	-0,0718	0,0466	0,0383

Таблица 4. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между сравниваемыми травостойными комплексами (треугольная матрица над диагональю) и их значимость (треугольная матрица под диагональю)

Пробные площади	Сосняк	Березняк	Луг	Болото	Заросли крапивы
Сосняк	—	3,587674	15,72648	12,98146	10,47466
Березняк	$p << 0,001$	—	13,37871	15,97762	9,033416
Луг	$p << 0,001$	$p << 0,001$	—	12,97032	8,230199
Болото	$p << 0,001$	$p << 0,001$	$p << 0,001$	—	16,1558
Заросли крапивы	$p << 0,001$	$p << 0,001$	$p << 0,001$	$p << 0,001$	—

вдвое и более раз выше численность пауков, а брюхоногих моллюсков – вчетверо и выше. Вдоль третьей оси наибольшее различие наблюдается между населением влажного луга и зарослями крапивы. Комплекс обитателей луга отличает высокая, по сравнению с другими вариантами населения, численность прямокрылых, а также личинок листоедов и пилильщиков (таблица 1).

Необходимо отметить, что в отличие от простого (описательного) анализа структуры комплексов по соотношению обилия их компонентов дискриминантный анализ позволил выявить группы беспозвоночных, которые могут и не играть ведущей роли в общей численности населения и не обладать пространственной дискретностью, но, тем не менее, являться своеобразными разграничителями биотопических группировок. Так, брюхоногие моллюски, вносящие второстепенный вклад в различия между изученными комплексами, занимают только восьмое место по численности (таблица 1). Напротив, двукрылые, преобладающие в населении, играют незначительную роль в разграничении (таблица 1, 3). Среди шести групп беспозвоночных, представители которых полностью отсутствовали в некоторых биотопах, только прямокрылые вносят небольшой вклад в дискриминацию между выборками.

Параллельно с дискриминантным мы провели кластерный анализ сравниваемых травостойных комплексов беспозвоночных. В качестве меры различий между выборками использовали обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2). Для наглядного отображения сходства – различия между изученными комплексами построили дендрограмму отношений методом невзвешенного парного связывания групп с использованием средней арифметической (UPGMA).

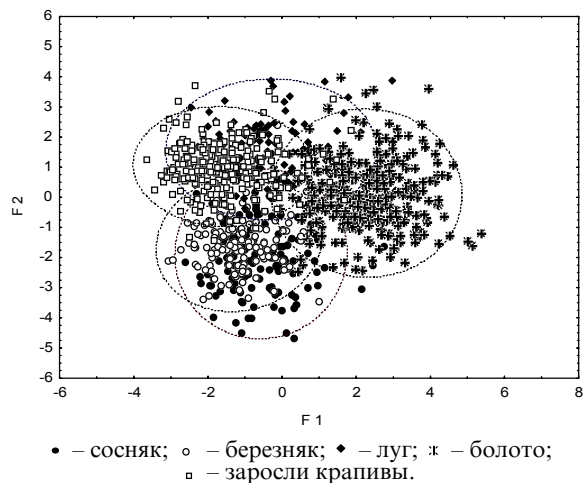
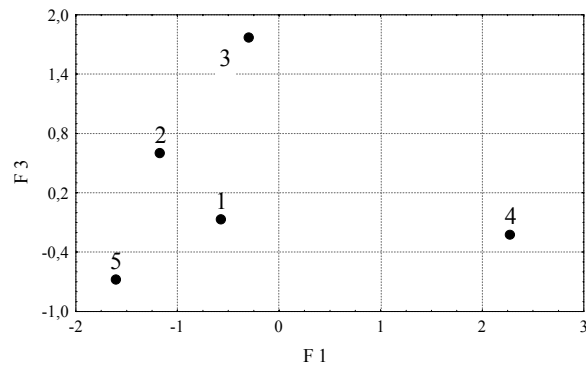
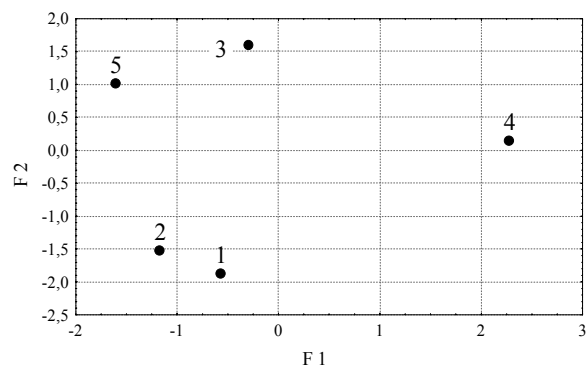


Рисунок 1. Расположение изученных травостойных комплексов в координатах дискриминантных канонических функций F1 и F2.

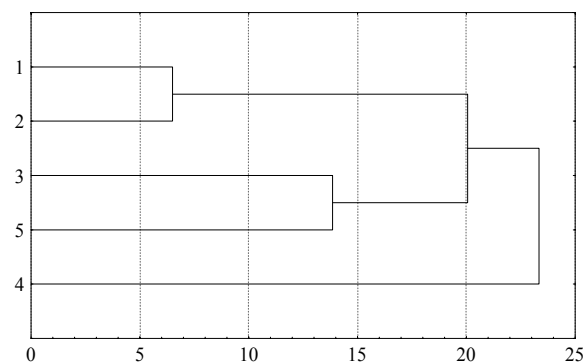
Обобщенные расстояния Махаланобиса между всеми сравниваемыми комплексами статистически значимы (таблица 4). В результате кластерного анализа, как видно на рисунке 3, выделились два уровня различий. Наибольшие различия наблюдаются между травостойным комплексом болота и остальными сообществами. На втором уровне разграничиваются лесные и безлесные местообитания. Наибольшее сходство демонстрируют комплексы обитателей травостоя сосняка и березняка. Полученные результаты согласуются с положением центроидов выборок вдоль первых трех дискриминантных осей, рассмотренных выше (рисунок 2).

Таким образом, в пределах одного ботанико-географического района существуют статистически значимые различия биотопических вариантов населения травостоя, несмотря на относительно невысокий уровень дифференциации и значительную изменчивость обилия их компонентов. Дискриминантный анализ позволил выделить наиболее весомые таксономические группы беспозвоночных, наилучшим образом разграничивающие изученные травостойные комплексы.



1 – сосняк; 2 – березняк; 3 – луг; 4 – болото;
5 – заросли крапивы.

Рисунок 2. Расположение центроидов выборок в координатах дискриминантных канонических функций F1, F2 и F3



1 – сосняк; 2 – березняк; 3 – луг; 4 – болото;
5 – заросли крапивы.

Рисунок 3. Кластерный анализ обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) между сравниваемыми травостойными комплексами (ось абсцисс – расстояние Евклида).

Список использованной литературы:

1. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54. – Вып. 6. – С. 884-894.
2. Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Об использовании энтомологического кошеника как метода количественного учета беспозвоночных – обитателей травяного покрова // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49. – Вып. 1. – С. 137-144.
3. Клекка У.Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. – М., 1989. – С. 78-139.
4. Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Труды Ильменского гос. заповедника. – Вып.8. – Челябинск, 1961. – С.105-129.

Статья поступила в редакцию 17.04.07