

УДК 574.472

СКЕЙЛИНГ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В СООБЩЕСТВАХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (НА ПРИМЕРЕ НИЖЕГОРОДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ)

© 2017 г. В. Н. Якимов^{а, *}, Д. Б. Гелашвили^а, Г. С. Розенберг^б, В. С. Безель^с

^аНижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 603950 Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23

^бИнститут экологии Волжского бассейна РАН, 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10

^сИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: damselfly@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.11.2015 г.

Традиционные подходы к анализу структуры биотических сообществ, основанные на данных о представленности видов, не учитывают информацию о филогенетических взаимоотношениях между видами. Нами предлагается новый подход к изучению скейлинга (зависимости от масштаба) филогенетического разнообразия с использованием мультифрактального анализа, в основе которого лежит использование моментов филогенетического разнообразия. На примере сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья показано соответствие скейлинга филогенетического разнообразия степенному закону, что свидетельствует о самоподобии данных сообществ. Получены мультифрактальные спектры скейлинга филогенетического разнообразия, которые существенно отличаются от ранее полученных спектров скейлинга видового разнообразия. Это свидетельствует о том, что предлагаемый подход позволяет получить новую информацию о структуре биотических сообществ.

Ключевые слова: структура сообществ, филогенетическое разнообразие, мультифрактальный анализ, скейлинг.

DOI: 10.7868/S0367059717030209

Традиционный подход к изучению структуры сообществ и их разнообразия заключается в анализе видового состава и представленности видов в пробах, на основе которых рассчитываются различные индексы разнообразия и сходства [1, 2]. При таком анализе виды, составляющие сообщество, полагаются независимыми и равноудаленными структурными единицами. С биологической точки зрения подобный подход представляет собой существенное упрощение реальности. Виды обладают эволюционной историей и системой родственных отношений. При прочих равных условиях сообщество, состоящее из близкородственных видов (например, куницы, соболя и ласки), обладает меньшим разнообразием по сравнению с сообществом, состоящим из неродственных видов (например, куницы, полевки и оленя).

Для учета степени родства между видами используется информация, заключенная в филогенетическом древе, объединяющем виды сообщества. Такие исследования в последние годы стали доступны для многих систематических групп благодаря развитию молекулярной систематики и филогенетики. Для учета эволюционной истории в анализе структуры сообществ разработан ряд индексов филогенетического разнообразия и сходства [3, 4]. Основой для их расчета служат данные о видовом составе проб и относительных представленностях видов, а также филогенетическое древо (его иерархия и длины ветвей). Аналогично измерению сход-

ства и видового разнообразия существуют качественные и количественные индексы филогенетического сходства и разнообразия, принимающие либо не принимающие во внимание относительные представленности видов. Простейшим показателем филогенетического разнообразия является индекс Фейта PD [5], представляющий собой сумму длин ветвей древа, объединяющего все виды данной пробы. Этот индекс является аналогом видового богатства, он отражает длину эволюционной истории в данной совокупности видов.

Практически любые параметры популяций, сообществ и экосистем зависят от масштаба, в котором они измеряются. Проблема изучения зависимости тех или иных показателей от масштаба (конкретную форму такой зависимости мы будем называть скейлингом) находится в центре внимания экологов на протяжении последних десятилетий [6–8]. Положительная зависимость разнообразия от масштаба хорошо изучена. 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 считается степенной закон, что позволило поставить вопрос о фрактальности структуры сообщества [9–11], поскольку степенная функция обладает свойством масштабной инвариантности. На основе пред-

ставлений о самоподобии сообщества был разработан метод описания его структуры с применением мультифрактального анализа [11–14].

В противоположность зависимости видового разнообразия от масштаба, история изучения которой насчитывает более полутора столетий, зависимость филогенетического разнообразия от масштаба изучена крайне мало, причем в имеющихся работах используются только качественные индексы [15–18].

В настоящей работе предлагается новый подход к изучению скейлинга филогенетического разнообразия с использованием мультифрактального анализа. В основе подхода лежит использование моментов филогенетического разнообразия, которые представляют собой нормированную сумму длин ветвей филогенетического древа, содержащего все виды данной пробы. Фрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия позволяет получить описание структуры сообщества в виде мультифрактального спектра, объединяющего информацию о представленностях видов и филогенетическом разнообразии.

Процедура и результаты мультифрактального анализа скейлинга филогенетического разнообразия в значительной степени аналогичны ранее разработанной нами процедуре мультифрактального анализа скейлинга видового разнообразия. Новый метод анализа мы апробируем на примере двух сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья, которые ранее были успешно проанализированы с применением традиционного подхода [19].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мелких млекопитающих исследовали в двух природно-географических зонах Нижегородской области: лесном Заволжье и лесостепном Предволжье. Относительный учет грызунов и насекомых проводился с использованием общепринятых методов [20] в 2005–2006 гг. Всего в 67 количественных пробах обнаружено 20 видов мелких млекопитающих. Подробно набор данных описан в работах [11, 19].

Основой для изучения филогенетического разнообразия служит датированное филогенетическое древо, объединяющее 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 дереве отсутствуют политомии (ситуации, когда из одного внутреннего узла ведут происхождение более двух дочерних линий).

В качестве источника филогенетических данных при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали объединенное филогенетическое древо (supertree), охватывающее 4510 видов класса Mammalia, которое было построено и опубликовано в 2007 г. международной группой

исследователей [21] и с тех пор используется в большом количестве работ, связанных с филогенетикой млекопитающих.

В 67 количественных пробах, описывающих сообщество мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области, обнаружено 20 видов, которые относятся к Insectivora и Rodentia. Все виды присутствуют в доступном для анализа филогенетическом древе млекопитающих. Для проведения анализа было построено филогенетическое древо, в котором присутствуют только 20 интересующих нас видов (рис. 1). Это древо содержит 4 политомии.

Фрактальный анализ скейлинга разнообразия основывается на изучении зависимостей моментов разнообразия от масштаба. Мерой масштаба могут служить различные величины: площадь, выборочное усилие, суммарное число особей [11]. При исследовании сообществ мелких млекопитающих мы используем в качестве меры масштаба суммарное число отработанных ловушко-суток при отборе проб.

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

$$PM_q = \sum_{i=1}^b L_i \left[\frac{a_i}{T} \right]^q, \quad (1)$$

где суммирование ведется по всем ветвям филогенетического древа, объединяющего все виды данной пробы; b — число ветвей этого древа; L_i — длина i -й ветви; a_i — представленность i -й ветви, определяемая как сумма относительных представленностей всех видов, ведущих происхождение от данной ветви; T — глубина древа (расстояние от корня до вершин); q — порядок момента.

Введенные таким образом моменты филогенетического разнообразия связаны с параметрическим семейством индексов филогенетического разнообразия qPD , которое было предложено А. Чао и соавт. [22, 23], следующим соотношением:

$${}^qPD = PM_q^{1/(1-q)}. \quad (2)$$

Аналогичным образом связаны моменты видового разнообразия и числовые эквиваленты энтропий Ренни.

Момент филогенетического разнообразия нулевого порядка

$$PM_0 = \sum_{i=1}^b L_i \left[\frac{a_i}{T} \right]^0 = \sum_{i=1}^b L_i = PD, \quad (3)$$

т.е. это индекс Фейта (суммарная длина эволюционной истории) — аналог видового богатства при анализе филогенетического разнообразия. Момент филогенетического разнообразия первого порядка равен единице:

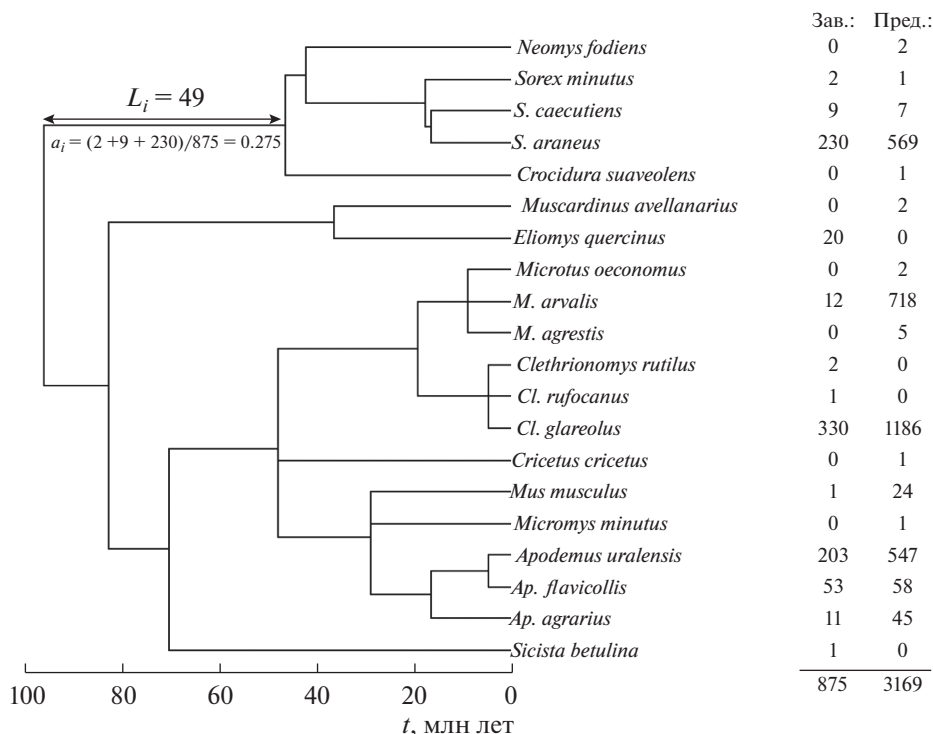


Рис. 1. Филогенетическое древо, объединяющее 20 видов млекопитающих, присутствующих в сообществах Нижегородского Поволжья. Справа представлены суммарные численности особей, обнаруженных во всех пробах Заволжья (Зав.) и Предволжья (Пред.). Для ветви древа, объединяющей представителей Insectivora, указаны ее длина (L_i) и расчет представленности (a_i) для общей выборки сообщества Заволжья.

$$PM_1 = \sum_{i=1}^b L_i \frac{a_i}{T} = \frac{\sum_{i=1}^b L_i a_i}{T} = \frac{T}{T} = 1. \quad (4)$$

В третьем равенстве использован тот факт, что сумма длин ветвей, взвешенных по их представленностям, равна глубине древа [22]. Можно показать, что момент филогенетического разнообразия второго порядка связан с квадратичной энтропией Рао Q [24] следующим соотношением:

$$PM_2 = \sum_{i=1}^b L_i \left[\frac{a_i}{T} \right]^2 = \frac{1 - Q/T}{T}. \quad (5)$$

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

$$PM_q(N) \propto N^{\tau(q)}, \quad (6)$$

где N – это мера масштаба, $\tau(q)$ – показатели массы. При формировании зависимостей $PM_q(N)$ можно применять различные схемы объединения проб в выборки. В частности, при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали иерархическую схему: отдельные пробы → кластеры, выделенные по географической близости, → общая выборка, объединяющая все пробы

(подробнее см. [19]). Степенной закон (6) в билогарифмических координатах соответствует линейной зависимости. Поэтому для анализа соответствия эмпирического скейлинга моментов степенному закону мы использовали критерий криволинейности и информационный критерий Акаике (сравнение линейной и квадратичной аппроксимаций).

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 $\tau(q)$:

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases}. \quad (7)$$

Сами показатели массы оцениваются эмпирически по зависимостям (6), а для оценки индексов сингулярности $a(q)$ в первом равенстве (7) используются методы численного дифференцирования.

Интерпретация мультифрактального спектра скейлинга филогенетического разнообразия в целом соответствует интерпретации мультифрактального спектра скейлинга обычного видового разнообразия. При использовании мультифрактального анализа для описания структуры сообщества мы рассматриваем его как множество, со-

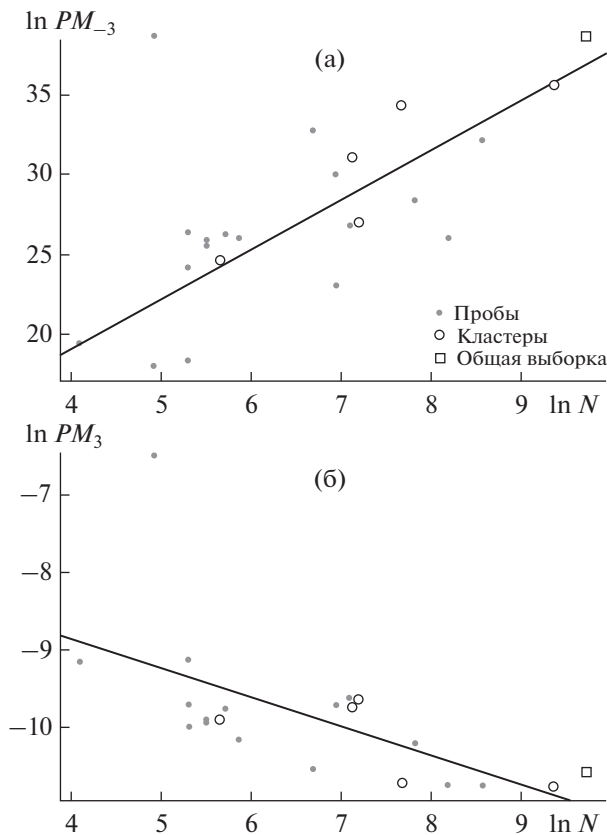


Рис. 2. Графики скейлинга моментов филогенетического разнообразия PM_{-3} (а) и PM_3 (б) в сообществе мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья в билогарифмических координатах; N – мера масштаба (число обработанных ловушко-суток).

стоящее 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 древа (длины эволюционной истории), которое объединяет все виды в группах той или иной представленности, при увеличении масштаба. Таким образом, спектр дает 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.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При анализе скейлинга филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области мы рассматривали эти природно-географические зоны как отдельные экспериментальные единицы. Для каждой выборки проб (включая исходные) были рассчитаны моменты филогенетического разнообразия PM_q для порядков моментов от -3 до $+3$ с шагом 0.1 . На рис. 2 представлены графики зависимости моментов PM_{-3} и PM_3 в сообществе Заволжья. Моменты филогенетического разнообразия порядков $q < 1$ увеличиваются с ростом масштаба, а моменты порядков $q > 1$, наоборот, уменьшаются. Графики имеют вид облака точек, причем разброс вокруг линии тренда увеличивается с ростом порядка момента. Точно такие же тенденции характерны для скейлинга моментов видового разнообразия [11].

Анализ соответствия скейлинга моментов степенному закону (б) в обоих сообществах 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, сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области 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 регрессии зависимостей моментов от масштаба в билогарифмических координатах. Линии регрессии представлены на рис. 2 наряду с облаком точек, соответствующих эмпирическим данным. Мультифрактальные спектры, описывающие скейлинг филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области, представлены на рис. 3. Для сравнения на этом же рисунке изображены мультифрактальные спектры скейлинга видового разнообразия, полученные нами ранее [19].

Скорость роста индекса Фейта, отражающего общую длину эволюционной истории, выше в сообществе Заволжья: вершина спектра Заволжья лежит выше вершины спектра Предволжья. В сообществе Заволжья ниже уровень доминирования, а скорость роста длины эволюционной истории в группе высоко представленных видов, наоборот, выше по сравнению с сообществом Предволжья: левая восходящая ветвь спектра Предволжья находится ниже и левее соответствующей ветви спектра Заволжья. В области редких видов ситуация обратная, и скорость роста длины эволюционной истории выше в сообществе Предволжья: правые нисходящие ветви спектров

пересекаются и крайняя правая часть спектра Предволжья лежит выше.

Таким образом, сравнительный анализ мультифрактальных спектров скейлинга филогенетического разнообразия двух сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области в целом соответствует результатам анализа с помощью мультифрактальных спектров, полученных без учета филогенетических данных [19]. При этом все тенденции, отмеченные в предыдущем абзаце, выражены более четко. 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 размерности означают [25], что разнообразие (длина эволюционной истории) в группе наиболее редких видов не растет, 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 дерева, уменьшается с ростом масштаба быстрее, чем обратная пропорциональность. Это явление не характерно для мультифрактальных спектров видового разнообразия и требует более пристального изучения.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе разработана и апробирована новая версия мультифрактального анализа, предназначенная для описания скейлинга филогенетического разнообразия в биотических сообществах. Для интеграции филогенетических данных в мультифрактальный анализ введены новые показатели — моменты филогенетического разнообразия. Показана связь моментов филогенетического разнообразия разных порядков с индексами филогенетического разнообразия, используемыми в экологической литературе. Новый вид мультифрактального анализа является надстройкой над ранее разработанными методами [11, 14, 25, 26]. Он позволяет интегрировать дополнительные данные, описывающие систему филогенетических отношений между видами, составляющими анализируемое сообщество. Финальный продукт анализа — мультифрактальный спектр скейлинга филогенетического разнообразия — можно рассматривать как уточненную версию обычного мультифрактального спектра.

Мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия в двух сообществах мелких млекопитающих Нижегородской области показал, что моменты филогенетического разнообразия качественно ведут себя так же, как и моменты таксономического разнообразия: моменты порядков $q < 1$ увеличиваются, а моменты порядков $q > 1$ уменьшаются с ростом масштаба, причем характер изменения соответствует степенному закону. Сравнительный анализ мультифрактальных



Рис. 3. Мультифрактальные спектры скейлинга видового и филогенетического разнообразия для сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

спектров скейлинга филогенетического разнообразия показал хорошее соответствие результатам, полученным с помощью обычных мультифрактальных спектров. Однако все тенденции изменений на мультифрактальных спектрах филогенетического разнообразия выражены более явно. Дополнительно выявлен феномен снижения разнообразия в группе редких видов при росте масштаба.

Таким образом, апробация нового вида анализа показала его адекватность и применимость. Тот факт, что результаты нового анализа не противоречат ранее полученным выводам, верифицирует его адекватность, а тот факт, что изменения мультифрактальных спектров более выражены именно при анализе филогенетического разнообразия, свидетельствует о потенциально больших возможностях нового вида анализа в дискриминации сообществ. Это неудивительно, поскольку новый вид анализа использует дополнительные данные, заключенные в филогенетическом древе.

Предложенная нами интеграция филогенетических данных в мультифрактальный анализ структуры сообщества лежит в русле нового обобщающего подхода, который рассматривает три аспекта биоразнообразия и структуры сообществ: таксономический, филогенетический и функциональный [4, 27–29]. Таксономический аспект является базовым, он соответствует исторически сложившемуся традиционному подходу к анализу видового разнообразия. Два других аспекта учитывают взаимосвязи между видами. Филогенетический аспект использует данные о структуре родственных отношений между видами, представленные в виде филогенетического дерева [30, 31], дерева таксономической классификации [32] либо матрицы генетических расстояний, вычисляемой по молекулярно-генетическим данным [29]. Функциональный аспект использует данные о так называемых функциональных признаках, под которыми обычно понимаются видовые признаки, прямо или

опосредованно определяющие приспособленность особей [33, 34]. В настоящей работе мы представили метод изучения скейлинга (зависимости от масштаба) филогенетического аспекта разнообразия. Аналогичным образом данные о функциональных признаках могут быть интегрированы в мультифрактальный анализ структуры сообщества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
2. *Magurran A.E., McGill B.J.*, eds. Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford: Oxford University Press, 2010. 368 p.
3. *Vellend M., Cornwell W.K., Magnuson-Ford K., Mooers A.O.* Measuring phylogenetic biodiversity // Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment / Eds. Magurran A. & McGill B. Oxford: Oxford University Press, 2010. P. 194–207.
4. *Swenson N.G.* Functional and Phylogenetic Ecology in R. New York: Springer, 2014. 212 p.
5. *Faith D.P.* Conservation evaluation and phylogenetic diversity // Biological Conservation. 1992. V. 61. I. 1. P. 1–10.
6. *Levin S.A.* The Problem of Pattern and Scale in Ecology // Ecology. 1992. V. 73. I. 6. P. 1943–1967.
7. *Азовский А.И.* Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 6. С. 451–459.
8. *Chave J.* The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? // Ecology Letters. 2013. V. 16. P. 4–16.
9. *Маргалеф Р.* Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 254 с.
10. *Harte J., Kinzig A., Green J.* Self-Similarity in the Distribution and Abundance of Species // Science. 1999. V. 284. I. 5412. P. 334–336.
11. *Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И.* и др. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2013. 370 с.
12. *Borda-de-Aguia L., Hubbell S.P., McAllister M.* Species-Area Curves, Diversity Indices, and Species Abundance Distributions: A Multifractal Analysis // The American Naturalist. 2002. V. 159. I. 2. P. 138–155.
13. *Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С.* Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. РАН. 2003. Т. 389. № 2. С. 279–282.
14. *Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С.* и др. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 1. С. 21–34.
15. *Morlon H., Schwikl D.W., Bryant J.A.* et al. Spatial patterns of phylogenetic diversity // Ecology Letters. 2011. V. 14. I. 2. P. 141–149.
16. *Helmus M.R., Ives A.R.* Phylogenetic diversity-area curves // Ecology. 2012. V. 93. I. sp8. P. S31–S43.
17. *Swenson N.G., Mi X., Kress W.J.* et al. Species-time-area and phylogenetic-time-area relationships in tropical tree communities // Ecol Evol. 2013. V. 3. I. 5. P. 1173–1183.
18. *Wang X., Swenson N.G., Wiegand T.* et al. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests // Ecography. 2013. V. 36. I. 8. P. 883–893.
19. *Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И.* и др. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья // Экология. 2008. № 6. С. 456–461.
20. *Карасева Е.В., Телицина А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1998. 227 с.
21. *Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E.* et al. The delayed rise of present-day mammals // Nature. 2007. V. 446. I. 7135. P. 507–512.
22. *Chao A., Chiu C.-H., Jost L.* Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 2010. V. 365. I. 1558. P. 3599–3609.
23. *Chao A., Chiu C.-H., Jost L.* Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2014. V. 45. I. 1. P. 297–324.
24. *Rao C.R.* Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach // Theoretical Population Biology. 1982. V. 21. I. 1. P. 24–43.
25. *Yakimov B.N., Iudin D.I., Solntsev L.A., Gelashvili D.B.* Multifractal analysis of neutral community spatial structure // J. of Theoretical Biology. 2014. V. 343. P. 44–53.
26. *Yakimov B.N., Gelashvili D.B., Solntsev L.A.* et al. Non-concavity of mass exponents' spectrum in multifractal analysis of community spatial structure: The problem and possible solutions // Ecological Complexity. 2014. V. 20. P. 11–22.
27. *Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H.* Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity // PLoS One. 2009. V. 4. I. 5. P. e5695.
28. *Devictor V., Mouillot D., Meynard C.* et al. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world // Ecology Letters. 2010. V. 13. I. 8. P. 1030–1040.
29. *Микрюков В.С., Воробейчик Е.Л., Михайлова И.Н.* Изменение разнообразия эпифитных лишайников в градиенте атмосферного загрязнения: что добавляет учет таксономических, генетических и функциональных дистанций между видами? // Докл. РАН. 2014. Т. 454. № 1. С. 115–118.
30. *Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J.* Phylogenies and Community Ecology // Annual Review of Ecology and Systematics. 2002. V. 33. I. 1. P. 475–505.
31. *Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W.* The merging of community ecology and phylogenetic biology // Ecology Letters. 2009. V. 12. I. 7. P. 693–715.
32. *Шутиков В.К., Зинченко Т.Д.* Изменение таксономического и функционального разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек // Усп. совр. биол. 2013. Т. 133. № 6. С. 575–587.
33. *Petchey O.L., Gaston K.J.* Functional diversity (FD), species richness and community composition // Ecology Letters. 2002. V. 5. I. 3. P. 402–411.
34. *McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M.* Rebuilding community ecology from functional traits // Trends in Ecology & Evolution. 2006. V. 21. I. 4. P. 178–185.