

## СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

**В.Н. Якимов<sup>1,3</sup>, Д.Б. Гелашвили<sup>1</sup>, Г.С. Розенберг<sup>1</sup>, Д.М. Кривоногов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,*

<sup>2</sup>*Институт экологии Волжского бассейна РАН;*

<sup>3</sup>контактная персона: *damsel<sup>fly</sup>@yandex.ru*

В статье рассмотрены количественные подходы к анализу филогенетического разнообразия экологических сообществ, которое рассматривается как один из аспектов общего биоразнообразия (наряду с таксономическим и функциональным). В основе оценки филогенетического разнообразия лежат традиционные данные об относительных представленностях видов в пробе, а также информация, содержащаяся в филогенетическом древе, описывающем генеалогические отношения между видами. Помимо обобщённого семейства индексов филогенетического разнообразия, рассмотрены различные аспекты их применения, в частности иерархическая декомпозиция, измерение сходства и мультифрактальный анализ скейлинга. Рассмотрены также вопросы анализа филогенетической структуры сообществ с использованием метрик, основанных на филогенетических расстояниях между видами.

## MODERN METHODS OF THE NUMERICAL ANALYSIS OF PHYLOGENETIC DIVERSITY OF ECOLOGICAL COMMUNITIES

**V.N. Yakimov<sup>1,3</sup>, D.B. Gelashvili<sup>1</sup>, G.S. Rozenberg<sup>1</sup>, D.M. Krivonogov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Lobachevsky Nizhny Novgorod State University;*

<sup>2</sup>*Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences;*

<sup>3</sup>contact person: *damsel<sup>fly</sup>@yandex.ru*

Phylogenetic diversity is one of the biodiversity aspects that takes into account system of kinship relationships between species. Exploring this aspect of diversity in ecological communities implies presence of two

blocks of data. One of them is the traditional matrix of species abundances  $\times$  samples (the data may be qualitative containing information only about the presence / absence of species) and the other block is a phylogenetic tree which includes all species in the analysis.

Phylogenetic data are applied in the community ecology for the two purposes.

Firstly, they allow to analyze the so-called phylogenetic structure of communities, which is understood as the existence of non-random kinship relationships between species in a community. Revealing of either phylogenetic clustering or phylogenetic overdispersion is considered as evidence for either environmental filtering or competitive exclusion, respectively, acting as main mechanisms of community assembly. To recognize phylogenetic structure, metrics based on cophenetic distances between all species are employed, namely the mean phylogenetic distance between all species and the mean distance to the nearest taxon. Statistical analysis of phylogenetic structure is based on the null models generating null distribution of metrics for randomly assembled communities.

Secondly, they allow to analyze phylogenetic aspect of diversity. The simplest measure of this aspect is the length of the evolutionary history (the sum of all branch lengths in a tree) called the Faith's index. Quantitative indices of phylogenetic diversity form a parametric family similar to a family of Hill numbers applied in the analysis of taxonomic diversity. They represent the normalized sums of phylogenetic tree branch lengths weighted according to their abundance. Indices of the phylogenetic diversity can be used in the schemes of decomposition into  $\alpha$ -,  $\beta$ -, and  $\gamma$ -diversity. Besides multiscale diversity analysis, such a decomposition provides a family of similarity indices, which can be used in various types of community structure analysis.

Data on the kinship relationships between species can be integrated into more complex methods of community structure analysis. In particular, we applied the moments of phylogenetic diversity in the multifractal analysis of scale-dependence of biodiversity.

We applied all the above methods to analyze the structure of several communities of small mammals in Nizhny Novgorod Region. The results showed that these communities are characterized by phylogenetic clustering indicating predominance of abiotic factors in the formation of their structure. When comparing two groups of communities, incorporation of phylogenetic data altered drastically the diversity ratio at all levels, and also made certain adjustments to the results of cluster analysis. Multifractal analysis of phylogenetic diversity scaling showed high consistency with the results of analysis of taxonomic diversity scaling, but revealed also a number of new phenomena (reduction of diversity in the group of rare species).

Thus, the use of phylogenetic data is one of the most promising directions in the development of community ecology. The data on kinship relationships improves significantly the estimates of biodiversity, and also allows to obtain a new information about the community structure.

## 1. Разнообразие и его аспекты

Концепция биологического разнообразия является одной из ключевых в современной биологии. Оно изучается на разных уровнях организации от молекулярного до биосферного, является объектом международного права, к нему приковано внимание широкой общественности ввиду текущего кризиса вымирания видов (Barnosky et al., 2011; Dirzo et al., 2014; Pimm et al., 2014). В биоценологии разнообразие является одной из важнейших характеристик экологического сообщества, определяющей его функциональные свойства, в том числе продуктивность (Гиляров, 2001; Cardinale et al., 2006; Duffy et al., 2007; Naeem et al., 2009).

Традиционный подход к изучению структуры сообществ и их разнообразия заключается в анализе видового состава и представленностей видов в пробах, на основе которых рассчитываются различные индексы разнообразия, среди которых наибольшее распространение получили индексы Шеннона, Симпсона, Животовского, Бергера–Паркера (Песенко, 1982; Magurran, McGill, 2011). Все перечисленные индексы являются частными случаями обобщенной формулировки разнообразия — семейства индексов разнообразия, которые называются числами Хилла, числовыми эквивалентами энтропий Реньи или эффективным числом видов (Hill, 1973; Песенко, 1982; Jost, 2006). Пусть мы имеем дело с пробой, в которой присутствует  $S$  видов, которые характеризуются набором относительных представленностей  $p_i = n_i/N$ , где  $n_i$  — число особей  $i$ -го вида,  $N$  — общее число особей в пробе. Тогда число Хилла порядка  $q$  определяется следующим образом:

$${}^qD = \left[ \sum_{i=1}^S p_i^q \right]^{1/(1-q)}.$$

Порядок  $q$  является параметром, определяющим чувствительность индекса к видам с высокой либо низкой представленностью: при  $q = 1$  вклад видов пропорционален их представленностям, при  $q < 1$  возрастает вклад редких видов, а при  $q > 1$  возрастает вклад доминирующих видов.

Числа Хилла связаны с обобщенным семейством энтропий Реньи  $H_q$  потенцированием:  ${}^qD = \exp(H_q)$ . Числа Хилла имеют очень удобную экологическую интерпретацию:  ${}^qD$  представляет собой «эффективное число видов» для соответствующей энтропии  $H_q$ , т. е. такое число видов, которое давало бы то же значение обобщенной энтропии Реньи, как в случае равнопредставленности. Известно, что разнообразие максимизируется, когда все виды имеют одинаковую представленность  $1/S$ , именно поэтому числа Хилла называют эффективным числом видов: это такое число видов, которое при наиболее эффективном распределении представленностей даёт значение разнообразия анализируемой пробы.

Числа Хилла разных порядков связаны с видовым богатством и традиционными индексами разнообразия. Действительно,  ${}^0D = S$ ;  ${}^1D = e^H$ , где  $H = -\sum p_i \log p_i$  — индекс Шеннона;  ${}^2D = 1 / \sum p_i^2$  — индекс разнообразия Симпсона,  ${}^\infty D = 1 / p_{\max}$  — индекс Бергера–Паркера, где  $p_{\max}$  — относительная представленность доминирующего вида. В то время как традиционные индексы разнообразия предоставляют точечные описания структуры сообщества, семейство чисел Хилла даёт целый континуум индексов разнообразия, различающихся своей чувствительностью к обильным и редким видам, что позволяет

получить наиболее полное представление о структуре сообщества.

Описанный традиционный подход к изучению разнообразия полагает виды, составляющие сообщество, независимыми и равноудалёнными структурными единицами. С биологической точки зрения такой подход представляет собой существенное упрощение реальности. Виды обладают эволюционной историей и системой родственных отношений, а также определёнными характеристиками, в той или иной мере выраженными в их признаках.

В последние годы в экологической литературе начал развиваться новый обобщающий подход, который рассматривает три аспекта биоразнообразия и структуры сообществ: таксономический, филогенетический и функциональный (Cadotte et al., 2009; Devictor et al., 2010; Микрюков и др., 2014; Swenson, 2014). Таксономический аспект является базовым, он соответствует исторически сложившемуся традиционному подходу. Два других аспекта учитывают взаимосвязи между видами. Филогенетический аспект использует данные о структуре родственных отношений между видами, представленные в виде филогенетического древа (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Благодаря развитию молекулярных методов филогенетики такие данные становятся всё более доступными для самых разных систематических групп (Bininda-Emonds et al., 2007; Durka, Michalski, 2012; Jetz et al., 2012). Функциональный аспект использует данные о так называемых функциональных признаках, под которыми обычно понимаются видовые признаки, прямо или опосредованно определяющие приспособленность особей (Petchey, Gaston, 2002; McGill et al., 2006). Такого рода данные также активно собираются

исследователями по всему миру и концентрируются в специализированных «признаковых» базах данных (Jones et al., 2009; Kattge et al., 2011; Kissling et al., 2014; Wilman et al., 2014).

В современной англоязычной литературе экологического профиля таксономическим аспектом разнообразия чаще всего называют традиционное видовое разнообразие, не учитывающее взаимоотношения между видами (напр., Devictor et al., 2010; Monnet et al., 2014; Dainese et al., 2015). Однако термин «таксономическое разнообразие» впервые был применен в середине 1990-х гг. Кларком и Уорвиком (Warwick, Clarke, 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998), которые предложили несколько индексов, учитывающих родственные отношения между видами в форме дерева иерархической таксономической классификации. В современной форме для учёта родственных отношений между видами вместо таксономической классификации используются датированные филогенетические деревья, получаемые методами молекулярной филогенетики, а соответствующий аспект разнообразия называется филогенетическим.

В русскоязычной литературе экологического профиля таксономическое разнообразие обычно противопоставляется видовому, когда анализируются надвидовые таксономические категории (Гелашвили и др., 2010; Жуйкова и др., 2015), либо когда иерархическая классификация используется для расчёта расстояний между видами (Шитиков, Зинченко, 2013а–с; Микрюков и др., 2014). Последний подход к анализу таксономического разнообразия берёт начало от работ Уорвика и Кларка и концептуально соответствует современному обобщающему подходу, но противоречит ему терминологически. Такая же

терминология встречается и в некоторых англоязычных работах (например, Chao et al., 2010).

Чтобы избежать терминологических неточностей, в настоящей работе мы будем придерживаться современной англоязычной традиции. Базовый аспект разнообразия, не учитывающий взаимоотношения между видами, мы будем называть таксономическим разнообразием. Аспект разнообразия, использующий данные о родственных отношениях между видами в любой форме, мы будем называть филогенетическим.

В настоящей работе рассмотрены современные подходы к количественному анализу филогенетического разнообразия в экологических исследованиях структуры сообществ, основанные на использовании относительных представленностей видов и датированного филогенетического древа, отражающего систему родственных отношений между видами. Работа состоит из трёх основных блоков. Будут рассмотрены методические аспекты анализа филогенетической структуры сообществ, обобщённое семейство индексов филогенетического разнообразия, схема иерархической декомпозиции разнообразия, основанные на ней индексы для измерения сходства, а также мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия. Во всех случаях описанные методы будут проиллюстрированы на примере анализа структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

## **2. Материалы: сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области**

При изучении населения наземных позвоночных мелкие млекопитающие являются одним из наиболее часто исполь-

зуемых объектов (Конева, 1983; Ивантер и др., 1985). Мелкие млекопитающие, благодаря высокой численности, видовому разнообразию и экологической лабильности, проявляют чёткие реакции на естественные и антропогенные изменения (Ивантер, 1975), поэтому вполне резонно использовать их при определении и оценке изменений, протекающих в природных сообществах естественным путём.

Специфика природных условий Нижегородской области заключается в своеобразии её ландшафтного облика. Здесь есть типично таёжные массивы в северо-восточной части с преобладанием елово-пихтовых формаций, смешанные и мелколиственные леса, ещё сохранившиеся дубравы, лесостепь и даже степные участки на юге области. В пределах области выделяют лесное Заволжье и лесостепное Предволжье (Природа..., 1978).

Исследования проводили в разных биотопах Заволжья и Предволжья для составления кадастра мелких млекопитающих на протяжении 1995–2005 гг. Систематические исследования проводили в восьми выделенных пространственно разобщённых сообществах, принадлежащих к различным природным зонам: в Заволжье — Пижемское (елово-пихтовые леса), Керженское (сосновые леса) и Узольское (смешанные леса), в Предволжье — лесные Пошатовское и Бочишское, лесостепные Михайловское, Александровское и Кутузовское. Кроме того, на остальной части территории области осуществлялись разовые рекогносцировочные обследования как в Заволжье, так и в Предволжье. Относительный учёт грызунов и насекомоядных проводился с использованием общепринятых методов (Карасёва, Телицына, 1998). Суммарные данные по 8 сообществам представлены в табл. 1. Помимо относительных пред-

**Табл. 1.** Относительные представленности (%) мелких млекопитающих в суммарных пробах из 8 сообществ Нижегородской области и соответствующие показатели разнообразия.

**Table 1.** Relative abundances (%) of small mammals in the lumped samples from 8 communities in Nizhni Novgorod Region, and corresponding diversity measures.

Виды	Сообщества Заволжья				Сообщества Предволжья					
	Пижемское	Керженское	Узольское	Итого	Пошаговское	Бочинское	Михайловское	Александровское	Кутузовское	Итого
<i>Neomys fodiens</i>				0	0.05	0.38				0.09
<i>Sorex minutus</i>		0.41		0.14	0.69	0.51		0.28		0.29
<i>Sorex caecutiens</i>		1.84		0.61	0.69	1.40				0.42
<i>Sorex araneus</i>	8	23.16	3.64	11.60	25.52	14.59		1.67	3.52	9.06
<i>Crociodura suaveolens</i>				0		0.13				0.03
<i>Eliomys quercinus</i>		4.10		1.37						0
<i>Microtus oeconomus</i>				0	1.38	0.89				0.45
<i>Microtus arvalis</i>	1.33	1.43		0.92	25.22	15.23	19.81			12.05
<i>Microtus agrestis</i>				0	2.02	3.43				1.09
<i>Arvicola terrestris</i>	2.67			0.89						0
<i>Myodes rufocanus</i>	1.33		1.82	1.05						0
<i>Myodes glareolus</i>	17.33	34.84	54.55	35.57	23.80	30.96	74.92	64.90	53.27	49.57
<i>Cricetus cricetus</i>		0.20	3.64	1.28						0
<i>Rattus norvegicus</i>				0	0.05	0.89				0.19
<i>Mus musculus</i>				0	0.59	0.63		1.39		0.52
<i>Micromys minutus</i>		0.20		0.07	0.10	0.25				0.07
<i>Apodemus uralensis</i>	66.67	21.52	34.55	40.91	18.29	23.10	2.48	17.27	21.11	16.45
<i>Apodemus flavicollis</i>		10.86		3.62	1.43	3.68	1.24	6.41	4.52	3.45
<i>Apodemus agrarius</i>	1.33	1.43	1.82	1.53	0.20	3.93	1.55	8.08	17.59	6.27
<i>Sicista betulina</i>	1.33			0.44						0
Ловушко-сутки	1340	12575	645	14560	9700	4900	600	1050	1250	17500
<i>S</i>	8	11	6	14	14	15	5	7	5	15
$\exp(-\sum p_i \cdot \log p)$	3.01	5.22	2.96	4.41	5.32	6.56	2.11	3.03	3.41	4.82
$1/\sum p_i^2$	2.07	4.25	2.38	3.23	4.55	5.04	1.66	2.16	2.76	3.32

ставленностей всех видов в таблице для каждого сообщества приведены: видовое богатство, числовой эквивалент энтропии Шеннона и индекс разнообразия Симпсо-

на (соответствуют числам Хилла нулевого, первого и второго порядков). За весь период обследований в заволжской части было отловлено 618 зверьков, относя-

щихся к 14 видам, в Предволжье — 3703 зверьков 15 видов. Видовое богатство в выловах представлено 20 видами мелких млекопитающих. Полная база данных насчитывает 67 исходных проб.

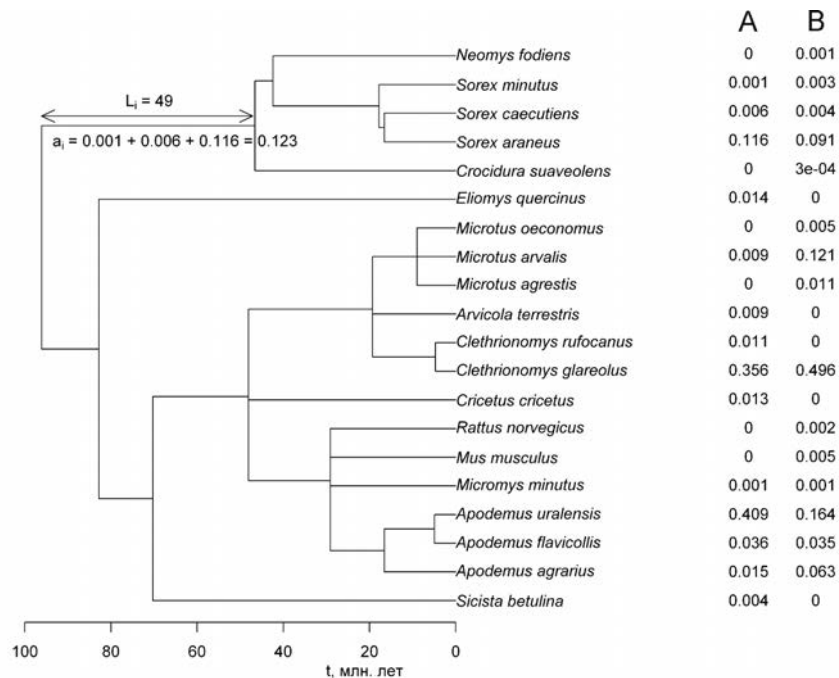
Под пробой мы понимаем минимальную единицу учётного материала, собранную по единой методике. Проба характеризуется списком видов и их численностями. В исследовании обычно оперируют единым перечнем видов, полное число которых мы будем обозначать как  $S$ . При описании методов, подразумевающих работу с несколькими пробами, мы будем использовать следующую систему обозначений:  $p_{ij} = n_{ij} / N_j$ , где  $n_{ij}$  — число особей  $i$ -го вида в  $j$ -ой пробе,  $N_j$  — общее число особей в  $j$ -той пробе, а  $i$  принимает значения от единицы до полного числа видов, обнаруженных в пробе. В целях анализа пробы могут объединяться в выборки, при объединении представленности видов во всех объединяемых пробах суммируются. Выборки, как и исходные пробы, характеризуются вектором относительных представленностей видов. При описании методов анализа, касающихся единичной пробы или выборки, индекс номера пробы мы будем опускать.

Основой для анализа филогенетического разнообразия служит датированное филогенетическое древо, которое объединяет все виды, присутствующие в анализируемом сообществе. В идеальном случае это древо является датированным и дихотомическим, т. е. длина ветвей измеряется в миллионах лет с момента дивергенции (либо в числе замен оснований в локусах), а в самом древе отсутствуют политомии (ситуации, когда из одного внутреннего узла ведут происхождение более двух дочерних линий). Тем не менее, в практике экологического анализа зачастую используются деревья разной

степени разрешения от неполностью разрешённых датированных вплоть до недатированных таксономических деревьев, в которых узлами служат конкретные таксоны разного ранга. В последнем случае расстояние между рангами таксонов просто полагается единичным, а сам анализ остаётся неизменным.

В качестве источника филогенетических данных при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали объединённое филогенетическое древо (supertree), охватывающее 4510 видов класса Mammalia, которое было построено и опубликовано в 2007 году международной группой исследователей (Bininda-Emonds et al., 2007) и с тех пор используется в большом количестве работ, связанных с филогенетикой млекопитающих. В пробах, описывающих сообщества мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области, обнаружено 20 видов, которые относятся к насекомоядным и грызунам. Все эти виды присутствуют в доступном для анализа филогенетическом древе млекопитающих. В целях упрощения анализа было построено филогенетическое древо, в котором присутствует только 20 интересующих нас видов (рис. 1). Это древо содержит 5 политомий.

Дерево состоит из узлов, соединённых ветвями. Особыми типами узлов являются вершины (виды; иногда их также называют листьями) и корень (узел, в котором объединяются все линии), все остальные узлы считаются внутренними, многие из них соответствуют таксонам (роды, семейства и т. п.). Полное число ветвей в филогенетическом древе мы будем обозначать  $V$ . Общей характеристикой дерева является его глубина  $T$  — расстояние от корня до вершин. Ветви характеризуются длиной  $L_j$ , а для расчёта различных индек-



**Рис. 1.** Филогенетическое древо, объединяющее 20 видов мелких млекопитающих, присутствующих в сообществах Нижегородской области. Цифры справа показывают относительные представленности видов в пробах Заволжья (А) и Предволжья (В). Для ветви дерева, объединяющей виды Insectivora, указаны её длина и расчёт представленности для общей выборки сообществ Заволжья.

**Fig. 1.** Phylogenetic tree for 20 small mammal species found in communities in Nizhni Novgorod Region. Figures in the right-hand columns show species relative abundances in the lumped samples of left-bank (A) and right-bank (B) areas. Length and abundance calculation for the combined sample of the left-bank area are shown for tree branch including all Insectivora species.

сов им сопоставляются представленности  $a_i$ , которые интерпретируются как суммы относительных представленностей всех видов, ведущих происхождение от данной ветви.

Мерой родства между видами  $i$  и  $j$  является филогенетическое расстояние  $d_{ij}$ , которое представляет собой кофенетическое расстояние по дендрограмме филогенетического древа — сумму длин ветвей, соединяющих два вида. Филогенетические расстояния обычно хранят

в виде симметричной матрицы, главная диагональ которой представлена нулями (т. е.  $d_{ii} = 0$ , расстояние от вида до самого себя равно нулю).

### 3. Индексы, основанные на кофенетических расстояниях, и филогенетическая структура сообществ

История применения филогенетических данных для описания структуры сообществ восходит к первым попыткам



анализа соотношения числа видов и родов (Elton, 1946; Simberloff, 1970). В 1990-х гг. несколько индексов разнообразия, основанных на числе таксономических категорий, разделяющих виды, были предложены Уорвиком и Кларком (Warwick, Clarke, 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998; см. также Шитиков, Зинченко, 2013а). Однако настоящий всплеск интереса к изучению филогенетического аспекта разнообразия последовал после работ К. Уэбба (Webb, 2000; Webb et al., 2002), который предложил использовать филогенетические данные для выявления механизмов, определяющих структуру сообщества. Уэбб разработал два индекса, которые до сих пор остаются наиболее популярными мерами, используемыми для анализа филогенетической структуры сообщества.

Под филогенетической структурой понимается наличие неслучайных (по сравнению с нуль-моделью, см. ниже) родственных отношений между видами, составляющими данное сообщество. Важной предпосылкой такого анализа являются представления о *филогенетическом консерватизме ниши* (phylogenetic niche conservatism), под которым понимается тенденция к сохранению предковых признаков; в результате близкородственные виды оказываются функционально и экологически сходными (Losos, 2008; Wiens et al., 2010). При *формировании структуры сообщества* (community assembly) определяющую роль могут играть абиотические либо биотические факторы. В первом случае говорят о преобладании *средовых ограничений* (environmental filtering), т. е. факторы среды определяют требования к видам, которые могут войти в состав данного сообщества, и отфильтровывают несоответствующие этим требованиям виды. Тогда филогенетический консерватизм ниш приведет

к тому, что степень родства видов в сообществе будет выше по сравнению со случайным набором видов: этот эффект называется *филогенетической кластеризацией* (phylogenetic clustering). Во втором случае ключевую роль играют процессы *конкурентного исключения* (competitive exclusion), ведущие к тому, что степень родства видов в сообществе будет ниже по сравнению со случайным набором видов, поскольку в соответствии с принципом филогенетического консерватизма ниш близкородственные виды будут сильнее конкурировать между собой. Этот эффект называется *филогенетическим расщеплением* (phylogenetic overdispersion).

Для выявления филогенетической структуры сообществ К. Уэбб предложил использовать две метрики (Webb, 2000; Webb et al., 2002). Первая представляет собой *среднее расстояние* (mean pairwise distance, *MPD*) между видами:

$$MPD = \frac{\sum_{i \neq j}^S d_{ij}}{s},$$

где  $d_{ij}$  — филогенетическое расстояние между видами  $i$  и  $j$ ,  $S$  — число видов в данной пробе, суммирование ведется по всем парам видов, присутствующих в пробе, а  $s = S \cdot (S - 1)$  — число таких пар. Эта метрика предназначена для измерения общего уровня филогенетической кластеризации в пробе.

Вторая метрика предназначена для измерения кластеризации на уровне терминальных ветвей без учёта взаимоотношений с «дальними родственниками». Она представляет собой *среднее расстояние до ближайшего вида* (mean nearest taxon distance, *MNTD*):

$$MNTD = \frac{\sum_{i=1}^S \min_j d_j}{S},$$

где суммирование ведется по всем видам, присутствующим в пробе, для каждого вычисляется минимальное расстояние до любого другого вида из присутствующих в данной пробе.

Чтобы выяснить, отличается ли филогенетическая структура данного сообщества от структуры случайного сообщества того же размера (точнее, от видового богатства), проводится сопоставление рассчитанных для данной выборки метрик с их распределением в нуль-модели. Наиболее распространённой нуль-моделью является простая случайная перестановка видов: генерируется псевдовыборка путём случайного независимого выбора (без возвращения) из совокупности видов, которые потенциально могут входить в данное сообщество (региональный пул видов либо просто совокупность всех видов в данном исследовании). Видовое богатство исходной выборки обязательно сохраняется. Для каждой псевдовыборки (обычно их генерируется не менее 1000) рассчитываются значения метрик филогенетической структуры, а их распределение используется для расчёта итоговых показателей и анализа их статистической значимости.

*Индекс общего родства* (net relatedness index, *NRI*) рассчитывается на основе средних расстояний *MPD*:

$$NRI = - \frac{MPD_{obs} - \overline{MPD}_{null}}{sd(MPD_{null})},$$

где  $MPD_{obs}$  — значение метрики для эмпирических данных,  $\overline{MPD}_{null}$  — среднее значение метрики в нуль-модели,  $sd(MPD_{null})$  — стандартное отклонение в нуль-модели. Обратите внимание на знак минус, устанавливающий обратную зависимость между индексами *MPD* и *NRI*: чем больше среднее расстояние, тем меньше родство, и наоборот.

Аналогичным образом, индекс ближайшего таксона строится на основе среднего расстояния до ближайшего вида *MNTD*:

$$NTI = - \frac{MNTD_{obs} - \overline{MNTD}_{null}}{sd(MNTD_{null})}.$$

Положительные значения индексов *NRI* и *NTI* свидетельствуют в пользу наличия филогенетической кластеризации, т. е. виды в данном сообществе более родственны по сравнению со случайным распределением. Отрицательные значения свидетельствуют о филогенетическом рассредоточении. Каждому значению индексов может быть сопоставлено *p*-значение, свидетельствующее о статистической значимости либо незначимости филогенетической структуры. Оно рассчитывается как доля значений соответствующей метрики (*MPD* или *MNTD*) в нуль-модели, которые больше (при проверке альтернативной гипотезы о кластеризации) или меньше (при проверке альтернативной гипотезы о рассредоточении) эмпирического значения метрики.

Описанные метрики являются качественными, т. е. они не принимают во внимание представленности видов, а только сам факт их наличия в выборке. Количественным вариантом метрики *MPD* является квадратичная энтропия *Q* Рао (Rao, 1982), предложенная как универсальный индекс разнообразия, учитывающий расстояния между видами:

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j = MPD_a,$$

где  $p_i$  и  $p_j$  — относительные представленности видов  $i$  и  $j$  в данной пробе. Квадратичная энтропия *Q* измеряет расстояние между двумя случайно выбранными из пробы особями и является взвешенной версией *MPD*, весами служат относитель-

**Табл. 2.** Расчёт метрики  $MNTD_a$  для Кутузовского сообщества.**Table 2.** Calculation of  $MNTD_a$  metric for Kutuzov community.

Вид	$n_i$	$p_i$	Ближайший таксон	$\min d_j$	$p_i \times \min d_j$
<i>Sorex araneus</i>	7	0.0351	Rodentia	192.2	6.7608
<i>Myodes glareolus</i>	106	0.5327	<i>Apodemus sp.</i>	96.2	51.2422
<i>Apodemus uralensis</i>	42	0.2111	<i>A. flavicollis</i>	9.8	2.0683
<i>Apodemus flavicollis</i>	9	0.0452	<i>A. uralensis</i>	9.8	0.4432
<i>Apodemus agrarius</i>	35	0.1759	<i>A. uralensis</i> / <i>A. flavicollis</i>	33.2	5.8392
<b>Сумма</b>	<b>199</b>	<b>1</b>			<b><math>MNTD_a = 66.3538</math></b>

ные представленности видов. С другой стороны,  $Q$  можно считать обобщением индекса видового разнообразия Джини—Симпсона, в который она обращается, если считать все виды равноудалёнными, то есть  $d_{ij} = 1$ , если  $i \neq j$ .

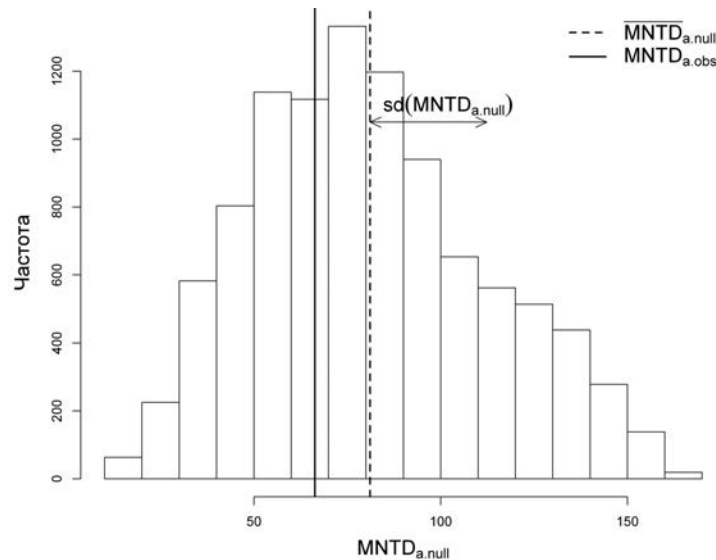
Количественная версия метрики  $MNTD$  также получается путём расчёта взвешенного среднего с относительными представленностями в качестве весов:

$$MNTD_a = \sum_{i=1}^S p_i \times \min_j d_j.$$

При использовании количественных метрик  $MPD_a$  или  $MNTD_a$  применяется та же методика анализа. Рассчитывается значение метрики для эмпирических данных, генерируется множество псевдовыборок, а нуль-распределение значений метрики используется для расчёта индексов  $NRI$  и  $NTI$  и оценки их значимости. Однако в этом случае нуль-модель заключается в сохранении имеющихся в выборке значений представленности, но случайном сопоставлении им видовых идентификаторов. Технически это достигается случайной перестановкой строк в матрице расстояний между видами, либо пере-

становкой видовых идентификаторов в исходном филогенетическом древе.

Рассмотрим анализ филогенетической структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. Подробный расчёт метрики  $MNTD_a$  для Кутузовского сообщества представлен в табл. 2. Само по себе это значение ничего не говорит о филогенетической структуре сообщества. Его нужно сравнить с нуль-распределением  $MNTD_a$  в случайно собранных сообществах с сохранением представленностей видов. Выберем случайным образом пять видов и поставим им в соответствие представленности. Технически это проще всего сделать путём случайной перестановки идентификаторов видов (первый столбец табл. 1) и повторения процедуры расчёта метрики. Предположим, что мы получили псевдопробу, в которую попали *M. minutus*, *M. oeconomus*, *C. suaveolens*, *N. fodiens* и *A. flavicollis* с представленностями в 7, 106, 42, 9 и 35 особей, соответственно. Для этой псевдопробы значение метрики  $MNTD_a$  составляет 87.411. Мы повторили процедуру генерации псевдопроб и



**Рис. 2.** Нуль-распределение метрики  $MNTD_a$  при расчёте индекса ближайшего таксона для Кутузовского сообщества.

**Fig. 2.**  $MNTD_a$  metric null distribution in calculation of nearest taxon index for Kutuzov community.

расчёта метрики 10,000 раз. Гистограмма нуль-распределения значений  $MNTD_a$  представлена на рис. 2. Среднее и стандартное отклонение этого распределения составляют 81.1139 и 31.2261 (представлены на рис. 2 штриховой вертикальной линией и стрелкой, соответственно). Сплошная вертикальная линия на рис. 2 обозначает положение наблюдаемого значения  $MNTD_a$  для эмпирической пробы. Это значение лежит левее среднего нуль-распределения, т. е. взвешенное среднее филогенетическое расстояние до ближайшего таксона меньше ожидаемого в нуль-модели, что свидетельствует в пользу гипотезы о филогенетической кластеризации. Итоговое значение индекса ближайшего таксона составляет  $[(66.3538 - 81.1139) / 31.2261] = 0.47$ . Однако это значение статистически значимо не отличается от нуля, поскольку в сгенерированном нуль-распределении оказалось

3472 значения, меньших наблюдаемого, что соответствует  $p = 0.3472 > 0.05$ .

В табл. 3 представлены результаты анализа филогенетической структуры всех восьми сообществ с применением четырёх метрик. Рядом со значениями индекса отражены соответствующие  $p$ -значения (исходя из альтернативной гипотезы о филогенетической кластеризации). Индекс общего родства положителен во всех сообществах за исключением Керженского. Статистически значимая филогенетическая кластеризация по индексу общего родства выявлена только для Михайловского сообщества, причём этот результат прослеживается как для качественной, так и для количественной версии индекса общего родства.

Индекс ближайшего таксона положителен во всех сообществах за исключением случая его количественной версии в Александровском сообществе. Статистически

**Табл. 3.** Результаты анализа филогенетической структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

**Table 3.** Results of analysis of phylogenetic structure of small mammals communities in Nizhni Novgorod Region.

Сообщества	<i>NRI</i>	<i>p</i>	<i>NRI<sub>a</sub></i>	<i>p</i>	<i>NTI</i>	<i>p</i>	<i>NTI<sub>a</sub></i>	<i>p</i>
Пижемское	1.2307	0.116	0.3121	0.389	0.2538	0.404	0.7290	0.248
Керженское	-0.3076	0.559	-0.3382	0.536	0.7436	0.2335	1.2038	0.101
Узольское	0.7147	0.2315	0.6617	0.325	0.6649	0.25	<b>1.4082</b>	<b>0.049</b>
Пошатовское	1.0022	0.137	0.0075	0.384	<b>2.3929</b>	<b>0.01</b>	1.5029	0.056
Бочишское	0.3795	0.254	0.7197	0.222	<b>2.0464</b>	<b>0.023</b>	<b>1.5178</b>	<b>0.039</b>
Михайловское	<b>2.5556</b>	<b>0.0125</b>	<b>1.6946</b>	<b>0.048</b>	<b>2.4803</b>	<b>0.003</b>	1.0813	0.119
Александровское	0.5400	0.2335	1.1061	0.178	<b>1.7800</b>	<b>0.037</b>	-0.0131	0.577
Кутузовское	0.7911	0.174	1.1081	0.184	0.603	0.2605	0.47	0.3472

**Примечания.** Выделены статистически значимые показатели.

**Comments.** Statistically significant values are bolded.

значимая филогенетическая кластеризация выявляется для Пошатовского, Бочишского, Михайловского и Александровского сообществ при использовании качественной версии метрики *MNTD*, и для Узольского и Бочишского сообществ при использовании количественной версии.

Статистическую значимость филогенетической кластеризации в одних сообществах по сравнению с другими мы не склонны связывать со структурными особенностями этих сообществ. Отсутствие статистической значимости скорее всего связано с малой мощностью анализа, поскольку изучаются выборки с относительно небольшим видовым богатством. Важнее отметить два факта.

Во-первых, несомненным является эффект филогенетической кластеризации в сообществах мелких млекопитающих Нижегородской области. Если рассматривать совокупность восьми сообществ как выборку из генеральной совокупности всех аналогичных сообществ Нижегородской области, то в случае отсутствия в них филогенетической структуры значения индексов общего родства и ближайшего таксона должны иметь распределение с

нулевым средним. Тогда для выявления филогенетической структуры в совокупности сообществ можно использовать статистические критерии для сравнения среднего с нулем. Мы использовали непараметрический критерий знаков Уилкоксона, который выявил статистически значимые отклонения от нуля для всех четырёх вариантов индексов.

Во-вторых, статистическая значимость чаще выявляется при использовании индекса ближайшего таксона по сравнению с индексом общего родства. Это свидетельствует о том, что в рассматриваемых сообществах более ярко выражена филогенетическая кластеризация на терминальном уровне. Таким образом, для этих сообществ характерно присутствие близкородственных пар видов, чаще всего видов одного рода. В первую очередь это определяется высокой совместной встречаемостью видов родов *Sorex* и *Apodemus*.

#### 4. Индексы, основанные на филогенетическом древе, и их декомпозиция

Рассмотренные в предыдущем разделе метрики были предложены для выявления

филогенетической структуры и измеряют среднее родство видов в сообществе. Эти индексы не предназначены для измерения разнообразия как такового. Предположим, что мы сравниваем две пробы, содержащие 3 и 6 видов одного рода. Будем при этом полагать, что этот род дивергировал путём взрывной радиации, соответственно, все виды можно рассматривать как близкородственные, а на филогенетическом древе такой род будет выглядеть как политомия. Значения *MPD* и *MNTD* будут одинаковыми для двух таких проб, поскольку они представляют собой средние расстояния и не зависят от видового богатства. Но при этом очевидно, что разнообразие второй пробы существенно выше.

Аналогами метрик *MPD* и *MNTD*, которые чувствительны к видовому богатству и пригодны для измерения филогенетического разнообразия будут не средние, а суммарные расстояния между всеми парами видов и до ближайшего таксона, соответственно. Такой подход применяется при анализе функционального разнообразия (где используются не филогенетические, а функциональные расстояния между видами, рассчитываемые на основе видовых признаков), но для измерения филогенетического разнообразия чаще применяется другой подход. Индексы филогенетического разнообразия рассчитываются на основе структуры исходного филогенетического древа и длины его ветвей.

Одним из первых предложенных индексов филогенетического разнообразия был индекс Фэйта (Faith, 1992), представляющий собой сумму длин ветвей древа, содержащего все виды данной пробы:

$$PD = \sum_i L_i .$$

Этот индекс часто рассматривается как аналог видового богатства. Он измеряет

длину эволюционной истории видов данной пробы с момента появления последнего общего предка. Индекс Фэйта является качественным в том смысле, что не учитывает информацию о представленностях видов, а только об их присутствии в пробе.

Количественная версия индекса Фэйта определяется следующим образом (Baker, 2002):

$$PD_a = B \frac{\sum_{i=1}^B L_i n_i}{\sum_{i=1}^B n_i} ,$$

где  $B$  — число ветвей филогенетического древа,  $L_i$  — длина  $i$ -й ветви,  $n_i$  — средняя представленность видов, ведущих происхождение от данной ветви. Этот индекс представляет собой число ветвей, помноженное на взвешенное среднее длин, где весами служат средние представленности видов.

Еще один количественный индекс филогенетического разнообразия представляет собой обобщение энтропии Шеннона (Allen et al., 2009):

$$H_p = - \sum_{i=1}^B L_i a_i \log a_i ,$$

где  $a_i$  — сумма относительных представленностей видов, ведущих происхождение от данной ветви.

Для описания филогенетического разнообразия предложено также параметрическое семейство индексов, аналогичное семейству чисел Хилла, которое определяется следующим образом (Chao et al., 2010, 2014):

$${}^q PD = \left[ \sum_{i=1}^B L_i \left( \frac{a_i}{T} \right)^q \right]^{\frac{1}{1-q}} ,$$

где  $T$  — глубина древа (расстояние от вершин до корня), а  $q$  — порядок раз-

нообразия, определяющий чувствительность индекса к элементам (в данном случае — ветвям) высокой либо низкой представленности. Чем больше  $q$ , тем больший вклад дают элементы высокой представленности.

Филогенетическое разнообразие нулевого порядка равно индексу Фэйта:

$${}^0PD = \left[ \sum_{i=1}^B L_i \times \left( \frac{a_i}{T} \right)^0 \right]^{1-0} = \sum_{i=1}^B L_i = PD .$$

Для случая  $q = 1$  этот индекс определяется следующим образом:

$${}^1PD = \lim_{q \rightarrow 1} {}^qPD = -\exp \left[ \sum_{i=1}^B L_i \times \frac{a_i}{T} \times \log \frac{a_i}{T} \right].$$

Филогенетическое разнообразие первого порядка связано с энтропийным индексом Аллена следующим соотношением:  ${}^1PD = T \exp(H_p / T)$ .

Можно показать, что филогенетическое разнообразие второго порядка связано с квадратичной энтропией Рао  $Q$  (Chao et al., 2010):

$${}^2PD = \left[ \sum_{i=1}^B L_i \left( \frac{a_i}{T} \right)^2 \right]^{1-2} = \left[ \sum_{i=1}^B L_i \left( \frac{a_i}{T} \right)^2 \right]^{-1} = \frac{T}{1-Q/T} .$$

Индексы филогенетического разнообразия  ${}^qPD$  интерпретируются как средние значения числовых эквивалентов энтропий Реньи (эффективное число видов), помноженные на длину эволюционной истории  $T$ , то есть они имеют размерность видо-лет (виды  $\times$  годы) или эффективной суммарной длины ветвей. Такая размерность делает возможным прямое сопоставление филогенетического разнообразия разных порядков.

Ключевое преимущество семейства индексов филогенетического разнообра-

зия  ${}^qPD$  заключается в том, что для них выполняется так называемый принцип репликации: при объединении двух проб, которые обладают одинаковым разнообразием, но состоят из непересекающихся наборов видов, разнообразие объединённой пробы должно удвоиться (Hill, 1973; Jost, 2007). При анализе филогенетического аспекта для удвоения разнообразия требуется также, чтобы объединяемые наборы видов были неродственными, то есть в общем филогенетическом древе они объединялись только на уровне корня (примером могут служить пробы, состоящие из представителей грызунов и насекомых).

Выполнение принципа репликации для семейства индексов  ${}^qPD$  позволяет использовать их для иерархической декомпозиции разнообразия на  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -компоненты. Рассмотрим совокупность из  $K$  проб, принадлежащих одной совокупности (пробы внутри местообитания, сообщества внутри региона и т. п.), для которых известны относительные представленности видов  $p_{ij}$ , а также имеется датированное филогенетическое древо, объединяющее все  $S$  видов, обнаруженных в этих пробах. Введём следующие обозначения:  $w_i = \sum_{j=1}^K p_{ij} / K$  — относительная представленность вида  $i$  в совокупности проб,  $z_i$  — соответствующие представленности ветвей филогенетического древа (суммы  $w_i$  всех видов, ведущих происхождение от данной ветви). Тогда филогенетическое  $\gamma$ -разнообразие порядка  $q$  определяется следующим образом (Chiu et al., 2014):

$${}^qPD_\gamma = \left[ \sum_{i=1}^B L_i \left( \frac{z_i}{T} \right)^q \right]^{1-q} .$$

Технически  $\gamma$ -разнообразие эквивалентно обычному  ${}^qPD$ , рассчитанному для объединённой выборки проб. Фило-

генетическое  $\alpha$ -разнообразие порядка  $q$  определяется как

$${}^q PD_\alpha = \frac{1}{K} \left[ \sum_{i=1}^B L_i \sum_{j=1}^K \left( \frac{a_{ij}}{T} \right)^q \right]^{\frac{1}{1-q}}.$$

$\alpha$ -разнообразие всегда меньше  $\gamma$ -разнообразия (точнее, не больше, поскольку в случае объединения совершенно одинаковых проб они будут равны). Для декомпозиции используется мультипликативная схема (Whittaker, 1972):

$${}^q PD_\beta = \frac{{}^q PD_\gamma}{{}^q PD_\alpha}.$$

Полученное таким образом филогенетическое  $\beta$ -разнообразие отражает разнообразие между пробами в рамках рассматриваемой совокупности и имеет размерность эффективного числа одинаково разнообразных и совершенно непересекающихся неродственных сообществ. Оно варьирует от единицы (в случае объединения идентичных проб) до  $K$  независимо от порядка  $q$ .

Помимо измерения разнообразия между пробами как такового, индексы филогенетического  $\beta$ -разнообразия используются для конструирования семейств обобщённых индексов сходства (Chiu et al., 2014). Первое семейство измеряет среднюю долю филогенетического разнообразия отдельной пробы, общего для всех проб:

$$C_{qK} = \frac{K^{1-q} {}^q PD_\beta^{1-q}}{K^{1-q} - 1}.$$

Если каждая из  $K$  объединяемых проб содержит ровно  $B$  независимых и равнопредставленных эволюционных линий, при этом  $A$  линий общие для всех проб, а все остальные линии уникальны для каждой пробы, то индекс сходства  $C_{qK}$  будет равен  $A/B$  для всех порядков  $q$ . При  $q = 0$  индекс  $C_{qK}$  является обобщением индекса

сходства Сёрнсена для нескольких сообществ. При декомпозиции разнообразия двух проб индекс  $C_{02}$  эквивалентен филогенетическому аналогу индексу Сёрнсена PhyloSor (Bryant et al., 2008). При  $q = 1$  индекс  $C_{qK}$  является обобщением индекса сходства Хорна, а при  $q = 2$  — обобщением индекса Мориситы–Хорна.

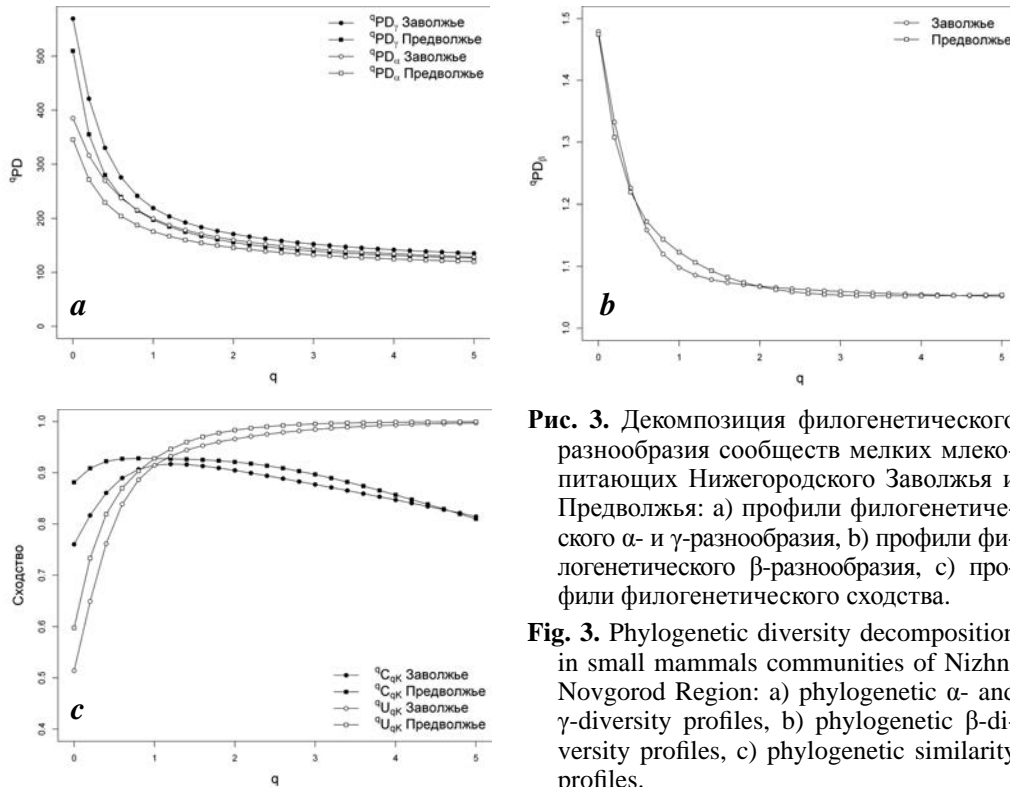
Второе семейство индексов филогенетического сходства измеряет долю суммарного филогенетического разнообразия объединённой пробы, которая присутствует во всех локальных пробах.

$$U_{qK} = \frac{[1/{}^q PD_\beta]^{1-q} - [1/K]^{1-q}}{1 - [1/K]^{1-q}}.$$

Если каждая из  $K$  объединяемых проб содержит исключительно независимые и равнопредставленные эволюционные линии, при этом в объединённом сообществе содержится  $B$  линий, из которых  $R$  линий присутствуют во всех  $K$  локальных пробах, а остальные  $(B - R)$  равномерно распределены между локальными пробами, то индекс сходства  $U_{qK}$  будет равен  $R/B$  для всех порядков  $q$ . При  $q = 0$  индекс  $U_{qK}$  является филогенетическим обобщением индекса сходства Жаккара для нескольких сообществ, которое при декомпозиции двух проб эквивалентно широко применяемой мере UniFrac (Lozupone, Knight, 2005). При  $q = 1$  индексы  $C_{qK}$  и  $U_{qK}$  равны друг другу.

Рассмотрим анализ филогенетического разнообразия сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. В целях сопоставления мы проведём анализ отдельно для трёх сообществ Заволжья и пяти сообществ Предволжья, применив декомпозицию филогенетического разнообразия порядков  $q$  от 0 до 5. На рис. 3а представлены профили  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразия. Профили выглядят как невозрастающие кривые, стремящиеся





**Рис. 3.** Деконпозиция филогенетического разнообразия сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья и Предволжья: а) профили филогенетического  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразия, б) профили филогенетического  $\beta$ -разнообразия, в) профили филогенетического сходства.

**Fig. 3.** Phylogenetic diversity decomposition in small mammals communities of Nizhni Novgorod Region: a) phylogenetic  $\alpha$ - and  $\gamma$ -diversity profiles, b) phylogenetic  $\beta$ -diversity profiles, c) phylogenetic similarity profiles.

к горизонтальной асимптоте при росте порядка  $q$ . Такая же структура типична для профилей обычного таксономического разнообразия, измеренного в виде числовых эквивалентов.  $\gamma$ -разнообразие превышает  $\alpha$ -разнообразие для всех порядков, причём вместе со снижением разнообразия уменьшается и разница между  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразием. В целом, филогенетическое разнообразие в сообществах Заволжья выше по сравнению с сообществами Предволжья на всех порядках и на обоих уровнях. Такое соотношение может показаться удивительным на фоне того, что таксономическое разнообразие выше в сообществах Предволжья (сравните значения видового богатства, числового эквивалента индекса Шеннона и индекса разнообразия Симпсона для итоговых выборок в табл. 1).

Рассмотрим подробнее соотношение филогенетического  $\gamma$ -разнообразия нулевого порядка, которое представляет собой простую сумму длин ветвей филогенетического дерева, объединяющего все виды выборки (см. рис. 1). Видовой состав двух выборок значительно пересекается, ключевое значение при сопоставлении филогенетического разнообразия будут иметь виды, отсутствующие в одной выборке, но присутствующие в другой. Для сообществ Заволжья такими видами являются *E. quercinus*, *A. terrestris*, *M. rufocanus*, *C. cricetus* и *S. betulina*, а для сообществ Предволжья — *N. fodiens*, *C. suaveolens*, *M. oeconomus*, *M. agrestis*, *R. norvegicus* и *M. musculus*. Обратите внимание на длину терминальных ветвей видов *E. quercinus* и *S. betulina*. Именно присутствие этих двух видов в пробах определяет более

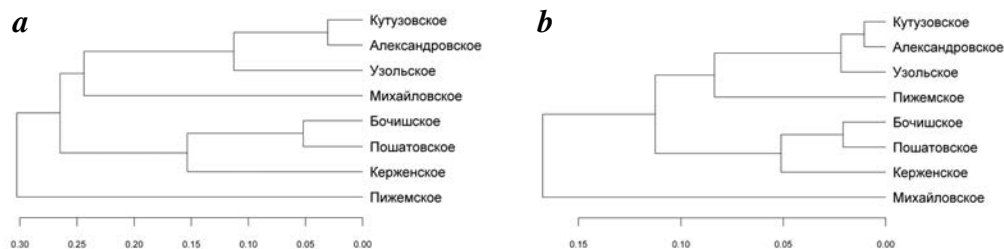
высокое филогенетическое разнообразие сообществ Заволжья по сравнению с Предволжьем несмотря на более высокое видовое богатство последнего. Виды, «уникальные» для Заволжья либо Предволжья, имеют низкую представленность и их вклад при расчёте индексов разнообразия высоких порядков относительно невелик, однако этот эффект проявляется плавно при росте  $q$ , при этом соотношение разнообразия определяется распределением относительных представленностей по ветвям древа.

На рис. 3b представлены профили  $\beta$ -разнообразия в сообществах Заволжья и Предволжья.  ${}^qPD_\beta$  имеет размерность числа уникальных непересекающихся сообществ. Легко видеть, что это разнообразие невелико и составляет около 1.5 сообществ без учёта представленностей ( $q = 0$ ) и снижается примерно до 1.05 при росте  $q$ . Обращает на себя внимание практически полное численное совпадение  ${}^qPD_\beta$  несмотря на то, что Заволжье представлено в анализе тремя сообществами, а Предволжье — пятью. Следствием этого должен быть более высокий уровень сходства в сообществах Предволжья: их здесь больше, а  $\beta$ -разнообразие такое же, как в Заволжье, соответственно, сходство между сообществами Предволжья должно быть выше. Именно такую картину мы и наблюдаем на профилях филогенетического сходства, представленных на рис. 3с.

Индексы  $C_{qK}$  отражают сходство в расчёте на одну пробу, а индексы  $U_{qK}$  — в расчёте на объединённую выборку. При росте  $q$  всё больший вес придаётся доминирующим эволюционным линиям вплоть до того, что в предельном случае ( $q \rightarrow \infty$ ) можно пренебречь всеми линиями за исключением наиболее представленной. В этом предельном случае индекс  $U_{qK}$  в рассматриваемых сообществах стремится к

единице, поскольку и в Предволжье, и в Заволжье самой представленной линией будет ветвь, объединяющая всех представителей отряда Rodentia, а эта ветвь присутствует во всех без исключения пробах (пренебрегаем всеми остальными ветвями и рассчитываем долю общих для всех сообществ линий в объединённом древе, получаем единицу). Индексы  $C_{qK}$  проявляют две противоположные тенденции при изменении  $q$ . Сначала они растут примерно до  $q = 1$ , а при дальнейшем увеличении порядка  $q$  начинают снижаться. Таким образом, максимальное сходство в расчёте на одно сообщество достигается для филогенетического разнообразия первого порядка, когда вклад эволюционных линий пропорционален их представленности.

Индексы  $C_{qK}$  и  $U_{qK}$  отражают общий уровень сходства, наблюдающийся в совокупности из  $K$  сообществ, однако ничто не мешает использовать их как обычные индексы сходства, если схему декомпозиции разнообразия применить к паре сообществ. В частности, любой из индексов  $C_{q2}$  или  $U_{q2}$  может служить основой для методов анализа структуры сообществ, использующих матрицу расстояний между пробами, например кластерного анализа, неметрического многомерного шкалирования, анализа главных координат. В качестве примера проведем кластерный анализ 8 сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья на основе индексов филогенетического сходства  $C_{12} = U_{12}$ . Для каждой пары сообществ была проведена декомпозиция филогенетического разнообразия по описанной выше схеме, рассчитаны индексы сходства  $C_{12}$ , дополнения которых до единицы сформировали матрицу расстояний между сообществами. Объединение проб в кластеры проведено с использованием



**Рис. 4.** Дендрограммы сходства сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья и Предволжья, рассчитанные по методу средней связи на основе: а) индекса сходства Хорна, б) индекса филогенетического сходства  $C_{12}$ .

**Fig. 4.** Similarity dendrograms of small mammals communities of Nizhni Novgorod Region computed with the average linkage method on the basis of: а) Horn similarity index, б) phylogenetic similarity index  $C_{12}$ .

алгоритма на основе среднего сходства, поскольку именно этот метод меньше всего искажает структуру расстояний между объектами (Borcard et al., 2012; Якимов и др., 2016).

На рис. 4 представлены две дендрограммы. При построении первой (рис. 4а) использованы обычные индексы сходства Хорна (Horn, 1966), а при построении второй (рис. 4б) — их филогенетические аналоги  $C_{12}$ . Легко видеть, что группировка сообществ отражает не их географическое положение, а тип фитоценоза. На обеих дендрограммах присутствует кластер, объединяющий предволжские Бочишское и Пошатовское, а также заволжское Керженское сообщества: это сообщества мелких млекопитающих, обитающие в хвойных лесах. Также на обеих дендрограммах присутствует кластер, объединяющий предволжские Кутузовское и Александровское (лесостепь), а также заволжское Узольское сообщество (смешанный лес). Отличия между дендрограммами заключаются в положении Михайловского и Пижемского сообществ. В дендрограмме, построенной без учета филогенетических данных, Михайловское сообщество группируется вместе с двумя

другими лесостепными сообществами. Однако это единственное сообщество, в котором не обнаружены представители насекомоядных, поэтому в дендрограмме на основе филогенетического сходства это сообщество отделено от всех остальных.

## 5. Мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия

Практически любые параметры популяций, сообществ и экосистем зависят от масштаба, в котором они измеряются. Проблема *скейлинга*, т. е. изучения зависимости от масштаба, находится в центре внимания экологов на протяжении последних десятилетий (Levin, 1992; Азовский, 2001; Chave, 2013). Положительная зависимость разнообразия от масштаба является хорошо изученным явлением. Прямым способом изучения скейлинга разнообразия является анализ кривых накопления видов и зависимостей видового богатства от площади. В обоих случаях классической математической моделью зависимости числа видов от масштаба является степенной закон, что позволило поставить вопрос о фрактальности структуры сообщества (Маргалев, 1992;

Harte et al., 1999; Гелашвили и др., 2013). На основе представлений о самоподобии сообщества был разработан метод описания его структуры с применением мультифрактального анализа (Borda-de-Agua et al., 2002; Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2008a, 2013).

В противоположность зависимости видового разнообразия от масштаба, истории изучения которой насчитывает более полутора столетий, зависимость филогенетического разнообразия от масштаба изучена крайне мало, причём в имеющихся работах используются только качественные индексы (Morlon et al., 2011; Helmus, Ives, 2012; Swenson et al., 2013; Wang et al., 2013).

Фрактальный анализ скейлинга разнообразия основывается на изучении зависимостей моментов разнообразия от масштаба. *Моментом таксономического разнообразия* порядка  $q$  называется сумма относительных представленностей в степени  $q$ :

$$M_q = \sum_{i=1}^S p_i^q.$$

Для анализа скейлинга филогенетического разнообразия мы предлагаем использовать *моменты филогенетического разнообразия*, определяемые следующим образом:

$$PM_q = \sum_{i=1}^B L_i \times \left[ \frac{a_i}{T} \right]^q.$$

Введённые таким образом моменты филогенетического разнообразия связаны с числовыми эквивалентами филогенетического разнообразия  ${}^qPD$ , рассмотренными в предыдущем разделе, следующим соотношением:

$${}^qPD = PM_q^{1/(1-q)}.$$

Аналогичным образом связаны моменты таксономического разнообразия и числовые эквиваленты энтропий Реньи.

Мультифрактальным объектом мы будем считать такое сообщество, в котором для всех порядков соблюдается степенной скейлинг моментов филогенетического разнообразия:

$$PM_q(\eta) \propto \eta^{\tau(q)}, \quad (1)$$

где  $\eta$  — это мера масштаба,  $\tau(q)$  — показатели массы. Мерой масштаба могут служить различные величины: площадь, выборочное усилие, суммарное число особей. Степенной закон (1) в биологарифмических координатах соответствует линейной зависимости. Поэтому для анализа соответствия эмпирического скейлинга моментов степенному закону используются критерий криволинейности и информационный критерий Акаике (Гелашвили и др., 2013).

Если скейлинг моментов описывается степенным законом и, следовательно, сообщество проявляет свойство самоподобия, для его описания можно применять мультифрактальный спектр, который получают преобразованием Лежандра спектра показателей массы  $\tau(q)$ :

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases}. \quad (2)$$

Сами показатели массы оцениваются эмпирически по зависимостям (1), а для оценки индексов сингулярности  $a(q)$  в первом равенстве (2) используются методы численного дифференцирования.

Интерпретация мультифрактального спектра скейлинга филогенетического разнообразия в целом соответствует интерпретации мультифрактального спектра скейлинга обычного таксономического разнообразия. При использовании мульт-

тифрактального анализа для описания структуры сообщества мы рассматриваем его как множество, состоящее из подмножеств видов разной степени представленности: от доминантов до редких видов. Индекс сингулярности  $a$  (абсцисса точек спектра) характеризует степень редкости видов: чем больше индекс, тем больше редкость. «Естественной» мерой видового разнообразия в подмножествах видов является видовое богатство, а соответствующей мерой филогенетического разнообразия — длина эволюционной истории  $PD$ . Фрактальные размерности  $f$  (ордината точек спектра) в обычном спектре характеризуют скорость роста видового богатства в группах видов разной представленности. Соответственно, интерпретацией размерностей при анализе филогенетического разнообразия будет скорость роста суммы длин ветвей дерева (длины эволюционной истории), которое объединяет все виды в группах той или иной представленности, при увеличении масштаба. Таким образом, спектр даёт представление структуры сообщества в осях «редкость» / «скорость изменения разнообразия». Вершина спектра характеризует скейлинг полной эволюционной истории данного сообщества, а левая и правая ветви — скейлинг эволюционной истории для групп видов высокой либо малой представленности.

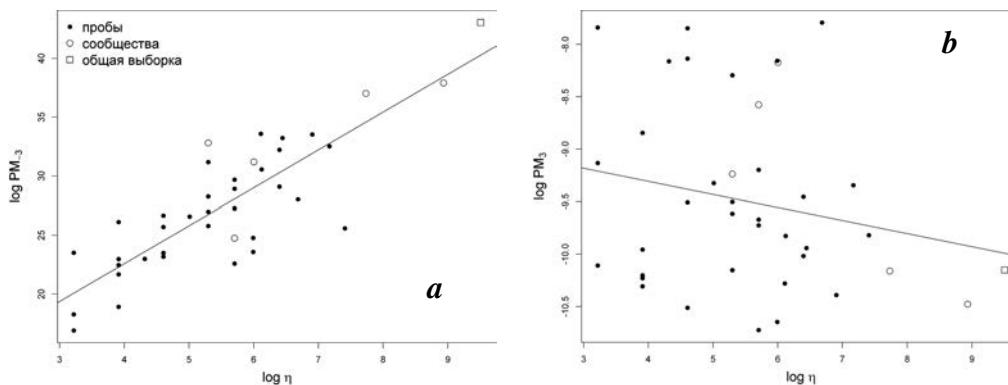
При исследовании сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области мы использовали в качестве меры масштаба суммарное число отработанных ловушко-суток при отборе проб. Для формирования зависимостей  $PM_q(\eta)$  можно применять различные схемы объединения проб в выборки. В частности, при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали иерархическую схему: отдельные пробы

→ кластеры (сообщества), выделенные по географической близости → общая выборка, объединяющая все пробы (подробнее см.: Гелашвили и др., 2008б).

Мы провели анализ скейлинга филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих отдельно для Заволжья и Предволжья, рассматривая эти зоны как отдельные экспериментальные единицы. Для каждой выборки проб (включая исходные пробы) были рассчитаны моменты филогенетического разнообразия  $PM_q$  для порядков моментов от  $-3$  до  $3$  с шагом  $0.1$ . На рис. 5 представлены графики зависимости моментов  $PM_{-3}$  и  $PM_3$  в сообществах Заволжья. Моменты филогенетического разнообразия порядков  $q < 1$  увеличиваются с ростом масштаба, а моменты порядков  $q > 1$  наоборот уменьшаются. Графики имеют вид облака точек, причём разброс вокруг линии тренда увеличивается с ростом порядка момента. Точно такие же тенденции характерны для скейлинга моментов таксономического разнообразия (Гелашвили и др., 2013).

Анализ соответствия скейлинга моментов степенному закону (1) в Заволжье и Предволжье отклонений не выявил: для моментов всех порядков  $q$  критерий криволинейности не обнаружил значимого отличия от нуля коэффициента при квадратичном члене, а значение информационного критерия Акаике оказалось минимальным для линейной аппроксимации в билогарифмических координатах. Таким образом, исследованные сообщества мелких млекопитающих можно считать самоподобными в отношении скейлинга филогенетического разнообразия. Самоподобие сообществ позволяет провести их мультифрактальный анализ.

Для оценки спектра показателей массы  $\tau(q)$  использованы наклоны линейной



**Рис. 5.** Графики скейлинга моментов филогенетического разнообразия  $PM_3$  (a) и  $PM_5$  (b) в сообществах мелких млекопитающих Нижегородского Предволжья в билогарифмических координатах.

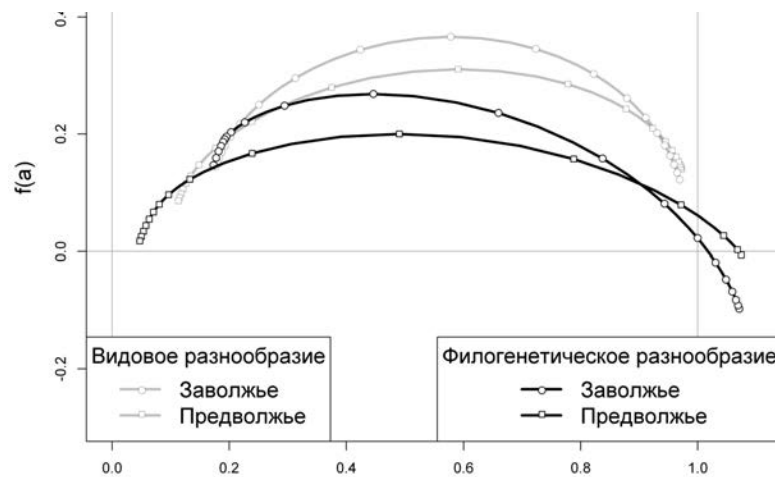
**Fig. 5.** Plots of phylogenetic diversity moments  $PM_3$  (a) and  $PM_5$  (b) scaling in small mammals communities in right-bank part of Nizhni Novgorod Region in bi-logarithmic coordinates.

регрессии зависимостей моментов от масштаба в билогарифмических координатах. Линии регрессии представлены на рис. 5 наряду с облаком точек, соответствующих эмпирическим данным. Мультифрактальные спектры, описывающие скейлинг филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья, представлены на рис. 6. Для сравнения на этом же рисунке изображены мультифрактальные спектры скейлинга таксономического разнообразия, полученные нами ранее (Гелашвили и др., 2008б).

Скорость роста индекса Фэйта, отражающего общую длину эволюционной истории, выше в сообществах Заволжья: вершина его спектра лежит выше вершины спектра Предволжья. В сообществах Заволжья ниже уровень доминирования, а скорость роста длины эволюционной истории в группе представленных видов наоборот выше по сравнению с сообществами Предволжья: левая восходящая ветвь спектра Предволжья находится ниже

и правее соответствующей ветви спектра Заволжья. В области же редких видов ситуация обратная и скорость роста длины эволюционной истории выше в сообществах Предволжья: правые нисходящие ветви спектров пересекаются и крайняя правая часть спектра Предволжья лежит выше.

Таким образом, сравнительный анализ мультифрактальных спектров скейлинга филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Нижегородской области в целом соответствует результатам анализа с помощью мультифрактальных спектров, полученных без учёта филогенетических данных (Гелашвили и др., 2008б). При этом все тенденции, отмеченные в предыдущем абзаце, выражены более чётко. Новое явление, которое не характерно для обычных мультифрактальных спектров анализируемых сообществ, — это уход правых нисходящих ветвей спектров за «единичную» линию по абсциссе и в отрицательную область по ординате. Отрицательные раз-



**Рис. 6.** Мультифрактальные спектры скейлинга таксономического и филогенетического разнообразия для сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

**Fig. 6.** Multifractal spectra of taxonomic and phylogenetic diversity scaling for small mammals communities in Nizhni Novgorod Region.

мерности означают (Yakimov et al., 2014), что разнообразие (длина эволюционной истории) в группе наиболее редких видов не растёт, а падает. Без учета филогенетических данных этот эффект выявлен не был. Превышение индексом сингулярности единицы является свидетельством того, что минимальная представленность, ассоциированная с ветвями филогенетического древа, уменьшается с ростом масштаба быстрее, чем обратная пропорциональность. Это явление не характерно для мультифрактальных спектров видового разнообразия и требует более пристального изучения.

## 6. Заключение

Филогенетическое разнообразие — один из аспектов биоразнообразия, который учитывает систему родственных отношений между видами. Работа с филогенетическим аспектом разнообразия экологических сообществ подразумевает

наличие двух блоков данных: традиционной матрицы представлений видов в пробах (это могут быть и качественные пробы, содержащие сведения только о присутствии/отсутствии видов) и филогенетического древа, объединяющего все виды в анализе.

Филогенетические данные используются в экологии сообществ в двух целях.

Во-первых, для анализа так называемой филогенетической структуры сообществ, под которой понимается наличие неслучайных родственных отношений между видами, составляющими сообщество. Филогенетическая кластеризация либо рассредоточение рассматриваются как свидетельства в пользу того, что основным механизмом, формирующим структуру сообщества, является соответственно, средовое ограничение либо конкурентное исключение. Для выявления филогенетической структуры используются метрики, основанные на ко-

фенетических расстояниях между видами, — среднее расстояние между видами и среднее расстояние до ближайшего таксона. Статистический анализ филогенетической структуры основан на использовании нуль-моделей, генерирующих нуль-распределение метрик при случайном формировании сообществ.

Во-вторых, для анализа собственно филогенетического разнообразия. Простейшей мерой последнего является длина эволюционной истории (сумма длин ветвей древа) или индекс Фэйта. Количественные индексы филогенетического разнообразия формируют параметрическое семейство, аналогичное семейству числовых эквивалентов энтропий Реньи, используемых при анализе таксономического разнообразия. Они представляют собой нормированные суммы длин ветвей филогенетического древа, взвешенные по их представленностям. Индексы филогенетического разнообразия могут быть использованы в схемах декомпозиции на  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -разнообразии. Помимо собственно разномасштабного анализа такая декомпозиция позволяет получить семейства индексов сходства, которые могут быть использованы в различных видах анализа структуры сообществ.

Данные о родственных отношениях между видами могут быть интегрированы в более сложные методы анализа структуры сообществ. В частности, мы использовали моменты филогенетического разнообразия в мультифрактальном анализе зависимости разнообразия от масштаба.

Мы применили все описанные методы для анализа структуры нескольких сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. Результаты показали, что эти сообщества характеризуются филогенетической кластеризацией, что указывает на преобладание абиотических

факторов при формировании их структуры. При сопоставлении двух групп сообществ учёт филогенетических данных кардинальным образом изменил соотношение разнообразия на всех уровнях, а также внёс некоторые коррективы в результаты кластерного анализа. Мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия показал высокую согласованность с результатами анализа скейлинга таксономического разнообразия, но при этом выявил ряд новых явлений (снижение разнообразия в группе редких видов).

Таким образом, использование филогенетических данных является одним из перспективных направлений развития экологии сообществ. Данные о родственных отношениях позволяют не только существенным образом уточнить оценки биоразнообразия, но и получить новую информацию о структуре сообществ.

### Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 14-04-01548 А, 15-44-02219 р\_поволжье\_a, 16-54-53037 ГФЕН\_a).

### Литература

- Азовский А.И. 2001. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы. — Журнал общей биологии, 62 (6): 451–459.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. 2008а. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества. — Успехи современной биологии, 128 (1): 21–34.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. 2008б. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья. — Экология, 6: 456–461.



- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. 2010. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия. — Журнал общей биологии, 71 (2): 115–130.
- Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И. и др. 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородск. госуд. унив. 370 с.
- Гиляров А.М. 2001. Связь биоразнообразия с продуктивностью — наука и политика. — Природа, (2): 20–24.
- Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю. и др. 2015. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале. — Экология, (3): 163–172.
- Ивантер Э.В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Ленинград: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Ленинград: Наука. 318 с.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С. 2003. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ. — Доклады Академии наук. 389 (2): 279–282.
- Карасёва Е.В., Телицина А.Ю. 1998. Методы изучения грызунов в полевых условиях. Москва: Наука, 227 с.
- Конева И.В. 1983. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока (пространственная структура населения). Новосибирск: Наука. 215 с.
- Маргалёф Р. 1992. Облик биосферы. Москва: Наука. 254 с.
- Микрюков В.С., Воробейчик Е.Л., Михайлова И.Н. 2014. Изменение разнообразия эпифитных лишайников в градиенте атмосферного загрязнения: что добавляет учёт таксономических, генетических и функциональных дистанций между видами? — Доклады Академии наук, 454 (1): 115–118.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука. 286 с.
- Природа Горьковской области. 1978. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. 416 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013а. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек. — Принципы экологии, 2 (6): 46–56.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013б. Изменение таксономического и функционального разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек. — Успехи современной биологии, 133 (6): 575–587.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013с. Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний. — Принципы экологии, 3 (7): 23–36.
- Якимов В.Н., Шурганова Г.В., Черепенников В.В. и др. 2016. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области). — Биология внутренних вод (в печати).
- Allen B., Kon M., Bar-Yam Y. 2009. A new phylogenetic diversity measure generalizing the Shannon index and its application to phyllostomid bats. — The American Naturalist, 174 (2): 236–243.
- Barker G.M. 2002. Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation. — Biological Journal of the Linnean Society, 76 (2): 165–194.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S. et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? — Nature, 471 (7336): 51–57.
- Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E. et al. 2007. The delayed rise of present-day mammals. — Nature, 446 (7135): 507–512.
- Borda-de-Água L., Hubbell S.P., McAllister M. 2002. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: A multifractal analysis. — The American Naturalist, 159 (2): 138–155.
- Bryant J.A., Lamanna C., Morlon H. et al. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105 (S1): 11505–11511.

- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. — *PLoS ONE*, 4 (5): e5695.
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Emmett Duffy J. et al. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. — *Nature*, 443 (7114): 989–992.
- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. — *Ecology Letters*, 12 (7): 693–715.
- Chao, A., Chiu C.-H., Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45 (1): 297–324.
- Chao A., Chiu C.-H., Jost L. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 365 (1558): 3599–3609.
- Chave J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? — *Ecology Letters*, 16 (S1): 4–16.
- Chiu C.-H., Jost L., Chao A. 2014. Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. — *Ecological Monographs*, 84 (1): 21–44.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. — *Journal of Applied Ecology*, 35 (4): 523–531.
- Dainese M., Lepš J., de Bello F. 2015. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17 (1): 44–53.
- Devictor V., Mouillot D., Meynard C. et al. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. — *Ecology Letters*, 13 (8): 1030–1040.
- Dirzo R., Young H.S., Galetti M. et al. 2014. Defaunation in the Anthropocene. — *Science*, 345 (6195): 401–406.
- Duffy J.E., Cardinale B.J., France K.E. et al. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. — *Ecology Letters*, 10 (6): 522–538.
- Durka W., Michalski S.G. 2012. Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. — *Ecology*, 93 (10): 2297–2297.
- Elton C. 1946. Competition and the structure of ecological communities. — *Journal of Animal Ecology*, 15 (1): 54–68.
- Faith D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. — *Biological Conservation*, 61 (1): 1–10.
- Harte J., Kinzig A., Green J. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. — *Science*, 284 (5412): 334–336.
- Helmus M.R., Ives A.R. 2012. Phylogenetic diversity–area curves. — *Ecology*, 93 (sp8): S31–S43.
- Hill M.O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. — *Ecology*, 54 (2): 427–432.
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. — *The American Naturalist*, 100 (914): 419–424.
- Jetz W., Thomas G.H., Joy J.B. et al. 2012. The global diversity of birds in space and time. — *Nature*, 491 (7424): 444–448.
- Jones K.E., Bielby J., Cardillo M. et al. 2009. PanTHERIA: A species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. — *Ecology*, 90 (9): 2648–2648.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. — *Oikos*, 113 (2): 363–375.
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. — *Ecology*, 88 (10): 2427–2439.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S. et al. 2011. TRY — a global database of plant traits. — *Global Change Biology*, 17 (9): 2905–2935.
- Kissling W.D., Dalby L., Fløjgaard C. et al. 2014. Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. — *Ecology & Evolution*, 4 (14): 2913–2930.

- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. — *Ecology*, 73 (6): 1943–1967.
- Losos J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. — *Ecology Letters*, 11 (10): 995–1003.
- Lozupone C., Knight R. 2005. UniFrac: A new phylogenetic method for comparing microbial communities. — *Applied Environmental Microbiology*, 71 (12): 8228–8235.
- Magurran A.E., McGill B.J. (Eds.) 2010. *Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press. 368 p.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. — *Trends in Ecology & Evolution*, 21 (4): 178–185.
- Monnet A.-C., Jiguet F., Meynard C.N. et al. 2014. Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. — *Global Ecology and Biogeography*, 23 (7): 780–788.
- Morlon H., Schwilk D.W., Bryant J.A. et al. 2011. Spatial patterns of phylogenetic diversity. — *Ecology Letters*, 14 (2): 141–149.
- Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. (Eds.) 2009. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective*. Oxford: Oxford University Press. 368 p.
- Petchey O.L., Gaston K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. — *Ecology Letters*, 5 (3): 402–411.
- Pimm S.L., Jenkins C.N., Abell R. et al. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. — *Science*, 344 (6187): 1246752.
- Rao C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. — *Theoretical Population Biology*, 21 (1): 24–43.
- Simberloff D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. — *Evolution*, 24 (1): 23–47.
- Swenson N.G. 2014. *Functional and phylogenetic ecology in R*. New York: Springer. 212 p.
- Swenson N.G., Mi X., Kress W.J. et al. 2013. Species-time-area and phylogenetic-time-area relationships in tropical tree communities. — *Ecology & Evolution*, 3 (5): 1173–1183.
- Wang X., Swenson N.G., Wiegand T. et al. 2013. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. — *Ecography*, 36 (8): 883–893.
- Warwick R.M., Clarke K.R. 1995. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. — *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301–305.
- Warwick R.M., Clarke K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. — *Journal of Applied Ecology*, 35 (4): 532–543.
- Webb C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. — *The American Naturalist*, 156 (2): 145–155.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1): 475–505.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. — *Taxon*, 21 (2/3): 213.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P. et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. — *Ecology Letters*, 13 (10): 1310–1324.
- Wilman H., Belmaker J., Simpson J. et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world’s birds and mammals. — *Ecology*, 95 (7): 2027–2027.
- Yakimov B.N., Iudin D.I., Solntsev L.A., Gelashvili D.B. 2014. Multifractal analysis of neutral community spatial structure. — *Journal of Theoretical Biology*, 343: 44–53.