УДК 574.472

© 2009

С. С. Костишин, А. В. Жук

Аналіз екосистемної різноманітності за формулою Шеннона на основі екологічних шкал Циганова

(Представлено членом-кореспондентом НАН України І. П. Григорюком)

Запропоновано методику розрахунку різноманітності абіотичного блока екосистеми за ентропійно-інформаційним індексом Шеннона з використанням екологічних фітоіндикаційних шкал Циганова. Наведено результати оцінки екосистемної різноманітності зрубів букових лісів на ініціальних стадіях сукцесії з різними типами відновлення рослинного покриву в межах острівного та суцільного поширення Fagus sylvatica L.

На сьогодні відомо багато методологічних підходів до оцінки біологічної різноманітності. Це є наслідком неоднозначного його трактування науковцями, що зумовлено міждисциплінарністю, різноаспектністю, багатокомпонентністю та ієрархічністю цього поняття. Тому, перш ніж надавати перевагу тим або іншим методам при аналізі біорізноманітності в конкретному дослідженні, необхідно визначитися з його місцем у понятійному просторі (рис. 1).

Об'єктом досліджень авторів даного повідомлення є динаміка структурно-функціонального стану екосистем зрубів букових лісів Північної Буковини на ініціальних стадіях сукцесії. У зв'язку з цим виникає потреба детального аналізу екосистемної різноманітності. Останнє розглядають як елемент біорізноманітності [1], що утворюється внаслідок перекриття областей біотичного та середовищного різноманіття. Отже, системний аналіз на цьому ієрархічному рівні передбачає дослідження характеристик двох основних підсистем: біотичного угруповання та комплексу абіотичних факторів [2–5].

Мета наших досліджень — це пошук ефективного й зручного методологічного підходу до аналізу біотичного та абіотичного компонентів екосистемної різноманітності зрубів букових лісів на ініціальних стадіях сукцесії.

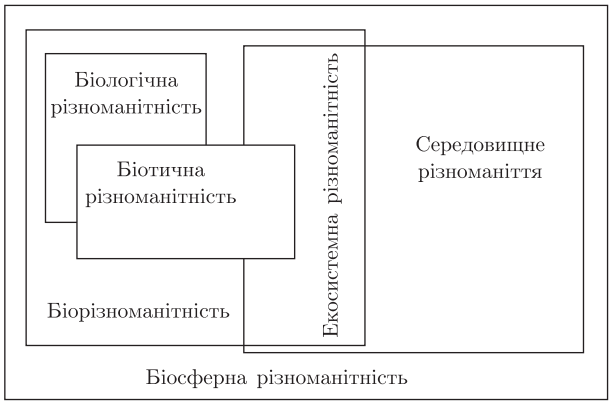

Рис. 1. Схема взаємозв'язку екологічних понять, пов'язаних з біорізноманітністю (за А. А. Протасовим)

Вже на етапі вибору методичного підходу постає ряд проблем. По-перше, виникає необхідність виділити найбільш вагомі екологічні фактори (далі екофактори), які необхідно враховувати під час аналізу різноманітності абіотичного компонента екосистеми. Провідна роль у сукцесійних процесах на зрубах у перші роки після порушення цілісності екосистеми належить фітоценозу. Тому доцільно з усієї розмаїтості абіотичних чинників обирати такі, які здійснюють найбільший вплив на рослинний покрив. Д. М. Циганов [6, 7] серед таких чинників відзначає терморежим, континентальність, вологість і морозність клімату; зволоження, сольовий режим і кислотність грунтів, змінність їх зволоження та багатство на нітроген, а також освітленість.

По-друге, актуальною є проблема зведення різнорозмірних величин екофакторів до однієї одиниці вимірювання. Зазвичай такою інтегруючою мірою є відсотки, однак відсоток відбиває частку до відносно цілого, тому виникають труднощі з визначенням еталонного показника, який можна було б умовно прийняти за 100%. Отже, більш доцільним і показовим є використання бальної системи екологічних шкал. Зручність їх використання підтверджується ще й тим, що за основу побудови шкал брали відношення окремих видів рослин до режимів розглянутих вище провідних для рослинності абіотичних чинників. Застосування цих шкал дає можливість бальної уніфікації величин розмірностей кліматичних та едафічних екофакторів. Крім того, В. П. Селедець [8] акцентує увагу на зручності математичних маніпуляцій з оцінками такого типу. Вони залишаються якісними, не перетворюючись на кількісні внаслідок математичних дій над ними. Ці особливості зумовлюють зручність використання екологічних шкал Циганова для аналізу різноманітності абіотичного блока.

По-третє, головну увагу в дослідженнях приділено просторовому континууму [3–5], тоді як ми маємо справу з континуумом часовим. Результатом інструментального вимірювання параметрів абіотичного компонента екосистеми є статична величина, яка відбиває стан довкілля в конкретний момент часу. Такий підхід до визначення довготермінових процесів недоцільний, оскільки випадкові дискретні вимірювання параметрів середовища дають хибне уявлення про їх динаміку в часі. Використовуючи екологічні шкали, ми фіксуємо не конкретне значення фактора в певний момент часу, а угруповання, які формувалися на цій території протягом тривалого періоду.

Оскільки природа абіотичного та біотичного компонентів екосистеми якісно різна, виникають труднощі з оцінкою їх співвідношення та взаємодії. Особливо проблематичний пошук підходів і методів визначення розмаїтості абіотичних чинників. А. А. Протасов [1] наводить лише деякі з аспектів вираження різноманіття абіотичних умов. Серед них часова варіабельність або стабільність, кількість і співвідношення розмірів місцеіснування та меж між ними, різноманітність часових циклічних процесів, різноманітність та сила дії факторів довкілля тощо. І. Г. Ємельянов, аналізуючи існуючі нині методи, зазначає [4], що аналіз різноманітності в абіотичному блоці проводиться лише на якісному рівні, без виявлення кількісних аспектів зміни різноманітності абіотичних компонентів.

Отже, для забезпечення коректності порівняння різноманітності в абіотичній та біотичній підсистемах екосистем виникає необхідність використання універсального показника. І. Г. Ємельянов [3–5] пропонує застосовувати інформаційно-ентропійний індекс Шеннона (H):

$$H = \sum_{1}^{S} P_i \ln P_i, \tag{1}$$

де P_i — частка i-го виду в угрупованні; S — кількість видів. Вибір показника автор аргументує тим, що він відбиває ступінь функціональної єдності компонентів біосистеми, яка забезпечує їх нормальне існування за конкретних умов довкілля. Використанню індексу Шеннона в дослідженні біологічної різноманітності присвячено чимало праць [1, 4, 5, 9–13 тощо], однак універсальної методики його застосування для визначення різноманітності абіотичного компонента екосистеми і досі не існує.

З урахуванням зазначеного нами запропоновано власний методологічний підхід до аналізу різноманітності абіотичного блока з використанням інформаційно-ентропійної формули Шеннона на основі екологічних шкал Циганова. При цьому нами відзначено, що важливою математичною особливістю ентропійної формули є адитивність [9, 10], це дає змогу на основі розрахунку індексів різноманітності кожного окремого абіотичного фактора визначити інтегральний показник різноманітності абіотичного блока.

Отже, першим кроком у визначенні різноманітності абіотичного компонента екосистеми є зазначення відповідного діапазону балів шкали Циганова за кожним із досліджуваних факторів для кожного виду з таблиць геоботанічних описів. Далі враховуємо усі можливі варіанти значень діапазону n_i ($i = \min$ бал діапазону, $\ldots$, max бал діапазону), знаходячи загальну суму балів усіх видів угруповання за кожним окремим фактором $\sum n_i = N$. Різноманіття цього фактора (H) визначаємо за формулою Шеннона (1), де частка i-го балу в сукупній кількості балів угруповання становить:

$$P_i = \frac{n_i}{N}. \tag{2}$$

Інтегральний показник різноманітності абіотичного блока даного угруповання розраховуємо як сукупність значень різноманіття всіх факторів:

$$\text{Н}_{\text{альтерн.}} = H + \sum \frac{n_i}{N} H_i. \tag{3}$$

Розрахунки зазначених показників проводили в MS Excel 2003.

Традиційним у екологічній літературі [1, 4, 5 тощо] є положення про зростання стійкості та стабільності екосистем зі збільшенням їх складності та різноманіття. Іншими словами, клімаксові угруповання, згідно з цим твердженням, мають найбільшу біологічну різноманітність. Наші дослідження показали, що угруповання зрілого букового лісу в межах суцільного поширення *Fagus sylvatica* L., навпаки, характеризується найнижчим показником видової різноманітності (рис. 2, *а*; I, II). А. К. Ібрагімов із співавторами [14] визначали це явище, як "подвійне біорізноманіття". Суть його полягає в тому, що до складу угруповання порушених екосистем одночасно входять як власне лісові види, так і інвазійні. На цій стадії сукцесії формуються "відкриті" фітоценози з переважанням екотопічного добору, що сприяє підвищенню флористичної ємності угруповань [15]. Крім цього, за А. А. Протасовим [1], мінімальне різноманіття визначається кількістю (багатством) і співвідношенням ненадлишкових, істотних елементів. Отже, клімаксові угруповання містять переважно інформативні види, і, відповідно, кількість надлишкових інформаційних сигналів знижується. Тоді як на ранніх стадіях сукцесії до складу угруповань зрубів долучається велика кількість неінформативних випадкових видів, зумовлюючи надлишковість інформації, що призводить до збільшення значення індексу Шеннона, однак до зниження цінності інформації.

У цілому на досліджуваних нами ділянках із лучним типом відновлення рослинного покриву (див. рис. 2, *а*, II) виявлено тенденцію до зростання видової різноманітності з віком

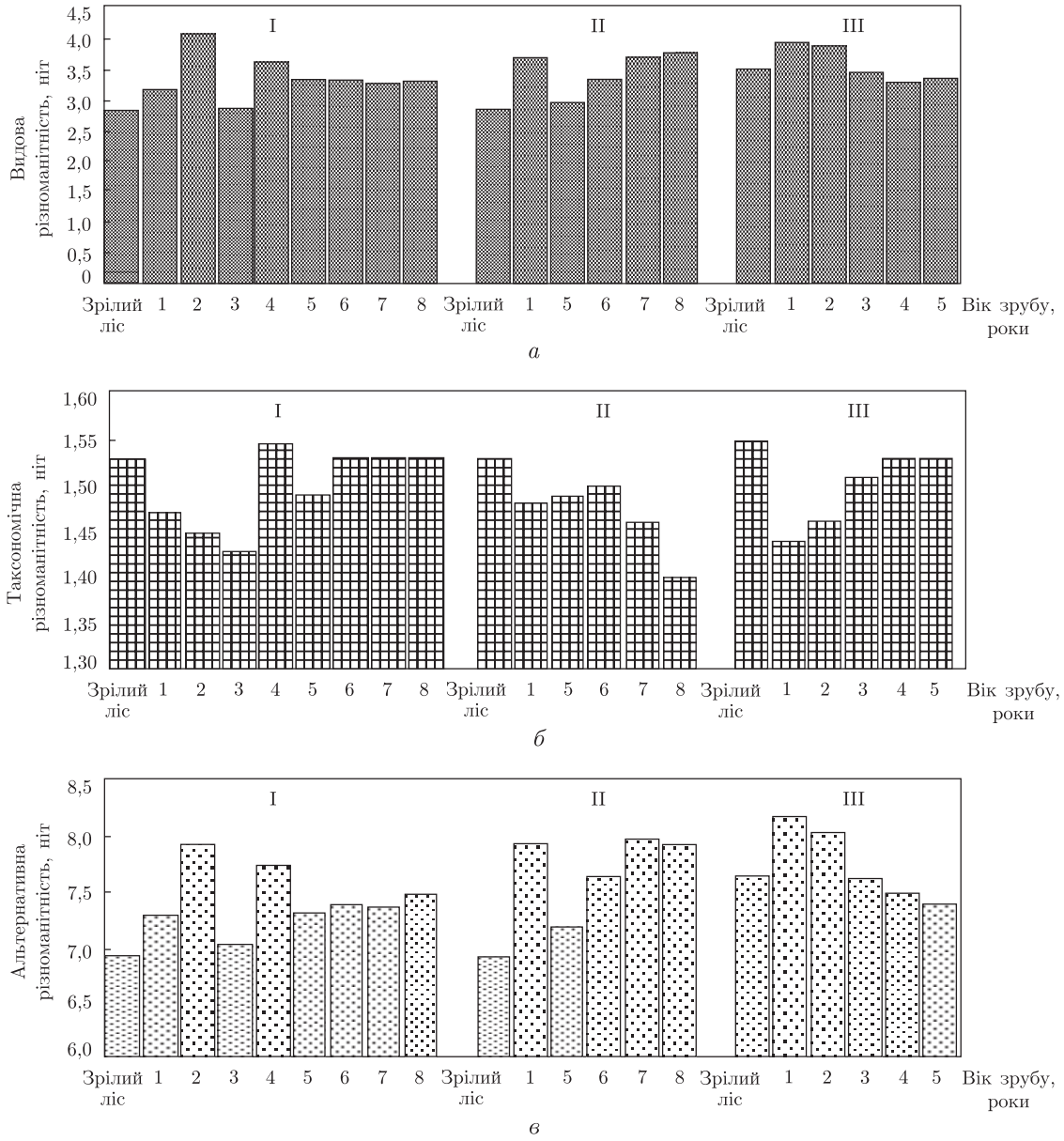

Рис. 2. Видова (*а*), таксономічна (*б*) й альтернативна (*в*) різноманітності досліджуваних ділянок. *Ділянки в межах ареалу*: I — суцільного поширення *F. sylvatica* L. із лісовим типом відновлення рослинного покриву; II — суцільного поширення *F. sylvatica* L. із лучним типом відновлення рослинного покриву; III — острівного поширення *F. sylvatica* L.

зрубу. Починаючи з 3-річного віку, на зрубах у межах острівного поширення *F. sylvatica* L. (див. рис. 2, *а*; III), та, починаючи з 5-річного віку, на зрубах із лісовим типом відновлення (див. рис. 2, *а*; I) рівень видової різноманітності стабілізується. Дослідженнями на суцільних зрубах ялинників [15] також доведено, що на 3–6-му роках перебігу сукцесії рослинні угруповання стають "закритими". На цій стадії перебігу сукцесії починає переважати фітоценотичний добір, однак екотопічний добір ще відіграє важливу роль, оскільки саме ним визначається комплексність рослинності зрубів.

Таксономічна різноманітність (див. рис. 2, *б*; II) на всіх досліджуваних ділянках, незалежно від типу відновлення рослинного покриву та належності до різних частини ареалу, проявляє тенденцію, протилежну до видової різноманітності.

Вивчення розмаїтості у блоці абіотичних чинників показало, що в перші роки після вирубування деревостану коливання показників екологічних умов середовища істотно зростає порівняно із зрілим лісом. Серед головних змін, зумовлених вилученням деревного ярусу, виділяють збільшення освітленості [15], зміну добових і сезонних температурних режимів повітря та грунту, зміну гідрологічного режиму, фізико-хімічних властивостей грунту, посилення колообігу нітрогену тощо. Значна зміна параметрів абіотичного середовища закономірно приводить до зміни у складі угруповання.

Згідно з сформульованим І. Г. Ємельяновим принципом альтернативної різноманітності [2–5], збільшення або зменшення розмаїтості абіотичних чинників супроводжується відповідними альтернативними змінами в різноманітності підсистем біотичного блока хоча б на одному з ієрархічних рівнів. Як видно з рис. 2, даний принцип для зрубів здійснюється на таксономічному рівні, тоді як на видовому рівні показники різноманітності біотичного й абіотичного блоків прямо пропорційні.

Отже, узагальнюючи результати наших досліджень, зазначимо, що екологічні шкали Циганова зручні в аналізі абіотичного компонента екосистеми, вони дають змогу уніфікувати бальні оцінки різнорозмірних екологічних факторів і відбивають тривалу динаміку найбільш вагомих для рослинного угруповання чинників. Як інтегральний показник, що дозволяє порівнювати різноманітність в абіотичній та біотичній підсистемах екосистеми доцільно використовувати індекс Шеннона. У перші роки після вилучення деревостану угруповання зрубів характеризуються найвищим показником видової різноманітності, ілюструючи принцип "подвійної біорізноманітності". Принцип альтернативної різноманітності підтверджується не лише в просторовому континуумі, але й у часовому.

1. *Протасов А. А.* Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная дивесикология. – Киев: Академперіодика, 2002. – 105 с.
2. *Емельянов И. Г.* Биоразнообразие как индикатор структурно-функциональной организации экосистем // Тези доп. І Міжнар. конф. "Структура та функціональна роль тваринного населення в природних і трансформованих екосистемах". – Дніпропетровськ: Дніпропетр. нац. ун-т, 2001. – С. 12.
3. *Ємельянов І. Г.* Принципи структурно-функціональної організації та еволюція екосистем : Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.16; 03.00.08 / АН України. Ін-т зоології ім. І. І. Шмальгаузена. – Київ, 1994. – 48 с.
4. *Емельянов И. Г.* Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев: Б. и., 1999. – 168 с.
5. *Емельянов И. Г.* Роль разнообразия в функционировании биологических систем. – Киев, 1997. 64 с. – (Препр. / НАН Украины. Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена. Укр. териолог. об-во; 92.6.).
6. *Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – Москва: Наука, 1983. – 198 с.
7. *Цыганов Д. Н.* Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. – Москва: Наука, 1976. – 60 с.
8. *Селедец В. П.* Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. – Владивосток: Дальневост. гос. акад. эконом. упр., 2000. – 248 с.
9. *Крамаренко С. С.* Особенности использования энтропийно-информационного анализа для количественных признаков биологических объектов // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2005. – **7**, № 1. – С. 242–247.
10. *Левич А. П.* Структура экологических сообществ. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 181 с.
11. *Jost L.* Entropy and diversity // OIKOS. – 2006. – **113**, No 2. – P. 363–375.
12. *Keylock C. J.* Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special casas of a generalized entropy // Ibid. – 2005. – **109**, No 1. – P. 203–207.

13. *Pommerening A.* Approaches to quantifying forest structures // Forestry. – 2002. – **75**, No 3. – P. 305–324.
14. *Ибрагимов А. К., Ряполов С. Ф., Егорашин В. Г.* Конструктивная роль биологического разнообразия при антропогенной динамике лесов и феномен "трансэкстразональности" // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. Вып. 9. – Брянск: БГИТА, 2004. – С. 101–104.
15. *Уланова Н. Г.* Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках Южной Тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. – Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. – С. 198–211.

Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича

Надійшло до редакції 26.03.2008

S. S. Kostyshyn, A. V. Zhuk

Ecosystem diversity analysis by the Shannon formula on the basis of ecological Tsyganov scales

A method of ecosystem abiotic block diversity computation by the entropic-informational Shannon index using ecological phytocoenotic Tsyganov scales is proposed. The results of estimations of the ecosystem diversity of beech forest clear-cuttings on the initial successional stages with different vegetation restoration types within different parts of Fagus sylvatica L. natural habitat are presented.