

УДК 574.34:574.47.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕПРЯМЫХ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Мацюра А.В.

Определение и измерение устойчивости или «стабильности» является одним из важнейших вопросов популяционной экологии. В современной экологии используется ряд определений, которые интерпретируют стабильность популяции. Один из подходов предполагает определение стабильности популяции как степень размаха ее флуктуации [1].

В качестве мер устойчивости было предложено несколько коэффициентов, базирующихся на измерении плотности популяции в разные периоды времени с последующим измерением величины средней интенсивности ее колебания.

Подсчет количества встреч организмов на маршруте дает определенное основание для вычисления плотности большинства видов животных и растений. В большей степени это справедливо для крупных или легко учитываемых животных как, например, птицы, травоядные и морские млекопитающие, насекомые, ведущие активный образ жизни (бабочки).

Если возможно провести учет численности животных или растительных организмов с удобного наблюдательного пункта или во время движения по маршруту, то результаты учетов могут быть использованы в расчетах плотности только тогда, когда известны размеры исследуемой территории. На практике его сложно выполнить. Во-первых, не всегда удается точно оценить размеры исследуемой территории, во-вторых, не всегда можно учесть все организмы.

Чтобы преодолеть эти трудности были предложены методы дистанционной выборки, предполагая, что вероятность наблюдения особи уменьшается с расстоянием, причем это уменьшение подчиняется определенной закономерности, которая может быть выражена математически.

В нашей работе мы поставили целью восполнить пробел в отношении методов не прямой оценки плотности популяции и предоставить их описание с перспективой использования в экологических исследованиях. Мы также представили прикладную компьютерную экологическую программу для определения плотности популяции на основании методов не прямой оценки численности.

Линейные трансекты.

В зависимости от характера распределения организмов в пространстве существует несколько видов регистрации данных.

1. Перпендикулярное расположение (объекты расположены перпендикулярно выбранной линии трансекты).

2. Угловое расположение (при наличии информации о расстоянии до объекта от линии трансекты и величины угла между объектом и линией). Данный метод применяется, когда в силу определенных факторов исследователь не может зафиксировать перпендикулярное расстояние до линии трансекты.

3. Диапазонное расположение (фиксируется расстояние от объектов до трансекты под прямым углом в установленных диапазонах). Таким образом, в программу вводятся данные о размерах диапазонов (расстояние до трансекты) и число объектов, зафиксированных в пределах каждого диапазона.

4. Точечные учеты (объекты отмечены по отношению к выбранной исходной точке, фиксируется расстояние до объекта).

5. Точечно-диапазонное расположение (см. пункт 3).

Методы трансектных учетов были разработаны и предложены для ситуаций, когда невозможно учесть все организмы в пределах территории. Эти методы основаны на идее, что только организмы, находящиеся на средней линии трансекты, вдоль которой перемещается наблюдатель, могут быть обнаружены с определенной вероятностью, и эта вероятность обнаружения уменьшается с перпендикулярным расстоянием от этой линии. Полученные результаты содержат ошибку, которая изменяется с объемом выборки и вызывает систематическую погрешность из-за тенденции наблюдателей недоучитывать.

На основании анализа 17 учетов крупных млекопитающих был сделан вывод, что в отдельных случаях пропорция учтенной популяции варьировала от 23 до 89 % [10]. Bibby et al. [11], Dodd, Murphy [12] проводили сравнение методов учета количества гнезд птиц и также получили подобные результаты.

Ряд экологов придерживается мнения, что крайние точки перпендикулярного расстояния должны быть удалены из набора данных до вычисления плотности [13, 14]. Другая точка зрения – необходимо удалить 5 % данных [15]. Метод серий Фурье также может быть применен к группируемым данным, когда невозможно определить точные расстояния, и данные группируются по диапазонам, например 0-5, 5-10, 10-15 и 15-20 метров от наблюдателя или трансекты. Этот метод также применяется, когда существует опасность возникновения систематической погрешности на определенном расстоянии от наблюдателя [16].

Точечные трансекты.

Вместо проведения линейных учетов, наблюдатель может установить ряд фиксированных пунктов и зарегистрировать расстояние до объектов. Эти методы часто применяются для учетов птиц, когда мозаичная структура местообитаний делает линейные трансекты лишены биологического смысла, потому что они пересекают целый ряд различных местообитаний. Для данного метода плотность равна:

$$D = \frac{nh(0)}{2Pk}, \quad (1)$$

где n – число наблюдаемых особей, k – число точечных трансект, $h(0)$ – угловой коэффициент функции вероятности плотности для зарегистрированных расстояний определенной при нулевом расстоянии.

Косвенные методы оценки плотности (относительные оценки)

В математическом смысле не прямые методы могут быть соотнесены с плотностью популяции при использовании регрессионного анализа. Например, образец биномиальной выборки, когда вместо полного подсчета организмов в каждой выборке, мы учитываем количество выборок с искомыми организмами. Плотность колорадского жука может быть определена на основании данных о соотношении растений, на которых был обнаружен, по крайней мере, одна особь. Это гораздо быстрее, чем подсчитывать всех насекомых. Если мы принимаем, что насекомые распределены в соответствии с нормальным (Пуассоновским) распределением, то количество инфицированных растений соответствует нулевому значению ρ_0 распределения Пуассона:

$$\rho_0 = \exp(-M), \quad (2)$$

где M – среднее число особей на растение. Очевидно, что средняя плотность, M , может быть определена как отрицательный логарифм от числа инфицированных растений (ρ_0).

Альтернативная теоретическая модель может быть получена на основании предположения, что вредители сгруппированы на растениях и распределены в соответствии с отрицательным биномиальным законом. Нулевое значение такого распределения:

$$\rho_0 = \left(1 + \frac{M}{k}\right)^{-k}, \quad (3)$$

где k – параметр агрегированности.

Методы оценок плотности без использования пробных площадок

В основном эти методы применяются для определения плотностей растений, в то же время хорошие результаты были получены при использовании этих методов для учетов гнезд птиц. Подобные методы особенно полезны, когда закладка пробных площадок является очень трудной или дорогостоящей. Необходимо учесть, что пространственное распределение организмов играет определяющую роль в точности результатов, в отличие от метода пробных площадок.

Программа, написанная для операционной среды Windows, предлагает ряд аналитических методов, широко используемых экологами для определения плотности растительного и животного населения. Программа была разработана с учетом легкости использования, и она особенно полезна для преподавания экологии и написания студенческих научных работ, поскольку позволяет быстро вводить и обрабатывать данные, создавать модели пространственного распределения особей, исследуя ряд методов в соответствии со знакомым интерфейсом программ в семействе Windows.

Эта программа особенно удобна для вычисления плотности популяции растений или крупных животных с небольшой плотностью проживания в трудных для доступа местах. Например, можно использовать программу для вычисления плотности популяций крупных водоплавающих птиц в тростниковых зарослях, когда полное исследование территории затруднено. Кроме того, данная программа может быть использована для вычисления плотности распределения растительности в островных колониях птиц. В данном случае время пребывания исследователя ограничено из-за возможности возникновения стрессовой ситуации в сообществе птиц.

Основное достоинство программы – довольно большой математический инструмент, с помощью которого можно выполнить моделирование плотности популяций. Таким образом, как студенты, которые должны познакомиться с разнообразными методами определения плотности популяции в природе, так и исследователи, которые хотят проверить точность своих результатов, получают в свое распоряжение удобный и мощный математический аппарат. Возможности программы позволяют применить несколько моделей распределения организмов в пространстве и вычислить плотность на основании данных непрямых методов учета численности.

Линейная модель для данных двухленточной линейной трансекты.

Простые двухпоясные модели применяются обычно для учета птиц, в случаях, когда невозможно точно определить расстояние, и результаты учета представляют собой количество птиц в пределах и за пределами установленного расстояния от линии трансекты.

Плотность объектов рассчитывается по формуле:

$$D = 10N(1 - \sqrt{1 - N_1/N}) / wL, \quad (4)$$

где w – расстояние до внешнего края первого пояса, N – общее количество учтенных объектов, N_1 – число учтенных объектов в первом поясе, L – длина трансекты, км.

Для данного непрямого метода также может быть применена экспоненциальная модель распределения плотности:

$$D = 5N(-\ln(1 - N_1/N)) / wL, \quad (6)$$

Двухпоясный метод также применяется для точечных трансект, это особенно актуально для учетов птиц, когда мозаичность местообитаний достаточно велика, и применение ленточных трансект лишено биологического смысла.

Плотность птиц в таком случае, рассчитывается как:

$$D = \ln(N/N_2) N / \pi r^2, \quad (7)$$

где N – общее число учтенных птиц, N_2 – количество птиц, учтенных за пределами радиуса r

Программа также предлагает широкие возможности для обработки данных, полученных непрямыми методами без пробных площадок.

Метод ближайшего индивида [17].

В этом случае необходима база данных, состоящая из измерений расстояний от случайной точки до ближайшего индивида.

Плотность измеряется как:

$$D = \frac{1}{\left(4 \left[\frac{R_i}{N} \right]^2\right)}, \quad (8)$$

где R_i – расстояние от случайной точки i до ближайшего индивида и N количество случайных точек.

Метод ближайшего соседа [18].

База данных, используемая для вычислений по этому методу представляет серию измерений от случайно выбранного объекта до его ближайшего соседа.

Плотность равна:

$$D = \frac{1}{\left(4 \left[\frac{H_i}{N} \right]^2\right)} \quad (9)$$

где H_i – расстояние от индивидуума i до его ближайшего соседа и N – общее количество измерений.

Метод Кендала-Морана [19].

Для улучшения точности модели пространственного распределения применяют метод Кендала-Морана, который представляет собой модель, рассчитываемую по сериям парных измерений расстояний от случайно выбранной точки до ближайшего индивидуума и до его ближайшего соседа.

Программа рассчитывает территорию модели как сумму круговых ареалов ближайшего индивидуума и его соседа минус перекрываемую территорию.

Формула плотности для данной модели имеет вид:

$$D = \frac{P+N-1}{\sum B_i} \quad (10)$$

где P – число ближайших индивидуумов, N – число ближайших соседей, B_i – комбинированная область поиска от i точки до ее ближайшего индивидуума и его ближайшего соседа.

Методы упорядоченного расстояния для ближайшего индивидуума [20].

База данных моделей такая же, как и для метода ближайшего индивидуума.

Данные модели рассчитываются для ближайшего индивидуума первого, второго и третьего порядка (в соответствии с расстоянием до выбранной точки).

Формулы плотности отличаются только коэффициентами перед N в следующем равенстве:

$$D = \frac{(N-1)}{\pi \sum (R_i)^2} \quad (11)$$

где R_i – расстояние от ближайшего индивидуума до точки i и N – количество выбранных точек. В случае с использованием ближайших соседей второго и третьего порядка N вычисляется с коэффициентами 2 и 3 соответственно.

Точечно-центрированные квартальные методы.

Один из самых технически сложных и математически точных методов основан на моделях диагонально упорядоченного ближайшего индивидуума. Для каждой случайно выбранной точки территория вокруг нее делится на равные квадраты с последующей регистрацией расстояния до ближайшего индивидуума в каждом квадрате. Для индивидуума первого порядка формула плотности [21] имеет вид:

$$D = \frac{12N}{\pi \sum 1/(R_{ij})^2} \quad (12)$$

где R_{ij} – расстояние от i точки до ближайшего индивидуума в j квадрате и N – число выбранных точек.

Для индивидуума второго порядка [20] формула отличается значением коэффициента N – в этом случае он равен 28.

Нет единого мнения о том, какой из методов является самым точным, так как все они отличаются по способности обрабатывать различные виды пространственного распределения. Для полевого эколога важно выбрать методы, которые предлагают самый простой и быстрый способ обработки данных в соответствии с необходимым уровнем точности.

Существуют более точные математические методы, чем представленные в нашей работе, однако они более сложные и их применение требует значительного времени для обработки результатов. Engeman et al [22] провели обзор качества существующих показателей и индексов плотности, и пришли к выводу, что в данной программе представлены самые простые методы из списка лучших.

ВЫВОДЫ

При проведении анализа плотности с использованием подобных методов оценок необходимо учитывать следующие моменты:

1. Характер пространственного распределения организмов – случайное, равномерное, агрегированное или суперагрегированное.

2. Если распределение носит агрегированный характер, то наилучшими методами являются методы: угловой метод ближайшего индивидуума второго порядка, равноупорядоченный метод ближайшего индивидуума третьего порядка и метод Кендала-Морана.

3. Угловой метод является самым сложным, поэтому иногда необходимо провести предварительное моделирование, чтобы решить, можно ли использовать равноупорядоченный метод или метод Кендала-Морана.

4. Лучше использовать больше выборок, чем вкладывать много усилий в ограниченное количество точек сбора данных. Необходимо учесть, что характер пространственного распределения может варьировать с увеличением площади территории.

5. При случайном характере распределения объектов предпочтительней использовать метод ближайшего индивидуума или ближайшего соседа, которые являются самыми простыми и быстрыми. В дополнение к ним целесообразно использовать тест случайности распределения. Для популяционной выборки одним из широко используемых тестов является распределение Пуассона.

Список литературы

1. Уитеккер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – С. 19-21.
2. Buckland S.T. On the variable circular plot method of estimating animal density // *Biometrics*. – 1987. – V. 43. – P. 363-384.
3. Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L. Distance sampling: estimating abundance of biological populations. – Chapman and Hall, London, 1993. – P. 68-74
4. Burnham K.P., Anderson D.R., Laake J.L. Estimation of density from line transect data // *Wildlife Monograph*. – 1980. – V. 72. – P. 94-99.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕПРЯМЫХ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ПЛОТНОСТИ

5. Byth K. On robust distance-based intensity estimators // *Biometrics*. – 1982. – V. 38. – P. 127-135.
6. Clayton G., Cox T.F. Some robust density estimators for spatial point processes // *Biometrics*. – 1986. – V. 42. – P. 753-767.
7. Delince J. Robust density estimation through distance measurements // *Ecology*. – 1986. – V. 67. – P. 1576-1581.
8. Keuls M., Over H.I., De Wit C.T. The distance method for estimating densities // *Statistica Neerlandica*. – 1998. – V. 17. – P. 71-91.
9. Seber G.A.F. The estimation of animal abundance and related parameters. – Griffin, London, 1982. – P. 46-57.
10. Burnham K.P., Anderson D.R. Mathematical models for non-parametric inferences from line transect data // *Biometrics*. – 1986. – V. 32. – P. 325-336.
11. Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. Bird census techniques. – Academic Press, San Diego. – 1992. – 257 p.
12. Dodd M.G., Murphy T.M. Accuracy and precision of techniques for counting great blue heron nests // *J. Wildlife Management*. – 1995. – V. 59(4). – P. 667-673.
13. Crain B.R., Burnham K.P., Anderson D.R., Laake J.L. Nonparametric estimation of population density for line transect sampling using Fourier series // *Biometrical Journal*. – 1989. – V. 21. – P. 731-748.
14. Ensign W.E., Angermeier P.L., Dolloff C.A. Use of line transect methods of estimate abundance of benthic stream fishes // *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* – 1995. – V. 52(1). – P. 213-222.
15. Kelley J.R., Jr. Line-transect sampling for estimating breeding wood duck density in forested wetlands // *Wildlife Soc. Bull.* – 2000. – V. 24(1). – P. 32-36.
16. Southwell C., Weaver K. Evaluation of analytical procedures for density estimation from line-transect data: Data grouping, data truncation and the unit of analysis // *Wildlife Research*. – 1999. – V. 20(4). – P. 433-444.
17. Cottam G., Curtis J.T., Hale B.W. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals // *Ecology*. – 1953. – V. 34. – P. 741-757.
18. Cottam G., Curtis J.T. The use of distance measures in phytosociological sampling // *Ecology*. – 1956. – V. 37. – P. 451-460.
19. Kendall M.G., Moran P.A.P. Geometrical probability. – Griffin, London, England, 1963. – P. 56-72.
20. Morisita M. A new method for the estimation of density by spacing method applicable to nonrandomly distributed populations // *Physiology and Ecology*. – 1957. – V. 7. – P. 134-144.
21. Stearns F.W. Ninety years' change in a northern hardwood forest in Wisconsin // *Ecology*. – 1994. – V. 30. – P. 350-358.
22. Engeman R.M., Sugihara R.T., Pank L.F., Dusenberry W.E. A comparison of plotless density estimators using Monte Carlo simulation // *Ecology*. – 1994. – V. 75(6). – P. 1769-1779.

Поступила в редакцию 03.11.2005 г.