ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2020, том 81, № 5, с. 394–400

## РЕЦЕНЗИИ

# MARK VELLEND. THE THEORY OF ECOLOGICAL COMMUNITIES. PRINCETON; OXFORD: PRINCETON UNIVERSITY PRESS. 2016. 229 p. М. ВЕЛЛЕНД. ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ. ПРИНСТОН; ОКСФОРД: ИЗД-ВО ПРИНСТОНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА, 2016. 229 с.

**© 2020 г. Г. С. Розенберг[1, *], В. К. Шитиков[1], Т. Д. Зинченко[1]**

*[1]Институт экологии Волжского бассейна РАН*
*ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия*
**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.05.2020 г.

**DOI:** 10.31857/S0044459620050061

В “Journal of Ecology” за 2013 г., посвященном 100-летнему юбилею со дня образования в Великобритании первого в мире Британского экологического общества (British Ecological Society), была опубликована очень интересная статья британских (в основном) экологов, в которой были сформулированы 100 основных вопросов, на которые должна дать ответы экология XXI века (Sutherland et al., 2013; Розенберг, Гелашвили, 2013). В том же 2013 г. вышла последняя статья крупного отечественного эколога, Заслуженного профессора МГУ, долгие годы зам. главного редактора и ответственного секретаря редколлегии “Журнала общей биологии” А.М. Гилярова (2013, с. 244), в которой он, анализируя “жизненный путь” экологии, подчеркивает, что *старая экология* была ориентирована “прежде всего, на описание множества разных объектов живой природы...”, тогда как *новая экология* нацелена “на выявление неких базовых принципов устройства и функционирования”. Другими словами, первая ищет разнообразие, или уникальность, тогда как вторая – однообразие, или универсальность.

В статье Сазерленда с соавторами (Sutherland et al., 2013) 35 из 100 основных вопросов напрямую посвящено проблемам экологии сообществ (разделы “Сообщества и разнообразие” [вопросы 38–57] и “Экосистемы и функционирование” [вопросы 58–72]); этих же проблем касались и некоторые пункты из других разделов. Таким образом, экологии сообществ было посвящено более 40% из выбранных вопросов. Это свидетельствует о важности и актуальности создания некоторой единой научной концепции, позволяющей на строгой методической основе проводить экспериментальные изыскания, строить модели, проверять выдвигаемые гипотезы и интерпретировать полученные результаты при изучении закономерностей изменения биоразнообразия, видовой структуры и численности отдельных популяций в пространственном и временном аспекте. Рецензируемая книга профессора биологического факультета Шербрукского университета (Université de Sherbrooke; провинция Квебек, Канада) Марка Велленда как раз и посвящена созданию такой концепции и ответам на некоторые из этих вопросов.

Сразу отметим, что книгу можно рассматривать как развитие его же весьма заметной статьи (Vellend, 2010[1]; более 1150 цитирований) с примерами и некоторым переосмыслением совокупности эмпирических данных. В первой главе (“Введение”, с. 1–6) об этом сказано прямо: “Моя главная цель в этой книге – представить синтетический взгляд на экологию сообществ, который может помочь исследователям и студентам лучше понять связи между многочисленными теоретическими идеями в этой области. Первоначальный набросок этих идей был представлен в Vellend (2010), и эта книга раскрывает предлагаемую версию теории, повторяя ключевые моменты более ранней статьи, но выходя далеко за ее пределы во многих отношениях” (с. 3)[2].

В книге четыре части, каждая из которых разбита на несколько глав. Первая часть “Подходы, идеи и теории в области экологии сообществ” состоит из двух глав, призванных установить область применения теории экологических сообществ и дать описание основных моделей сообществ, представляющих интерес.

[1] Работы, процитированные в рецензируемой монографии, не включены в список литературы данной рецензии.

[2] Если при цитировании указаны только страницы, то они имеют отношение к рецензируемой книге.

В главе “Как экологи изучают сообщества” (с. 9–19) автор подчеркивает важность взаимосвязи комплекса научных целей при изучении сообществ с решением множества самых разноплановых задач: от анализа межвидовых связей внутри фитопланктонного сообщества конкретного озера до выяснения вопроса, почему тысячи озер по всей территории страны различаются в зависимости от того, какие виды в них обнаружены. Иными словами, следует очень вдумчиво подходить к формулированию целей исследования, так как любое исследование в области экологии сообщества должно с самого начала определить, по крайней мере, три отправные точки: базовый (целевой) набор видов, пространственный масштаб обследования территории (принимая во внимание, что процессы и закономерности, наблюдаемые в одном масштабе, могут быть совершенно разными для других масштабов) и свойства сообщества, вызывающие интерес. Например, в водной экосистеме можно изучать фитопланктон (его продуктивность, фиторазнообразие, суточную динамику, пространственное распределение и пр.), взаимодействие зоопланктона и рыб или оценивать продукцию всего водоема. Здесь необходимо сознавать, что реакции любого локального сообщества являются откликом на смесь разномасштабных факторов, и поэтому для каждой задачи необходимо правильно выделить набор его различных свойств, которые мы бы хотели объяснить или прогнозировать (например, альфа-, бета- или гамма-разнообразие по Р. Уиттекеру (1980)).

В этой же главе Велленд рассуждает о том, что хорошо было бы в качестве теоретического идеала “рассматривать полный набор организмов, принадлежащих ко всем видам (вирусам, микробам, растениям, животным), обитающих в определенном месте и времени, как экологическое сообщество *sensu lato*” (с. 10). Однако на практике этот теоретический идеал почти не встречается, и приходится чем-то пренебрегать и выделять только базовые группы организмов, представляющих некоторые локальные популяции видов. Вслед за Лоро (Loreau, 2010), он использует представления о “горизонтальных сообществах” (схожих с “гильдией”, “ассамблеей”, “экологически сходной группой видов”, мозаичностью в растительности) с их экологически открытой системой, определяемой отношениями конкуренции, независимости, содружества, аменсализма между организмами различных видов, что обеспечивает им устойчивое сосуществование на определенном пространственно-временном интервале, противопоставляя их “вертикальным сообществам” (выраженная трофическая структура, ярусность в растительности). В этой связи укажем на исследования консорциативной связи планктонных и донных сообществ высокоминерализованных систем, проводимые в последние годы авторами рецензии (Zinchenko et al., 2019).

Глава 3 “Исторический очерк идей по экологии сообществ” (с. 20–36) посвящена рассмотрению последовательности исторических событий экологии сообществ, наиболее актуальных для горизонтальных сообществ. Правда, как отмечает сам автор, “в дополнение к моей главной цели, изложенной в этой главе (дать теорию экологических сообществ в историческом контексте), еще одна моя цель – рассказать о том, как экология сообществ стала восприниматься как беспорядок ([a mess]; *современная теоретическая экология представляется Велленду месивом из-за того, что отдельные модели описывают частные механизмы взаимодействий и практически не связаны друг с другом. – Авторы*), и как появились “строительные блоки” моей собственной теории” (с. 20). И здесь же он подчеркивает, что исторические фрагменты экологии сообществ оказалось трудно объединить вместе или выстроить по порядку, так как подобная последовательность исторических событий не является линейной. Велленд выделяет три основных периода развития теории: вербальное осмысление закономерностей сообществ по результатам наблюдений в полевых условиях (1920–1950 гг.), развитие количественных методов анализа локальных условий обитания и взаимодействия видов (1950–1990 гг.) и переход к изучению крупномасштабных процессов и многофакторному моделированию (начиная с 90-х годов XX века).

Так, в качестве примера осмысления экологических закономерностей приводится давняя дискуссия о дискретности/непрерывности растительного покрова (противостояние представлений Ф. Клементса [Frederic Edward Clements] и Г. Глизона [Henry Allan Gleason]). Сразу заметим[3], что более корректно связывать концепцию непрерывности с именем Л.Г. Раменского (это признано мировой научной общественностью – Major, 1962; Whittaker, 1962; Гиляров, 1988; Миркин, 1990; Rohde, 2006; Goodall, 2014) и говорить о *концепции Раменского–Глизона*. Методы многомерной ординации, предложенные в 1970-х годах и развивающиеся по настоящее время (Шитиков, Зинченко, 2019), позволили дать ответ на вопрос, какие экологические переменные лучше всего объясняют пространственную вариацию видового состава сообщества.

Нельзя переоценить огромное влияние на экологию сообществ методов моделирования дина-

[3] Здесь же следует высказать недоумение автору за полное игнорирование нашей отечественной научной экологической литературы: среди процитированных им 578 работ мы нашли лишь классическую монографию Г.Ф. Гаузе (1934 г.)...

мики популяций, в частности моделей взаимодействия видов типа Лотки–Вольтерра[4]. Именно такие модели (ориентированные на анализ одиночных и замкнутых сообществ, когда окружающая среда однородна в пространстве и времени) до сих пор несут объяснительную функцию экологической теории. И только к началу XXI в. были разработаны модели, которые учитывают взаимодействие нескольких локальных сообществ, существующих в неоднородных условиях – то, что сейчас мы называем "экология метасообществ" (metacommunity concept; Holyoak et al., 2005).

Что касается крупномасштабных моделей сообществ, то фактически автор противопоставляет аналитические модели Лотки–Вольтерра (функция объяснения) имитационным моделям крупных территорий (функция прогнозирования). И в этом контексте особую роль играет *нейтральная теория Белла–Хаббела* (Hubbell, 2001; Gilyarov, 2011; Розенберг, 2017), которая с XXI в. находится в центре внимания при изучении экологии сообществ. Скорее всего, именно сравнение нейтральной теории Белла–Хаббела с генетически нейтральной теорией Кимуры ("экологический дрейф" может действовать в естественных сообществах видов) и натолкнуло Велленда на расширительное толкование генетических представлений. Здесь же автор обсуждает и такие теоретические конструкции, как использование *нуль-моделей* для оценки статистической значимости наблюдаемых паттернов в структуре сообщества (Gotelli, Graves, 1996), акцент на отклонения от равновесия и "*патч-динамика*" ("*patch dynamics*") через возмущение (Pickett, White, 1985), а также использование полевых наблюдений для тестирования механизмов, лежащих в основе закономерностей развития сообществ (Hairston, 1989).

Вторая часть работы "Теория экологических сообществ" открывается главой 4 "Стремление к обобщению в экологии и эволюционной биологии" (с. 39–48). Глава начинается цитатой: "Заниматься наукой – значит искать повторяющиеся закономерности, а не просто собирать факты". Эту фразу из предисловия Мак-Артура к "Географической экологии" в последнее время часто цитируют. Но при этом не упоминается продолжение: "Никто не должен чувствовать, что честность и точность (*наблюдения и логика как правила научного метода. – Авторы*) способны лишить природу своей красоты" (MacArthur, 1972, p. 1). Возможно, под "красотой природы" Мак-Артур подразумевал ее сложность. Тогда понятным становится вывод Велленда – "таким образом, экологические сообщества можно рассматривать как продукт очень сложного набора процессов низкого уровня или как продукт довольно простого набора процессов высокого уровня" (с. 47), – так как он полностью соответствует одному из принципов системологии (науки о сложных системах (Флейшман, 1982; Розенберг, 2013, т. 1, с. 36)) – *принципу минимаксного построения моделей*. В соответствии с этим системологическим принципом теория должна состоять из простых моделей (min) систем нарастающей сложности (max). Другими словами, формальная сложность модели (например, число описывающих ее уравнений) не должна соответствовать неформальной сложности системы. Отсюда следует, что грубая модель динамики экосистемы (процесс высокого уровня) может оказаться проще более точной модели более простой системы (процесс низкого уровня). Этот принцип рассматривается как аналог *принципа* "*бритвы Оккама*". Таким образом, процессы высокого и низкого уровня относительны и "привязаны" к *принципам усложняющегося поведения сложных систем* и *иерархической организации мира*.

Вторая часть главы 4 и вся глава 5 ("Высокоуровневые процессы в экологии сообществ", с. 49–68) являются переложением статьи Велленда (Vellend, 2010). В основу своих теоретических построений автор положил аналогию процессов высокого уровня в экологии сообществ с четырьмя основными движущими силами в популяционной генетике: отбор, дрейф, мутация и поток генов. В результате "большая четверка" базовых процессов приобрела следующее содержание. *Отбор* – это детерминированное различие в приспособляемости особей разных видов, определяемое совокупностью экологических и биотических факторов. Соотношение относительных приспособляемостей, оцениваемых количеством потомства, производимого в единицу времени, является движущим механизмом селекции видов и формирования структуры сообщества в целом (чаще всего виды с высокой приспособляемостью постепенно становятся доминирующими, а плохо приспособленные – вымирают). *Дрейф* – это случайное (не объясненное детерминированными причинами) изменение демографических параметров популяции. *Рассеивание* (или миграция) включает в себя перемещение организмов в пространстве, и его влияние на динамику сообществ зависит от размеров и состава как сообществ, из которых происходят мигранты, так и тех, в которых они рассеиваются. В больших пространственных масштабах, таких как целые континенты, скорость *видообразования* также может непосредственно входить в математические модели в качестве ключевого детерминанта динамики сообщества.

[4] Эти исследования получили значительный импульс благодаря работам Р. Мак-Артура (Robert Helmer MacArthur; 1930–1972) и его коллег в 1960-х годах (Р. Левонтин [Richard Charles Lewontin; г. р. 1929], Э. Уилсон [Edward Osborne Wilson; г. р. 1929] и Р. Левинс [Richard "Dick" Levins; 1930–2016]; эта группа была названа "Кругом Мальборо" по имени маленького городка Мальборо (штат Вермонт, США), где они встретились в доме у Мак-Артура для обсуждения этих проблем (Odenbaugh, 2013).

Можно указать также на очень содержательную табл. 5.1, в которой представлен сокращенный перечень теорий, моделей, идей (всего 24; “более полная версия может оказаться как минимум в 3–4 раза больше (Palmer, 1994)” (с. 62)), подпадающих под экологическую теорию сообществ. Однако все эти теории и модели могут быть, по мнению автора, переосмыслены с использованием всего лишь четырех процессов: отбор (в нескольких различных формах), рассеивание, дрейф и видообразование.

Глава 6 “Имитационные модели динамики в экологических сообществах” (с. 69–90) фактически является количественной иллюстрацией предполагаемой динамики сообщества и выделения основных паттернов с помощью имитационных моделей. В разделе “Введение в моделирование” наше внимание привлек следующий пассаж: “Многие модели могут быть применены для прогнозирования и понимания динамики и структуры экологических сообществ. Обычно проводится различие между аналитическими моделями и численными или имитационными моделями. ⟨...⟩ Аналитические модели – это модели с “решением в аналитическом виде” или “общим” решением (closed-form or general solution). ⟨...⟩ Большим преимуществом таких моделей является то, что их поведение может быть понято достаточно точно, а результаты прослеживаются с использованием конкретных исходных параметров. Их также можно получить только с помощью бумаги и карандаша, и, возможно, самое главное, они эстетически очень привлекательны для математика” (с. 70). Полностью солидарны с Веллендом, что подтверждается и нашими текстами: “Любая естественнонаучная теория выполняет несколько функций, среди которых наиболее важными являются функции *объяснения* и *предсказания* наблюдаемых феноменов в исследуемом классе систем. ⟨...⟩ Построение аналитических моделей является, пожалуй, одним из наиболее красивых методов моделирования сложных систем. Действительно, аналитическая модель, построенная на основе небольшого числа достаточно правдоподобных гипотез, полностью находится в руках исследователя. Ее качественный анализ, проводимый без использования ЭВМ (или в крайнем случае ЭВМ выступает в качестве “большого арифмометра”, облегчающего только численное решение модели), претендует на выполнение объяснительной функции теории моделируемого класса систем” (Розенберг, 2013, т. 1, с. 36, 368). “Таким образом, данный подход позволил вывести “на кончике пера” те соотношения, которые в рамках вольтерровской математической теории конкуренции задаются (предполагаются) авторами моделей аксиоматически (изначально)” (Розенберг, 2012, с. 4).

Все представленные в книге имитации проводились с использованием свободно распространяемого языка программирования R (R Core Team, 2012); причем, чтобы максимизировать доступность, автор дал подробные объяснения для кода моделирования. Велленд рассматривает следующие имитационные модели[5]:

• нейтральная динамика локального сообщества из двух видов;

• динамика локального сообщества с постоянным и частотно-зависимым отбором (рис. 6.1–6.3 и 6.6 в книге);

• модель селекции, флуктуирующей во времени (рис. 6.4);

• динамика сообщества с задержанным отрицательным частотно-зависимым отбором (рис. 6.5);

• имитация дрейфа, отбора и рассеяния для нескольких участков (рис. 6.7–6.9);

• отбор на стадии рассеяния: компромисс между конкуренцией и колонизацией для двух связанных местообитаний (рис. 6.10);

• нейтральная модель большого сообщества с видообразованием (рис. 6.11);

• модель на основе теории островной биогеографии (рис. 6.12).

Содержательный вывод из этой главы состоит в том, что Велленд предпринял попытку “скрестить” объяснительную функцию аналитического моделирования с прогностической силой имитационного (насколько удачна эта попытка, покажет время). “Преобразовав некоторые простые правила того, как все меняется со временем, в язык, который может прочитать компьютер, мы можем сгенерировать множество прогнозов для эмпирического тестирования, в то же время предоставляя доступную отправную точку для понимания ключевых особенностей огромного класса экологических моделей для взаимодействующие видов. А лежащих в основе процессов высокого уровня поразительно мало: дрейф (в зависимости от размера сообщества), рассеяние, видообразование, несколько форм отбора и их вариация в пространстве и времени” (с. 88).

Четыре главы третьей части работы “Эмпирические доказательства” посвящены эмпирическим исследованиям, которые призваны дать подтверждение ряду гипотез, сделанных теорией экологических сообществ, а также раскрыть некоторые философские и методологические вопросы, каса-

[5] Нами выполнено тестирование этих моделей, а также перевод на русский язык содержательной части алгоритмов и комментариев к приводимым скриптам; все это можно найти в блоге “Экология с R” (https://stok1946.blogspot.com/; Шитиков, 2020). Там же можно ознакомиться с текстом рецензируемой книги и другими работами по использованию статистических методов и языка R в экологических исследованиях (например, Шитиков, Розенберг, 2014).

ющиеся различных способов, с помощью которых экологи изучают сообщества эмпирически. Вот эти главы:

• глава 7 “Природа эмпирических доказательств” (с. 93–106);

• глава 8 “Эмпирические доказательства отбора” (с. 107–137);

• глава 9 “Эмпирические доказательства экологического дрейфа и рассеяния” (с. 138–157);

• глава 10 “Эмпирические доказательства видообразования и пула видов” (с. 158–172).

В этих главах много интересных примеров и более детальных разъяснений четырех главных процессов. Например, дрейф – это результат случайных флуктуаций частот событий рождения, размножения и смерти. И здесь правомочен вопрос о том, является ли стохастичность фундаментальным атрибутом природы или просто необходимым свойством наших моделей, учитывая незнание важных детерминированных процессов (с. 138). Или, например, результат отбора, по большей части, легко обнаружить как статистическое отклонение от нулевой гипотезы или нулевой модели. И даже достаточно редкая форма отрицательного частотно-зависимого отбора (приспособленность фенотипа падает, когда он становится более распространенным) представляет большой интерес, учитывая его потенциальную роль в стабилизации сообществ и сохранении разнообразия.

Итак, главный и всеобъемлющий вывод третьей части монографии состоит в том, что все процессы высокого уровня могут быть важными детерминантами структуры и динамики сообщества. Этот простой и кажущийся очевидным вывод имеет несколько важных следствий. *Во-первых*, при отсутствии априорных знаний о конкретном сообществе нельзя исключать возможность того, что отбор (в любой из его форм), дрейф, рассеивание или видообразование оказывают существенное влияние на его структуру или динамику. *Во-вторых*, когда экологи говорят, что они “проверяют теорию или гипотезу”, это почти всегда относится к некой конкретной экосистеме. Крайне редко мы полностью отвергаем какую-либо теорию или гипотезу, поскольку нет никакой возможности проверить наши выводы, кроме как изучить все другие сообщества. Это делает применение критерия фальсифицируемости в науке (Поппер, 1983) весьма ограниченным в экологии. *Наконец*, как и в случае с другими биологическими науками, экология сообществ часто связана с вопросом об относительной важности различных процессов (например, какова важность отбора в сравнении с дрейфом при определении траектории и конечного состояния динамики локального сообщества?).

Последняя, четвертая часть “Выводы, размышления и перспективные направления деятельности” состоит из двух глав. В главе 11 “От процесса к закономерности и обратно” (с. 175–181) обсуждается относительная важность отдельных высокоуровневых процессов (что является приоритетом в экологии: процесс или вербальная закономерность?) и приводятся некоторые курьезы из области макроэкологии. В последнем случае в качестве примера обсуждается теория максимальной энтропии в экологии (maximum entropy theory of ecology), используемая для прогнозирования распределения численности видов (Harte, 2011; Harte, Newman, 2014). И именно в этом контексте Велленд один раз упоминает фрактальную геометрию как не пригодный инструмент для теории экологических сообществ (с. 181). Однако наш положительный опыт и полученные результаты использования фрактальных и мультифрактальных представлений для описания видовой структуры биотических сообществ (Гелашвили и др., 2013) позволяют утверждать обратное. Мультифрактальный анализ хотя и делает первые шаги в биоэкологических исследованиях, но его дальнейшее развитие, в частности для выявления связи между параметрами мультифрактального спектра и биотическими и абиотическими факторами, является актуальной задачей экологии.

В заключительной главе 12 “Будущее экологии сообществ” (с. 182–192) Велленд перечислил и раскрыл ряд новых, зарождающихся направлений исследований, которые кажутся ему особенно многообещающими. Среди них:

• *широкое внедрение некоторых объективно необходимых мета-анализов*[6] (в частности, нет обзоров влияния площади участка на бета-разнообразие или взаимосвязи между богатством видов и изоляцией участка среды обитания);

• *согласование и планирование пространственно распределенных экспериментов* (довольно трудно найти два настолько похожих исследования, чтобы их можно было количественно сравнить); решение этой проблемы видится Велленду во внедрении стандартизированной методологии упорядоченно распределенных экспериментов (coordinated distributed experiments) в различных странах одновременно[7];

• *экспериментальные тесты на изучение последствий от изменения размера сообщества* (как зави-

[6] Формальное объединение количественных доказательств двух или большего числа исследований по одной и той же проблеме (расширительно – критический обзор).

[7] В качестве примера такой кооперации называется сеть Nutrient Network (NutNet; https://nutnet.org/), объединяющая более чем 75 пастбищных участков по всему миру, изначально предназначенных для проверки влияния питательных веществ и травоядных на свойства растительных сообществ.

сят характер и параметры процессов в сообществе от размера изучаемого участка);

• *принудительное сокращение локальной иммиграции* (как зависят параметры и процессы в сообществе от рассредоточения сообществ и эффектов изоляции "пятен");

• *общность исследований по сосуществованию видов и видовому разнообразию* (на одном участке может быть больше видов, чем на другом, но не вследствие более сильного отрицательного частотно-зависимого отбора, а потому, что видовой пул содержит большее количество видов, которые могут переносить местные абиотические условия, или имеется больше видов-мигрантов);

• *сообщества и экосистемы как комплексные адаптивные системы: связь свойств сообщества с функциями экосистемы* (аналогия изучения динамики аллелей в популяциях и видов в сообществах; количественная популяционная генетика предлагает способ моделирования эволюционных изменений внутри вида путем сосредоточения внимания на наследуемом фенотипе; сходный подход может быть использован для описания динамики распределения признаков на уровне сообщества);

• *количественная оценка относительной важности различных процессов или факторов*, но с существенными ограничениями в каждом конкретном случае;

• *разработка базового набора моделей сообществ на основе процессов высокого уровня* (экология сообществ богата математическими моделями, но нет способов простой связи одной модели с другой; есть удачные примеры построения обобщенных аналитических моделей сообществ, эффективно объединяющих теорию отбора [через нишевое пространство] и нейтральную теорию (Noble, Fagan, 2014));

• *многоуровневый синтез идей в экологии сообществ* (Велленд задает вопрос о том, возможен ли еще более широкий синтез, объединяющий горизонтальные сообщества, пищевые или взаимные сети в единую структуру, и констатирует, что "у меня нет ответа на этот вопрос" (с. 191)).

Завершая свою монографию, Велленд пишет (с. 192): "Наконец, все эти соображения приводят меня к мысли, что грандиозный синтез (если он когда-либо произойдет) не будет включать в себя перенос одной структуры или теории в другую, или дальнейшее развитие современного направления исследований. Скорее всего, кто-то посмотрит на всю проблему с совершенно другого ракурса, который мы (или, по крайней мере, я) в данный момент даже не можем понять. Когда это время придет, возможно, эта книга будет некоторой частью "проблемы", которая нуждается в исправлении. В то же время я предпринял попытку дать теоретическую основу, с помощью которой можно было бы понять, что именно надо исправить".

В конце монографии находим список цитированной литературы (с. 193–224) из 579 наименований и предметный указатель (с. 225–229).

А мы, завершая рецензию, сделаем еще несколько замечаний. *Во-первых*, когда Велленд говорит об эволюции (в генетическом или экологическом плане) и о более быстрых изменениях (сукцессиях), он попадает в ловушку временнòй разномасштабности. Академик Г.А. Заварзин (2007, с. 334), на наш взгляд, четко разделил понятия динамики и развития на три группы: "рассмотрим проблему в трех аспектах: собственно развития как эволюции, обусловленной саморазвитием системы, последовательной смены одних организмов другими и, наконец, бытия – пребывания "здесь и сейчас" в настоящем. Именно анализ, направленный на первичные понятия и их логическую связь, приводит к скептицизму и сомнению в устоявшейся системе ценностей".

*Во-вторых*, Велленд и в предисловии, и по ходу книги несколько раз говорит о том, что эта монография предназначена студентам старших курсов и аспирантам. Нам представляется, что исходная сложность материала делает монографию, прежде всего, направленной на преподавателя и специалиста по экологии сообществ (несмотря на то, что Велленд старался и в книге много удачных таблиц и рисунков-схем, которые делают излагаемые идеи вполне доступными для понимания).

*Наконец*, отметим, что одним из признаков хорошей книги является большое количество интересных, хотя и спорных мыслей, которые включают у читателя "генератор идей". В этом отношении книга Велленда очень хороша, потому что она служит "наведению интуиции" (по Эшби (Ashby, 1957, p. 272)).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А.,* 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологи. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та. 370 с.

*Гиляров А.М.,* 1988. Соотношение органицизма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общ. биологии. Т. 49. № 2. С. 202–217.

*Гиляров А.М.,* 2013. Современная экология под грузом естественной истории // Журн. общ. биологии. Т. 74. № 4. С. 243–252.

*Заварзин Г.А.,* 2007. Бытие и развитие: эволюция, сукцессия и хаэссеитас // Вестн. РАН. Т. 77. № 4. С. 334–340.

*Миркин Б.М.,* 1990. О растительных континуумах // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 2. С. 316–326.

*Поппер К.,* 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 606 с.

*Розенберг Г.С.,* 2012. Экология и системология: синтез теории // Биосфера. Т. 4. № 1. С. 1–7.

*Розенберг Г.С.,* 2013. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; изд. 2-е, исп. и доп. Тольятти: Кассандра. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с. Свободный доступ: http://www.ievbras.ru/books/books.html.

*Розенберг Г.С.,* 2017. О нейтральной теории биоразнообразия (заметки переводчика) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 26. № 3. С. 27–33.

*Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б.,* 2013. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. Т. 5. № 4. С. 375–384.

*Уиттекер Р.,* 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.

*Флейшман Б.С.,* 1982. Основы системологии. М.: Радио и связь. 368 с.

*Шитиков В.К.,* 2020. Имитационные модели для анализа процессов в экологических сообществах. http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/R/Blog/16_Vellend.pdf.

*Шитиков В.К., Розенберг Г.С.,* 2014. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.

*Шитиков В.К., Зинченко Т.Д.,* 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) // Теор. и прикл. экология. № 1. С. 5–11.

*Ashby W.R.,* 1957. An Introduction to Cybernetics. L.: Chapman & Hall LTD. 295 p.

*Gilyarov A.M.,* 2011. In search for universal patterns in the organization of communities: The concept of neutrality has paved the way to a new approach // Biol. Bull. Rev. V. 1. № 1. P. 13–25.

*Goodall D.W.,* 2014. A century of vegetation science // J. Veget. Sci. V. 25. P. 913–916.

*MacArthur R.*, 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. N.Y.: Harper and Row. 269 p.

*Major J.,* 1962. Autecological evaluation of Russian plants // Ecology. V. 43. № 1. P. 177–179.

*Rohde K.,* 2006. Nonequilibrium Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 236 p.

*Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.Ch.J. et al.,* 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions // J. Ecol. V. 101. № 1. P. 58–67.

*Whittaker R.H.,* 1962. Classification of natural communities // Bot. Rev. V. 28. № 1. P. 1–239.

*Zinchenko T.D., Shitikov V.K., Golovatyuk L.V., Gusakov V.A., Lazareva V.I.*, 2019. Analysis of relations between communities of hydrobionts in saline rivers by multidimensional block ordination // Inland Water Biol. V. 12. № 2. P. 104–110.