

УДК 573.2 + 574.472

О НЕЙТРАЛЬНОЙ ТЕОРИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ (ЗАМЕТКИ ПЕРЕВОДЧИКА)

© 2017 Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 19.05.2017 г.

В статье даны некоторые комментарии к переводу статьи Фан Лян Хэ и Синь-Шэн Ху «Фундаментальный параметр биоразнообразия Хаббелла и индекс разнообразия Симпсона» (2005 г.).

Ключевые слова: биоразнообразие, нейтральная теория, индекс Симпсона, фундаментальный параметр биоразнообразия, метод максимального правдоподобия.

Rozenberg G.S. About neutral theory of biodiversity (translation notes). – The article provides some comments on translation of article Fangliang He, Xin-Sheng Hu «Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index» (2005).

Key words: biodiversity, neutral theory, the Simpson index, the fundamental biodiversity parameter, maximum likelihood estimation.

Видовая структура биотических сообществ традиционно является предметом пристального внимания и оживленных дискуссий среди экологов. В первом приближении можно ограничить рассмотрение видовой структуры анализом видового богатства (числа видов) и относительными численностями составляющих сообщество видов, т. е. видовым разнообразием.

«Биологическое разнообразие – главный природный и генетический ресурс России и всей планеты, обеспечивающий возможность устойчивого развития. Это – непреходящая ценность, имеющая ключевое экологическое, социальное, экономическое и эстетическое значение. Не вызывает сомнений и тот факт, что оно является своего рода потенциалом самоорганизации биосферы, обеспечивающим ее регенерацию, устойчивость к негативным природным и антропогенным воздействиям, ресурсом для компенсации потерь отдельных биотических элементов... Фундаментальные законы, действующие в отношении связи разнообразия и устойчивости, одинаково значимы и для элементарного сообщества озера, и для Мирового океана, и для планеты в целом. Снижение многообразия жизни приводит к снижению эффективности действия механизмов поддержания биосферы и её функций в естественном флуктуирующем состоянии. Каждый вид, популяция имеют не только индивидуальную «норму реакции» на факторы окружающей среды, но и «пределы средообразующей деятельности». Только благодаря этому планета имеет биосферу, обеспечивающую жизнь биоты, климат, разнообразие экосистем... Только незнание и отрицание основ экологической

Розенберг Геннадий Самуилович, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН, директор, genarozenberg@yandex.ru.

науки может вселить уверенность, что все в природе взаимозаменяемо и потеря одних видов растений и животных будет восполнена другими на условиях полной экологической конвергенции и викариата. К сожалению, современное человечество до сих пор не знает всего богатства, которое ему досталось от прошлых поколений» (Тишков, 2006, с. 82-85). При всем этом, учитывая, что «биоразнообразология» (Розенберг, 2013) как научная дисциплина находится в стадии становления, в этой области наблюдается огромное число теорий и отдельных гипотез, один из последних обзоров которых выполнен Б. МакГиллом (McGill, 2010). Он определил 6 основных «классов теорий», которые претендуют на объяснение закономерностей изменения биоразнообразия:

1. теория континуума (*continuum theory*) на основе градиентного анализа Р. Уиттекера (Уиттекер, 1980);

2. нейтральная теория (*neutral theory*), основные идеи которой изложены С. Хаббеллом (Hubbell, 2001) и представляют собой адаптацию для экологии идеи нейтральной эволюции М. Кимуры (Kimura, 1968);

3. теория метапопуляций (*metapopulation theory*) на основе идей о «пространственных пятнах популяций» в ландшафтной экологии и связанных с ними эффектах (Hanski, 1999);

4. фрактальная теория (*fractal theory*) на базе определения отношения типа «виды–площадь» на основе фрактальных закономерностей (Harte et al., 1999; Мандельброт, 2002; Гелашвили и др., 2013);

5. агрегированное пуассоновское распределение (*clustered poisson*) – описание пространственной структуры сообщества на основе точечного процесса, когда по площади распределяются «материнские» точки, вокруг которых неким образом распределяются «дочерние» точки (Вентцель, 1969; Plotkin et al., 2000);

6. максимизация энтропии (MaxEnt) – дальнейшая экспансия методов теории информации в биологию и экологию (на основе некоего минимального набора допущений выводятся формы распределения относительного обилия видов (Pueyo, 2007)).

Очень интересно прокомментировал эти классы В.Н. Якимов (2010), который подчеркнул, что «все перечисленные теоретические конструкции используют довольно сильно отличающийся математический аппарат, получаемые предсказания в деталях тоже довольно различны, однако в целом имеется некий общий консенсус, относительно того, каким образом в рамках этих моделей могут выглядеть SAD, SAR и прочие зависимости, причем этот консенсус хорошо соотносится с эмпирикой. На этом основании МакГилл попытался выделить общие черты, характерные для всех объединяющих теорий...». Однако далее сделан «кисло-сладкий» вывод: «никакого реально выглядящего объединения описанных теоретических конструкций в единую теорию биоразнообразия пока не проклеивается, это МакГилл сгущает краски. Но вот говорить о некой общей парадигме, основанной на описанном наборе положений, в рамках которой происходит развитие теоретической экологии последние десятилетия, уже вполне можно». Причины столь малоутешительного вывода видятся нам (Шитиков, Розенберг, 2005, с. 129) в следующем.

1. Оценка биоразнообразия в пространстве видов в значительной мере некорректна, в первую очередь потому, что никак не учитывается морфологическое, функциональное, экологическое сходство / различие между

самими видами. Каждый вид представляется как изолированный таксон, информационно равно удаленный от всех остальных.

2. Индексы разнообразия, чаще всего, основываются на экологически сомнительной концепции: в качестве эталона принимается экосистема с равными обилиями всех видов, что не вполне соответствует структуре реальных природных сообществ.

3. Модели разнообразия, основанные на тех или иных аналитических формулах распределения популяционной плотности, остаются лишь интерпретацией весьма частных гипотез их авторов и не могут служить фундаментом для формально строгой методики оценки биоразнообразия.

4. Приходится констатировать, что со времен Р. Уиттекера (1980), заложившего вербальную основу понятий разнообразия для совокупности местообитаний, сколько-нибудь строгих методов количественной оценки бета- или гамма-разнообразия до настоящего времени не выработано.

5. Отсутствуют также общепринятые методические разработки для расчета средней популяционной плотности и списка характерных видов произвольного сообщества организмов, которые должны являться неотъемлемыми «кирпичиками» построения любой количественной концепции биоразнообразия.

Однако, как писал еще в 1965 г. Р. Мак-Артур (2004, с. 325): «хотя полное разнообразие – это обширное число видов в некоторой филогенетической группе в достаточно обширной географической зоне, составленной из некоторого количества местообитаний, – было предметом многих спекуляций и табулирования данных, этот аспект видового разнообразия сегодня наименее четко истолкован». Из-за отсутствия конкретных и общепринятых методик оценки различных уровней разнообразия каждый из исследователей вкладывает в их понятия свой персональный смысл. Поэтому на практике за экосистемное (полное) разнообразие чаще всего принимается оценка частот встречаемости разных видов на территории или в биотопе, либо подсчет частных сумм показателей относительного обилия (совокупной численности или биомассы) на разных трофических уровнях или по различным таксономическим группам. Такое «экосистемное разнообразие», в сущности, не более, чем без особых затей механистическое обобщение списка видовых компонентов по сумме местообитаний.

Нейтральная теория биоразнообразия была независимо предложена в начале нового века Г. Беллом (Bell, 2000, 2001) и С. Хаббеллом (Hubbell, 2001)¹. Она «опиралась» на нуль-модели (Gotelli, Graves, 1996) и стала одной из наиболее бурно развивающейся, наиболее часто моделируемой и тестируемой концепцией (очерк истории развития нейтральной теории можно найти в работах (Chave, 2004;

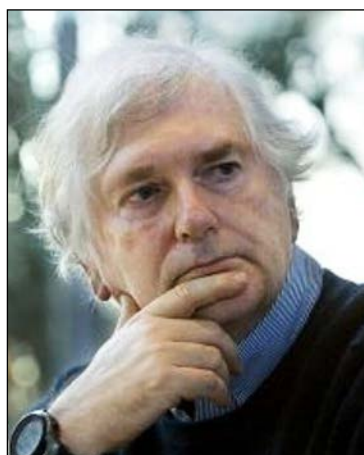
¹ Г. Белл (Graham Arthur Charlton Bell, г.р.1949) – канадский зоолог, профессор, сотрудник Музея Редпад (Redpath Museum, McGill University, Montreal, Quebec, Canada; директор музея с 1995 по 2005 гг., президент Королевского общества Канады [2010-2012 гг.]). Завершая благодарностями статью (Bell, 2000, р.616), писал, что «окончательная версия рукописи стала возможной после бесед с С. Хаббеллом, который самостоятельно получил очень похожие результаты» (http://biology.mcgill.ca/faculty/bell/articles/80.Bell_2000_AmerNat155.pdf).

С. Хаббелл (Stephen P. Hubbell, г.р.1942) – американский эколог, специалист по тропическим лесам, профессор Калифорнийского университета (Лос-Анджелес, США – University of California, Los Angeles). В научной литературе, в большей степени, нейтральная теория биоразнообразия утвердилась за авторством Хаббелла.

Гиляров, 2007, 2010; McGill, 2010)). Так, подчеркивается, что «модели нейтрального сообщества [neutral community models, NCM] являются основой общей теории сохранения биоразнообразия, способной осуществлять функцию прогнозирования основных процессов и закономерностей экологии сообществ... NCM настолько успешны именно потому, что правильно описывают основные механизмы, лежащие в основе моделей относительного обилия видов и разнообразия... Все это имеет революционные последствия потому, что предполагает признание нейтральной теории в качестве концептуальной основы экологии сообществ и её прикладного раздела – биологии охраны природы» (Bell, 2001, p. 2418).



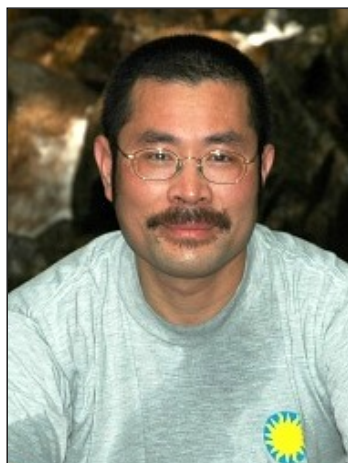
Грэхем Белл



Стивен Хаббелл

Не вдаваясь в подробное описание нейтральной теории, приведу обширную цитату (Букварева, Алешенко, 2012, с. 340): «Нейтральная теория рассматривает локальное сообщество как часть окружающего мета-сообщества, из которого в него постоянно мигрируют виды – по аналогии с концепцией равновесия в теории островной биогеографии Мак-Артура – Вильсона. В локальном сообществе имеется некоторое постоянное число мест, которые могут быть заняты особями разных видов. Все особи независимо от их видовой принадлежности имеют равные шансы на выживание в каждой точке пространства (это свойство называется «нейтральностью» или «функциональной эквивалентностью» видов). Структура локального сообщества формируется как результат баланса скоростей смертности, рождаемости, миграции и видообразования, свойственных разным видам. Видовой состав при этом может меняться – происходит случайный процесс замещения видов (так называемый «экологический дрейф»). В нейтральных моделях имеется сильная конкуренция между особями за места в сообществе, но исход этой конкуренции не зависит от видовых характеристик. <...> Основным методом проверки нейтральной теории в природе является анализ соответствия между данными о природных сообществах и предсказанными нейтральными моделями пространственными распределениями и относительным обилием видов. Для некоторых сообществ нейтральная теория объясняет распределения обилия видов лучше, чем нишевая, для других – хуже. Однако, как показывают последние модели, характер распределений не может однозначно указывать на характер механизмов, так как сходные распределения видового разнообразия получаются и в нейтральных, и в нишевых моделях. В природе тоже зафиксированы случаи, когда при очевидном расхождении видов по нишам распределение их относительного обилия совпадает с предсказаниями нейтральной теории».

Именно этот аспект нейтральной теории конкретизирует переведенная выше статья (He, Hu, 2005). Её авторы – китайские экологи: Фан Лян Хэ (Fangliang He) – профессор кафедры изучения биоразнообразия и ландшафтного моделирования отделения возобновляемых ресурсов Университета Альберты (Эдмонтон, Канада – University of Alberta, Edmonton, Canada), и Синь-Шэн Ху (Xin-Sheng Hu) – PhD генетики, эволюционной биологии и экологии Оксфордского университета (Оксфорд, Великобритания – Oxford, United Kingdom).



Фан Лян Хэ



Синь-Шэн Ху



Эдвард Хью Симпсон
(г. р. 1922)

Эта работа привлекла мое внимание тем, что в ней предпринята попытка, используя относительное обилие видов, установить аналитическую зависимость между фундаментальным параметром биоразнообразия нейтральной теории Хаббелла и известным индексом разнообразия Симпсона. Последний описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к разным видам (см., например, (Розенберг, 2013)). С увеличением разнообразия индекс Симпсона ($C = \sum_{i=1}^S x_i^2$) уменьшается; поэтому его часто используют в форме $D = (1 - C)$, его величина варьирует от 0 до 1; он очень чувствителен к присутствию в выборке наиболее обильных видов, но слабо зависит от видового богатства. Рекомендуется использовать индекс для случаев, когда число видов превышает 10.

Изящный вывод связи между D и θ (θ – фундаментальный параметр биоразнообразия Хаббелла), представленный в выражении (4) переведенной статьи, опирается на *таксономический аспект* оценки биоразнообразия; различают еще *филогенетический аспект* (использует данные о структуре родственных отношений между видами, представленные в виде филогенетического древа) и *функциональный аспект* (использует данные о так называемых функциональных признаках, под которыми обычно понимаются видовые признаки, прямо или опосредованно определяющие приспособленность особей (Микрюков и др., 2014; Якимов и др., 2017)). Для интеграции филогенетических и функциональных данных в анализ структуры сообществ разработаны специальные индексы,

аналогичные традиционным индексам разнообразия и сходства (см. (Якимов и др., 2017, с. 271-272)). Информация о родственных отношениях видов имеет вид датированного филогенетического древа, объединяющего все виды, присутствующие в анализируемом сообществе. Основой для интеграции функциональных данных служит матрица расстояний между видами, которые рассчитываются исходя из значений функциональных признаков (если все признаки имеют количественное выражение, то используется *евклидово расстояние*, если же в анализе участвуют категориальные признаки, то обычно используется *расстояние Говера* (Gower, 1971)). Наиболее распространенным количественным индексом функционального разнообразия является квадратичная *энтропия Рао* (Rao, 1982).



Брайан МакГилл

Время покажет, являются ли действительно *теория континуума*, *самоподобие структур* (*фрактальная теория*), *функция Ципфа–Мандельброта* или *логнормальное распределение* (McGill, 2010) фундаментальной основой законов и моделей экологии, либо они останутся в памяти потомков как быстро преходящая мода (Шитиков и др., 2012, с. 232). Завершу эти заметки цитатой из еще одной статьи «одного из главных смутьянов-теоретиков текущего десятилетия»² Б. МакГилла (McGill, 2003, p. 684): «Макроэкология – сегодня жизненно важная область экологии. Её развитие обещает как большие надежды на распутывание клубка

скороспелых теоретических конструкций, так и может стать полезным инструментом в практической деятельности. Будет позором, если эту полезность сочтут ненадежной, поскольку мы не предоставили строгие процедуры проверки макроэкологических моделей и предположений».

Благодарности. Автор благодарен коллегам (профессорам Д.Б. Гелашвили, В.К. Шитикову, В.Н. Якимову) за плодотворное обсуждение некоторых аспектов нейтральной теории биоразнообразия; финансовая поддержка исследования частично осуществлялась РГНФ (региональный конкурс «Волжские земли в истории и культуре России», грант 16-16-63003-Самара) и РФФИ (грант 17-44-630113 р_поволжье_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Разделение ниш – условие или следствие наблюдаемого видового разнообразия? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры экологических сообществ // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132, № 4. С. 337-353.

Вентцель Е.С. Теория вероятностей / 4-е изд. М.: Наука, Физматгиз, 1969. 576 с.

Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. 370 с. – **Гиляров А.М.** От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 11.

² Именно так назвал Б. МакГилла (Brian J. McGill; г. р. 1967), – американского эколога, профессора из Университета Мэна (Ороно, Мэн, США – Orono, Maine, United States), – В.Н. Якимов (2010).

- С. 29-37. – **Гиляров А.М.** В поисках универсальных закономерностей организации сообщества: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 5. С. 386-401.
- Мак-Артур Р.** Модели видового разнообразия / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Антология экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 297-330. – **Мандельброт Б.Б.** Фрактальная геометрия природы = The Fractal Geometry of Nature. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2002. 656 с. – **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. АН. 2014. Т. 454, № 1. С. 115-118.
- Розенберг Г.С.** О Роберте Макинтоше, индексе разнообразия и "American Midland Naturalist" (заметки переводчика) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2013. Т. 22, № 1. С. 128-144.
- Тишков А.А.** Сохранение биологического разнообразия в России // Россия в окружающем мире: 2005 (Аналитический ежегодник). Отв. ред. Н.Н. Марфенин / Под общ. ред.: Н.Н. Марфенина, С.А. Степанова. М.: Модус_К Этерна, 2006. С. 82-124.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга; ред. и предисл. Т.А. Работнова. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.** Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 257 с. – **Шитиков В.К., Розенберг Г.С.** Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91-129.
- Якимов В.Н.** Блог basil_yakimov 24 сентября, 2010. Посвящен статье Б. МакГилла о теориях биоразнообразия. <http://basil-yakimov.livejournal.com/2733.html> (последнее обращение 16.05.2017). – **Якимов В.Н., Маркелов И.Н., Гелашвили Д.Б.** Использование филогенетических данных и функциональных признаков в анализе структуры растительных сообществ // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. С. 270-272.
- Bell G.** The distribution of abundance in neutral communities // American Naturalist. 2000. V. 155, No. 5. P. 606-617. – **Bell G.** Neutral macroecology // Science. 2001. V. 293, No. 5539. P. 2413-2418.
- Chave J.** Neutral theory and community ecology // Ecol. Letters. 2004. V. 7. No. 3. P. 241-253.
- Gotelli N.J., Graves G.R.** Null Models in Ecology. Washington (DC): Smithsonian Inst. Press, 1996. 368 p. – **Gower J.C.** A general coefficient of similarity and some of its properties // Biometrics. 1971. V. 27, No. 4. P. 857-871.
- Hanski I.** Metapopulation Ecology. Oxford: Univ. Press, 1999. 313 p. – **Harte J., Kinzig A.P., Green J.** Selfsimilarity in the distribution and abundance of species // Science. 1999. V. 284. P. 334-336. – **He F., Hu X.-S.** Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 386-390. – **Hubbell S.P.** (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton (NJ): Univ. Press, 2001. 448 p.
- Kimura M.** Evolutionary rate at the molecular level // Nature. 1968. V. 217. P. 624-626.
- McGill B.J.** Strong and weak tests of macro-ecological theory // Oikos. 2003. V. 102. P. 679-685. – **McGill B.J.** Towards a unification of unified theories of biodiversity // Ecol. Letters. 2010. № 13 (5). P. 627-642.
- Plotkin J.B., Potts M.D., Manokaran N et al.** Species–area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests // J. Theor. Biol. 2000. V. 207. P. 81-99. – **Pueyo S., He F., Zillio T.** The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity // Ecol. Letters. 2007. V. 10. P. 1017-1028.
- Rao C.R.** Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach // Theor. Population Biol. 1982. V. 21. No. 1. P. 24-43.