

УДК 56.07

А. П. РАСНИЦЫН и А. Г. ПОНОМАРЕНКО

К МЕТОДИКЕ ОРИЕНТИРОВОЧНОЙ ОЦЕНКИ РАЗНООБРАЗИЯ ЛОКАЛЬНЫХ ФАУН ПРОШЛОГО

Оценка разнообразия локальных фаун прошлого имеет важное значение для сравнения разновозрастных фаун, для изучения динамики разнообразия и заключений о биологическом прогрессе группы. С другой стороны, эта оценка необходима для прогнозирования эффективности поисков представителей новых таксонов той же группы в исследуемых местонахождениях. Однако авторам не известно никаких более или менее точных способов определения богатства фауны, помимо чисто интуитивных.

Тем не менее, некоторые количественные закономерности распределения видов в имеющихся выборках (коллекциях) из древних фаун могут, по нашему мнению, помочь в установлении самих ориентировочных значений возможного числа тех или иных таксонов, составлявших фауну окрестностей исследуемого местонахождения. Основная из таких закономерностей — распределение таксонов, представленных в нашей выборке, по частотам. Эти частоты дают характерную кривую (рис. 1), напоминающую в одних случаях экспоненту, в других, — логистическую кривую или половину кривой нормального распределения, но не являющуюся, по-видимому, ни одной из них. В частности, логарифмирование абсциссы, ординаты или их обеих не меняет характера этих кривых: ни один перегиб их не исчезает.

В правой части кривые распределения частот, очевидно, пересекаются с осью абсцисс, и абсцисса точки пересечения должна соответствовать числу таксонов в фауне. Однако имеющиеся данные обычно слишком немногочисленны и дают слишком большой разброс, чтобы по ним непосредственно определять положение этой точки и объем фауны. Поэтому пришлось обратиться к кумуляте этой кривой, отражающей закономерность процесса роста числа таксонов, присутствующих в случайной выборке из исследуемой фауны (т. е. в коллекции, собранной в данном местонахождении) при увеличении размера выборки (рис. 2).

Получить кумуляту можно несколькими способами. Прежде всего, если из одной точки сделано несколько независимых сборов, можно нанести на график зависимость между размером сбора и числом видов в нем, используя при этом и комбинации разных сборов. Однако таких данных часто бывает слишком мало, и график получается очень неровным.

Чтобы получить более удобные для дальнейшего использования результаты, лучше воспользоваться одним из двух других способов, позволяющих построить модель кумуляты в пределах, ограниченных максимальной выборкой, равной величине всей коллекции, собранной из исследуемого местонахождения. Например, можно взять соответствующее величине коллекции число карт, обозначить на каждой из них название вида, рода и т. д. так, чтобы каждому экземпляру в сборе соответствовала своя кар-

та. Затем, тщательно перетасовав, многократно раскладывать их пачками, например по 4, 8, 12, 16 и т. д. штук, записывая каждый раз, сколько видов (родов) представлено в каждой пачке. Усредняя результаты по выборкам одинакового размера, можно получить плавную кривую зависимости числа видов (родов) от размера выборки.

Другой способ построения модели кумуляты — математический, требующий наименьшей затраты времени. В этом случае прежде всего выписываются частоты всех видов в исследуемой коллекции. В конкретном случае, для видов Symphyta из местонахождения в Михайловке (юра Каратау), они имеют следующий вид:

$$\frac{4}{47} + \frac{3}{47} + \frac{2}{47} \cdot 3 + \frac{1}{47} \cdot 34 = 1$$

(в числителе — количество экземпляров данного вида в коллекции, в знаменателе — общее число определенных до вида экземпляров в коллекции, множители при дробях — число видов, имеющих данную частоту).

Предполагаем, что эти частоты соответствуют вероятностям встречи каждого вида в выборке, содержащей всего один отпечаток. При увеличении размера выборки эти вероятности пропорционально увеличиваются. В выборках, меньших 12, ни один вид не имеет вероятности встречи, достигающей единицы. При 20 отпечатках в выборке математическое ожидание встречи первых двух видов уже будет превосходить единицу: $\frac{4}{47} \cdot 20 > 1$ и $\frac{3}{47} \cdot 20 > 1$. Суммарное математическое

ожидание их будет равно $\left(\frac{4}{47} + \frac{3}{47}\right) \cdot 20 \approx 3$, следовательно, в выборке, со-

стоящей из 20 отпечатков, первые два вида будут представлены в среднем тремя отпечатками, а остальные 18 — не более чем семнадцатью, следовательно, в выборке из 20 отпечатков будет представлено не более 19 видов.

В выборке из 35 отпечатков уже пять первых видов будут иметь математическое ожидание встречи > 1 , а их суммарное математическое ожидание будет равно $\left(\frac{4}{47} + \frac{3}{47} + \frac{2}{47} \cdot 3\right) \cdot 35 = 9,7$, и общее число видов, вероят-

но, не более $35 - (9,7 - 5) \approx 30$. В действительности эти максимальные значения лишь немного (и преимущественно в начальной части кривой) превосходят результаты, полученные двумя первыми способами; в общем же все три способа достаточно хорошо согласуются друг с другом.

Для использования полученной кривой в наших целях важно разобраться в ее природе. А. А. Любищев (1958), строивший такие кумуляты эмпирически на основании многочисленных сборов современных насекомых (Coleoptera, Halticinae), считает их логарифмическими, хотя и по его собственным данным кривые существенно отличаются от логарифмической кривой. Полученные же на палеонтологическом материале результаты еще сильнее отличаются от логарифмической кривой (рис. 3). Более сильное отклонение наших кривых от логарифмической, по сравнению с полученными Любищевым, может быть в будущем удастся связать с более равномерным спектром частот видов, большей репрезентативностью палеонтологических сборов наземных насекомых.

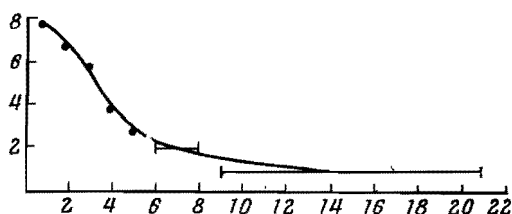


Рис. 1. Распределение частот родов Symphyta в местонахождении Михайловка. По оси абсцисс отложены порядковые номера таксонов, расположенных по убывающей частоте, по оси ординат — число экземпляров, которым представлен каждый род

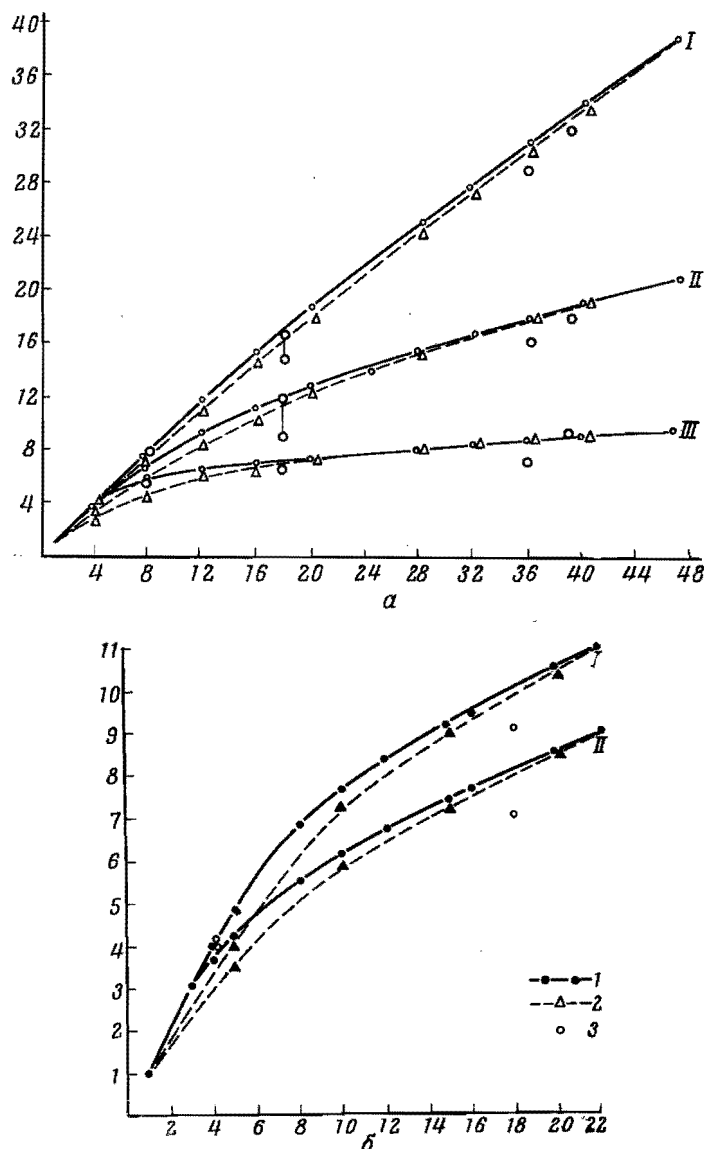


Рис. 2. Зависимость числа таксонов Symphyta в выборке от размера выборки: *a* — для видов (I), родов (II) и семейств (III) в местонахождении Михайловка; *b* — для видов (I) и родов (II) Symphyta в местонахождении Байса. По оси абсцисс — размер выборки, по оси ординат — число таксонов в выборке. Условные обозначения: 1 — результаты расчета по математическому ожиданию числа таксонов в выборке, 2 — результаты, полученные при помощи карт, 3 — данные отдельных случайных сборов в местонахождении

При кошении современных насекомых огромное значение для частоты выловленных видов имеют их экология и даже мелкие детали их поведения, так что нередко многочисленные в действительности виды в сборах оказываются крайне редкими. В палеонтологическое же захоронение попадают, по крайней мере среди перепончатокрылых, любые летающие фор-

мы — все, что может попасть из воздуха в водоем. Поэтому частоты видов в палеонтологических сборах будут ближе к истинным (хотя, конечно, не будут им равны), чем при сборах современных насекомых. Исключение составляют среди перепончатокрылых, пожалуй, только муравьи, попадающиеся в третичных местонахождениях непропорционально часто.

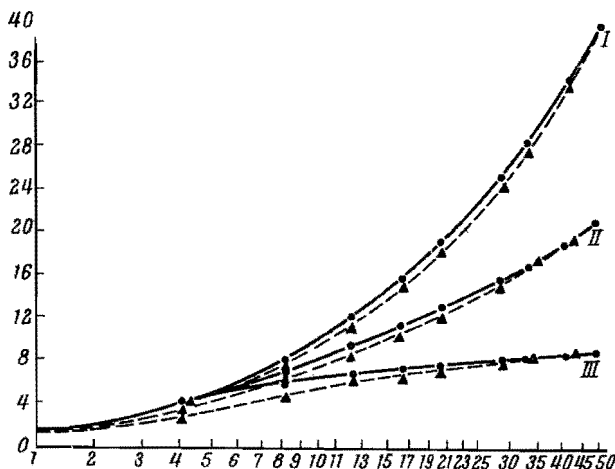


Рис. 3. То же, что на рис. 2а, но шкала по оси абсцисс логарифмическая

Как мы видели выше, кумулята не является логарифмической кривой. Исходя из того, что число видов, обитающих на данной территории, ограничено, то должна быть какая-то асимптотическая кривая. Она более удобна для нас, чем кривая распределения частот видов, поскольку положение асимптоты можно определить легче и, вероятно, точнее, чем положение точки пересечения кривой распределения с осью координат.

Для определения асимптоты кумуляты необходимо знать ее уравнение, а для этого — уравнение кривой распределения. Однако попытка отыскать точное уравнение кумуляты кажется нам бессмысленной ввиду следующего обстоятельства. Виды оказывают тем большее влияние на форму кривой, чем больше их частота, так что чрезвычайно редкие виды не отражаются на ней, даже если число их велико. Поскольку частота видов и в палеонтологических сборах зависит не только от общей численности, которая сама по себе, вероятно, не может быть ниже какого-то минимального значения, но и от других факторов, мы, по-видимому, принципиально не можем установить нижнего предела частот видов. А без этого точное уравнение, устанавливающее положение асимптоты кумуляты и, следовательно, число видов в фауне, получить также невозможно; можно лишь установить вероятный нижний предел числа видов, приблизительно описав кумуляту каким-либо асимптотическим уравнением. При этом ценность минимума в качестве объективного, хотя и приблизительного критерия разнообразия фауны уменьшается не слишком сильно — предположение, что число очень редких видов не будет слишком большим по сравнению с более частыми, едва ли является совершенно необоснованным.

Из числа асимптотических кривых в качестве модели кумуляты были изучены, во-первых, кривая с экспоненциальным приближением к асимптоте, описываемая уравнением $\frac{M - m_n}{M - m_{n+k}} = \frac{M - m_n + k}{M - m_n + 2k}$, где M — число таксонов в фауне, а m_n , m_{n+k} и m_{n+2k} — число таксонов в выборках, со-

державших соответственно n , $n + k$ и $n + 2k$ отпечатков, т. е. отличающихся на равное их число; во-вторых, ветвь гиперболы четвертого квадранта с уравнением

$$\frac{n}{m_n}(M - m_n) = \frac{n + k}{m_{n+k}}(M - m_{n+k}).$$

Отсюда, в случае экспоненты

$$M = \frac{(m_{n+k})^2 - m_n \cdot m_{n+2k}}{2m_{n+k} - (m_n + m_{n+2k})}, \quad (1)$$

а для гиперболы

$$M = \frac{k \cdot m_n \cdot m_{n+k}}{(n+k) \cdot m_n - n \cdot m_{n+k}}. \quad (2)$$

Результаты расчетов по уравнениям (1) и (2) приведены в табл. 1.

Таблица 1

Расчет разнообразия локальных фаун Hymenoptera
(Условные обозначения см. в тексте)

Местонахождение	Таксоны	Модель	Метод расчета							
			по картам				по математическому ожиданию			
			m	M	m	M	m	M	m	M
Михайловка	Виды	гипербола	$m_{20} = 18,1$ $m_{32} = 27,4$	190	$m_{28} = 24,5$ $m_{40} = 33,5$	250	$m_{20} = 19$ $m_{32} = 28,2$	150	$m_{28} = 25,2$ $m_{40} = 34$	190
		экспонента	$m_8 = 7,7$ $m_{20} = 18,1$ $m_{32} = 27,4$	110	$m_{16} = 15,2$ $m_{28} = 24,5$ $m_{40} = 33,5$	300	$m_8 = 8$ $m_{20} = 19$ $m_{32} = 28,2$	75	$m_{16} = 15,6$ $m_{28} = 25,2$ $m_{40} = 34$	130
	Роды	гипербола	$m_{20} = 12,8$ $m_{32} = 16,7$	34	$m_{28} = 15,4$ $m_{40} = 19$	42	$m_{20} = 13,1$ $m_{32} = 16,9$	33	$m_{28} = 15,7$ $m_{40} = 19$	37
		экспонента	$m_8 = 6,3$ $m_{20} = 12,8$ $m_{32} = 16,7$	23	$m_{16} = 10,2$ $m_{28} = 15,4$ $m_{40} = 19$	27	$m_8 = 7,4$ $m_{20} = 13,1$ $m_{32} = 16,9$	24	$m_{16} = 11,4$ $m_{28} = 15,7$ $m_{40} = 19$	30
	Семейства	гипербола	$m_{20} = 7,6$ $m_{32} = 8,3$	11	$m_{28} = 7,9$ $m_{40} = 8,7$	12	$m_{20} = 7,7$ $m_{32} = 8,4$	10	$m_{28} = 7,9$ $m_{40} = 8,7$	10
		экспонента	$m_8 = 4,7$ $m_{20} = 7,6$ $m_{32} = 8,3$	9	$m_{16} = 6,4$ $m_{28} = 7,9$ $m_{40} = 8,7$	10	$m_8 = 6$ $m_{20} = 7,7$ $m_{32} = 8,4$	9	$m_{16} = 6,4$ $m_{28} = 7,9$ $m_{40} = 8,7$	9
Байса	Виды	гипербола	$m_5 = 4$ $m_{15} = 9$	24	$m_{10} = 7,2$ $m_{20} = 10,3$	18	$m_5 = 4,9$ $m_{15} = 9,1$	16	$m_{10} = 7,6$ $m_{20} = 10,5$	17
		экспонента	$m_5 = 4$ $m_{10} = 7,2$ $m_{15} = 9$	13	$m_{10} = 7,2$ $m_{15} = 9$ $m_{20} = 10,3$	34	$m_5 = 4,9$ $m_{10} = 7,6$ $m_{15} = 9,1$	11	$m_{10} = 7,6$ $m_{15} = 9,1$ $m_{20} = 10,5$	30
	Роды	гипербола	$m_5 = 3,5$ $m_{15} = 7,2$	14	$m_{10} = 5,9$ $m_{20} = 8,5$	15	$m_5 = 4,3$ $m_{15} = 7,4$	12	$m_{10} = 6,2$ $m_{20} = 8,5$	14
		экспонента	$m_5 = 3,5$ $m_{10} = 5,9$ $m_{15} = 7,2$	9	$m_{10} = 5,9$ $m_{15} = 7,2$ $m_{20} = 8,5$	∞	$m_5 = 4,3$ $m_{10} = 6,2$ $m_{15} = 7,4$	10	$m_{10} = 6,2$ $m_{15} = 7,4$ $m_{20} = 8,5$	21

По материалам каждой из двух изученных коллекций (Каратау, Михайловка, верхняя или средняя юра и Забайкалье, Байса, нижний мел?) произведены вычисления отдельно по видам и родам, а для Михайловки — и по семействам. В каждом случае взято по два исходных значения n (в начале и в середине известной части кумуляты) и для каждого n , $n + k$, $n + 2k$ получены по два значения m при помощи описанных выше методов.

Анализ таблицы показывает, что результаты, полученные с использованием экспоненты, изменяются с изменением n значительно сильнее, чем в случае использования гиперболы. Это свидетельствует о том, что форма кумуляты ближе к гиперболической, чем к экспоненциальной, т. е. гипербола является более удачной моделью кумуляты. Это вполне понятно, поскольку экспонента предполагает постоянную скорость истощения фауны, т. е. при увеличении выборки на постоянное число экземпляров количество видов, оставшихся не найденными, уменьшается в постоянное число раз. Скорость приближения гиперболы к асимптоте, наоборот, постоянно уменьшается; то же самое характерно, по-видимому, для процесса постепенного истощения разнообразия фауны.

Далее, использование карт для получения m приводит иногда к несколько большей зависимости m от n , чем при использовании математического метода, хотя теоретически последний кажется менее надежным. Действительно, в том случае, когда исследуется кумулята, уже на известном нам отрезке приближающаяся к асимптоте, математический метод, который при использовании гиперболы всегда дает несколько меньшие значения M , чем метод карт, приводит к очевидному занижению разнообразия фауны (см. данные по семействам Symphyta в Михайловке). По-видимому, последний метод все же является более точным, как это и следует из теоретических предпосылок.

Что касается выбора значений n , полученные результаты не позволяют еще судить о том, какие из этих значений дают более точные результаты. Однако поскольку начальная область кумуляты всегда менее надежна, и именно здесь наблюдаются наибольшие расхождения между кумулятами, построенными разными методами, вероятно, лучше всего использовать вторую половину доступной нам части кумуляты.

Полученные описанным способом значения объема локальной фауны можно использовать, например, для сравнения друг с другом в целях изучения динамики разнообразия группы. Однако при этом, особенно при сравнении с современными фаунами, нужно всегда помнить, что именно отражают результаты расчетов. Прежде всего, это ориентировочные данные, и без дополнительных исследований масштабы вероятных ошибок могут лишь предполагаться. Во-вторых, расчеты указывают на вероятный минимум разнообразия, так как очень редкие виды ими не могут быть учтены. Поэтому полученные результаты скорее всего занижают разнообразие фауны. Величину этого значения можно будет представить себе, вероятно, только после изучения кривых распределения частот таксонов в очень полно исследованных фаунах. Наиболее благоприятными в этом отношении представляются морские беспозвоночные, особенно группы, богатые низшими таксонами. Эти животные вообще являются, по-видимому, наилучшей моделью для проверки всех высказанных здесь положений.

Наконец, нужно иметь в виду, что результат математической обработки в сильнейшей степени зависит от характера исходного материала. Прежде всего, он будет указывать число таких видов, родов и т. д. в фауне, какими их представляет исследователь, но отнюдь не число настоящих видов. В частности, видовое разнообразие многих групп насекомых будет занижено по сравнению с истинным, поскольку виды насекомых часто различают-

ся по таким признакам, которые палеоэнтомолог увидеть не в состоянии (строение гениталий, окраска, тонкие детали скульптуры, опушение и т. д.). Точно также локальная фауна, выборкой из которой исследователь считает имеющуюся у него коллекцию, может не соответствовать тому понятию локальной фауны, которое этот исследователь имеет в виду: если слой, из которых взята выборка, не вполне однородны, если остались незамеченными фацциальные, а тем более климатические изменения условий существования исследуемых организмов, результат будет отражать фактически разнообразие нескольких фаун. Фауны, в которых собраны коллекции ископаемых организмов, вообще не вполне соответствуют современным локальным фаунам из-за того, что эти выборки отражают состояние фауны, усредненное по чрезвычайно большому промежутку времени. В противоположность им, сборы современных организмов отражают фактически мгновенные состояния фауны со всеми случайными отклонениями от нормы, причем этот снимок часто получается менее объективным из-за большой выборочности сбора, из-за того, что вероятность добычи современного организма обычно гораздо больше зависит от его экологии, чем при сборах палеонтологических коллекций.

Главное же условие, предъявляемое любому материалу, используемому для математической обработки, — его репрезентативность, отсутствие предварительного отбора. Полевые сборы должны быть совершенно равномерными, лучше всего на определенной площади собрать все остатки удовлетворительной сохранности, а затем весь определимый материал необходимо обработать, и только после этого можно приступать к математической обработке результатов.

Помимо использования в теоретических исследованиях, оценка разнообразия вымершей фауны может иметь и прямой практический выход, позволяя прогнозировать эффективность дальнейших сборов в изученном местонахождении. В том случае требования, предъявляемые к обрабатываемому материалу, будут меньшими; необходимо, по-видимому, выполнение одного лишь условия — отсутствие предварительного отбора образцов, т. е. репрезентативности выборки.

Математический аппарат прогнозирования достаточно прост. Если нам нужно определить число k образцов, которые необходимо собрать дополнительно сверх n , уже имеющихся в нашей коллекции, чтобы найти еще $(m_{n+k} - m_n)$ новых для местонахождения таксонов (т. е. чтобы вместо m_n , уже собранных видов, получить m_{n+k} их), то в случае гиперболы

$$k = n \cdot \left(\frac{m_{n+k}}{m_n} \cdot \frac{M - m_n}{M - m_{n+k}} - 1 \right). \quad (3)$$

Положив $m_{n+k} - m_n = a$, уравнение (3) можно упростить до

$$k = \frac{a \cdot n \cdot M}{m_n \cdot (M - m_n - a)}. \quad (3a)$$

Если выбрана лишь малая часть фауны и требуется определить, как быстро может быть найдено небольшое число новых таксонов, т. е. $M \gg m_n + a$, то уравнение принимает вид

$$k \approx \frac{a \cdot n}{m_n}. \quad (4)$$

Если же нужно прогнозировать объем сбора, который будет включать определенный процент полной фауны, т. е. если вместо $m_{n+k} - m_n$ задается $\frac{m_{n+k}}{M} = b$, то

$$k = \frac{(b \cdot M - m_n) \cdot n}{(1 - b) \cdot m_n}. \quad (5)$$

Например, чтобы в Михайловке найти еще один вид Symphyta, нужно дополнительно собрать согласно (4) всего около $\frac{1 \cdot 47}{39} = 1,2$ отпечатка представителей этой группы. Для родов, у которых $M \approx 40$, уравнение (4) не подходит, так как собрано уже около половины предполагаемого числа родов. Поэтому для отыскания еще одного рода нужно собрать $k = \frac{1 \cdot 47 \cdot 40}{21(40 - 21 - 1)} \approx 5$ отпечатков, но чтобы найти еще 10 родов, нуж-

на дополнительная коллекция из $k = \frac{10 \cdot 47 \cdot 40}{21 \cdot (40 - 21 - 10)} \approx 100$ отпечатков.

Учитывая, что один отпечаток Symphyta приходится обычно на 200 отпечатков других насекомых, для этого необходимо собрать в Михайловке более 20 000 насекомых — задача в настоящее время явно нереальная.

Найти одно новое семейство несколько легче; для этого необходимо собрать около $\frac{1 \cdot 47 \cdot 12}{9 \cdot (12 - 9 - 1)} \approx 30$ отпечатков, т. е. еще около 600 насекомых, а два новых семейства получить практически нереально:

$$k = \frac{2 \cdot 47 \cdot 12}{9 \cdot (12 - 9 - 2)} \approx 120.$$

Далее, в Байсе собрано, по-видимому, около половины всех видов (M положим равным 20) и родов ($M \approx 15$); чтобы собрать 90% видов фауны, должно быть собрано еще $k = \frac{(0,9 \cdot 20 - 11) \cdot 22}{(1 - 0,9) \cdot 11} \approx 140$ отпечатков, т. е. в 6 раз больше, чем собрано. Для сбора 90% родов нужна несколько меньшая коллекция: $k = \frac{(0,9 \cdot 15 - 9) \cdot 22}{(1 - 0,9) \cdot 9} \approx 110$ отпечатков, «всего» в 5 раз больше того, что уже есть в коллекциях института (в Байсе уже собрано более 3000 отпечатков насекомых).

Впрочем, пользуясь таким методом для прогнозирования продуктивности будущих экспедиций, нужно помнить, что предлагаемая методика, вероятно, несколько занижает объем фауны, и, следовательно, при анализе эффективности поисков определенного числа новых таксонов она может несколько преувеличивать необходимый объем работ, а в случае, когда речь идет о сборе определенного процента всех существовавших в фауне таксонов, будет его преуменьшать.

В заключение пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность сотруднику Института экономики Академии наук СССР Г. М. Хованову, взявшему на себя труд проверить математическую корректность изложенных выше соображений.

ЛИТЕРАТУРА

Любичев А. А. 1958. К методике количественного учета и районирования насекомых. Изд-во АН КиргССР, стр. 1—168.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
18 XI 1966