

ИНДЕКС БИОЛОГИЧЕСКОЙ ДИСПЕРСНОСТИ*

© 2013 Лео Френсис Кох

INDEX OF BIOTAL DISPERSITY

Leo Francis Koch

Division of General Studies, University of Illinois, Urbana, Illinois

Пространственные взаимоотношения живых организмов анализировались в биологии с акцентом либо на их географических, либо их физиологических аспектах. Эти две области исследования известны как биогеография и экология, хотя существуют разногласия в их определении и сфере применения. По большей части, биогеографическая теория возникла из анализа и интерпретации географических закономерностей распределения таксонов. Экологическая теория, с другой стороны, шла, в основном, от экспериментальных данных по адаптации живых организмов к относительно разнообразным факторам окружающей среды. Принимая во внимание, что биогеографы имеют тенденцию выражать свои идеи в «географическом стиле», что почти всегда принято в содружестве (*fraternity*) таких ученых, как систематики, экологи склонны выражать свои мысли и идеи в физиологическом плане, и часто классифицируют организмов в соответствии с их реакцией в ответ на комплекс факторов окружающей среды.

Подобно Р. Гуду (Good, 1947), который назвал комбинацию фитогеографии и экологии растений, как геоботаника, аналогичное объединение биогеографии и экологии можно назвать «геобиологией». Исходя из практических соображений, определение геобиологии должно быть, с одной стороны, как простым, так и, с другой стороны, как можно более всесторонним, охватывающим все аспекты, известные сегодня или открытые в последствии, взаимодействия живых организмов с окружающей их средой.

Физиолого-экологические подходы почти также захватывают биологов XX века, как таксономическо-географическая точка зрения доминировала в мышлении биологов в XIX веке. В качестве аналитических инструментов, каждый из этих двух подходов, без сомнения, будет непрерывно обогащать наши геобиологические представления. Причем, это будет продолжаться достаточно долго; так долго, пока есть потребность в таких несколько искусственных, аналитическо-интеллектуальных построениях в рамках научных исследований. Логический анализ является предварительным условием для синтеза; целостный подход к знаниям, не подкрепленный анализом, может быть философски и принесет больше удовлетворения, но с научной точки зрения он ошибочен. Наши фрагментарные знания о пространственных от-

* Koch L.F. Index of biotal dispersity // Ecology. 1957. V. 38, No. 1. P. 145-148. Перевод статьи осуществлен Г.С. Розенбергом.

ношениях организмов, по-прежнему, не исключают возможности достаточно удовлетворительно синтезировать биогеографический подход и экологический.

История *коэффициента общности Жаккара* свидетельствует о смешении этих двух аспектов геобиологии. В результате флористических исследований в европейских Альпах, П. Жаккар (Jaccard, 1902), предложил коэффициент общности (C. of C.) следующего вида:

$$\frac{\text{число видов, общих для двух флористических районов}}{\text{общее число видов в этих двух районах}} \times 100.$$

Насколько мне известно, этот важный аспект биогеографической теории был проигнорирован большинством американских исследователей, хотя Р. Харпер в 1915 г. и применил коэффициент [общности] в своем исследовании типов растительности в штате Флорида (Harper, 1915). Удивительно, что коэффициент Жаккара упоминается в современной научной американской литературе только в связи с экологическими исследованиями, а не с флористикой или фаунистикой. Последние всеобъемлющие обзоры фитогеографической теории (Cain, 1944; Wulff, 1943) не содержат каких-либо упоминаний о Жаккаре и его работах. Хотя Жаккар повторил свои выводы и идеи в 1912 г. и еще раз в 1928 г., в обзорах *Thirty-Year Index to Ecology* (1954) и *Twenty-Year Index to Ecological Monographs* (D. Lawrence, E. Lawrence, 1956) нет никаких ссылок ни на Жаккара, ни на коэффициент общности. Этот коэффициент упоминается Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1932) и Г. Остингом (Oosting, 1953) в связи с анализом растительных сообществ, но, к сожалению, эти иллюстрации к нему являются ошибочными. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1932, p. 363) писал: «Предположим, что количество видов в ассоциации А – 100 и в В – 150, и что 60 видов являются общими для обеих ассоциаций; коэффициент общности – 60 / 150 (или 40%)». Аналогичным образом, Остинг писал (Oosting, 1953, p. 92): «Если сообщество X сравнивать с сообществом Y, то число видов, общих для обоих сообществ, выраженное в процентах от числа Y, будет коэффициентом общности». По сути, в более позднем комментарии к своему коэффициенту, Жаккар прямо предупредил читателя против подобной возможности неправильного его толкования. В интерпретации Браун-Бланке и Остинга, коэффициент общности становится просто процентом общих видов во флоре ограниченной территории (*florula*) или общей флоре. Таким образом, получаем, что численное значение коэффициента общности относится только к популяции, которая представлена в формуле.

Конечно, следует признать необходимость объективного измерения биологического (*biotal*) сходства (здесь в качестве биоты понимается совместно флора и фауна некоторого региона [см. далее табл. 1]). Например, У. Уэбб (Webb, 1950) при изучении природных территорий в Техасе и Оклахоме заявляет, что «до тех пор, пока личное мнение и индивидуальные решения остаются единственной базой для оценки сходства сообществ, фунда-

ментальные и неразрешимые разногласия будут продолжаться». Он, казалось бы, не ведая об исследованиях Жаккара, предложил «количественный метод для выражения некоторых особенностей биологического сходства между регионами», используя формулу $C \times 100/T$, где «С – число видов, которые встречаются в обоих местах отбора проб, и Т – общее количество видов, которые встречаются на одной или обеих точках выборки». Очевидно, что формула Уэбба – это еще одна версия коэффициента общности, или его вариант, как он описан Браун-Бланке или Остингом.

Безусловно, правильное определение и перечисление таксонов, входящих в любое сообщество (в отличие от флоры, фауны или биоты [в целом]), является необходимым первым шагом в его анализе и описании. Но флористические и фаунистические данные не несут прямого экологического значения, кроме тех случаев, когда знания читателя или исследователя позволяют ему судить об экологической характеристике таксонов на основе его предыдущего опыта знакомства с ними. Можно предположить, что относительная численность особей различных таксонов вступает индикатором пригодности тех местообитаний, в которых они существуют. У. Кулберсон (Culberson, 1955) признает это различие и приходит к выводу, что «использование им количественных данных (в первую очередь, метода Кульчинского [Kulczynski's method]), действительно, больше подходит для анализа растительности, принимая во внимание, что индекс Жаккара (С. of С.) остается лучшим вариантом для сравнения качественного флористического сходства». Так как исследования и теория Жаккара полностью относятся к флористике, он использовал слово «сообщество» не в соответствии с имеющим хождение, монополю «захваченным» экологами понятием для обозначения популяций, живущих в данном типе среды обитания.

По словам К. Уильямса (Williams, 1949), его индекс разнообразия, который применим и к оценке числа видов в родах в любой биоте, и сходства сообществ, является более точной мерой вариации этих характеристик биоты, чем индексы Жаккара (родовой коэффициент¹ и коэффициент общности). Однако его индекс разнообразия основывается на предположении о случайном характере распределения, что, мне кажется, не применимо для биоты (флоры и фауны) конкретной области, которая ограничена влиянием разнообразных факторов экологического комплекса.

Для краткости и ясности некоторые сокращения и специальные термины представлены в табл. I. Территория (А) для анализа может быть представлена «системой» подрайонов, которые обозначаются как $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$, где n обозначает общее число подрайонов. Число видов в биоте на территории А обозначено через S , а число видов в подрайонах $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$, соответственно, обозначены через $S_1, S_2, S_3, \dots, S_n$. В данных обозначениях «со-

¹ *Комментарий переводчика.* Родовой коэффициент – это отношение числа видов, обитающих на исследуемой территории, к числу родов, к которым они принадлежат.

вместная встречаемость»² («связь», *bond*) означает, что особи таксона присутствуют в двух подрайонах в системы и каждая совместная встречаемость может быть обозначена расстановкой дефисов (*hyphenating*) при символах, указывающих на участие двух подрайонов, например *A1-A2*, *A2-A3* или *A1-An*. Совместная встречаемость *A1-A2* представляет собой распространение особей одного таксона в обоих подрайонах *A1* и *A2*. В простейшем случае, когда $n = 2$, число совместных встречаемостей (обозначается через b) – число видов, общих для биоты в двух территориях. В данных обозначениях, коэффициент общности Жаккара имеет следующий вид: $b/S \times 100$.

Таблица I

Краткая характеристика символов и специальных терминов

A	– площадь той территории, на которой исследуются биологические (<i>biotal</i>) характеристики;
$A1, A2, A3, \dots, An$	– система географических подразделений A на некоторые биогеографические единицы, на которые может быть разделена любая территория;
b	– число совместных встречаемостей (<i>bond</i>), сформированных размещением видовых популяций, поддерживаемых на территории A , по её различным подрайонам;
<i>biotal</i>	– относится к любой биоте (флора плюс фауна), которая может быть поддержана комплексом факторов окружающей среды (без относительно к экологии – <i>without regard to ecology</i>);
совместная встречаемость (<i>bond</i>)	– размещение отдельных популяций видов в каких-нибудь двух подрайонах системы;
геобиология	– исследование как всех аспектов пространственного распределения живых организмов (в том числе, биогеографических), так и экологические исследования;
$IBD = \frac{(T - S)/(n - 1)}{S} \times 100$	– индекс биологической дисперсности;
n	– число географических подразделений A (в системе биогеографических провинций);
S	– число видов, представленных в биоте A ;
$S1, S2, S3, \dots, Sn$	– число видов в каждом из географических подразделений A ;
подрайон (<i>subarea</i>)	– одно из географических подразделений A , уже обозначенных как $A1, A2, A3, \dots, An$;
система (<i>в данном контексте</i>)	– любой набор подрайонов для анализа;
T	– арифметическая сумма $S1, S2, S3, \dots, Sn$.

В течение нескольких лет автор имел возможность убедиться в потенциальной пользе количественной меры оценки однородности (гомогенности) биогеографических территорий, которую можно сделать на основании изучения распределения групп таксонов. Индекс биологической дисперсности позволяет это осуществить. Формула этого показателя такова: $IBD =$

² *Комментарий переводчика.* Я отдаю себе полный отчет в том, что предложенный перевод термина весьма «коряв», но ничего лучшего не подбирается... Кстати, А. Чешка (Češka, 1966, p. 96), комментируя индекс Коха, берет слово *bond* в кавычки (ссылку см. в статье Г.С. Розенберга далее).

$\frac{(T - S)/(n-1)}{S} \times 100$, где T представляет собой арифметическую сумму $S1, S2, S3, \dots, Sn$.

Три предположения лежат в основе вывода этой формулы (IBD). (1). Ноль процентов биологической дисперсности означает, что каждый из видов присутствует только в одном из подрайонов общей территории A , отсутствует совместная встречаемость видов. Биота каждого подрайона в этом гипотетическом случае включает в себя только внутривидовые элементы, и ни один из видов не встречается ни в каких других подрайонах. (2). Полная (максимальная) биологическая дисперсность будет означать, что все виды в биоте A представлены особями в каждом из подрайонов системы. Список видов (входящих в подрайон $A1$) – $S1$ в этом гипотетическом случае одинаков со списками видов $S2, S3, \dots, Sn$. (3). Один процент биологической дисперсности получается в системе, в которой только один из каждых 100 видов в биоте A представлен особями во всех подрайонах A .

Математически простейшая система включает в себя два подрайона $A1$ и $A2$. Если ни один из видов из числа $S1$ и $S2$ не являются общими для этих подрайонов, T и S равны и значение $IBD = 0$. Если $n = 2$, формула для IBD редуцируется до коэффициента общности (C. of C.). Если два подрайона определены как $A1$ и $A2$, общие для них виды, т. е. распределение совместной встречаемости обязательно будет принадлежать $A1-A2$. Но когда $n = 3$, вид может быть членом биот $A1$ и $A2$, но не $A3$; или он может быть членом биот $A2$ и $A3$, а не $A1$; или он может быть членом биот $A1$ и $A3$, но не $A2$. Поэтому, присутствие особей видов во всех подрайонах в системе из $n = 3$, устанавливает распределение совместной встречаемости трех типов: $A1-A2, A2-A3$ и $A1-A3$. В соответствии с ранее сделанными предположениями, набор из трех совместных встречаемостей, когда $n = 3$, представляет собой степень разнообразия, которая является статистически эквивалентной одной совместной встречаемости, когда $n = 2$. Иными словами, любая степень разнообразия в системе, в которой $n = 3$ и включает три разных количества совместной встречаемости, может быть представлена идентичной степенью дисперсности в системе, в которой $n = 2$.

Аналогичным образом, когда $n = 4$, количество совместных встречаемостей устанавливается по наличию особей одного вида во всех 4 подрайонах системы (их будет 6), и, следовательно, в расчете IBD , эквивалентно 3 совместным встречаемостям в системе, в которой $n = 3$, если, конечно, учитывать только парные совместные встречаемости. Каждое увеличение подрайонов системы n на единицу, обязательно влечет соответствующее увеличение количества совместных встречаемостей (*перебор пар*). Таким образом, $b = \frac{n(n-1)}{2}$. Однако, при увеличении числа n больше 10 и числа видов в биоте S больше 100, общее количество совместных встречаемостей становится слишком большим (*громоздким, объемным – cumbersome*).

Это, возможно, частично объясняет недостатки, лежащие в основе коэффициента Жаккара (C. of C.).

Расчет по формуле IBD приводится в табл. II. Для каждого увеличения числа наборов совместных встречаемостей в любой системе, наблюдается пропорциональное уменьшение численного значения S , если все другие атрибуты системы остаются неизменными. С другой стороны, величина T остается неизменной, если остаются неизменными $S1, S2, S3, \dots, Sn$. Таким образом, при каждом увеличении числа наборов совместных встречаемостей, соответствующее увеличение в несоответствие между T и S происходит следующим образом. В частности, один дополнительный набор совместных встречаемостей означает, что значение T увеличивается на значение $n - 1$. Следовательно, разница в степени биологической дисперсности в любой системе измеряется непосредственно через разницу T и S . Однако, для того, чтобы иметь возможность сравнения различных систем друг с другом, когда n варьирует от единицы и далее, то числовое значение $T - S$ приводится к общему знаменателю путем деления на $n - 1$. Значения $\frac{T - S}{n - 1}$ непосредственно сопоставимы для различных систем с той же степенью биологической дисперсности, независимо от значения n . Таким образом, основные возражения фитогеографов к коэффициенту общности Жаккара для IBD преодолены, т. е. IBD может быть применен к любой системе подрайонов без относительно того, сколько их, в то время как коэффициента Жаккара (C. of C.) может использоваться только для пар. И, наконец, для того, чтобы преобразовать числовое значение IBD в процентное соотношение, изменяемое в диапазоне от нуля до 100%, $\frac{T - S}{n - 1}$ делится на S и умножается на 100. Наконец формула приобретает следующий вид: $IBD = \frac{(T - S)/(n - 1)}{S} \times 100$.

Таблица II

Прирост $T - S$ в ряду систем, в которых $n = 3$

Система	T	S	Набор совместных встречаемостей	$T - S$	Прирост $T - S$
1	300	300	0	0	...
2	300	298	1	2	2
3	300	296	2	4	2
4	300	294	3	6	2
5	300	292	4	8	2
6	300	290	5	10	2

Для демонстрации работоспособности формулы IBD были использованы данные по распределению мхов в Калифорнии. Известны флоры мхов пяти прибрежных округов северной части штата Калифорния. Это округа:

Дель-Норте (Del Norte County) – $S1 = 60$ видов; Гумбольдта (Humboldt County) – $S2 = 100$ видов; Мендосино (Mendocino County) – $S3 = 93$ вида; Сонома (Sonoma County) – $S4 = 109$ видов; Марин (Marin County) – $S5 = 116$ видов. Общее число видов (S), представленных в известных флорах в комбинированной области (A) из пяти округов-подрайонов ($A1, A2, A3, A4, A5$) – 183 вида; сумма $S1, S2, S3, S4, S5 = 478$ (T); $n = 5$. Подставляя эти цифры в формулу IBD, получаем $\frac{(478-183)/(5-1)}{183} \times 100 = 40\%$. В табл. III приведены

данные, которые позволяют вычислить коэффициент общности для каждой из 10 возможных комбинаций пар эти 5 округов, и численные значения коэффициентов. Последние варьируют от максимума 56% для пары округов Sonoma – Marin до минимума 26% для Del Norte – Marin. Среднее значение для этих 10 коэффициентов 40,9%, что, безусловно, достаточно близко к оценке IBD и позволяет рекомендовать последнюю к использованию. Очевидно, что административные границы не могут рассматриваться хоть как-то коррелируемыми с границами природных (ландшафтных) образований, за исключением тех случаев, где непосредственно наблюдаются такие совпадения. Тем не менее, для рассматриваемых здесь пяти округов «общими» можно считать Coast Redwood Forests в лесах Северной Калифорнии, к северу от залива Сан-Франциско, и поэтому они должны иметь относительно высокий процент общих видов. Это объясняет минимальность значения коэффициент общности для пары округов Del Norte – Marin, расположенных, соответственно, на самой Северной и Южной границе этих пяти округов и в которых леса Coast Redwood Forests занимают меньшую площадь, чем в других трех округах.

Таблица III

**Коэффициенты общности для пар прибрежных округов
Северной Калифорнии**

Пары округов	T	S	b	C. of C.
Del Norte – Humboldt	160	114	46	40
Del Norte – Mendocino	153	112	41	36
Del Norte – Sonoma	169	132	37	28
Del Norte – Marin	176	139	37	26
Humboldt – Mendocino	127	193	66	52
Humboldt – Sonoma	209	147	62	42
Humboldt – Marin	153	216	63	41
Mendocino – Sonoma	202	140	62	44
Mendocino – Marin	209	145	64	44
Sonoma – Marin	225	144	81	56

В идеале, географические границы биогеографических или биологических (*biotal*) провинций будут аппроксимированы по распределению групп биологических элементов (флористических и/или фаунистических). Есть надежда, что постоянное изучение распределения мхов Северной Америки в

конечном итоге позволит обосновать эту гипотезу. Сегодня об этом можно только догадываться. Но, если биогеографические провинции каким-либо образом теоретически обоснованы, количественное измерение их биологической (*biototal*) дисперсности, полученное эмпирическим путем, должно найти свое применение. Важность IBD, как он здесь представлен, состоит в том, что этот индекс дает возможность сравнивать не только территории различных участков суши, но и позволяет проводить сравнительную оценку различных систем подрайонов одной территории.

По-видимому, система подрайонов ($A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$), границы которой совпадают с биогеографическими подразделениями в любой области (A), приведет к более низкому значению IBD, чем система подрайонов, границы которых не совпадают с естественными, биогеографическими. Следовательно, значение IBD, как оно было определено для 5 прибрежных округов Северной Калифорнии, может возрасти, если в качестве A в рассмотрение включить только территории, занятые Coast Redwood Forests.

IBD – это сразу и оценка качественного сходства биоты подрайонов $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$. В этом он сопоставим с коэффициентом общности для двух территорий, а также в качестве оценки дисперсии популяций таксонов биоты A в подрайонах $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$.

Я признателен докторам E.M. Banks, W.L. Culberson, George Karreman, A.A. Lindsey и A.G. Vestal за их замечания и критику рукописи в ходе её подготовки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Braun-Blanquet J. Plant Sociology (Transl. by G.D. Fuller and H.S. Conard), New York: McGraw-Hill Book Company, 1932.

Cain S.A. The Foundations of Plant Geography. New York: Harper and Brothers, 1944. –

Culberson W.L. The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of northern Wisconsin // *Ecol. Monogr.* 1955. V. 25. P. 215-231.

Ecological Society of America. Ecology-Thirty Year Index. Durham (N.C.): Duke Univ. Press, 1954. 212 p.

Good R. The Geography of Flowering Plants. London: Longmans, Green and Co., 1947.

Harper R.M. Vegetation types in Florida // *Geol. Surv.* 7th Ann. Rept. 1915. P. 135-188.

Jaccard P. Geetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region // *Flora.* 1902. Bd. 90. S. 349-377. – **Jaccard P.** The distribution of the flora in the alpine zone // *New Phytol.* 1912. V. 11. P. 37-50. – **Jaccard P.** Die statistische-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie // *Handb. Biol. Arbeitsmeth. (Aberhalden).* 1928. V. 11, No. 5. S. 165-202.

Lawrence D.B., Lawrence E.C. Ecological Monographs, «Ecological Monographs, Twenty Year Index». Ecological Society of America, 1956. P. 1-44.

Oosting H.J. The Study of Plant Communities. San Francisco (California): W.H. Freeman and Co., 1953.

Webb W.L. Biogeographic regions of Texas and Oklahoma // *Ecology.* 1950. V. 31. P. 426-433. – **Williams C.B.** Jaccard's generic coefficient and coefficient of floral community in relation to the logarithmic series and the index of diversity // *Annals Bot. (N.S.)* 1949. V. 13. P. 53-58. – **Wulff E.V.** An Introduction to Historical Geography. (Author. transl. by E. Brissenden). Waltham (Mass.): Chronica Botanica, 1943.