

## НЕЛІНІЙНІ ЗВ'ЯЗКИ СТРУКТУРИ ДОМІНУВАННЯ ТА ВИДОВОГО РІЗНОМАНІТТЯ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

*Мелітопольський державний педагогічний університет*

Наведено теоретичні й практичні розробки проблеми нелінійних зв'язків у біогеоценозах. На прикладі різних груп організмів показано, що між видовим різноманіттям, структурою домінування та ентропією біогеоценозів існує нелінійний зв'язок.

*Ключові слова: нелінійні зв'язки, видове різноманіття, структура домінування, біогеоценоз.*

O. V. Matsyura, M. V. Matsyura

*Melitopol State Pedagogical University*

### NONLINEAR INTERRELATIONS BETWEEN STRUCTURE OF DOMINANCE AND SPECIFIC DIVERSITY IN BIOGEOCENOSES

Theoretical and practical elaborations of a problem of the nonlinear relations in biogeocenoses are given. By the example of the different groups of organisms it was proved that relations between the species diversity, dominance structure and entropy of ecosystems are nonlinear.

*Keywords: nonlinear relations, species diversity, dominance structure, biogeocenosis.*

Проблеми нелінійних зв'язків у біогеоценозах і нелінійній організації самих біогеоценозів тривалий час залишалися недостатньо розробленими у вітчизняній та зарубіжній екології (*Magurran, 1988; Odum, 1983; Tilman, 2001; Walker, 1992*). Інтенсивне використання математичного апарату в екологічних дослідженнях часто носило спрощений характер, що, у свою чергу, визначило перевагу лінійних залежностей в екологічних розрахунках (*Lawton, 1993; Жерихин, 2003; Исаев, 1996*). Цьому також сприяло інтенсивне використання коефіцієнтів кореляції та лінійної регресії в розрахунках (*Ляпунов, 1980*).

З розвитком обчислювальної екології та появою на науковому ринку спеціалізованих комп'ютерних програм, використання яких не вимагає спеціальної освіти і знань, значно збільшується можливість застосування нелінійних та непараметричних методів дослідження.

Більшість систем, зокрема всі географічні й екологічні системи – відкриті (*Колмогоров, 1956*). Вони обмінюються речовиною, енергією та інформацією з навколишнім середовищем. Відкритий характер більшості систем наводить на думку, що реальність зовсім не є впорядкованою, головною роллю у навколишньому світі відіграють нестійкість і нерівномірність. І. Пригожин (1986) відзначає, що відкриті системи безперервно флюктують. Іноді окрема флюктуація або їх комбінація може стати (в результаті позитивного зворотного зв'язку) настільки сильною, що організація не витримує та руйнується. У цей момент у точці біфуркації принципово неможливо передбачити, у якому напрямку відбуватиметься подальший розвиток: чи стане стан системи хаотичним або вона перейде на новий, вищий рівень організації.

І. Пригожин підкреслює можливість спонтанного виникнення порядку та організованості з безладу й хаосу внаслідок процесу самоорганізації (*Пригожин, 1986*). У лінійній системі поява нестійкої точки (біфуркації) неминує веде до руйнування системи, у нелінійній системі втрата стійкості веде до появи нових якісних параметрів. Рушійні сили, які підтримують біосферу в стійкому стані, – це біорізноманіття, динаміка популяцій, реалізація різних життєвих стратегій організмів і займаних ними екологічних ніш, сукцесії угруповань, дотримання принципу екологічної еквівалентності.

В основі системи біорізноманіття лежить ідея В. І. Вернадського про різноманіття живої речовини біосфери й виділення живої речовини. Жива речовина біосфери має своє різноманіття, у якому основною є різноманіття індивідуальної живої речо-

вини та різноманіття видової живої речовини (Вернадский, 1978). Питання про те, як біологічне різноманіття пов'язане з життєздатністю, стійкістю, продуктивністю та іншими найважливішими характеристиками біосистем, а також з умовами середовища, у якому вони існують, важливе з теоретичної й практичної точки зору. Виявлення можливих механізмів цього зв'язку необхідне для пояснення закономірностей розподілу біорізноманіття і вивчення механізмів його формування в різних природних умовах. У практичному аспекті це суттєво для прогнозування реакції біоти на антропогенні зміни середовища та для розробки методів компенсації цих дій.

Роль біологічного різноманіття в підтримці функцій екосистем (у першу чергу - їх продуктивності й стійкості) в останні два десятиліття стала однією з центральних тем екології (Бигон, 1989; Емельянов, 1999; Лебедева, 2002). Незважаючи на деяку суперечність, результати досліджень біорізноманіття можна узагальнити таким чином:

- більшість досліджень показують позитивний зв'язок між різноманіттям угруповань і стабільністю їх екологічних функцій;

- залежність ефективності й стабільності екологічних функцій від біорізноманіття, як правило, має асимптотичний вигляд - екологічні функції майже не знижуються при скороченні різноманіття приблизно до половини його максимальних значень; при подальшому скороченні різноманіття відбувається швидка деградація функцій (Алимов, 1997).

Із збільшенням біорізноманіття в екосистемах може бути пов'язаний закон максимального використання енергії: у суперництві з іншими системами виживає й зберігається та з них, яка найкращим чином використовує енергію - тобто перевагу мають системи з максимальним ККД і мінімумом ентропії (Odum, 1983).

В основі принципу оптимального різноманіття може бути покладене припущення, що біорізноманіття пов'язане з деякими фундаментальними характеристиками живих систем, які визначають їх життєздатність, тобто вірогідність виживання (Букварева, 2005). При цьому встановлюється такий рівень різноманіття елементів біосистеми, який відповідає екстремуму вибраної життєво важливої характеристики і максимальної життєздатності біосистеми. Цей рівень різноманіття є оптимальним.

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У дослідженні використані наші дані про розподіл гніздових навколотовидних видів птахів островів Азовського моря і Сивашу (Мацюра, 2003а), а також дані про розподіл ґрунтової мезофауни заплавної степових лісів р. Самари Дніпровської (Пахомов, 2005). Дані щодо розподілу птахів відповідають періоду 1993-2000 рр. та представляють результати дослідження 34 островних систем регіону. Матеріал про розподіл ґрунтової мезофауни було зібрано в грудні 2003 р. (докладніше див.: Пахомов, 2005).

Для обчислення коефіцієнтів кореляції та індексів різноманіття були застосовані програмні продукти - *Statistica 6.0*, *Biodiversity Pro*; для визначення характеру функціональної залежності між дослідженими параметрами - *Curve Expert 1.3*.

У деяких дослідженнях виконана спроба порівняння індексів видового різноманіття за допомогою коефіцієнта кореляції. Необхідно відзначити, що в більшості випадків використовується коефіцієнт кореляції Пірсона, тоді як, на нашу думку, доцільніше застосовувати індекс Спірмана (коефіцієнт рангової кореляції), який відноситься до непараметричних коефіцієнтів і дозволяє врахувати тісноту зв'язку між кількісними та якісними характеристиками. Крім цього, індекс Пірсона передбачає наявність лінійного зв'язку між змінними, тоді як в реальності ці зв'язки носять складніший характер.

### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Можливість використання принципу оптимального різноманіття була продемонстрована на прикладі моделі структурних біосистем (відповідно до утворення керуючої системи верхнього рівня (Ляпунов, 1980), яку можна інтерпретувати як модель оптимального числа видів в угрупованні одного трофічного рівня. Дослідження цієї моделі показало, що в біосистемах різних ієрархічних рівнів можуть існувати оптимальні рівні різноманіття: у популяції формується оптимальне фенотипічне різноманіття, при якому питомі витрати ресурсу - мінімальні або чисельність популяції - максима-

льна; в угрупованні встановлюється оптимальне число видів, при якому загальні витрати ресурсу – мінімальні.

Також ним був одержаний висновок, що при зміні ступеня стабільності середовища оптимальні рівні різноманіття в популяціях і угрупованнях змінюються протилежним чином: при дестабілізації середовища оптимальне різноманіття в популяції підвищується, а оптимальне число видів падає: при такій поведінці нижніх трофічних рівнів структура багаторівневого угруповання стає менш ієрархічною).

Як цільова функція критерію оптимізації популяції використовується максимум її чисельності при встановленому обсязі доступного ресурсу, що еквівалентно мінімізації питомих витрат ресурсу при встановленій чисельності (Левченко, 1984). Популяція прагне досягти максимальної чисельності та встановлює своє внутрішнє різноманіття на тому рівні, на якому це можливо. При збільшенні або зменшенні різноманіття особин у популяції, тобто відхиленні від оптимального рівня різноманіття, відбувається зниження чисельності або зростання витрат ресурсу. При зниженні стабільності середовища оптимальні значення різноманіття в популяції збільшуються. Одночасно знижується максимальна чисельність або збільшуються мінімальні значення питомих витрат ресурсу відповідно до вибраного критерію оптимізації.

Коли число популяцій менше оптимального, то ефективність використання ресурсу низька через «нещільну упаковку» окремих популяцій. Це можна інтерпретувати як ефект щільнішої упаковки екологічних ніш. Якщо допускається перекривання ніш, ефективність використання ресурсу буде збільшуватися із зростанням числа популяцій.

За результатами власних та інших досліджень (Залепухин, 2003; Мацюра, 2003а, 2003б; Пахомов, 2005; *Tilman*, 1996; *Tilman et al.*, 1996), зростання видового різноманіття стабілізувало екосистемні процеси (сумарну біомасу угруповання), але не стабілізувало процеси популяцій (міжрічна мінливість біомаси окремих популяцій не зменшувалася).

Максимізація чисельності (біомаси) при встановленому обсязі доступного ресурсу і мінімізація витрат на підтримку популяцій за умови повного поглинання ресурсу зводяться до одного – мінімізації витрат на створення і підтримку одиниці чисельності (біомаси). У популяціях і угрупованнях встановлюється таке оптимальне внутрішнє різноманіття, при якому ефективність цих біосистем максимальна.

Зменшення витрат ресурсу на підтримку одиниці чисельності (біомаси) системи збільшуватиме її стійкість та життєздатність (вірогідність виживання в середовищі). Збільшення чисельності популяції або скорочення її витрат на самопідтримку зменшує ймовірність зникнення популяції. Ми вважаємо, що видове різноманіття саме по собі не збільшує стабільність угруповання, але емпірично показано, що воно збільшує ефективність використання його ресурсу та сумарну біомасу, а накопичена біомаса «гасить» коливання зовнішнього середовища через зворотні зв'язки з ґрунтом і абіотичними компонентами.

Автоматизм підтримки стійкості організмів (гомеостаз) і екосистем (стабільність) пов'язаний з кібернетичною природою механізмів саморегуляції цих систем – із використанням в їх саморегуляції зворотних зв'язків (Попов, 2003). Спільність механізмів самопідтримки стійкості в живих, технічних і соціально-економічних системах дозволяє розглядати стійкість як одну з найважливіших універсальних характеристик функціонування природних і природно-господарських систем, як один із загальних аспектів їх економічної оцінки.

Залежність стійкості екосистем від їх видового різноманіття виявилася лінійною далеко не в кожному випадку. Стабільність тісніше пов'язана з функціональним, ніж із структурним різноманіттям екосистем (Берталанфі, 1969; Спицнадель, 2003). «Види не завжди слугують кращою екологічною одиницею для оцінки різноманіття, оскільки різні стадії життєвого циклу або різні життєві форми одного виду часто займають різноманітні місцеперебування та екологічні ніші; завдяки тому вони вносять свій внесок у різноманіття екосистем», – відзначав Одум (*Odum*, 1983). Тому при оцінці стійкості живих систем, як однієї з функцій біорізноманіття, доцільніше орієнтуватися на внутрішньовидове, а не на видове або екосистемне різноманіття.

З позиції економіки це також логічно, оскільки ми безпосередньо експлуатуємо не екосистеми, а конкретні популяції, різноманіття яких прямо обумовлює стійкість виду та лише опосередковано – стійкість тієї екосистеми, елементом якої є експлуатована популяція.

Можна зробити висновок про існування загальних закономірностей розподілу видів за повторюваністю в системах різної природи. Графік залежності числа видів від кількості особин в будь-якому угрупованні у логарифмічних координатах є прямою лінією. Але ця залежність не є лінійною, зважаючи на приналежність множин показників числа видів і числа особин угруповання до різних математичних спільнот. Це призводить до закономірних флуктуацій, що вимагають побудови кривих розподілу при кожному значенні числа видів та пояснює неможливість зведення параметрів моделі розподілу видів до деяких середніх значень.

При аналізі залежностей між кількістю особин, числом видів та індексами різноманіття були отримані дані, що відображені в табл. 1.

Для оцінки залежності був використаний індекс кореляції Пірсона. Як видно з таблиці, нами не виявлено лінійний зв'язок між кількістю особин та числом видів птахів в острівному угрупованні та було зроблено припущення про його нелінійний характер.

Для перевірки цього було використано іншу статистичну процедуру – непараметричну кореляцію із застосуванням гама-індексу. Результати аналізу відображено в табл. 2, з якої видно, що між кількістю видів та числом особин існує нелінійний зв'язок.

Таблиця 1

**Кореляційна матриця синекологічних показників острівних угруповань гніздових птахів**

Показники	R	p-level
D та C	-0,5985	0,001
D та NS	0,5266	0,005
D та H	0,516	0,006
C та E	-0,6307	0,0001
C та H	-0,7162	0,0001
E та H	0,8331	0,0001
NS та H	0,4379	0,013

D – індекс видового різноманіття за Сімпсоном, C – концентрація за Сімпсоном, H – індекс ентропії Шеннона, E – індекс вирівняності Пілоу, NS – кількість видів, Number – кількість особин, R – коефіцієнт кореляції, p-level – рівень статистичної достовірності.

Таблиця 2

**Кореляційна матриця синекологічних показників острівних угруповань гніздових птахів. Умовні позначення – у табл. 1.**

Параметри	R	p-level
D та C	-0,449275	0,001117
D та NS	0,487500	0,000660
D та H	0,388571	0,004522
C та E	-0,520468	0,000171
C та H	-0,560694	0,000046
E та H	0,579251	0,000025
NS та Number	0,281250	0,049445
NS та H	0,370717	0,009483

Для даних розподілу ґрунтової мезофауни (Пахомов, 2005) кореляційний аналіз не виявив зв'язку між числом видів та числом особин, але за допомогою тесту ANOVA було підтверджено гіпотезу про існування залежності між ними (ANOVA test, t-value = 5,19, df = 18, p = 0,0001).

Відмінності між зв'язками числа видів та особин для цих груп організмів обумовлені розподілом екологічних ніш. Так, в острівних угрупованнях птахів домінують логнормальний розподіл та випадковий розподіл, для ґрунтової мезофауни цей

розподіл, можливо, має більш складний характер, приймаючи до уваги розмір об'єктів та особливості біотопів.

Коефіцієнти різноманіття із збільшенням числа видів не прагнуть до сталого значення. Динаміка зміни коефіцієнтів, що характеризують структурне різноманіття елементів системи, відображає випереджаюче зростання числа особин у порівнянні із зростанням числа видів. Коефіцієнти видового різноманіття стійко ростуть при збільшенні числа видів, але ці залежності – нелінійні (рис. 1).

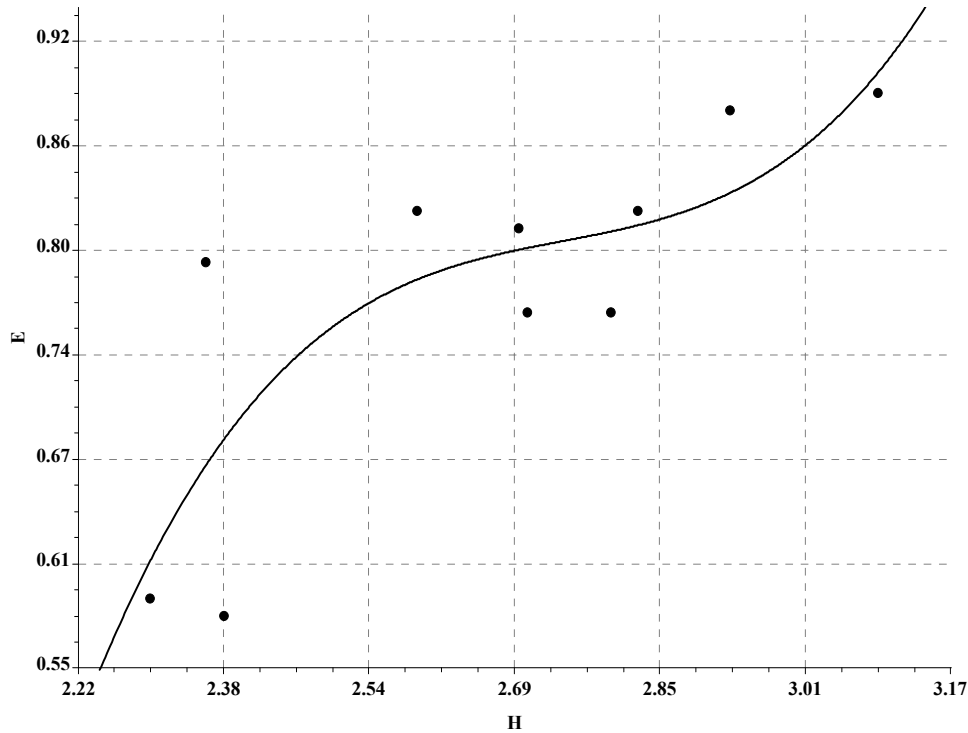


Рис. 1. Залежність між значеннями індексу ентропії Шеннона (представленого по осі абсцисе) та вирівняності видів (представленої по осі ординат) для ґрунтової мезофауни (за Паховим, 2005). Функція представляє поліноміальне рівняння третього ступеня  $y=a+bx+cx^2+dx^3$ , де :  $a = -32,54$ ,  $b = 36,21$ ,  $c = -13,15$ ,  $d = 1,59$

За допомогою програмного продукту Curve Expert було з'ясовано характер зв'язків між різними індексами видового різноманіття:

а) концентрація домінування – вирівняність: поліноміальне рівняння третього ступеню,  $y=a+bx+cx^2+dx^3$ ;

б) видове різноманіття Сімпсона – концентрація домінування: «модель тиску водяного пару»,  $y=\exp(a+b/x+c*\ln(x))$ ;

в) видове різноманіття – вирівняність: рівняння Бліздейла,  $y=(a+bx)^{-1/c}$

г) індекс ентропії Шеннона – вирівняність: поліноміальне рівняння третього ступеню,  $y=a+bx+cx^2+dx^3$ ;

д) індекс Сімпсона – індекс Бергера-Паркера: раціональна функція,  $y=(a+bx)/(1+cx+dx^2)$ ;

Доведено (Берталанфи, 1969; Исаев, 1996; Спицнадель, 2000), що в ценологічних системах різної природи одним із критеріїв структурної стійкості є постійність або зменшення ентропії із зростанням числа видів у системах. Характерні залежності дозволяють стверджувати, що зростання числа видів і особин не призводить до зростання ентропії (рис. 2, 3). Це свідчить про стійкість структури видового різноманіття.

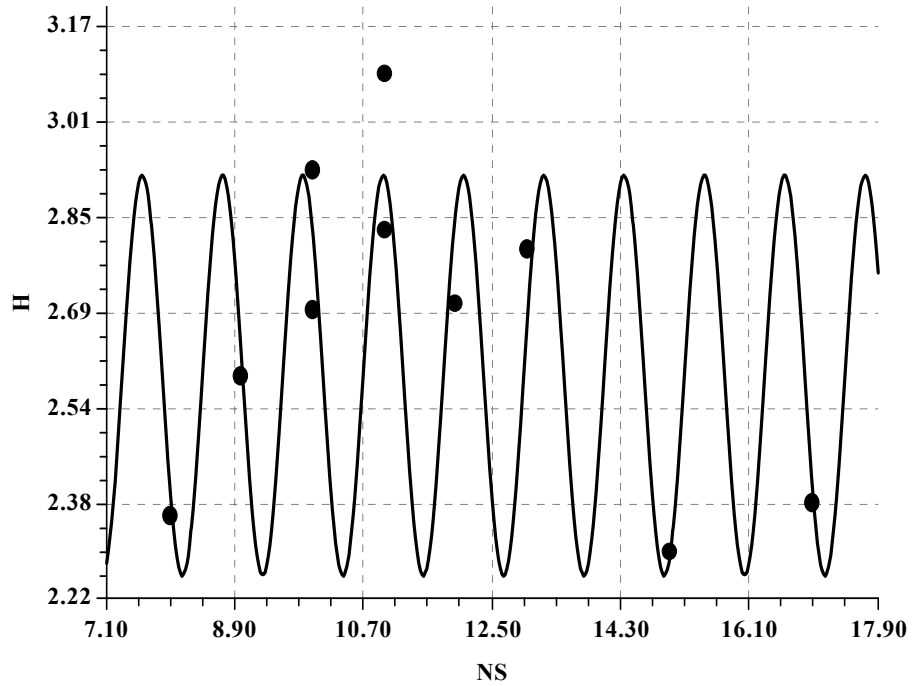


Рис. 2. Зв'язок між значенням індексу ентропії Шеннона (представленому по осі ординат) та числом видів (представленому по осі абсцис) для ґрунтової мезофауни (за Паховим, 2005). Функція представляє синусоїдне рівняння:  $y = a + b \cdot \cos(cx + d)$ , де:  $a = 2,59$ ,  $b = 0,33$ ,  $c = 5,59$ ,  $d = 1,51$

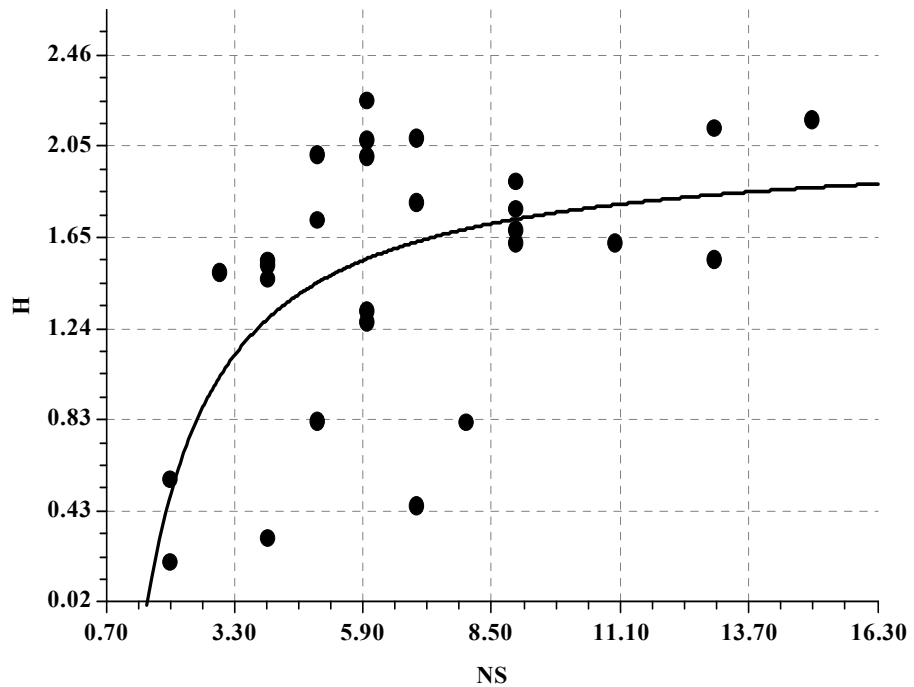


Рис. 3. Зв'язок між значенням індексу ентропії Шеннона (представленому по осі ординат) та числом видів (представленому по осі абсцис) для острівних угруповань колоніально гніздових птахів. Функція представляє гіперболічне рівняння  $y = a + b/x$ , де:  $a = 2,08$ ,  $b = -3,14$

Ю. Одум (Odum, 1983) прийшов до оригінального висновку, що видове багатство і різноманіття біоценозів виникають як наслідок адаптації до сили і якості енергетичного потоку, що приходить до екосистем. Ми вважаємо, що існує оптимум різноманіття, визначений ефективністю використання енергії екосистемою. Низьке видове різноманіття формується у випадку, якщо досяжна енергія поєднується з надходженням біогенних елементів у кількостях, що перевищують потреби організмів. Такі екосистеми можуть бути достатньо стійкими та здатні протистояти зовнішнім діям при відносно постійному надходженню речовини протягом тривалого часу.

Зв'язок різних індексів видового різноманіття – нелінійний. Досвід використання трьох індексів – видового різноманіття, індексу концентрації домінування Сімпсона та індексу вирівняності, заснованого на індексі ентропії Шеннона, показує, що вони однозначно оцінюють ситуацію приблизно на 30 відсотків. Так, із зростанням різноманіття повинні зростати вирівняність та індекс Шеннона, паралельно повинна зменшуватися концентрація, але це відбувається приблизно в 1/3 випадків.

### ВИСНОВКИ

1. Видове різноманіття дозволяє угрупованню ефективніше використовувати ресурси середовища за рахунок диференціації ніш.
2. Оптимальний рівень видового різноманіття та відповідне йому значення сумарної чисельності (біомаси) збільшуються по мірі збільшення стабільності середовища та інтенсивності надходження ресурсу.
3. Не спостерігається пропорційне збільшення значень коефіцієнтів видового різноманіття із збільшенням числа видів в угрупованнях.
4. Встановлено, що залежності між числом видів в угрупованнях, структурою домінування та видовим різноманіттям мають нелінійний характер.

### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Алимов А. Ф. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия / А. Ф. Алимов, В. Ф. Левченко, Я. И. Старобогатов / Под ред. В. Е. Соколова. – М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1997. – С. 16-25.
- Бергаланфи Л. Общая теория систем. – М.: Системное моделирование, 1969. – С. 36-43.
- Бигон М. Экология. Особи популяции и сообщества: В 2 т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таусенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – С. 54-67.
- Букварева Е. Н. Принципы оптимального разнообразия биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко // Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125, № 4. – С. 337-348.
- Вернадский В. И. Живое вещество. – М.: Наука, 1978. – 358 с.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
- Жерихин В. В. Проблемы эволюции биологического разнообразия // Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. – М.: КМК, 2003. – С. 348-373.
- Залепухин В. В. Теоретические аспекты биоразнообразия. – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2003. – 192 с.
- Исаев А. С. Математические модели дискретных величин // Математическое описание ценозов и закономерности технетики. Вып. 1. Ценологические исследования. – Абакан: Центр системных исследований, 1996. – С. 215-229.
- Колмогоров А. Н. Теория передачи информации. – М.: Наука, 1956. – С. 62-71.
- Лебедева Н. В. География и мониторинг биоразнообразия / Н. В. Лебедева, Д. А. Криво-лущкий. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – С. 13-25.
- Левченко В. Ф. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту, 1984. – С. 22-23.
- Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. – СПб.: Наука, 2004. – 168 с.
- Ляпунов А. А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. – М.: Наука, 1980. – 335 с.
- Мацюра А. В. Анализ факторов, определяющих пространственное распределение колониально гнездящихся околоводных птиц островных систем Азово-Черноморского региона Украины // Вестник зоологии. – 2003а. – Т. 37, № 5. – С. 53-60.
- Мацюра А. В. Комплексная оценка динамики численности гнездящихся сообществ колониальных околоводных птиц в условиях некоторых островов Сиваша, Северного

Приазовья и Черного моря // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003б. – Вип. 8, № 2. – С. 95-112.

**Пахомов О. Є.** Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 324 с.

**Попов В. П.** Глобальный эволюционизм и синергетика ноосферы / В. П. Попов, И. В. Крайнюченко. – Ростов-на-Дону: СКНЦВ, 2003. – С. 55-72.

**Пригожин И.** Порядок из хаоса / И. Пригожин, И. Стингерс. – М.: Иностр. лит., 1986. – С. 51-74.

**Спицнадель В. Н.** Основы системного анализа. – СПб.: Изд. дом «Бизнес пресса», 2000. – С. 22-29.

**Lawton J. H., Brown V. K.** Redundancy in ecosystems // Schulze E.-D., Mooney H. A. (eds). Biodiversity and ecosystem function. – Springer. – 1993. – P. 255-270.

**Magurran A. E.** Ecological diversity and its measurement. Princeton: University Press, 1988. – 240 p.

**Odum E. P.** Basic ecology. 2 vols. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983. – 704 p.

**Tilman D.** Biodiversity: population versus ecosystem stability // Ecology. – 1996. – Vol. 77. – № 2. – P. 350-363.

**Tilman D.** Functional diversity // S. A. Levin (Ed.). Encyclopedia of biodiversity. – San Diego, California: Academic Press. – 2001. – P. 109-120.

**Tilman D., Wedin D., Knops J.** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems // Nature. – 1996. – Vol. 379. – P. 718-720.

**Walker B. H.** Biodiversity and ecological redundancy // Conserv. Biol. – 1992. – Vol. 6. – P. 18-23.

*Надійшла до редколегії 22.05.07*