

## МЕТОДИКА ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 595.79 Apoidea : 591.9 : 59.08

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛНОГО ЧИСЛА ВИДОВ В ЛОКАЛЬНОЙ ФАУНЕ (ИЛИ ФЛОРЕН)

Ю. А. ПЕСЕНКО

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

Приводится метод оценки объема локальных фаун (и флор), основанный на логнормальном законе Престона распределения видов по октавам обилия. Последовательность вычислений иллюстрируется примером определения полного числа видов одиночных пчелиных в фауне Нижнего Дона по материалам 7-летних сборов автора. Указываются 2 основных требования, предъявляемые к материалам при использовании приведенного метода.

Известны 3 гипотезы о характере распределения численностей видов: логарифмически линейная (Fisher et al., 1943), логарифмически нормальная (Preston, 1948) и основанная на принципе исключения гипотеза Макартура (MacArthur, 1957)<sup>1</sup>. Все они основаны на разного рода недоказанных предположениях и их ценность еще должна проверяться (Грейг-Смит, 1967). Однако гипотеза Престона о логнормальном законе распределения особей по видам лучше соответствует эмпирическим данным (Bullock, 1971) и, несмотря на ее недостаточную теоретическую обоснованность, находит все новых сторонников и подтверждается материалом по различным группам животных (MacArthur, 1960, 1969; Tramer, 1969; Bullock, 1971 и др.), диатомовым водорослям (Patrick et al., 1954, 1963), фитопланктону (Edden, 1971). Согласно этой гипотезе, часто (регулярно) встречающихся видов должно быть больше, чем очень редких или очень частых. Такая закономерность проявляется только в больших рандомизированных сборах (или при обследовании достаточно обширных площадей), когда учтено более половины видов локальной фауны (флоры).

Если на оси абсцисс отложить логарифмы числа особей (при этом обычно используется логарифм при основании два, канонизированный Престоном) или так называемые «октавы» — группы, ограниченные последовательно удваивающимися числами особей, а на оси ординат — число видов, входящих в октавы, то на графике распределение видов по октавам численности соответствует кривой функции нормального распределения, обрубленной (усеченной) слева (см. рисунок). Линия вуали, ограничивающая площадь под кривой, сдвигается влево при увеличении выборки.

На основе своей гипотезы Престон (Preston, 1962) развел интересные и продуктивные методы анализа фаунистических данных, имеющие зоогеографические, эволюционные и экологические аспекты, а также предложил ряд ценных показателей видового разнообразия и сходства. В настоящей статье рассматривается лишь одно из свойств канонического распределения Престона — возможность определения полного числа видов в исследуемом населении данной систематической группы животных или в их локальной фауне (флоре) путем «восстановления» нормальной кривой по ее обрубленной части.

Решение статистической задачи нахождения параметров функции нормального распределения по эмпирическим данным ее усеченной части восходит еще к временам Пирсона. Позже оно описывалось в работе Хэлда (Hald, 1949), опубликованной в одном из трудно доступных скандинавских изданий, и очень кратко — в приложении к работе Балока (Bullock, 1971), на русском языке — также кратко и без необходимых таблиц в

<sup>1</sup> На основании распределения Макартура Расницыным и Ховановым (1972) выведена приближенная формула для оценки локальных фаун.

справочнике Г. Корн и Т. Корн (1970, раздел 19.3—4). Приводимая ниже последовательность вычислений излагалась П. В. Терентьевым на одном из семинаров<sup>2</sup>.

Пусть случайная дискретная<sup>3</sup> величина  $X$  нормально распределена, но часть ее значений при  $X > x_{tr}$  с соответствующими частотами исключена:

$$\begin{array}{c} \text{значения } x_1, x_2, \dots x_{mo}, \dots x_{tr} \\ \text{частоты } y_1, y_2, \dots y_{mo}, \dots y_{tr}, \end{array}$$

где  $x_{mo}$  — модальное значение  $X$  с модой  $y_{mo}$ , а  $x_{tr}$  — значение  $X$  в месте усечения распределения с частотой  $y_{tr}$ . Весь ход вычислений сводится к определению нормального центрального момента 2-го порядка

$$\varphi_a = \frac{m_2}{h^2}, \quad (1)$$

где  $m_2$  — условный центральный момент 2-го порядка (выборочная дисперсия),  $h$  — разность между вариантами. После этого по специальной таблице Пирсона, выражающей среднюю арифметическую и дисперсию через теоретические начальные моменты, находятся другие необходимые параметры. Как известно

$$m_2 = M_2 - M_1^2, \quad (2)$$

где  $M_1$  и  $M_2$  — условные начальные моменты соответственно 1-го и 2-го порядка находятся по формулам

$$M_1 = \frac{\sum y_i x'_i}{\sum y_i} \quad \text{и} \quad (3)$$

$$M_2 = \frac{\sum y_i (x'_i)^2}{\sum y_i}. \quad (4)$$

Здесь  $x'_i$  — преобразованные значения  $x_i$ , когда модальное значение величины  $X$  приводится к нулю, т. е.  $x_{mo}=0$ , и по обе стороны от  $x_{mo}$  идет нумерация по натуральному ряду чисел (влево — отрицательная, вправо — положительная).

В данном случае  $h$  определяется как расстояние от моды до места усечения (отруба) с поправкой на начальный момент 1-го порядка:

$$h = \frac{x_{tr} + x_{tr+1}}{2} - (x_{mo} - M_1). \quad (5)$$

Тогда параметры целой теоретической кривой находятся по формулам:

$$\sigma' \cong h \varphi_b, \quad (6)$$

$$x'_{mo} = \bar{x}' = x_{tr} - h' \sigma', \quad (7)$$

$$\sum' y_i = \left( \sum y_i \right) \varphi_c, \quad (8)$$

где  $\Sigma y'_i$  — площадь под целой кривой, значение  $h'$ ,  $\varphi_b$  и  $\varphi_c$  находятся в прилагаемой ниже таблице после определения  $\varphi_a$ . Формулы для вычисления стандартных ошибок оценок найденных параметров пока неизвестны.

Проиллюстрируем изложенную последовательность расчетов на примере определения полного числа видов одиночных пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) в фауне Нижнего Дона по материалам 7-летних сборов автора объемом почти 23 тыс. особей, полученных по программе, близкой к полной рандомизации. В различных стациях и в течение всего сезона вылавливали всех встреченных особей пчелиных на цветках 215 видов наиболее обычных энтомофильных растений. Ниже представлено распределение 386 видов пчелиных<sup>4</sup>, выявленных на исследованной территории ( $N=386$ ) по октавам числа особей. Эти материалы отвечают необходимому условию для восстановления

<sup>2</sup> В книге Боярского (1972) приведен более современный, но и значительно более сложный метод оценки параметров генеральной совокупности по усеченным выборкам с помощью «оптимальных линейных оценок».

<sup>3</sup> Дискретность не является необходимым условием решения рассматриваемой задачи и введена лишь для облегчения изложения и упрощения перехода к эмпирическому материалу, который в данном случае дискретен.

<sup>4</sup> Из них 38 видов еще не идентифицировано. Списки видов некоторых семейств опубликованы (Песенко, 1971, 1972, 1972a).

Таблица для определения констант нормального распределения из моментов усеченной кривой (из K. Pearson «Tables for statisticians and biometricalians», 1924, 1—2)

$h'$	$\varphi_a$	$\varphi_b$	$\varphi_c$	$h'$	$\varphi_a$	$\varphi_b$	$\varphi_c$
3,0	0,109	0,333	1,001	1,0	0,380	0,777	1,189
2,9	0,116	0,344	1,002	0,9	0,399	0,816	1,226
2,8	0,124	0,356	1,003	0,8	0,419	0,857	1,269
2,7	0,132	0,369	1,003	0,7	0,438	0,899	1,319
2,6	0,141	0,383	1,005	0,6	0,458	0,944	1,378
2,5	0,151	0,397	1,006	0,5	0,477	0,991	1,446
2,4	0,161	0,413	1,008	0,4	0,497	1,040	1,526
2,3	0,172	0,429	1,011	0,3	0,516	1,090	1,618
2,2	0,184	0,447	1,014	0,2	0,535	1,143	1,726
2,1	0,197	0,466	1,018	0,1	0,553	1,197	1,852
2,0	0,210	0,487	1,023	0,09	0,555	1,203	1,866
1,9	0,224	0,508	1,030	0,08	0,557	1,208	1,880
1,8	0,239	0,531	1,037	0,07	0,558	1,214	1,894
1,7	0,254	0,556	1,047	0,06	0,560	1,219	1,909
1,6	0,271	0,582	1,058	0,05	0,562	1,225	1,923
1,5	0,288	0,610	1,072	0,04	0,564	1,231	1,938
1,4	0,305	0,640	1,088	0,03	0,565	1,236	1,953
1,3	0,323	0,671	1,107	0,02	0,567	1,242	1,969
1,2	0,342	0,704	1,130	0,01	0,569	1,248	1,984
1,1	0,361	0,740	1,157	0,00	0,571	1,253	2,000

целой нормальной кривой: линия вуали отрезает эмпирическую кривую слева от моды, так как октава с 4—7 особями имеет максимальное число видов — 64 (см. также рисунок):

#### Распределение видов пчелиных по численности в сборах

Колич. экз.	1	2—4	4—7	8—15	16—31	32—63	64—127	128—255	256—511	512— 1023	1024— 2047	2048— 4095
Число видов	60	62	64	48	40	38	40	18	9	6	0	1

Проведем вычисления, последовательность которых изложена выше. Для этого пронумеруем октавы с начала «целого» конца кривой ( $x_i$ ), запишем ряд значений  $x'_i$  и найдем необходимые  $\Sigma y_i x_i$  и  $\Sigma y_i (x'_i)^2$ :

Приведение исходных данных распределения видов по октавам численности в форму, пригодную для расчетов начальных моментов

$x$	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	$\Sigma$
$y$	60	62	64	48	40	38	40	18	9	6	0	1	386
$x'$	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	-
$y \cdot x'$	-120	-62	0	48	80	114	160	90	54	42	0	9	415
$y \cdot (x')^2$	240	62	0	48	160	342	640	150	324	294	0	81	2641

С учетом  $\Sigma y_i = N = 386$  рассчитаем условные начальные моменты. По формулам 3 и 4

$$M_1 = \frac{415}{386} = 1,075, \text{ а } M_2 = \frac{2641}{386} = 6,842.$$

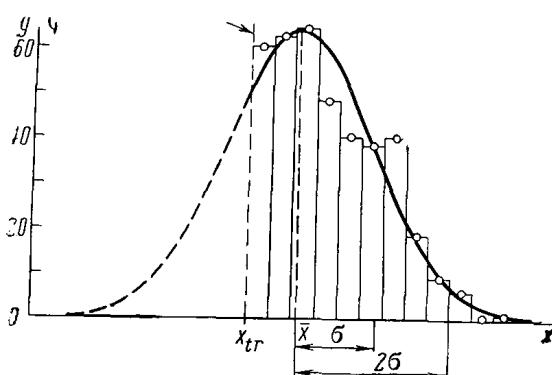
Тогда условный центральный момент 2-го порядка согласно (2) равен  $m_2 = 5,686$ , а расстояние от эмпирической моды с поправкой на условный начальный момент 1-го порядка до точки усечения кривой по формуле 5

$$h = \frac{12 + 13}{2} - (10 - 1,075) = 3,575.$$

Затем определим нормальный (обычный) центральный момент 2-го порядка  $\Phi_a = 0,445$  по формуле (1) и из таблицы получим  $h' = 0,67$ ,  $\Phi_b = 0,91$  и  $\Phi_c = 1,34$ . Теперь по формулам 6,7 и 8 найдем параметры восстановленной нормальной кривой:

$$\sigma' = 3,253, x'_{mo} = \bar{x}' = 10,320, \sum' y_t = N' = 517.$$

Таким образом, в сборах автора имеется около 75% видов фауны пчелиных Нижнего Дона, оцененной в 517 видов.



Обрубленная (truncated) логнормальная кривая, выравнивающая эмпирическое распределение видов по октавам численности в сборах одиночных пчелиных объемом 22 905 экз. на Нижнем Дону (гистограмма,  $N_{эмп}$  (число видов в сборах) = 386. Стрелкой и  $x_{tr}$  обозначена линия вуали (veil line). Объяснения см. в тексте

В заключение следует отметить основные условия, которые необходимо соблюдать при обработке фаунистических (и флористических) материалов описанным выше способом: 1) рандомизированный характер сборов (регистраций) или во всяком случае такое их планирование и проведение, чтобы полученные данные по обилию разных видов исследуемой группы организмов максимально соответствовали их обилию в природе; 2) достаточно большой объем материалов (для большинства зоологических объектов и сборы на значительных территориях), чтобы в них имелось более половины видов локальной фауны (или флоры).

## ЛИТЕРАТУРА

- Боярский Э. А., 1972. Порядковые статистики: 1—119, Изд-во «Статистика», М.  
Грейг-Смит П., 1967. Количественная экология растений: 1—358, Изд-во «Мир», М.  
Корн Г. и Корн Т., 1970. Справочник по математике для научных работников и инженеров: 1—720, Изд-во «Наука», М.  
Песенко Ю. А., 1971. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea степей Нижнего Дона. Сообщ. 1. Семейство Megachilidae. Энтомол. обзор., 50, 1: 66—78.— 1972. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) степей Нижнего Дона. Сообщ. 2. Семейство Halictidae, Там же, 51, 2: 282—295.— 1972а. Материалы по фауне и экологии пчелиных Нижнего Дона. Сообщ. 3. Фенология и трофические связи андренид (Hymenoptera, Andrenidae), Зоол. ж., 51, 8: 1201—1205.  
Расницын А. П. и Хованов Г. М., 1972. Уточненный метод оценки объема локальных фаун, Палеонтол. ж., 3: 162—167.  
Bullock J. A., 1971. The investigation of sample containing many species. I. Sample description, Biol. J. Linnean Soc., 3, 1: 1—21.  
Eden A. C., 1971. A measure of species diversity related to the lognormal distribution of individuals among species, J. Exptl. Marine Biol. Ecol., 6, 3: 199—209.  
Fisher R. A., Corbett A. S. and Williams C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, J. Animal Ecol., 12, 1: 42—58.  
Hald A., 1949. Maximum likelihood estimation of the parameters of a normal distribution which is truncated at a known point, Skandinavisk Aktuarietidskrift, 32: 119—134.  
MacArthur R. H., 1957. On the relative abundance of bird species, Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 43: 293—295.— 1960. On the relative abundance of species, Amer. Naturalist, 94: 25—36.— 1969. Patterns of communities in the tropics, Biol. J. Linnean Soc. London, 1: 19—30.  
Patrick R., Hohn M. H. and Wallace J. H., 1954. A new method for determining the pattern of the diatom flora, Notul. Natur., 259: 1—2.

- Patrick R. and Strawbridge D., 1963. Variation in the structure of natural diatom communities, Amer. Naturalist, 98: 51—57.
- Pearson K., 1924. Tables for statisticians and biometricalians, 1—2: 1—837, Cambridge.
- Preston F. W., 1948. The commonness and rarity of species, Ecology, 29: 254—283.—  
1962. The canonical distribution of commonness and rarity, Ecology, 43, 2: 185—  
215; 3: 410—432.
- Tramer E. J., 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula, Ecology,  
50: 927—929.

---

**DETERMINATION OF THE WHOLE NUMBER OF SPECIES IN LOCAL FAUNA  
(OR FLORA)**

*Yu. A. PESENKO*

*Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)*

**S u m m a r y**

A method is provided to estimate the size of local faunas and floras on the basis of the Preston's lognormal law of species distribution by octaves of abundance. The succession of calculations is illustrated by the determination of the number of solitary bees in the Lower Don fauna from the 7 years author's collections. 2 principal requirements imposed upon materials when using the method are indicated.

---