

УДК 574

ЗНАЧИМОСТЬ ВИДА В БИОЦЕНОЗЕ, КЛАССЕ БИОЦЕНОЗОВ, РАЙОНЕ: ОБЗОР КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСОВ

© 2021 г. С. В. Осипов[@]

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, ул. Радио, 7, Владивосток, 690041 Россия

[@]E-mail: sv-osipov@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.08.2018 г.

После доработки 19.02.2019 г.

Принята к публикации 14.03.2019 г.

Представлен обзор комплексных индексов, предназначенных для отражения значимости, в том числе доминирования, вида или видовой популяции в отдельном биоценозе, территориальном комплексе биоценозов (районе, регионе) или типе (классе) биоценозов. Рассмотрены аргументы “за” и “против” комплексных индексов значимости, структура индексов, набор образующих их параметров. Отмечено, что главные области их применения – выявление структуры доминирования, сравнительный анализ значимости разных видов в одном биоценозе, сравнительный анализ биоценозов с учетом значимости образующих их видов, классификация и ординация биоценозов, моделирование экологического и географического распространения видов, индикация условий среды, оценка биомассы и т.д. Эти индексы могут быть использованы во многих био- и гео-информационно-аналитических системах.

DOI: 10.31857/S0002332921030103

О ПОНЯТИЯХ ЗНАЧИМОСТИ ВИДА И ИНДЕКСА ЗНАЧИМОСТИ

Значимость вида (видовой популяции) в биоценозе – это его роль в жизни биоценоза, его участие в строении, функционировании и развитии биоценоза. При этом важнейшие стороны жизнедеятельности вида – формирование живого вещества, преобразование среды обитания, влияние на сообитающие виды и многое другое. Наиболее значимые виды – доминанты, а значимость каждого вида в биоценозе, распределение видов по значимости – важнейшие экологические характеристики и видов, и биоценозов. Экологии изначально присущ интерес к понятию “значимость вида” и способам оценки значимости вида в биоценозе и экосистеме. Несмотря на длительную историю, интерес к этим вопросам сохраняется и сейчас.

Индекс значимости – это мера участия вида в жизни биоценоза. Под комплексным индексом значимости понимается индекс, образованный из нескольких более частных параметров. Комплексные индексы значимости используются при классификации и ординации биоценозов, анализе структур доминирования, характеристике динамических серий и пространственных рядов, расчете связи видов и биоценозов со средой, оценке биомассы, моделировании географического распространения видов и т.д. (Barker *et al.*,

2002; Coroi *et al.*, 2004; Baruch, 2005; Iverson *et al.*, 2008, 2011; Xaud *et al.*, 2013; Mandal, Joshi, 2014; Urrego *et al.*, 2014; и др.).

ПРОБЛЕМАТИЗАЦИЯ И ЗАДАЧИ

Чтобы отразить значимость вида (видовой популяции) в биоценозе и экосистеме, используются различные параметры: биомасса, численность, встречаемость и многие другие. Каждый из этих параметров характеризует вид (видовую популяцию) в некотором аспекте и связан с особыми методами измерения, что обуславливает область его использования. Однако многие параметры слишком односторонне характеризуют значимость вида и/или слишком трудоемки для измерения. Это в основном и определяет интерес исследователей к разработке комплексных (интегральных, комбинированных) индексов, которые состояли бы из параметров, доступных массовым измерениям, и более разнопланово отражали бы значимость вида.

Комплексные индексы значимости вида в биоценозе разработаны в нескольких развивающихся весьма независимо научных дисциплинах (геоботанике, гидробиологии и энтомологии) исследователями многих стран. Немалую роль в развитии этой тематики сыграли междисциплинарные, культурно-политические и языковые барьеры. Ситуацию также осложняет разнокаче-

ственность публикаций. В одних работах содержится теоретическое обоснование индексов и результаты их апробации на разноплановом материале, детальная характеристика частных параметров и методы их определения. В других работах индексы охарактеризованы явно недостаточно, в некоторых имеются опечатки. Также обращает на себя внимание отсутствие обзорных публикаций. Единственная работа, охватывающая множество комплексных индексов, — это работа А.И. Баканова (Баканов, 1987, 2005). С этими моментами связано переоткрытие некоторых индексов.

Среди исследователей прослеживается полярированность в отношении к рассматриваемым индексам. Известно немало публикаций, в которых анализируются эти индексы, обосновывается их незаменимость и демонстрируются их преимущества перед более простыми параметрами (Уранов, 1935; Curtis, McIntosh, 1951; Зарубин, 1988; Iverson *et al.*, 2008; и др.). Наряду с этим известны критические отзывы, среди которых есть и резко отрицательные оценки таких индексов (Ипатов, 1961; Миркин, Розенберг, 1983). Во многих трудах рассмотрение данного вопроса было бы вполне уместно (судя по их тематике и объему), но никак не затрагивается (к ним можно отнести труды, в которых рассматриваются доминирование видов, оценка роли видов в биоценозе, сравнительный анализ структуры биоценозов, “взвешивание” видов при количественном сравнительном анализе).

Цель работы — выявить существующее разнообразие комплексных индексов значимости, рассмотреть их особенности и очертить занимаемое этими индексами место в экологических исследованиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили всевозможные индексы, которые, во-первых, предложены для отражения значимости видовой популяции, вида или другого таксона в отдельном биоценозе или любой совокупности биоценозов, во-вторых, называются или могут быть названы комплексными, в основном состоящими из двух и более частных параметров. Проведен самый широкий поиск индексов, вне зависимости от входящих в них параметров, степени их формализации, научного направления, биологии вида, среды обитания и других особенностей. Систематизация и сравнительный анализ индексов значимости выполнены на основе таких характеристик, как набор входящих в индекс параметров, объекты, к которым они применимы, и структура формулы.

ОБЪЕКТЫ И ПАРАМЕТРЫ В КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСАХ ЗНАЧИМОСТИ

При рассмотрении понятия значимости вида и выявлении разнообразия индексов значимости целесообразно различать следующие объекты: 1) организм, особь или бионт (o); 2) фракция ценотической популяции (например, всходы, подрост и взрослые особи одной древесной породы) (f); 3) ценотическая популяция — популяция вида в биоценозе (b); 4) часть региональной популяции вида в классе или типе биоценозов (c); 5) региональная популяция вида — популяция вида в регионе, региональном комплексе биоценозов или биогеоценозе (r); 6) вид или вся совокупность популяций вида. С разными объектами связаны разные выборки и аспекты анализа, а также, что еще важнее, разные параметры и методы их определения. И это необходимо учитывать при использовании комплексных индексов. В выявленных индексах значимости содержатся параметры объектов 1)–5), обозначенные соответственно как o , f , b , c и r (подстрочные знаки у параметров в формулах).

Относительно частных параметров, образующих комплексные индексы значимости, необходимо отметить, что, с одной стороны, один и тот же параметр имеет существенные особенности в разных работах, с другой стороны, весьма разные параметры иногда не различаются. Это связано с различиями в понимании терминов, методах измерения, способах перерасчета первичных результатов измерения, с особенностями изучаемых объектов и другими моментами. Примем обобщенное толкование параметров, не зависящее, насколько это возможно, от особенностей объектов, методов измерения и способов вычисления:

A (abundance) — численность (численное обилие, обилие, плотность) вида в пределах учетного пространства (площади или объема) (Begon *et al.*, 2006; и др.);

M ((bio)mass) — биомасса, т.е. масса вида в пределах учетного пространства (площади или объема) (Begon *et al.*, 2006; и др.);

F_b (frequency (Raunkiaer, 1934)) — встречаемость в биоценозе, т.е. число малых единиц учета (площадок, проб воды и т.д.), в которых вид встречается в пределах одного биоценоза. В некоторых индексах использована встречаемость на малых площадках двух размеров (Hanson, 1934; Frey, 1965; и др.). Также введен такой параметр (de Vries, 1938; и др.), как число малых единиц учета (площадок), в которых вид доминирует (Fd_b), этот параметр можно назвать встречаемостью доминирования в биоценозе;

F_r (frequency in a region) — встречаемость в районе или регионе, т.е. число единиц учета, в которых вид встречен в некотором районе (регионе) с

присущим ему разнообразием биоценозов. Определяется для многих биоценозов. Важно обратить внимание на то, что этот параметр весьма существенно отличается как от встречаемости в биоценозе (F_b), так и от постоянства (P_c). Все три параметра (F_b , F_r и P_c) по своему формальному, математическому содержанию – частоты присутствия вида, и в этом аспекте они одинаковы. Но они относятся к совершенно разным объектам и связаны с разными аспектами анализа, что делает необходимым их разграничение. Наиболее явно параметр F_r выражен в немногих работах (Палий, 1961; Малышев, 1973; Наумов, 1973; Свириденко, 2000; Телятников, 2010) (табл. 1, 3). Есть работы, в которых термин “встречаемость” нечто среднее между F_b и F_r , F_b и P_c или F_r и P_c . Также был использован такой параметр, как число выделов, в которых вид доминирует (Fd_r), т.е. встречаемость доминирования в районе (регионе) (Зарубин, 1988);

P_c (F_c) (presence (Braun-Blanquet, 1932)) – постоянство, т.е. число единиц учета, в которых вид встречен во многих биоценозах одного класса (типа); определяется для многих биоценозов (многих выделов). В рассматриваемых индексах его синонимы – константность (constancy) и нередко встречаемость (frequency). Термины постоянство и константность используются в фитоценологии. В гидробиологии, в том числе в морской гидробиологии, в этом же смысле обычно используется термин “встречаемость”. Однако в процессе морских экспедиционных исследований, как правило, охватываются обширные акватории, точки отбора проб – станции – обычно располагаются на большом расстоянии одна от другой, и даже соседние станции попадают в разные биоценозы (выделы). Такой способ отбора проб и определяемый таким образом параметр соответствуют не встречаемости в биоценозе (F_b), а постоянству (P_c , если изучаются биоценозы определенного класса или типа) или встречаемости в районе (F_r , если изучается район со всем разнообразием биоценозов);

C (coverage, projective cover, cover) – покрытие, проективное покрытие, т.е. площадь, покрываемая надземными органами растений данного вида в пределах учетного пространства (учетной площади) (Daubenmire, 1968; и др.). Также был использован такой параметр, как площадь синузид данного вида-доминанта, который может быть обозначен как Cd_c для класса и Cd_r для района (Норин, 1978);

B (basal area) – площадь оснований, т.е. площадь, занимаемая основаниями стеблей особей растений данного вида в пределах учетного пространства (учетной площади), для деревьев обычно определяется как сумма площадей поперечного сечения стволов на высоте груди (Daubenmire, 1968);

H (height) – высота, т.е. средняя высота особей вида в пределах учетного пространства (учетной площади);

k – постоянная величина.

РАЗНООБРАЗИЕ КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСОВ ЗНАЧИМОСТИ

В табл. 1 суммировано основное разнообразие индексов значимости вида как в отдельных биоценозах, так и в их совокупностях. Индексы расположены в хронологическом порядке. В столбце 2 они представлены в виде, максимально приближенном к первоисточникам, в столбце 3 – в сравнимом виде на основе единых обозначений параметров.

Было предложено несколько индексов на основе встречаемости: один из них – $\frac{n_d}{n_i} = Fd_b$ (табл. 1),

другой – $\frac{n_d}{n_j}$ (de Vries, 1938; de Vries, Boer, 1959), где

n_i – общее число площадок, n_j – число площадок, на которых встречен данный вид, n_d – число площадок, на которых данный вид доминирует. В.Н. Макаревич (Макаревич, 1966) отметила в его ра-

ботах только отношение $\frac{n_d}{n_j}$ и предложила исполь-

зовать отношение $\frac{n_d}{n_i}$, тем самым переоткрыв его.

В работе А.А. Уранова в описание второго индекса, судя по всему, вкралась опечатка (Уранов, 1935). В первоисточнике индекс описывается фразой: “произведение массы покрытия и обилия” (с. 62). Видимо, в тексте пропущена запятая, правильно так: “произведение массы, покрытия и обилия” (на эту же ошибку указала Т.Н. Буторина (Буторина, 1963)).

Л.А. Зенкевич и В.А. Брочкая ввели индекс $\sqrt{M \times A}$. Сбор материала на обширных морских акваториях и широкое понимание биоценоза (для Белого моря выделено только пять биоценозов) обусловили то, что в формуле оказались объединенными два варианта индекса: $\sqrt{M_r \times A_r}$ и $\sqrt{M_c \times A_c}$ (табл. 1).

Ф.Д. Мордухай-Болтовской (Мордухай-Болтовской, 1937) первым опубликовал индекс $\sqrt{M \times P}$, но при этом указал, что методика разработана Л.А. Зенкевичем и применялась В.П. Воробьевым. Однако внимательное прочтение их трудов показывает, что, видимо, именно Ф.Д. Мордухай-Болтовской – автор этого индекса.

Были предложены (Арнольди, 1941, 1949) два индекса, в которых фигурирует параметр “встречаемость”, но по сути он является постоянством, так как данные относятся не к отдельному биоце-

Таблица 1. Комплексные индексы значимости вида в отдельном биоценозе (I_b), районе (территориальном комплексе биоценозов) (I_r) и классе (типе) биоценозов (I_c)

| Объект | Формула или описание индекса в первоисточнике | Формула индекса в сравнимом виде |
|--|--|--|
| Травы (de Vries 1933; de Vries, Boer, 1959) | “Dominance percentage ... is the percentage of sampling units in which a species ranks first in weight”. “Importance percentage ... is the percentage of sampling units in which a species ranks first, second or third in importance, according to weight” (p. 2) | $I_b = Fd_b$ |
| Травы (Уранов, 1935) | Компонентность вида: $C = AF$, где A – обилие, F – встречаемость | $I_b = A_b \times F_b$ |
| Растения (Уранов, 1935) | “Количество вида”: произведение массы, покрытия и обилия. | $I_b = M_b \times C_b \times A_b$ |
| Зообентос (Зенкевич, Броцкая, 1937) ¹ | Индекс плотности: “Так как наиболее характерными показателями значимости ... являются биомасса и количество экземпляров, мы соединили оба эти показателя для каждой отдельной формы, перемножив их и извлекая затем квадратный корень из произведения” (с. 206). | $I_r = \sqrt{M_r \times A_r}$ $I_c = \sqrt{M_c \times A_c}$ |
| Зообентос (Мордухай-Болтовской, 1937) | “ \sqrt{bp} – “индекс плотности” – корень кв. из произведения частоты встречаемости на среднюю биомассу” (с. 24). | $I_c = \sqrt{M_c \times P_c}$ |
| Зообентос (Мордухай-Болтовской, 1939) | Индекс доминирования: $\sqrt{p\sqrt{b}}$, где p – частота встречаемости, b – средняя биомасса. | $I_c = \sqrt{P_c \times \sqrt{M_c}}$ |
| Зообентос (Арнольди, 1941) | Индекс плотности: $(\sqrt{bv})\rho$, где b – биомасса, г/м ² , v – обилие, организмов/м ² , ρ – встречаемость, %. | $I_c = P_c \times \sqrt{M_c \times A_c}$ |
| Травы (Dyksterhuis, 1946) | “Coverage and frequency for each species may be multiplied, and two places pointed off in the product, with the result that an index value between 0 and 100 is obtained” (p. 10). | $I_c = k \times C_c \times P_c$ |
| Деревья (Curtis, 1947) | “An integrating figure the A.F.D. index ... is simply the sum of the abundance, frequency, and dominance percentages” (p. 5). | $I_b = A_b + F_b + B_b$ |
| Зообентос (Мордухай-Болтовской, 1948) | Индекс доминирования: $p\sqrt{b}$, где “ p означает частоту встречаемости вида в процентах, а b его среднюю биомассу” (с. 107). | $I_c = P_c \times \sqrt{M_c}$ |
| Зообентос (Зацепин и др., 1948) ² | Показатель значимости вида: “Произведение процента его встречаемости на его среднюю биомассу” (с. 18). | $I_c = P_c \times M_c$ |
| Зообентос (Арнольди, 1949) | Плотность: $\sqrt[3]{v \times b \times \rho}$, где b – биомасса, v – обилие, ρ – встречаемость. | $I_c = \sqrt[3]{A_c \times M_c \times P_c}$ |

Таблица 1. Продолжение

| Объект | Формула или описание индекса в первоисточнике | Формула индекса в сравнимом виде |
|---|---|--|
| Деревья (Lindsey, 1956) | Prevalence: $O_3 = \frac{(B_3 + C_3)(D_3 + F_3)}{400}$; Predominance: $O_4 = \frac{(B_3 + C_3)(D_3 + C_4)}{400}$, где B_3 – relative basal area, C_3 – relative vegetation cover, D_3 – relative density, F_3 – relative frequency, C_4 – percentage ground cover. | $I_b = k \times (B_b + C_b)(A_b + F_b)$; $I_b = k \times (B_b + C_b)(A_b + C_b)$, где C' и C'' – покрытие, рассчитанное относительно разных величин. |
| Деревья (McIntosh, 1957) | “Importance value ... is taken as the sum of relative density and relative dominance” (p. 31). | $I_b = A_b + B_b$ |
| Травы (Numata, Yoda, 1957) | The relative importance: “ $(D' + F' + C')/3$ (%) where D' (density ratio), F' (frequency ratio), and C' (cover ratio) are the percentages of species” (p. 7). | $I_b = k \times (A_b + F_b + C_b)$ |
| Травы (Понятовская, Сырокомская, 1960) | Индексы фитоценотической значимости вида: встречаемость \times проективное покрытие; ³ встречаемость \times вес; ³ проективное покрытие \times вес. | $I_b = k \times F_b \times C_b$; $I_b = k \times F_b \times M_b$; $I_b = C_b \times M_b$ |
| Травы (Kayaama, 1961) | The real dominance: “ $(F' + D' + C')$ / $3 \times w'$ or $(F' + D' + C' + H')$ / $4 \times w'$ in which F' , D' , C' , H' and w' are relative values of the frequency, density, coverage, height and weight, respectively” (p. 135). ⁴ | $I_b = k \times M_b \times (F_b + A_b + C_b)$; $I_b = k \times M_b \times (F_b + A_b + C_b + H_b)$ |
| Зообентос (Петров, 1961) | Индекс плотности: $\sqrt{\rho v}$, где ρ – процент встречаемости, v – плотность населения (шт./м ²). | $I_c = \sqrt{P_c \times A_c}$ |
| Жесткокрылые (Палий, 1961) ⁵ | Коэффициент обилия: $K = \frac{\text{процент соотношения} \times \text{встречаемость}}{100}$, где процент соотношения – процент числа экземпляров данного вида от суммы всех особей всех видов данной группы, встречаемость – процент сборов, в которых вид найден. | $I_r = k \times A_r \times F_r$ |
| Травы и кустарнички (Буторина, 1963) ⁶ | Фитоценотический индекс – произведение постоянства на обилие (с. 30). | $I_c = P_c \times A_c$ |
| Травы и кустарнички (Freu, 1965; Фрей, 1966) | The frequency coefficient of weight: $FCW = \sqrt{EK C_n \sum_{i=1}^{N_c} (F_i W_i / a)}$, where $E = \frac{K}{N_f N_c^2}$, $K = 10$ is the constant, F_i – the number of sections (out of $N_f = 10$) of the i -th quadrat in which a species occurs, C_n – the number of quadrats (out of $N_c = 10$) in the j -th sample-area in which this species appears, W_i – the weight of a particular species on a single quadrat, a – quadrat size. | $I_b = \sqrt{k \times F_b' \times \sum (F_b'' \times M_b)}$, где F' – встречаемость на более крупных, F'' – на более мелких площадках. |

Таблица 1. Продолжение

| Объект | Формула или описание индекса в первоисточнике | Формула индекса в сравнимом виде |
|--|---|--|
| Зообентос (Виленкин, 1965) | Оценка значимости вида: $Q = a \left(\frac{m}{n}\right)^k$, где m – биомасса популяции, n – численность на m^2 , a (= 2.23) и k (= 0.46) – параметры, характеризующие эту зависимость. | $I_c = k' \times M_c^{k''} \times A_c^{1-k''}$ |
| Растения (Быков, 1967, 1988). | “Доминантность вида является функцией степени его участия в сообществе (масса органического вещества, численность особей, проективное покрытие, встречаемость и пр.) и устойчивости его обилия, т. е. $D = f(M \times I_c)$, где M – масса или численность, I_c – индекс устойчивости. Практически может вычисляться по формуле $D = K \frac{M \times I_c}{100}$, где K – коэффициент, отражающий особенность (класс) экобиоморфы или положение доминанта в структуре сообщества” (с. 53). $I_c = \frac{100 - v}{100}$, где v – коэффициент вариации, вычисленный по многолетним данным. | $I_b = k \times k' \times M_b \times (100 - v)$; $I_b = k \times k' \times A_b \times (100 - v)$; $I_b = k \times k' \times C_b \times (100 - v)$; $I_b = k \times k' \times F_b \times (100 - v)$, где k' – коэффициент жизненной формы (экобиоморфы), v – коэффициент вариации. |
| Зоопланктон (Наумов, 1973), растения (Малышев, 1973) | Коэффициент репрезентативности: “ $K_p^1 = \sqrt{nB}$ или $K_p^2 = \sqrt{nC}$, где n – процент встречаемости данного вида; C – средняя численность, экз./ m^3 ; B – средняя биомасса данного вида в исследуемом районе, мг/ m^3 ” (Наумов, 1973, с. 155). Активность вида: $A = \sqrt{F \times D}$, где F – встречаемость, D – обилие (Малышев, 1973). | $I_r = \sqrt{F_r \times M_r}$; $I_r = \sqrt{F_r \times A_r}$ |
| Травы (Зарубин, 1977) | Порядок эдифицирования доминирующей популяции: $v = \frac{mq}{\sum_{i=1}^n m_i q_i} \times 100$, где m – биологическая масса популяции, q – коэффициент доминирования вида, $q = \frac{c}{d}$, c – количество встреч вида при его доминировании, d – количество общих встреч. | $I_b = k \times \frac{M_b \times Fd_r}{\sum (M_b \times Fd_r)}$ |
| Растения (Норин, 1978) | Ценотическую позицию вида в растительном покрове (синтаксоне или районе) отражает площадь, занимаемая синузиями, в которых этот вид является доминантом-эдификатором. | $I_c = Cd_c$; $I_r = Cd_r$ |
| Деревья, кустарники и кустарнички (Bredenkamp, Theron, 1985) | Performance value: $pv = \frac{rcc + rd}{2}$, где “relative canopy cover per height class (rcc) per sample plot ... relative density per height class (rd) per sample plot” (р. 47). | $I_f = k \times (C_f + A_f)$; $I_b = k \times (C_b + A_b)$ |

Таблица 1. Окончание

| Объект | Формула или описание индекса в первоисточнике | Формула индекса в сравнимом виде |
|-------------------------------------|---|---|
| Зообентос (Баканов, 1987) | Индекс доминирования: $D_A = A \times B$, где A – индекс агрегированности, B – биомасса. $A = \bar{X}/\bar{X}_2$, где \bar{X} – среднее арифметическое, \bar{X}_2 – среднее геометрическое. | $I_b = \frac{M'_b}{M''_b} \times M_b$, где M' – среднее арифметическое, M'' – среднее геометрическое. |
| Травы (Зарубин, 1988) | Порядок доминирования ценопопуляции: ПДЦ = $\bar{m} \times \text{УДЦ}$, где \bar{m} – среднее значение массы ценопопуляции, УДЦ – устойчивость доминирования. УДЦ = n'/n , n' – число лет развития ценопопуляции в доминирующем положении, n – число лет наблюдений. | $I_b = M_b \times \frac{t'}{t}$, где t' – число лет доминирования популяции, t – число лет наблюдений. |
| Растения и лишайники (Осипов, 1991) | Показатель участия вида в растительном сообществе: $У = (\text{П} \times \text{В})^{2/3}$, где П – проективное покрытие, В – высота. | $I_b = (C_b \times H_b)^{2/3}$ |
| Растения (Свириденко, 2000) | Парциальная активность: “ПА = $\frac{\text{ПП}}{100\%} \times \frac{\text{В}}{100\%}$ ”, где ... ПП – среднее проективное покрытие вида в популяциях, %; В – экологическая встречаемость популяций, %” (с. 21). | $I_r = k \times C_r \times F_r$ |
| Деревья (Bohn, Nyland, 2003) | A species index value: $\text{SIV} = \frac{\sum [H \times N]_{\text{species}}}{\sum [H \times N]_{\text{plot}}}$, где H – the height in ft at the midpoint of a size class, N – the number of stems in a size class. | $I_b = \frac{\sum (H_f \times A_f)}{\sum (H_b \times A_b)}$ $I_c = \frac{\sum (H_f \times A_f)}{\sum (H_c \times A_c)}$ |
| Растения (Телятников, 2010) | Средняя активность вида: $R = \left[\frac{\sqrt{A \times B}}{N} \right] \times 10$, где A – сумма покрытий вида в массиве геоботанических описаний; B – встречаемость вида в геоботанических описаниях, N – количество геоботанических описаний. | $I_r = k \times k' \times \sqrt{F_r \times \sum C_b}$, где k' – коэффициент, обратно пропорциональный числу геоботанических описаний. |

Примечания.

¹ Также Chironomidae, Oligochaeta, Mollusca (Иоганзен, Файзова, 1978), рыбы (Кесминас, 1984).

² Также беспозвоночные (Зимбалевская, 1965).

³ Судя по данным на с. 174 при расчете использован коэффициент 1/100.

⁴ Судя по всему, эти формулы следовало записать как $(F' + D' + C') \times w'/3$ и $(F' + D' + C' + H') \times w'/4$.

⁵ Также Chironomidae (Kownacki, 1971), Oligochaeta (Любин, 1974), Mollusca (Иоганзен, Файзова 1978).

⁶ Также Chironomidae (Kownacki, 1971), Oligochaeta и Mollusca (Иоганзен, Файзова, 1978).

нозу, а к классу биоценозов. Также в другом индексе параметр, названный встречаемостью (Dyksterhuis, 1946), по сути является постоянством; ведь в работе вычисляется индекс значимости для прерий, занимающих десятки, сотни и тысячи квадратных километров.

Индекс $A + F + B$ (Curtis, 1947) после некоторых изменений стал известен как importance value index (IVI) (Curtis, McIntosh, 1951).

Дважды был введен индекс $P \times M$ (Зацепин и др., 1948; Зимбалевская, 1965). У второго автора, однако, отличается способ вычисления биомассы.

Также была предложена (Ružička, 1958) формула, которая в оригинале выглядит как $Kah = \frac{Ah \cdot K}{100}$, где Ah – относительное значение численности–покрытия, вычисленное на основе порядковых (балльных) оценок шкалы численности–покрытия Ж. Браун-Бланке, K – постоян-

Таблица 2. Число и комбинации частных параметров в комплексных индексах значимости

| Число параметров | Комбинации параметров |
|------------------|---|
| 1 | <i>A, C, M, F</i> |
| 2 | <i>AC, AM, AF, AP, AB, AH, CM, CF, CP, CH, MF, MP</i> |
| 3 | <i>ACM, ACF, ACB, AMP, AFB</i> |
| 4 | <i>ACMF, ACFB</i> |
| 5 | <i>ACMFH</i> |

Примечание. Параметры расположены в порядке убывания числа комбинаций, в которых они использованы: *A, C, M, F, P, B, H*. Число параметров для некоторых индексов указано весьма условно. Так, индексы с одним параметром (первая строка) также включают второй параметр, который основан на изменчивости первого в пространстве – агрегированность (Баканов, 1987), или во времени – устойчивость (Быков, 1967, 1988; Зарубин, 1988), или который дополняет первый – доминирование (de Vries, 1933, по: de Vries, Boer, 1959; Норин, 1978).

ство. Однако в этой формуле были использованы баллы обилия–покрытия, что нарушает ограничения, которые накладывает на математические операции теория измерений. Тем не менее порядковая шкала Ж. Браун-Бланке довольно четко соответствует количественной шкале покрытия (Braun-Blanquet, 1932), благодаря чему порядковые обозначения могут быть заменены соответствующими средними значениями покрытия. Исходя из этого формулу (Ružička, 1958) можно записать в более корректном виде как $k \times C_c \times P_c$, что полностью соответствует формуле (Dyksterhuis, 1946).

Используя индекс $F \times C$ (Понятовская, Сыромская, 1960), авторы сослались на работу (Dyksterhuis, 1946), в которой встречаемость точнее будет рассматривать как постоянство. Был переоткрыт (Pandeya, 1961) и индекс $F \times C$.

В основу одного из индексов значимости (Виленин, 1965) положена зависимость между массой организма и интенсивностью его метаболизма $Q = k' \times M_o^{k''}$, где Q – скорость обмена в калориях или количестве потребленного кислорода в единицу времени, M_o – масса организма, $k' = 2.23$ и $k'' = 0.46$ – параметры, характеризующие эту зависимость. Для популяции эта формула имеет

вид $k' \times \left(\frac{M_c}{A_c}\right)^{k''} A_c = k' \times M_c^{k''} \times A_c^{1-k''}$. При широких сравнениях значения k'' близки к 0.75 (Виленин, Виленикина, 1979). В последующие работы этот индекс значимости так и вошел со значением $k'' = 0.75$ (Соколова и др., 1982). Были использованы (Кучерук, Савилова, 1985) и относительные

оценки значимости популяции, с ними формула приобрела вид $\frac{M_c^{0.75} \times A_c^{0.25}}{\sum (M_c^{0.75} \times A_c^{0.25})}$.

За формулой (Kowpacki, 1971) стоят два индекса: для видовых популяций в районе $k \times A_r \times F_r$ и классе биоценозов $k \times A_c \times P_c$. Тем самым были переоткрыты индексы В.Ф. Палия и Т.Н. Буториной (Палий, 1961; Буторина, 1963).

В работе (Кесминас, 1984) встречаем индекс $M \times A$. Однако это ошибка, так как данные таблицы в работе рассчитаны по формуле $\sqrt{M \times A}$ и есть ссылка на статью (Иоганзен, Файзова, 1978), в которой были использованы формулы с квадратным корнем. Видимо, ошибка появилась в процессе издания работы. Но позже ошибочная запись упоминается как еще один индекс (Баканов, 1987).

Известно несколько индексов, сходных с комплексными индексами значимости, которые, однако, не являются таковыми. Так, был введен (Hanson, 1934) индекс, который преобразуется в среднее арифметическое значение численности:

$$\text{frequency} \times \text{abundance} = \frac{n_j}{n_i} \times \frac{\sum A}{n_j} = \frac{\sum A}{n_i},$$

где n_j – число площадок, на которых встречен данный вид, n_i – общее число площадок, $\sum A$ – сумма обилий данного вида. Подобный индекс есть и в другой работе (Whitford, 1949). И показатель участия вида в фитоценозе (Быков, 1951, 1970; и др.) в результате преобразования превращается в относительную продуктивность вида. Также предложено несколько индексов, в которых использовано деление на встречаемость (Raunkiaer, 1934; de Vries, 1938; Иоганзен, Файзова, 1978). Однако такие индексы не являются мерой значимости вида, так как показано, что значимость вида связана с его встречаемостью прямо пропорциональной зависимостью. Судя по всему, индексы $\frac{A}{F}$, $\frac{M}{F}$, $\frac{C}{F}$, $\frac{Fd}{F}$ и им подобные больше подходят для анализа пространственного распределения вида, так отношение $\frac{A}{F}$ использовано (Whitford, 1949; Палий, 1961) для оценки контагиозности или групповости.

Среди большого числа предложенных индексов широкое применение нашли немногие: в экологии лугов (de Vries, Boer, 1959), в гидробиологии (Зенкевич, Броцкая, 1937; Мордухай-Болтовский, 1937) в лесной экологии (Curtis, 1947; McIntosh, 1957). По своим основным характеристикам (набору параметров, экологическому содержанию, структуре формулы) эти индексы, пожалуй, не являются какими-то особенными, существенно отличными, выдающимися. Судя по всему, широкому ис-

Таблица 3. Некоторые ряды комплексных индексов значимости вида в отдельном биоценозе (I_b), районе (территориальном комплексе биоценозов) (I_r) и классе (типе) биоценозов (I_c)

| Обобщенная структура индекса | Индексы значимости вида в отдельном биоценозе (I_b) | Индексы значимости вида в районе (территориальном комплексе биоценозов) (I_r) | Индексы значимости вида в классе (типе) биоценозов (I_c) |
|------------------------------|---|---|--|
| $A \times F$ $A \times P$ | $A_b \times F_b$ (Уранов, 1935) | $k \times A_r \times F_r$ (Палий, 1961) | $P_c \times A_c$ (Буторина, 1963) |
| | | $\sqrt{F_r \times A_r}$ (Малышев, 1973; Наумов, 1973) | $\sqrt{P_c \times A_c}$ Петров, 1961 |
| $A \times M$ | | $\sqrt{M_r \times A_r}$ (Зенкевич, Броцкая, 1937) | $\sqrt{M_c \times A_c}$ (Зенкевич, Броцкая, 1937) |
| | | | $k' \times M_c^{k''} \times A_c^{1-k''}$ (Виленкин, 1965) |
| | | | $\frac{M_c^{0.75} \times A_c^{0.25}}{\sum(M_c^{0.75} \times A_c^{0.25})}$ (Кучерук, Савилова, 1985) |
| $A \times H$ | $\frac{\sum(H_f \times A_f)}{\sum(H_b \times A_b)}$ (Bohn, Nyland, 2003) | | $\frac{\sum(H_f \times A_f)}{\sum(H_c \times A_c)}$ (Bohn, Nyland, 2003) |
| $C \times F$ $C \times P$ | $k \times F_b \times C_b$ (Понятовская, Сырокомская, 1960) | $k \times C_r \times F_r$ (Свириденко, 2000) | $k \times C_c \times P_c$ (Dyksterhuis, 1946) |
| | | $k \times k' \times \sqrt{F_r \times \sum C_b}$ (Телятников, 2010) | |
| $M \times F$ $M \times P$ | $k \times F_b \times M_b$ (Понятовская, Сырокомская, 1960) | | $P_c \times M_c$ (Зацепин и др., 1948) |
| | | $\sqrt{F_r \times M_r}$ (Наумов, 1973) | $\sqrt{M_c \times P_c}$ (Мордухай-Болтовской, 1937) |
| | | | $P_c \times \sqrt{M_c}$ (Мордухай-Болтовской, 1948) |
| | | | $\sqrt{P_c \times \sqrt{M_c}}$ (Мордухай-Болтовской, 1939) |
| | $\sqrt{k \times F_b' \times \sum(F_b'' \times M_b)}$ Frey, 1965 | | |
| $A \times M \times P$ | | | $P_c \times \sqrt{M_c \times A_c}$ (Арнольди, 1941) |
| | | | $\sqrt[3]{A_c \times M_c \times P_c}$ (Арнольди, 1949) |

пользованию этих индексов во многом поспособствовали авторитет их авторов и тот обширный фактический материал, на основе которого они были опробованы.

СТРУКТУРА ФОРМУЛ КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСОВ ЗНАЧИМОСТИ

В комплексных индексах значимости использовано много комбинаций частных параметров (табл. 2). В формулах применены следующие математические операции:

сложение и умножение параметров как простейшие способы их связывания в структуре индекса. При этом умножение более универсально (параметры разной размерности можно перемножить, но нельзя сложить);

вычисление средних значений параметров как способ связывания параметров и трансформации значений индекса. Используются среднее арифметическое и среднее геометрическое;

трансформация значений параметров и индекса, которая необходима, во-первых, чтобы изменить соотношение параметров относительно друг друга (“взвешивание” параметров), во-вторых, чтобы получить более удобные диапазоны значений параметров и индекса. Наиболее обычные трансформации — извлечение корня и деление на константу;

вычисление относительных значений параметров и индекса — важнейший способ их трансформации, который позволяет сделать значения сравнимыми для разных видов в одном биоценозе или одного и того же вида в разных биоценозах.

Некоторые параметры неоднозначно связаны со значимостью вида. Обычно отмечается, что значимость вида в биоценозе тем выше, чем равномернее он распределен (при прочих равных условиях). Однако А.И. Баканов (Баканов, 1987) обратил внимание на то, что значимость вида как пищевого ресурса при его агрегированности выше, чем при равномерном распределении.

Большинство комплексных индексов значимости изменяются от 0 до 100, у некоторых верхний предел неопределенный. Конечно, фиксированный диапазон значений для индексов очень удобен и даже необходим для более простой интерпретации при сравнении существенно различных жизненных форм и биоценозов.

АРГУМЕНТЫ “ЗА” И “ПРОТИВ” КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСОВ ЗНАЧИМОСТИ

Обращает на себя внимание, что исследователи снова и снова берутся за разработку комплексных индексов значимости. Главным образом это связано с тем, что комплексный индекс объединяет разные характеристики и тем самым отража-

ет значимость вида в биоценозе лучше (более разнообразнее), чем каждый из образующих его частных параметров в отдельности. Этот аргумент прослеживается у большинства разработчиков комплексных индексов и у многих применяющих их авторов.

Комплексные индексы играют весьма заметную роль в разных научных направлениях. Это индексы континентальности в климатологии, комфортности в биометеорологии, качества среды в экологии и т.д. К сожалению, при разработке и использовании комплексных индексов иногда нарушаются элементарные требования теории измерений. Но ошибки в отдельных работах не могут дискредитировать идею комплексного индекса как таковую. В работах, использующих комплексные индексы значимости вида, требования теории измерений нарушаются редко.

Одно из обычных и, вероятно, наиболее серьезных возражений против комплексных индексов вообще заключается в том, что они не имеют реального смысла, физического или биологического содержания. Так, В.С. Ипатов (Ипатов, 1961, с. 1348) в рецензии на работу В.М. Понятовской и И.В. Сырокомской (Понятовская, Сырокомская, 1960) заключил, что предложенные ими комплексные индексы не дают нового представления о роли вида в фитоценозе по сравнению с первичными параметрами, но “вносят лишь путаницу и лишены внутреннего содержания”. Другие авторы (Миркин, Розенберг, 1983, с. 37) констатировали, что индексы фитоценотической значимости, кроме двух, “не нашли широкого применения в фитоценологии в силу своей полной произвольности и отсутствия физико-биологического содержания”. Несомненно, в этом возражении есть доля здравого редуционизма. Опасность этого возражения в том, что в категоричной форме оно полностью закрывает рассматриваемую тему. Однако недостатки отдельных индексов не должны дискредитировать подход как таковой.

Для признания некоторых комплексных индексов важно рассмотреть их весьма абстрактную геометрическую интерпретацию. Представления о n -мерном признаковом пространстве успешно используются в разных разделах экологии (Hutchinson, 1957; Violle, Jiang, 2009; Albert *et al.*, 2010; Blonder *et al.*, 2014). Применим их к концепции значимости вида и убедимся, что геометрическая интерпретация придает вполне ясное математическое и экологическое содержание многим комплексным индексам.

Каждому параметру (X_1, X_2, \dots, X_i) поставим в соответствие ось координат признакового пространства. Используем относительные значения каждого параметра $X_{ij}/X_{i\max}$, где X_{ij} — текущее значение, $X_{i\max}$ — максимальное значение параметра X_i . Важно то, что отношение $X_{ij}/X_{i\max}$ дела-

ет значения безразмерными и параметры равновеликими (т.е. диапазон значений каждого параметра 0–1 или 0–100%). На осях откладываем относительные значения параметров и строим n -мерный параллелепипед для каждого вида. Этот n -мерный параллелепипед – геометрическая модель значимости вида на основе n параметров.

Многие индексы основаны на сложении параметров. Это индексы со структурой $X_1 + X_2$ и $X_1 + X_2 + X_3$, где X_1, X_2, X_3 – параметры вида. Первая формула (сумма двух параметров) – 1/2 периметра параллелограмма, вторая формула (сумма трех параметров) – 1/4 периметра трехмерного параллелепипеда. Также многие индексы основаны на умножении параметров. Это индексы со структурой $X_1 \times X_2$ и $X_1 \times X_2 \times X_3$. Произведение двух параметров – площадь прямоугольного параллелограмма, произведение трех параметров – объем прямоугольного трехмерного параллелепипеда.

Прямоугольный n -мерный параллелепипед – хорошая модель значимости вида лишь в случае, если используемые параметры независимы. Однако в одном индексе нередко используются параметры, связанные между собой биологическими процессами и, как следствие, имеющие более или менее сильную математическую (корреляционную) зависимость. Поэтому в качестве более точной и универсальной модели можно принять произвольную систему координат и соответствующий ей произвольный n -мерный параллелепипед, где углы между осями координат (ребрами параллелепипеда) согласуются с корреляцией между соответствующими им параметрами. Объем и другие характеристики n -мерного параллелепипеда могут быть вычислены на основе разных разделов математики.

Рассмотренная геометрическая модель отражает холистическую позицию. В оценке комплексных индексов значимости очень важен разумный баланс редукционистского и холистического подходов.

Необходимо обратить внимание на то, что некоторые индексы основаны на сущностных зависимостях и имеют вполне ясное математическое, биологическое и экологическое содержание. Отметим четыре группы таких индексов.

Первая группа – индексы частоты доминирования, комбинирующие такие параметры, как доминирование и встречаемость. Для оценки доминирования (de Vries, Voer, 1959) была использована в основном биомасса, хотя тестировались и другие параметры (например, численность (de Vries, 1937, 1938)). Здесь важно подчеркнуть, что в этих индексах могут быть использованы разные параметры доминирования.

Вторая группа – индексы на основе интенсивности метаболизма организма и популяции. Б.Я. Виленкин (Виленкин, 1965, с. 128) исходил

из того, что “оценкой значимости вида может служить величина потока энергии, проходящего через популяцию”. Для измерения потока энергии он использовал известную зависимость между размерами (массой и поверхностью) организма и интенсивностью его метаболизма $Q = k' \times M^{k''}$ и предложил индекс $k' \times M_c^{k''} \times A_c^{1-k''}$. Изучение разных типов аллометрии продолжает интенсивно развиваться. Для многих таксонов разного ранга получены новые эмпирические уравнения, которые точнее отражают связь между размером организма и уровнем его метаболизма (Glazier, 2005, 2010; Chown *et al.*, 2007; Enquist *et al.*, 2007a, b; Mori *et al.*, 2010; и др.). Это позволяет включить в индекс Б.Я. Виленкина уточняющие коэффициенты для разных таксонов и типов среды.

В третьей группе (Быков, 1967, 1988) соединены две характеристики значимости вида: степень участия и устойчивость участия вида в сообществе. Степень участия оценивается на основе таких параметров, как биомасса, численность, проективное покрытие, встречаемость и др. Устойчивость участия оценивается по формуле $\frac{100 - v}{100}$ (Быков, 1967) или $100 - v$ (Быков, 1988), где v – коэффициент вариации параметра, вычисленный по многолетним данным.

Четвертая группа – индексы на основе размеров пространственной ниши популяции. С.В. Осипов (Осипов, 1991) предложил индексы на основе формулы $(C \times H)^k$, которая непосредственно отражает участие вида в строении фитоценоза. $C \times H$ – размеры занимаемого (покрываемого) видом надземного пространства, или надземной части пространственной ниши видовой популяции. При $k = 1/3$, $k = 2/3$ и $k = 3/3 = 1$ получаем соответственно линейные, площадные и объемные размеры занимаемого видом пространства. Важно отметить, что для видов растений различных жизненных форм показана высокая корреляция надземной фитомассы с покрытием и высотой. Но еще более тесная корреляция наблюдается, когда учитываются оба параметра – и покрытие, и высота (Pasto *et al.*, 1957; Evans, Jones, 1958; Раменский, 1966; Ярошенко, 1967; Куркин, 1974; Montès *et al.*, 2000; и др.).

Таким образом, утверждать, что все комплексные индексы не имеют реального содержания, – ошибочное мнение.

В существующих комплексных индексах используются относительно малотрудоемкие параметры, измерение которых рассмотрено стандартными методами при сборе массового материала. Это дает большое преимущество комплексным индексам при решении задач, связанных с анализом массового материала, и во многом определяет спрос на

них. При сборе и обработке массового материала относительно грубые оценки комплексных индексов часто вполне достаточные. В таких ситуациях комплексные индексы оказываются предпочтительнее чем, например, более чувствительные и информативные, но и более трудоемкие производственные параметры. По этой же причине комплексные индексы значимости не могут быть вытеснены индексами, которые разработаны в анализе экологических сетей (Jordán *et al.*, 2006; Fedor, Vasas, 2009; и др.).

Комплексные индексы значимости довольно просты по структуре и содержанию. Как следствие, значения большинства индексов интерпретируются довольно легко, ненамного сложнее, чем значения частных параметров.

Понятно, что одно и то же значение комплексного индекса может быть получено за счет разных комбинаций значений входящих в него параметров. Это свойство иногда отмечается как недостаток (Работнов, 1963; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Да, это свойство можно рассматривать как недостаток при детальном сравнительном анализе. Но комплексные индексы предназначены, прежде всего, не для тонкого анализа, а для широкого сравнения различных популяций, видов, жизненных форм, биоценозов, экосистем.

ОБЛАСТЬ ПРИМЕНИМОСТИ КОМПЛЕКСНЫХ ИНДЕКСОВ ЗНАЧИМОСТИ

Главные области приложения комплексных индексов – это сравнительный анализ значимости разных видов в одном биоценозе и сравнительный анализ биоценозов с учетом значимости образующих их видов. Комплексные индексы широко используются при анализе структуры доминирования видов в биоценозах (Мордухай-Болтовской, 1937; Баканов, 1987), классификации и ординации биоценозов (Bredenkamp, Theron, 1985; Varuch, 2005), изучении и описании динамических серий (de Vries, Boer, 1959; Iverson, Prasad, 1998; Bohn, Nyland, 2003), анализе трансект и пространственных рядов биоценозов (Осипов, 1992; Barker *et al.*, 2002; Chambers *et al.*, 2013). Одно из незаменимых применений комплексных индексов – неструктуривная оценка биомассы (Evans, Jones, 1958; Раменский, 1966; Ярошенко, 1967; Montès *et al.*, 2000). Кроме этого комплексные индексы могут быть использованы везде, где учитываются не просто видовой состав, но и значимость видов.

Применимость индекса к определенным организмам во многом зависит от входящих в индекс параметров. Так, биомасса, численность, встречаемость, постоянство – параметры, применимые к любым организмам, высота, площадь осно-

ваний и покрытие – главным образом к прикрепленным организмам. Обычно комплексные индексы применяются к видовым популяциям, но они могут быть использованы для оценки значимости довольно широкого круга объектов: таксонов разного ранга, групп видов (жизненных форм, экологических групп) и структурных элементов (парцелл, синузий, консорций). Большинство комплексных индексов используются для отражения значимости видов (видовых популяций) в отдельных биоценозах. Но также они используются или могут быть использованы для отражения значимости видов в классах (типах) биоценозов, территориальных комплексах биоценозов, районах (регионах), биомах и других объектах географического уровня.

Комплексные индексы широко применяются при обработке массового материала. Это возможно благодаря тому, что в них используются относительно мало трудоемкие параметры, определяемые стандартными экспедиционными и расчетными методами. Значения комплексных индексов не нужно рассматривать как точнейшие оценки значимости (для тонкого анализа лучше использовать более адекватные средства, например частные параметры по отдельности). Ценность комплексных индексов в том, что они позволяют сравнить виды весьма различных жизненных форм и биоценозы весьма различной структуры. Благодаря этому комплексные индексы наряду с другими экологическими характеристиками могут быть использованы во многих био- и геоинформационно-аналитических системах при обработке массовых материалов.

КОМПЛЕКСНЫЙ ИНДЕКС ЗНАЧИМОСТИ КАК МОДЕЛЬ

Итак, разработанные индексы значимости многообразны (табл. 1). В таблицах 2 и 3 намечены ряды формул, немного упорядочивающие существующее разнообразие индексов и облегчающие выбор. Подбор индекса зависит от задач исследования и во многом определяется особенностями изучаемых объектов, измеряемых параметров и т.д. Если не удастся выбрать подходящий индекс, то вполне возможна разработка нового.

Обоснование существующих и разработку новых индексов целесообразно рассматривать как моделирование такого свойства (качества), как значимость вида в биоценозе или совокупности биоценозов. Такой подход включает в себя следующие составляющие: анализ понятия значимости вида и формулирование общих требований к индексу; подбор частных параметров, которые должны быть включены в индекс; выявление или задание зависимости значимости вида от выбранных частных параметров, выбор математических операций для связывания параметров; анализ не-

обходимости вычисления относительных значений, “взвешивания” или другой трансформации параметров; выбор диапазона значений индекса, редактирование структуры и дизайн формулы; разноплановое тестирование индекса на модельных примерах, его оценку по сравнению с порядковыми шкалами (такими, как dominant–subdominant–edominant или influent–subfluent–vefluent (Clements, 1936)) и вошедшими в него частными параметрами (оценка проводится на основе эмпирических данных и/или заданных примеров); оценку ошибки репрезентативности индекса; применение индекса для сравнительного анализа биоценозов (структуры доминирования, классификации, ординации и др.), выявление других возможностей и ограничений его использования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Существует много комплексных индексов для отражения значимости, в том числе доминирования, вида или видовой популяции в отдельном биоценозе, территориальном комплексе биоценозов (районе, регионе) или типе (классе) биоценозов. Они существенно различаются по своим характеристикам (включенным параметрам, структуре формулы и др.), степени обоснованности, проверенности на конкретном материале. Многим авторам удалось обосновать введение комплексных индексов и продемонстрировать их достоинства. Недостатки некоторых формул не должны дискредитировать саму концепцию комплексного индекса значимости. В отдельных исследованиях разработка рассматриваемых индексов представляла собой моделирование такого качества (свойства), как значимость вида. Несомненно, применение методологии моделирования способствует дальнейшему развитию и более широкому использованию комплексных индексов.

Комплексные индексы значимости созданы на основе параметров, измерение которых возможно при сборе массового материала стандартными экспедиционными методами. Это во многом определяет спрос на комплексные индексы. Главные области их применения и применимости – это выявление структуры доминирования, сравнительный анализ значимости разных видов в одном биоценозе, сравнительный анализ биоценозов с учетом значимости образующих их видов, классификация и ординация биоценозов, моделирование экологического и географического распространения видов, индикация условий среды, оценка биомассы и т.д. Эти индексы могут быть использованы везде, где учитываются не просто видовой состав, но и значимость видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 13-05-00677 и 18-05-00086).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л.В.* Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 7. Вып. 2. С. 94–113.
- Арнольди Л.В.* Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. 2. Каркинитский залив // Тр. Севастопольской биол. станции. 1949. Т. 7. С. 127–192.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. 64 с. Деп. в ВИНТИ. 23.11.87, № 8593.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / Отв. ред. Розенберг Г.С. Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67.
- Буторина Т.Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций / Отв. ред. Смагин В.Н. Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30–51.
- Быков Б.А.* К методике изучения борьбы за существование в фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 2. С. 68–73.
- Быков Б.А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 168 с.
- Быков Б.А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с.
- Быков Б.А.* Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1988. 245 с.
- Виленкин Б.Я.* Об интерпретации данных количественных сборов бентоса // Океанология. 1965. Т. 5. № 1. С. 128–133.
- Виленкин Б.Я., Виленкина М.Н.* Дыхание водных беспозвоночных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. Т. 6. М.: ВИНТИ АН СССР, 1979. 144 с.
- Зарубин С.И.* Анализ доминантов травянистых растительных сообществ лесостепной зоны Тюменской области / Отв. ред. Серебрякова Т.И. Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977. С. 50–51.
- Зарубин С.И.* Методика определения устойчивости и порядка доминирования ценопопуляций в травяных сообществах // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 128–134.
- Зацепин В.И., Зенкевич Л.А., Филатова З.А.* Материалы по количественному учету донной фауны литорали Кольского залива // Тр. Гос. океанограф. ин-та. 1948. Вып. 6(18). С. 13–54.
- Зенкевич Л.А., Броцкая В.А.* Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря // Уч. зап. МГУ. Зоология. 1937. Вып. 13. № 3. С. 203–226.
- Зимбалева Л.Н.* Сообщества беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности среднего Днепра // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1. № 3. С. 38–48.
- Иоганзен Б.Г., Файзова Л.В.* Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 215–225.
- Ипатов В.С.*, Рецензия: Понятская В.М., Сырокомская И.В. Опыт сравнительной оценки участия ви-

- да в строении лугового сообщества // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 9. С. 1346–1348.
- Кесминас В.А.* Учет видового состава, численности и биомассы рыб в разных биотопах бассейна р. Мяркис // Материалы 14(22) заседания советской рабочей группы по проекту № 86 “Вид и его продуктивность в ареале”. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР, 1984. С. 55–60.
- Куркин К.А.* Динамика роста трав на орошаемых культурных пастбищах // Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань: ВНИИ гидротехники и мелиорации, 1974. С. 54–68.
- Кучерук Н.В., Савилова Т.А.* Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района северо-перуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. № 6. С. 70–79.
- Любин В.А.* Изменения в составе фауны малощетинковых червей Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 6. С. 47–52.
- Макаревич В.Н.* Голландские методы учета обилия видов по Де Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 293–304.
- Малышев Л.И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе // Работы Дону-Кубанской научной рыбохозяйственной станции. Вып. 5. Ростов н/Д: Азово-Черноморск. краевое книгоизд-во, 1937. С. 3–83.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива // Зоол. журн. 1939. Т. 18. № 6. С. 989–1009.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Материалы по гидробиологии Миусского лимана // Уч. зап. Рост. н/Д гос. ун-та. 1948. Т. 12. № 1. С. 101–119.
- Наумов А.Г.* Биогеографическая природа руководящих видов зоопланктона Тихоокеанского сектора Южного океана // Тр. Всесоюз. НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. 1973. Т. 84. Вып. 4. С. 148–158.
- Норин Б.Н.* Использование синузального строения растительного покрова для флороценологического анализа геоботанических выделов // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 544–547.
- Осипов С.В.* Количественный показатель участия вида в растительном сообществе на основе проективного покрытия и высоты // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 97–103.
- Осипов С.В.* Изучение строения растительного покрова на основе сравнения соседних участков // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 127–135.
- Палий В.Ф.* О количественных показателях при обработке фаунистических материалов // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 1. С. 3–6.
- Петров К.М.* Биоценозы рыхлых грунтов черноморской части подводного склона Таманского полуострова // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 3. С. 318–325.
- Понятовская В.М., Сырокомская И.В.* Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1960. Вып. 12. С. 171–180.
- Работнов Т.А.* Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. № 4. С. 147–151.
- Свириденко Б.Ф.* Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омск. ГПУ, 2000. 196 с.
- Соколова М.Н., Зезина О.Н., Каменская О.Е.* Мейобентос – предмет и задачи исследования / Отв. ред. Кузнецов А.П., Виноградова Н.Г. Исследования глубоководного бентоса. М.: Наука, 1982. С. 19–30.
- Телятников М.Ю.* Сравнительный анализ локальных флор северо-западной части плато Путорана // Сиб. экол. журн. 2010. № 6. С. 919–928.
- Уранов А.А.* О сопряженности компонентов растительного ценоза // Уч. зап. МГПИ. 1935. № 1. С. 59–85.
- Фрей Т.Э.-А.* Некоторые аспекты фитоценологической значимости вида в растительном сообществе // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1073–1084.
- Albert C.H., Thuiller W., Yoccoz N.G., Douzet R., Aubert S., Lavorel S.* A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits // *Function. Ecol.* 2010. V. 24. P. 1192–1201.
- Barker J.R., Ringold P.L., Bollman M.* Patterns of tree dominance in coniferous riparian forests // *For. Ecol. Manag.* 2002. V. 166. № 1–3. P. 311–329.
- Baruch Z.* Vegetation–environment relationships and classification of the seasonal savannas in Venezuela // *Flora.* 2005. V. 200. № 1. P. 49–64.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L.* Ecology: from individuals to ecosystems. Malden; Oxford; Carlton: Blackwell Publ., 2006. 738 p.
- Blonder B., Lamanna Chr., Violle C., Enquist B.J.* The n-dimensional hypervolume // *Global Ecol. Biogeogr.* 2014. V. 23. № 5. P. 595–609.
- Bohn K.K., Nyland R.D.* Forecasting development of understory American beech after partial cutting in uneven-aged northern hardwood stands // *For. Ecol. Manag.* 2003. V. 180. P. 453–461.
- Braun-Blanquet J.* Plant sociology. The study of plant communities. N.Y.; London: McGraw-Hill Book Co. Inc., 1932. 439 p.
- Bredenkamp G.J., Theron G.K.* A quantitative approach to the structural analysis and classification of the vegetation of the Manyeleti Game Reserve // *South Afr. J. Bot.* 1985. V. 51. № 1. P. 45–54.
- Chambers D., Périé C., Casajus N., de Blois S.* Challenges in modelling the abundance of 105 tree species in eastern North America using climate, edaphic, and topographic variables // *For. Ecol. Manag.* 2013. V. 291. P. 20–29.
- Chown S.L., Marais E., Terblanche J.S., Klok C.J., Lighton J.R.B., Blackburn T.M.* Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient supply network model // *Funct. Ecol.* 2007. V. 21. P. 282–290.

- Clements F.E.* Nature and Structure of the Climax // *J. Ecol.* 1936. V. 24. № 1. P. 252–284.
- Coroi M., Skeffington M.S., Giller P., Smith C., Gormally M., O'Donovan G.* Vegetation diversity and stand structure in streamside forests in the south of Ireland // *For. Ecol. Manag.* 2004. V. 202. № 1–3. P. 3–57.
- Curtis J.T.* The palo verde forest type near Gonivaves, Haiti, and its relation to the surrounding vegetation // *The Caribb. For.* 1947. V. 8. № 1. P. 1–25.
- Curtis J.T., McIntosh R.P.* An upland forest continuum in the prairie–forest border region of Wisconsin // *Ecology.* 1951. V. 32. № 3. P. 476–496.
- Daubenmire R.F.* Plant Communities. A Textbook of Plant Synecology. New York; Evanston; London: Harper & Row Publ., 1968. 300 p.
- De Vries D.M.* Methods used in scientific plant sociology and in agricultural botanical grassland research // *Herbage Rev.* 1937. V. 5. № 1. P. 187–193.
- De Vries D.M.* The plant sociological combined specific frequency and order method // *Chronica Bot. Natl Plant Sci. Newsmagazine.* 1938. V. 4. № 2. P. 115–117.
- De Vries D.M., Boer T.A.* Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application // *Herbage Abstracts.* 1959. V. 29. № 1. P. 1–7.
- Dyksterhuis E.J.* The vegetation of the Fort Worth prairie // *Ecol. Monogr.* 1946. V. 16. № 1. P. 1–29.
- Evans R.A., Jones M.B.* Plant height times ground cover versus clipped samples for estimation forage production // *Agronomy Journ.* V. 50. P. 504–506.
- Fedor A., Vavas V.* The robustness of keystone indices in food webs // *J. Theoret. Biol.* 2009. V. 260. P. 372–378.
- Frey T.* On the phytocoenological value of a species // *Eesti NSV Teaduste Akad. Toimetised. Biol. Seeria.* 1965. V. 14. № 1. P. 83–94.
- Glazier D.S.* Beyond the ‘3/4 power law’: variation in the inter- and intraspecific scaling of metabolic rate in animals // *Biol. Rev.* 2005. V. 80. P. 611–662.
- Glazier D.S.* A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants // *Biol. Rev.* 2010. V. 85. P. 111–138.
- Hanson H.C.* A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in Western North Dakota // *J. Agricult. Res.* 1934. V. 49. P. 815–842.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology.* V. 22. N.Y.: Cold Spring Harbor, 1957. P. 415–427.
- Iverson L.R., Prasad A.M.* Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States // *Ecol. Monogr.* 1998. V. 68. № 4. P. 465–485.
- Iverson L.R., Prasad A.M., Matthews S.N., Peters M.* Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios // *Forest Ecol. Manag.* 2008. V. 254. P. 390–406.
- Iverson L.R., Prasad A.M., Matthews S.N., Peters M.P.* Lessons learned while integrating habitat, dispersal, disturbance, and life-history traits into species habitat models under climate change // *Ecosystems.* 2011. V. 14. P. 1005–1020.
- Jordán F., Liu W.C., Davis A.J.* Topological keystone species: measures of positional importance in food webs // *Oikos.* 2006. V. 112. P. 535–546.
- Kayama R.* New methods of quantitative representation of the structure of plant communities. IV. On the summed dominance ratio weighted by the plant weight // *Japanese J. Ecol.* 1961. V. 11. № 4. P. 135–139.
- Kownacki A.* Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra Mts // *Acta Hydrobiol.* 1971. V. 13. № 4. P. 439–464.
- Lindsey A.A.* Sampling methods and community attributes in forest ecology // *For. Sci.* 1956. V. 2. № 1. P. 287–296.
- Mandal G., Joshi S.P.* Analysis of vegetation dynamics and phytodiversity from three dry deciduous forests of Doon Valley, Western Himalaya, India // *J. Asia-Pacific Biodiversity.* 2014. V. 7. № 3. P. 292–304.
- McIntosh R.P.* The York Woods, a case history of forest succession in southern Wisconsin // *Ecology.* 1957. V. 38. № 1. P. 29–31.
- Montès N., Gauquelin T., Badri W., Bertaudière V., Zaoui El H.* A non-destructive method for estimating above-ground forest biomass in threatened woodlands // *For. Ecol. and Management.* 2000. V. 130. № 1–3. P. 37–46.
- Mori S., Yamaji K., Ishida A., Prokushkin S.G., Masyagina O.V., Hagihara A., Hoque A.T.M.R., Suwa R., Osawa A., Nishizono T., Ueda T., Kinjo M.* Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2010. V. 107. P. 1447–1451.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H.* Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York, London, Sydney, Toronto: John Wiley & Sons, 1974. 550 p.
- Numata M., Yoda K.* The community structure and succession of artificial grasslands. I // *Japanese Soc. Grassland Sci.* 1957. V. 3. P. 4–11.
- Pandeya S.C.* On some new concept in phytosociological studies of grasslands. I. Dominance diagrams // *J. Indian Bot. Soc.* 1961. V. 40. № 2. P. 263–266.
- Pasto J.K., Allison J.R., Washko J.B.* Ground cover and height of sward as a means of estimating pasture production // *Agronomy J.* 1957. V. 49. № 8. P. 407–409.
- Raunkiaer C.* Statistical Researches on Plant Formations / Raunkiaer C. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. P. 379–424.
- Ružička M.* Anwendung mathematisch-statistischer methoden in der geobotanik (synthetische bearbeitung von Aufnahmen) // *Biologia.* 1958. R. 13. C. 9. S. 647–661.
- Urrego L.E., Molina E.C., Suárez J.A.* Environmental and anthropogenic influences on the distribution, structure, and floristic composition of mangrove forests of the Gulf of Urabá (Colombian Caribbean) // *Aquat. Bot.* 2014. V. 114. P. 42–49.
- Violle C., Jiang L.* Towards a trait-based quantification of species niche // *J. Plant Ecol.* 2009. V. 2. № 2. P. 87–93.
- Whitford P.B.* Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth // *Ecology.* 1949. V. 30. № 2. P. 199–208.
- Xaud H.A.M., Martins F.S.R., Santos J.R. dos.* Tropical forest degradation by mega-fires in the northern Brazilian Amazon // *For. Ecol. Manag.* 2013. V. 294. P. 97–106.

The Importance of a Species in a Biocoenosis, a Class of Biocoenoses, and a Region: a Review of Combined Indexes

S. V. Osipov[#]

Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Radio 7, Vladivostok, 690041 Russia

[#]e-mail: sv-osipov@yandex.ru

This paper reviewed the combined indexes created to reflect the importance of a species (species population) in an individual biocoenosis, in a region (regional or spatial complex), and in a class (type) of biocoenoses. Main features of the indexes, such as included parameters, structures of formulas, areas of applicability, and limitations of using are discussed. Content of some parameters, such as the frequency in a biocoenosis, the frequency in a region, and the presence, is made more accurate for an interdisciplinary context. The combined importance indexes have been created from parameters whose measurements are possible during the collection of mass data using common expeditionary methods. The ease of measurement largely determines whether the combined indexes are in demand. The main areas of their application are in the investigation of the dominance structure, in the comparative analysis of importance values of different species in one biocoenosis, and in the comparative analysis of biocoenoses, considering the importance value of their constituent species. Therefore, the combined indexes are used for the study of dynamics, for the description of classes of biocoenoses, for the analysis of spatial series of biocoenoses, for the calculation of the correlation between species or biocoenoses and the environment, for the estimation of biomass, for the modelling of the geographical distribution of species, etc. Additionally, these indexes can be used everywhere where not only the composition but also the importance of species are considered. For example, currently a tendency to use combined indexes in geographic information systems has been outlined.