

На правах рукописи

**Якимов Василий Николаевич**

**ФРАКТАЛЬНОСТЬ ВИДОВОЙ И  
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СООБЩЕСТВ: РАЗРАБОТКА КОНЦЕПЦИИ И  
ВЕРИФИКАЦИЯ**

**03.00.16 – экология**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Нижний Новгород**

**2007**

Работа выполнена на кафедре экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И.Лобачевского

**Научный руководитель:**

доктор физико-математических наук,  
доктор биологических наук, с.н.с.

Иудин Дмитрий Игоревич

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, доцент

Азовский Андрей Игоревич

доктор физико-математических наук

Яхно Владимир Григорьевич

**Ведущая организация:**

Институт экологии Волжского бассейна  
Российской академии наук (г. Тольятти)

Защита состоится «30» мая 2007 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета Д.212.166.12 Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, биологический факультет

E-mail: [ecology@bio.unn.ru](mailto:ecology@bio.unn.ru)

факс: (8312) 65-85-92

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского

Автореферат разослан «28» апреля 2007 года

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук,

доцент

Г. А. Кравченко

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### 1.1. Актуальность проблемы

Пространственная и видовая структуры биологических сообществ традиционно находятся в центре внимания теоретической экологии. На первый взгляд, эти вопросы имеют мало точек пересечения и классические подходы к описанию этих структур разработаны совершенно независимо друг от друга. Описание пространственной структуры на уровне сообщества связано с зависимостью видового богатства от площади (species-area relationship, SAR); для описания видовой структуры сообщества используются ранговые распределения видов, модели распределения видов по численности, а также кривые накопления видов.

Использование степенного закона для формализации кривой накопления видов позволило Маргалёфу (1992) сформулировать мысль о возможности существования фрактальной структуры биологических сообществ. Применительно к степенной форме SAR к аналогичному выводу пришли Harte et al. (1999). Возникновение представлений о самоподобии и фрактальности биологических сообществ является естественным продолжением тенденции к проникновению теории фракталов в экологию. Этот процесс можно условно разделить на три этапа. Первый из них был связан с необходимостью описания пространственной сложности тех или иных биотопов, в частности горных массивов, речных систем, почвы, коралловых рифов и т.д. На втором этапе пришел черед описания фрактального распределения отдельных видов. Наконец, на третьем этапе встал вопрос о самоподобии внутренней структуры самих сообществ.

Дальнейшим развитием фрактального подхода к описанию сообщества является переход к использованию мультифрактального формализма (Иудин, Гелашвили, 2002; Иудин и др., 2003; Borda-de-Agua et al., 2002; Iudin, Gelashvili, 2003). Этот подход был предложен независимо двумя группами исследователей для разных аспектов структуры сообществ: Д. И. Иудин и Д. Б. Гелашвили предложили использовать мультифрактальный анализ для характеристики видовой структуры, а Borda-de-Agua и коллеги акцентировали свое внимание на проблеме пространственного распределения.

Математические основы применения мультифрактального анализа подробно разработаны и изложены в диссертации доктора физико-математических наук Д. И. Иудина «Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ», представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук и защищенной в 2006 г. Применение этого математического аппарата позволяет перейти от качественного описания видовой структуры (в терминах видового богатства) к количественному (в терминах видового разнообразия) и открывает широкие перспективы мультимасштабной характеристики биологического сообщества как сложной неравновесной системы.

Таким образом, подробная теоретическая проработка применения мультифрактального анализа к структуре биологического сообщества, а также эмпирическая верификация такого подхода на материале различных сообществ представляется одной из актуальных задач современной теоретической экологии, что и предопределило цель и задачи нашего исследования.

### 1.2. Цель исследования

Теоретическое обоснование возможностей и ограничений применения мультифрактального анализа для описания структуры биологических сообществ, а также апробация предлагаемого подхода на материале модельных и натуральных сообществ.

### **1.3. Задачи исследования**

1. Детализация концепции мультифрактального спектра как обобщенного геометрического образа видовой структуры сообщества и развитие его подробной экологической интерпретации.
2. Эмпирическая верификация мультифрактального подхода на материале видовой структуры различных водных и наземных сообществ.
3. Эмпирическая верификация мультифрактального подхода на материале пространственной структуры наземных сообществ.
4. Рассмотрение динамических моделей многовидовых сообществ на предмет изучения их возможной мультифрактальной структуры.

### **1.4. Научная новизна**

Предложенная автором формализация фрактального характера накопления видового богатства и разнообразия в виде моно- и мультифрактальной гипотез, соответственно, является дальнейшим развитием методологии принципа самоподобия в применении к структуре биологического сообщества. Впервые предложены количественные механизмы фальсификации этих гипотез.

Развита и уточнена биологическая интерпретация основных элементов мультифрактального спектра, показана возможность адекватного сопоставления результатов мультифрактального анализа с результатами анализа, основанного на использовании традиционных индексов.

На предмет верификации фрактальных гипотез рассмотрены 7 биологических сообществ, в том числе 2 водных и 5 наземных, из них 5 – впервые. Верификация гипотез проведена как для случая видовой структуры (4 сообщества), так и для случая пространственной структуры (3 сообщества). Показано соответствие 6 сообществ монофрактальной гипотезе, а 5 сообществ – также и мультифрактальной гипотезе.

Обнаружена и исследована мультифрактальная структура сообществ, моделируемых системами взаимодействующих частиц (модели избирателя и контактного процесса с мутациями). Разработана нейтральная модель многовидового сообщества в непрерывном пространстве и времени, исследованы ее основные свойства, показано наличие мультифрактальной структуры в некотором диапазоне параметров.

### **1.5. Научно-практическая значимость работы**

Полученные результаты проливают свет на вопросы унификации традиционных индексов видового разнообразия, давно и успешно применяемых в самых различных областях экологических исследований.

### **1.6. Апробация работы**

Результаты работы были представлены на VIII Всероссийском популяционном семинаре (Нижний Новгород, 2005), IX Всероссийском популяционном семинаре (Уфа, 2006), IX съезде гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006).

### **1.7. Публикации**

По материалам диссертации опубликовано 10 работ, из них 3 – в рецензируемых отечественных журналах.

### **1.8. На защиту выносятся следующие положения:**

1. Формализованные в виде моно- и мультифрактальной гипотез представления о наличии фрактальной и мультифрактальной структуры сообщества и механизмы верификации этих гипотез.
2. Уточненная и детализированная интерпретация мультифрактального спектра в контексте традиционного анализа видовой структуры сообщества.

3. Результаты мультифрактального анализа видовой и пространственной структуры семи биологических сообществ, для пяти из которых (макрозообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора; зоопланктон Чебоксарского водохранилища; мелкие млекопитающие Нижегородского Заволжья; насекомые луговых сообществ и саванны, Миннесота, США; растительное сообщество дюнных понижений, Бельгия), подтверждена справедливость мультифрактальной гипотезы.
4. Возникновение мультифрактальной структуры в динамических моделях многовидовых сообществ в дискретном и непрерывном пространстве.

### **1.9. Структура и объем диссертации**

Диссертация изложена на 125 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, собственных результатов и их обсуждения, заключения, выводов, библиографии. Работа проиллюстрирована 29 рисунками и 1 таблицей. Список литературы включает 113 источников.

Автор выражает сердечную признательность своему учителю Давиду Бежановичу Гелашвили и научному руководителю Дмитрию Игоревичу Иудину, без тесного взаимодействия с которыми данная работа навряд ли имела бы место. Диссертационная работа в значительной части основана на эмпирических данных, полученном в результате сотрудничества с коллегами из ННГУ (Шурганова Г. В., Пухнаревич Д. А.), НГПУ (Дмитриев А. И.), Университета Миннесоты, США (Тилман Д.), Университета Калифорнии, США (Грин Дж.), Университета Гента, Бельгия (Босуит Б.), а также Центра по изучению тропических лесов, США. Автор выражает глубокую признательность коллегам за предоставленную возможность работы с разнообразным эмпирическим материалом.

## **2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

### **2.1. Описание наборов эмпирических данных**

Материалом для верификации разработанных теоретических положений (конкретно: моно- и мультифрактальной гипотез) в работе послужили разнообразные эмпирические данные. В сборе и первичной обработке этих данных автор участия не принимал. Сами данные любезно предоставлены автору для анализа коллегами из различных организаций. Всем коллегам выражается огромнейшая благодарность. Без использования такого широкого спектра материала сама верификационная сторона работы навряд ли была бы возможна.

*Зообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора (Нижний Новгород).* Данные любезно предоставлены Д. А. Пухнаревичем (ННГУ, кафедра экологии).

На территории Щелоковского хутора 1963-1967 годах был сооружен каскад из трех прудов, которые представляют собой единую систему. Изучение макрзообентоса проводилось в летние сезоны 1998-2002 годов. Пробы отбирались ежемесячно на 8 станциях (2 – на Верхнем пруду, по 3 – на Среднем и Нижнем) дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата  $1/40 \text{ м}^2$ . Обработка проб осуществлялась по стандартной методике. Численность организмов определялась методом прямого счета.

*Зоопланктон Чебоксарского водохранилища.* Данные любезно предоставлены Г.В. Шургановой (ННГУ, кафедра экологии).

Данная работа содержит результаты исследования зоопланктона р. Волги на трассе строительства Чебоксарского водохранилища в «доводохранилищный» период, а также зоопланктона Чебоксарского водохранилища – с момента его образования (1981 г.) по 2002 г. Пробы зоопланктона отбирались количественной сетью Джели в разные сезоны каждого года на 18 стационарных станциях. Отбор осуществлялся путем тотальных ловов

от дна до поверхности. Непосредственно в анализе были использованы данные о численностях видов, обнаруженных в пробе, без пересчета в плотности.

**Мелкие млекопитающие Нижегородского Заволжья.** Данные любезно предоставлены А. И. Дмитриевым (НГПУ).

Исследования мелких млекопитающих проводились в разных биотопах северного и южного природно-территориальных комплексов Заволжья. Относительный учет грызунов и насекомоядных проводился методом ловушко-суток. Давилки Геро расставлялись в линию на расстоянии 5 метров друг от друга со стандартной приманкой на одни (редко двое) суток.

**Насекомые луговых сообществ и саванны (Миннесота, США).** Данные любезно предоставлены Д. Тилманом (Университет Миннесоты, США) и Э. Симанном (Университет Райс, США).

Исследование сообщества насекомых проводилось в луговых и саванновых сообществах национального парка «Кедровая лощина», Миннесота, США. Выборки собирались сачком по стандартной методике в течение сезона 1992 года на 48 точках. Выборка содержит насекомых, отловленных в полдень за 100 взмахов сачком диаметром 38 см при движении вдоль трансекты длиной 50 м. Сбор насекомых производился каждые 15 дней с середины мая до середины сентября.

**Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия).** Данные любезно предоставлены Б. Босуит (Университет Гента, Бельгия).

Данные собраны в 4 заповедниках, расположенных в дюнном ландшафте побережья Бельгии и северной Франции. Для исследования были выбраны сходные участки растительности в дюнных понижениях (формируются на побережье вследствие ветровой эрозии). Всего было заложено 14 площадок размером 2x2 м. Каждая из площадок была разбита на 64 квадрата размером 25x25 см. В каждом из таких квадратов было определено проективное покрытие всех встреченных видов растений.

**Растительное сообщество серпентинитового луга (Калифорния, США).** Данные любезно предоставлены Дж. Грин (Университет Калифорнии, США).

Данные собраны в национальном парке МакЛафлина (Калифорния, США). Для исследования был выбран участок растительности на серпентинитовой почве размером 8x8 м. Участок был выбран так, что на нем отсутствуют корневищные травы, поэтому оказалось возможным определить количество растений в экземплярах. Заложённая площадка была разбита на 256 квадратов размером 50x50 см, в каждом из которых было определено число растений каждого вида. Данные были собраны в период с начала мая по конец июня 1998 года.

**Дождевой тропический лес (Панама).** Данные любезно предоставлены Центром по исследованию тропических лесов Смитсоновского института.

В 1981 году на острове Барро Колорадо (Barro Colorado Island, BCI, Панама) в дождевом тропическом лесу была заложена площадка площадью 50 га (500x1000 м). Раз в 5 лет на этой площадке проводятся мониторинговые обследования, в ходе которых маркируются, определяются до вида и картируются все стволы, диаметр которых превышает 1 см на высоте около 1.5 м. К настоящему моменту завершены 6 обследований (1981-1983гг, 1985, 1990, 1995, 2000 и 2005 г.). База данных представляет собой свод стволов, для каждого из которых указаны видовая принадлежность, координаты, диаметр и статус.

## 2.2. Организация данных и алгоритм увеличения выборки при проверке моно- и мультифрактальной гипотез

Типичный набор данных о видовой структуре того или иного сообщества представляет собой набор выборок, отобранных на нескольких станциях в течение нескольких временных отрезков (например, в течение сезона). В этом случае возможно проведение мультифрактального анализа при соблюдении следующих условий: 1. все имеющиеся в

распоряжении выборки относятся к одной генеральной совокупности, то есть являются выборками из одного сообщества; 2. все выборки отобраны и обработаны по единой методике (крайне желательно использование одного и того же оборудования); 3. в распоряжении исследователя имеется некоторое правило, по которому можно объединять выборки.

Например, имеется набор выборок из гидробиоценоза, отобранных на нескольких объектах (например, системе озер) в течение сезона (например, весной, летом и осенью). Пусть для каждого объекта пробы отбирались на нескольких станциях стандартным оборудованием и обрабатывались одним и тем же оператором. Тогда в качестве данных для анализа послужат численности (либо биомасса) видов в каждой пробе, а также в пробах, полученных в результате объединения проб внутри станций, озер и тотальной объединенной пробе. В данном случае мы будем иметь 4 иерархических уровня (отдельные пробы – станции – озера – полное сообщество).

Несколько проще обстоит дело при анализе пространственной структуры. В этом случае данные имеют строгую геометрическую привязку и объединение можно проводить согласно критерию геометрической близости, тем более что изучается зависимость некоторой величины (при мультифрактальном анализе – моментов  $M_q$ ) от площади.

Данные по пространственной структуре могут быть двух типов. В одном случае исследуемая площадь разбивается на минимальные единицы (скажем, квадраты), в которых фиксируется набор видов и их представленности. В другом случае фиксируются непосредственно координаты организмов (например, деревьев) и их видовая принадлежность.

Если обследованная площадь покрыта сеткой квадратов, то SAR (либо зависимость  $M_q$  от площади) рассчитывается по следующему алгоритму: квадраты последовательно объединяются в блоки 2x2, 3x3, 4x4 и т.д., то есть осуществляется проход всей площади окошком увеличивающегося размера, для каждого размера окна полученные характеристики усредняются. Если же данные представлены в координатном виде, то можно выбирать внутри обследованной площади пробные точки, и фиксировать видовое богатство при увеличении радиуса окружности с центром в данной точке. Данные по разным пробным точкам также усредняются.

### 2.3. Статистический анализ линейности связи

Линейность связи является стандартным предположением практически любого регрессионного анализа. Чаще всего это предположение оставляется на совести исследователя, который решает применить регрессионный анализ. Статистическим критерием линейности связи может служить анализ корреляционного отношения (Шитиков и др., 2003). Однако этот метод подразумевает разбиение диапазона данных на подынтервалы, причем «по эмпирическим соображениям в каждой ячейке совместной корреляционной решетки для двух показателей должно быть не менее 6-8 измерений» (Шитиков и др., 2003, с. 270). Другая стратегия анализа заключается в том, что подбирается несколько функциональных форм зависимости и выбирается наилучшая. В частности, можно подбирать полином  $n$ -й степени. Очевидно, что полином более высокой степени будет заведомо лучше аппроксимировать зависимость по сравнению с полиномом меньшей степени. Вопрос заключается в том, значимо ли это улучшение статистически. Применительно к нашей ситуации с тестированием линейности связи можно поступить следующим образом: методами нелинейного регрессионного анализа подобрать зависимость полиномом второй степени, значимость коэффициента регрессии при квадратичном члене будет означать, что зависимость существенно нелинейна, если же квадратичный член не вносит значимого вклада, линейной аппроксимации вполне достаточно. Это так называемый критерий криволинейности (Sokal, Rohlf, 1995; Berntson, Stall, 1997).

## 2.4. Алгоритм построения мультифрактального спектра

Для каждой из выборок набора данных (в том числе и тех, которые получены в результате объединения исходных) рассчитывается набор представленностей  $\{p_i\}$ , а по нему набор значений моментов распределения особей по видам  $M_q$  для некоторого диапазона значений порядка моментов (обычно мы выбирали диапазон  $q$  от -5 до 5 с шагом 0.2, то есть -5, -4.8, -4.6 и т.д.). Для каждого из моментов по графику зависимости от масштаба (суммарной численности особей в выборки, либо обследованной площади) в билогарифмической трансформации методом наименьших квадратов определяется скейлинговый показатель  $\tau(q)$ . Зависимость же скейлинговых показателей от порядка момента переводится в мультифрактальный спектр преобразованием Лежандра (5).

## ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### 3. СТЕПЕННОЙ ХАРАКТЕР НАКОПЛЕНИЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА КАК ПРОЯВЛЕНИЕ САМОПОДОБИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА

#### 3.1. Формулировка монофрактальной гипотезы

Степенной закон, описывающий ту или иную структуру, часто свидетельствует о том, что эту структуру можно в том или ином смысле считать фракталом. Применительно к структуре биологических сообществ степенные законы используются для описания накопления видового богатства при росте выборочного усилия. Можно выделить два аспекта такого накопления. В контексте видовой структуры рассматривается зависимость видового богатства от размера выборки (функция экологической неаддитивности по А.П.Левичу). Ее формализация в виде степенного закона была предложена Маргалевым:

$$S = N^k, \quad (1)$$

где  $S$  – число видов,  $N$  – число особей, а  $0 \leq k \leq 1$  – было предложено рассматривать как индекс разнообразия.

В контексте же пространственной структуры рассматривается зависимость видового богатства от площади {species-area relation, SAR}. Здесь так же наиболее распространенной формой описания является степенной закон:

$$S = cA^z, \quad (2)$$

где  $A$  – площадь,  $c$  и  $z$  – константы.

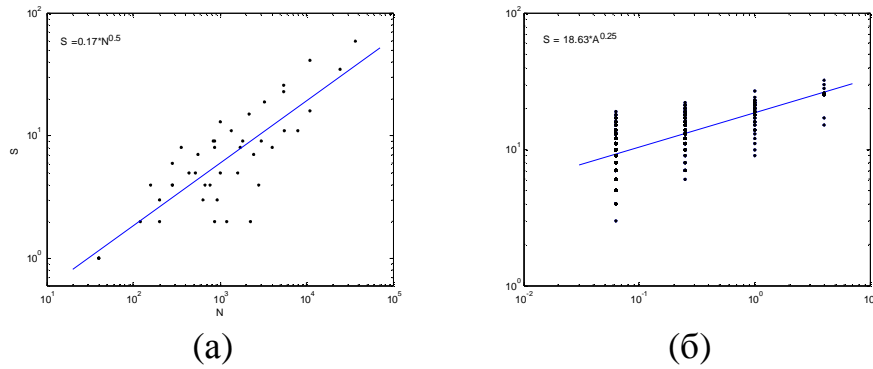
Мы рассматриваем сообщества, подчиняющиеся соотношениям (1) и (2) как фракталы и интерпретируем соответствующие показатели степени  $k$  и  $z$  как фрактальные размерности. Само же предположение о наличии фрактальной структуры в том или ином сообществе в смысле рассмотренных соотношений будем называть монофрактальной гипотезой.

#### 3.2. Эмпирическая верификация монофрактальной гипотезы

Необходимо выяснить характер зависимости между размером выборки и видовым богатством. Степенные зависимости (1) и (2) легко трансформируются в линейную в билогарифмических координатах. Поэтому механизм фальсификации монофрактальной гипотезы заключается в применении критерия криволинейности связи к зависимости логарифма видового богатства от логарифма выборочного усилия (численность отловленных особей, количество ловушко-суток, число объединенных проб, площадь). Нелинейной будем считать зависимость, для которой уровень значимости квадратичного члена в полиноме второй степени достигает стандартного значения в 5% (или 0.05 в долях).

Оговоримся отдельно касательно терминологии, используемой в данной работе. Автор придерживается эпистемологической концепции К. Р. Поппера (2003). Согласно этой концепции рост научного знания происходит благодаря смелому выдвижению





**Рис. 1. Графики накопления видового богатства как функция выборочного усилия в билигарифмических координатах**  
**а - Макрозообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора**  
**б - Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия)**

предположений, или научных гипотез, и последующей тщательной проверке этих предположений. Такую проверку обозначают термином верификация. Однако сущность объективного знания состоит в том, что его нельзя никоим образом доказать. Всегда останутся возможности для опровержения самой тщательно проверенной научной гипотезы. Для признания же той или иной гипотезы научной необходима сама возможность опровержения этой гипотезы, или ее фальсификации. Именно в этом состоит главное отличие научного знания от ненаучного: ненаучную теорию нельзя опровергнуть, для нее отсутствует механизм фальсификации. Соответственно термины верификация и фальсификация применительно к выдвигаемым нами гипотезам мы используем именно в рамках этой эпистемологической концепции. В данном случае термин фальсификация не несет какого-либо отрицательного оттенка. Наличие механизмов фальсификации гипотезы является преимуществом и даже необходимым качеством научной гипотезы, а никак не ее недостатком.

Рассмотрим подробно верификацию монофрактальной гипотезы для видовой структуры сообщества макрозообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора (Нижний Новгород). Данные могут быть организованы в следующую иерархическую схему: отдельные выборки (33) – станции на прудах (8) – пруды (3) – тотальная выборка. Итого имеем 4 вложенных уровня иерархии и 45 выборок. Полученный по такой схеме график  $S(N)$  в билигарифмических координатах приведен на рис. 1а. Зависимость носит линейный характер. Критерий криволинейности связи свидетельствует о том, что линейную гипотезу отвергнуть нельзя, уровень достоверности для квадратичного члена составляет 0.64. Индекс Маргалефа  $k$  (наклон графика, оцененный методом наименьших квадратов) составляет 0.5.

Аналогичный анализ, проведенный для видовой структуры сообщества зоопланктона Чебоксарского водохранилища, сообщества мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья и сообщества насекомых луговых сообществ и саванны (Миннесота, США) свидетельствует о соблюдении соотношения (1).

Обратимся к верификации монофрактальной гипотезы для пространственной структуры растительного сообщества дюнных понижений (Бельгия). SAR для сообщества дюнных понижений строится следующим образом: на каждой из 14 площадок исходный квадраты (площадью  $0.0625\text{м}^2$ ) группируются в блоки  $n \times n$ , для  $n = 1, 2, 4, 8$ . В каждом из блоков определяется видовое богатство. Все точки откладываются на одном графике. Полученный график SAR для растительного сообщества дюнных понижений приведен на рис. 1б. Точки на графике группируются в «колонки», поскольку используются дискретные значения площади. SAR хорошо описывается степенной зависимостью. Критерий криволинейности не позволяет отбросить линейную гипотезу, значение уровня достоверности для квадратичного члена составляет 0.1. Наклон  $z$  составляет 0.25.

Аналогичный анализ, проведенный для растительного сообщества серпентинитового луга (Калифорния, США) отклонений от соотношения (2) также не обнаруживает. Такие отклонения обнаруживаются при анализе пространственной структуры древесного яруса дождевого тропического леса (Панама). Для этого сообщества критерий криволинейности фиксирует достоверные отклонения от линейности билогарифмической SAR. В данном случае можно считать монофрактальную гипотезу фальсифицированной и утверждать, что пространственное распределение древесного яруса дождевого тропического леса в обследованном диапазоне масштабов (5м–1000м) свойством самоподобия не обладает.

Таким образом, мы видим, что степенной характер накопления видовой богатства при росте выборочного усилия является характерной чертой множества сообществ и монофрактальная гипотеза для них выполняется, соответственно эти сообщества обладают свойством самоподобия. Отдельно следует обратить внимание на обнаруженный случай отсутствия самоподобия в пространственной структуре древесного яруса растительного сообщества дождевого тропического леса. Это сообщество намеренно выбрано нами в качестве контр-примера, демонстрирующего, что выдвинутая нами монофрактальная гипотеза не является чем-то абсолютным. Она выполняется далеко не во всех сообществах.

#### **4. АДАПТАЦИЯ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОГО ФОРМАЛИЗМА ДЛЯ ОПИСАНИЯ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ**

##### **4.1. Разработка аппарата обобщенных фрактальных размерностей как инструмента анализа видовой разнообразия сообщества**

Анализ видовой богатства представляет своего рода первое приближение к полноценному анализу видовой структуры. В рамках такого описания роли отдельных видов в формировании структуры сообщества нивелированы: видовой богатство фиксирует лишь факт наличия того или иного вида в выборке, игнорируя его представленность и степень доминирования. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением особей выборки по видам. Это обстоятельство указывает на необходимость использования теории мультифракталов – неоднородных фрактальных объектов, для полного описания которых, в отличие от регулярных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины, его фрактальной размерности  $D$ , а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно. Причина этого заключается как раз в том, что наряду с чисто геометрическими характеристиками, определяемыми величиной  $D$ , такие фракталы обладают и некоторыми статистическими свойствами.

В эксперименте исследователь имеет дело с относительными частотами распределения особей по видам  $p_i = n_i / N$ , где  $n_i$  – число особей  $i$ -го вида,  $N$  – размер пробной выборки, а  $i$  пробегает значения от единицы до полного числа видов  $S$ , обнаруженных в пробе. Вектор  $p = (p_1, \dots, p_S)$  называется вектором относительной представленности видов. Количество ненулевых компонент этого вектора дает число обнаруженных видов. При наличии нескольких независимых проб можно получить пробу большего размера, осуществляя покомпонентное сложение исходных векторов относительной значимости. Очевидно, что  $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ .

Представление о структурном самоподобии сообществ позволяет не только найти связь между известными индексами, применяемыми для оценки видовой разнообразия, но и ввести целый ряд новых. Традиционные индексы видовой разнообразия определяются различными мерами на пространстве относительных частот. Рассмотрим обобщение этой процедуры.

Введем моменты распределения особей по видам:

$$M_q(N) = \sum_{i=1}^S p_i^q \propto N^{t(q)}, \quad (3)$$

и обобщенные размерности Реньи:

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{t(q)}{1-q}, \quad (4)$$

Величина  $-\infty < q < +\infty$  называется порядком момента, а показатель  $t(q)$  характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в выражении (3) является обобщением формулы Маргалефа и, очевидно, совпадает с последней при  $q = 0$ .

В общем случае можно получить бесконечное число обобщенных размерностей  $D_q$ , поэтому неоднородный фрактальный объект называют мультифракталом. Для однородных фракталов  $D_q = D = const$ , поэтому их часто также называют монофракталами.

Покажем взаимосвязь индексов разнообразия и некоторых обобщенных размерностей  $D_q$ . Для  $q=0$  результат очевиден:  $D_0 = k = \frac{\ln S(N)}{\ln N}$ . Можно показать, что для  $q=1$ :

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N},$$

где  $H$  есть ни что иное как информационный индекс видового

разнообразия Шеннона. Для  $q=2$ :  $D_2 = -\frac{\ln C}{\ln N}$ , где  $1/C = D_s$  – известный индекс видового

разнообразия Симпсона. Для  $q = 1/2$ :  $D_{1/2} = \frac{\ln m}{\ln N}$  или  $m = N^{D_{1/2}}$ , где  $m$  – известный в

экологической литературе индекс Животовского (1980)  $m = \left[ \sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right]^2$ . Заметим, что для

доли редких видов  $h = 1 - m/S$  (Животовский, 1980) легко можно получить:  $h = 1 - N^{D_{1/2} - D_0}$ .

Неожиданным может показаться отсутствие классических аналогов индексов разнообразия для размерностей Реньи с отрицательными  $q$ . Вместе с тем значение таких индексов представляется чрезвычайно важным при выявлении роли редких видов.

Рассмотрим, например, обобщенную размерность Реньи для  $q = -1$ :  $D_{-1} = \frac{1}{2} \frac{\ln M_{-1}}{\ln N}$ , где

наибольший вклад в значение величины момента  $M_{-1}$ , представляющего собой сумму обратных частот, дают именно редкие виды:  $M_{-1} = \sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}$ .

Можно продолжить вычисления и получить весь спектр обобщенных размерностей  $D_q$  для любых  $q$  в интервале от  $-\infty$  до  $\infty$ .

Обобщенные размерности практически не зависят от численности сообщества и являются своеобразными структурными инвариантами однотипных систем, отличающихся друг от друга размерами.

## 4.2. Мультифрактальный спектр как обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества

Свойства мультифрактала полностью описываются характерным для него набором обобщенных фрактальных размерностей  $D_q$ , который, в свою очередь, может быть представлен в виде некоторой нелинейной функции  $t(q)$ . Однако величины  $D_q$  не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в обычном понимании. Поэтому наряду с ними используется так называемая функция мультифрактального спектра  $f(a)$ . Ее получают путем преобразования Лежандра функции  $t(q)$ :

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq}t(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + t(q) \end{cases} . \quad (5)$$

Переменная  $a$  ("индекс сингулярности") и неотрицательная функция  $f(a)$  ("спектр сингулярностей") дают представление о мультифрактальности структуры сообщества, полностью эквивалентное представлению через  $q$  и  $t(q)$ , то есть, с учетом второго равенства в выражении (4), фактически эквивалентное представлению через спектр обобщенных размерностей Реньи. Преимущество функции мультифрактального спектра состоит в том, что ее значения представляют собой размерности неких однородных фрактальных подмножеств из исходного множества, которые дают доминирующий вклад в моменты распределения при заданных  $q$ . Кроме того, график функции  $f(a)$  компактен и не уходит на бесконечность.

В случае равнопредставленности видов спектральная функция  $f(a)$  стягивается в точку, лежащую на прямой  $f(a)=a$ . Существует еще одна характерная точка  $a_H=a(q=1)$  кривой  $f(a)$ , в которой прямая, проведенная через начало координат под углом  $45^\circ$  к положительному направлению оси  $a$ , касается кривой  $f(a)$ . В этой точке значения индекса сингулярности и спектральной функции равны друг другу и совпадают с индексом  $D_I$ .

Индекс сингулярности  $a$  характеризует асимптотическое поведение подмножества видов с фрактальной размерностью  $f(a)$  при увеличении численности. Он показывает, насколько быстро убывает удельное число представителей данного вида при увеличении суммарной численности  $N$ :

$$p_i(N) \propto N^{-a_i} . \quad (6)$$

Обратимся к существующим аналогиям между фрактальным анализом геометрических объектов и анализом разнообразия биологических сообществ. В обоих случаях занимаемое объектом пространство разбивается на ячейки. В случае биологического сообщества такое разбиение происходит неявно, так как для элементов сообщества все пространство возможностей изначально разбито на таксономические категории (чаще всего в качестве таких ячеек выступают виды). Подсчет числа составляющих сообщество видов (то есть определение видового богатства сообщества) аналогичен подсчету занятых ячеек при определении размерности однородного фрактала. Таким образом, анализ видового богатства сообщества можно сопоставить с монофрактальным подходом к анализу неоднородных объектов.

Как биологическое сообщество, так и геометрический мультифрактал обладают гетерогенностью (в сообществах, например, выделяются доминантные и редкие виды), поэтому при простом подсчете занятых ячеек теряется важная информация. Чтобы этого избежать, биологи переходят к анализу видового разнообразия сообществ, что аналогично переходу к мультифрактальному анализу. В обоих случаях это сводится к определению содержимого каждой из ячеек в отдельности. Итогом является описанный выше набор долей  $\{p_i\}$ . Для сообщества  $p_i$  – это относительная представленность особей  $i$ -го вида. Далее, исходя из этого набора, можно вычислить различные индексы видового разнообразия (Шеннона, Симпсона и др.), а также целые семейства индексов (обобщенные энтропии и размерности Реньи, числа Хилла).

При применении мультифрактального формализма к структуре сообщества это сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью. Так, например, можно выделить подмножество доминирующих видов, подмножество субдоминантов и т.д. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать видовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует относительную представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также можно интерпретировать как скорость убывания

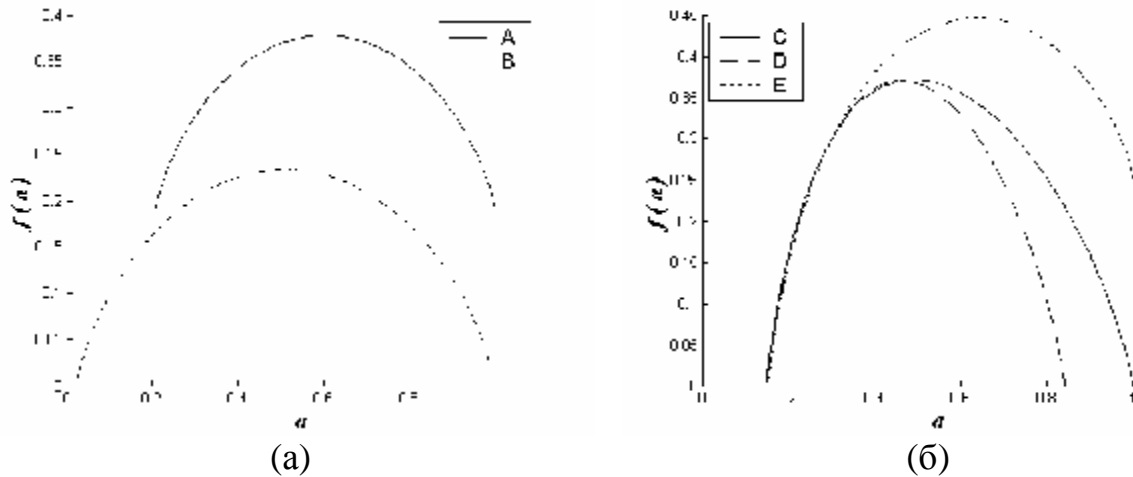


Рис. 2. Мультифрактальные спектры для гипотетических сообществ А – Е

доли вида (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» близко к нулю, означает присутствие в сообществе сильных доминантов (причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование); наличие же точек, лежащих близко к единице, означает присутствие в сообществе редких видов. Расстояние между крайними точками спектра можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выровненности видов в сообществе: чем оно больше, тем меньше выровненность, и наоборот. Крайним вариантом выровненности является равнопредставленность видов; при этом весь спектр схлопывается в единственную точку, ордината которой соответствует монофрактальной размерности сообщества.

Рассмотрим в качестве примера несколько искусственных выборок из некоторых гипотетических сообществ. Пусть выборки из сообществ А и В характеризуются следующими наборами представленностей:

$$A = (100 \ 100 \ 100 \ 10 \ 10 \ 10 \ 1 \ 1 \ 1),$$

$$B = (100 \ 10 \ 1).$$

В этих двух сообществах можно условно выделить три группы видов: доминирующие ( $n_i=100$ ), обычные ( $n_i=10$ ) и редкие ( $n_i=1$ ). Мультифрактальные спектры для этих сообществ представлены на рис. 2а. Очевидно, что разнообразие во всех трех группах в сообществе А (по три вида) больше чем в сообществе В (только по одному виду). Соответственно спектр для сообщества А везде выше спектра для сообщества В (фрактальные размерности подмножеств сообщества А, характеризующие разнообразие в этих подмножествах, больше размерностей аналогичных подмножеств сообщества В). Отличается также площадь под кривой спектров. Степень доминирования в сообществе В выше, поэтому крайняя левая точка спектра находится ближе к нулю, а площадь под кривой спектра больше.

Рассмотрим еще три сообщества:

$$C = (40 \ 15 \ 10 \ 10 \ 1),$$

$$D = (40 \ 15 \ 10 \ 10 \ 2),$$

$$E = (40 \ 15 \ 10 \ 10 \ 1 \ 1 \ 1).$$

Эти сообщества обладают сходной структурой. Это отражается в том, что левые восходящие ветви спектров (рис. 2б) практически полностью совпадают. Отличия же наблюдаются в области редких видов. Единственный редкий вид сообщества D имеет большую представленность по сравнению с единственным редким видом сообщества C; на спектрах это проявляется в том, что крайняя правая точка спектра (соответствующая подмножеству наиболее редких видов) для сообщества D расположена левее аналогичной точки спектра для сообщества C. Сообщество E имеет три редких вида с минимальной

Традиционные индексы видового разнообразия и доминирования для гипотетических сообществ А-Е

Показатели	Сообщества				
	А	В	С	Д	Е
Индекс Шеннона $H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	1.45	0.35	1.23	1.28	1.35
Индекс Пиелу $e = H/\ln S$	0.66	0.32	0.78	0.80	0.70
Индекс доминирования Симпсона $C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0.27	0.82	0.35	0.34	0.33
Индекс разнообразия Симпсона $D = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$	3.66	1.22	2.85	2.92	3.00
Индекс Маргалефа $k = \ln S/\ln N$	0.38	0.23	0.37	0.37	0.45
Индекс Животовского $m = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i}\right)^2$	5.42	1.80	4.04	4.18	4.87
Доля редких видов $h = 1 - \frac{m}{S}$	0.40	0.40	0.19	0.16	0.30

представленностью ( $n_{min}=1$ ), поэтому правая ветвь спектра для сообщества *E* расположена выше соответствующих ветвей спектров для сообществ *C* и *D*.

Основные выводы о разнообразии и доминировании в рассмотренных гипотетических сообществах, полученные посредством мультифрактального анализа можно получить и при использовании традиционных индексов (табл. 1). Так, например, сообщества *A* и *B* резко отличаются по разнообразию и по выровненности, о чем свидетельствуют индексы Шеннона, Симпсона, Пиелу.

Особого обсуждения в данном случае заслуживает поведение доли редких видов *h* Животовского (1980), поскольку это практически единственный индекс, специально созданный для анализа редких видов, тогда как другие традиционные индексы не придают этой группе значения. В сообществах *A* и *B* доля редких видов одинакова. Сообщества *C* и *D* содержат по одному относительно редкому виду, однако в сообществе *D* этот вид менее редок, поэтому показатель *h* больше в сообществе *C*. Сообщество же *E* включает 3 редких вида и соответственно доля здесь еще больше.

Таким образом, результаты мультифрактального анализа приведенных гипотетических сообществ находятся в полном соответствии с результатами анализа с использованием традиционных экологических индексов. Преимущество же мультифрактального спектра заключается в том, что он объединяет информацию о разных аспектах разнообразия (традиционно получаемую через множество различных индексов) и представляет собой наглядную графическую иллюстрацию.

#### 4.3. Мультифрактальная гипотеза и механизм ее верификации

В предыдущих разделах было показано, каким образом можно адаптировать мультифрактальный формализм для описания видовой структуры неоднородного биологического сообщества, показана взаимосвязь различных размерностей Реньи с классическими индексами видового разнообразия, а также введено понятие мультифрактального спектра, который предлагается использовать в качестве обобщенного геометрического образа видовой структуры сообщества.

Мультифрактальный анализ представляется мощным инструментом анализа видовой структуры биологических сообществ, однако его применение связано с предположением о

том, что видовая структура биологического сообщества действительно обладает свойством самоподобия и само сообщество можно трактовать как мультифрактал. Зафиксируем это положение под названием мультифрактальной гипотезы.

Рассмотрим теперь возможные механизмы верификации мультифрактальной гипотезы. Ключевую роль в этом плане играет поведение моментов  $M_q$  при изменении масштаба системы, то есть при увеличении размера выборки, а также поведение относительных частот  $p_i$  отдельных видов. Согласно второму равенству в выражении (3) моменты распределения особей по видам должны изменяться согласно степенному закону при увеличении размера выборки. Можно, таким образом, для верификации мультифрактальной гипотезы строить графики зависимости  $M_q(N)$  в билогарифмических координатах, при этом существенные отклонения от линейности этих графиков будут свидетельствовать о фальсификации гипотезы. Для выявления отклонений от линейности можно использовать статистический критерий криволинейности связи (см. раздел 2.3). Отметим, что моменты с порядками  $q < 1$  (в том числе и отрицательными) увеличиваются с ростом размера выборки, а моменты с порядками  $q > 1$ , наоборот, уменьшаются.

С другой стороны, можно сосредоточить внимание на относительных частотах отдельных видов. Согласно соотношению (6) частоты  $p_i$  должны уменьшаться согласно степенному закону при увеличении размера выборки. Таким образом, в целях верификации мультифрактальной гипотезы можно строить графики зависимости  $p_i(N)$  и отслеживать, следуют ли они степенному закону (то есть линейны ли они в билогарифмическом масштабе). Однако этот второй механизм верификации мультифрактальной гипотезы сопряжен с некоторыми техническими сложностями приложения к структуре биологического сообщества. Дело в том, что при анализе относительных частот во внимание можно принимать только те выборки, в которых данный конкретный вид присутствует. Поэтому такого рода анализ чаще всего возможен лишь для небольшой группы широко распространенных (доминирующих) видов.

При использовании двух описанных механизмов верификации мультифрактальной гипотезы к пространственным данным они модифицируются таким образом, что отслеживается зависимость моментов  $M_q$  и относительных частот  $p_i$  от площади  $A$ .

## 5. ЭМПИРИЧЕСКАЯ ВЕРИФИКАЦИЯ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОЙ ГИПОТЕЗЫ

### 5.1. Видовая структура сообществ

Здесь представлены результаты подробной верификации мультифрактальной гипотезы только для макрозообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора.

Увеличение выборки будем проводить следуя иерархической схеме, описанной в п. 3.2.1. На рис. 3 приведены билогарифмические графики изменения моментов  $M_{-1}$  и  $M_3$  при росте размера выборки. Линейный характер изменения момента  $M_{-1}$  в билогарифмических координатах сомнений не вызывает. Разброс облака точек на графике для момента  $M_3$  довольно велик, но существенных отклонений от линейности не наблюдается. Критерий криволинейности связи также достоверных отклонений от линейности не выявляет: значения уровня достоверности для квадратичного члена при аппроксимации зависимостей полиномом второй степени составляет соответственно 0.28 и 0.83. Линии на графиках отражают аппроксимацию зависимости методом наименьших квадратов, наклон этих линий есть оценка  $\tau(q)$ . Таким образом, анализ характера изменения моментов распределения особей по видам при изменении масштаба не дает оснований отвергнуть мультифрактальную гипотезу.

Обратимся теперь к анализу поведения относительных частот  $p_i$  отдельных видов. Графики  $p(N)$  в билогарифмических координатах для двух видов представлены на рис. 4. Видно хорошее соответствие приведенных зависимостей степенному закону (аппроксимации методом наименьших квадратов обозначены на графиках линиями).

Итак, проведенный анализ не позволяет нам отвергнуть мультифрактальную гипотезу в отношении сообщества макрозообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора, а наоборот свидетельствует о хорошем соблюдении необходимых для мультифрактального анализа степенных зависимостей.

График зависимости скейлинговых показателей  $\tau$  от порядка момента  $q$  приведен на рис. 5а. Функция  $\tau(q)$  гладкая, невозрастающая. Соответствующий ей мультифрактальный спектр приведен на рис. 5б.

Для других рассмотренных в диссертации сообществ (зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища, сообщество мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья, сообщество насекомых луговых сообществ и саванны, Миннесота, США) результаты аналогичны, отвергнуть мультифрактальную гипотезу нет оснований. Для всех этих сообществ также построены мультифрактальные спектры.

## 5.2. Пространственная структура сообществ.

### 5.2.1. Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия)

Верификацию мультифрактальной гипотезы для пространственных данных начнем со случая растительного сообщества дюнных понижений. Билогарифмические графики зависимости моментов распределения особей по видам приведены на рис. 6. Отдельные точки на этих графиках соответствуют 14 заложеным в разных заповедниках площадкам. Отметим как большой разброс значений моментов на отдельных площадках, так и общее соответствие их изменения степенному закону. Критерий криволинейности связи достоверных отклонений от линейности не обнаруживает. Соответствующие значения уровня достоверности для квадратичного члена при аппроксимации зависимостей полиномом второй степени составляют 0.1 и 0.26. Билогарифмические графики зависимости относительных представленностей двух видов от площади представлены на рис. 7. Представленности демонстрируют существенный разброс, однако их зависимость от площади линейна в билогарифмическом масштабе.

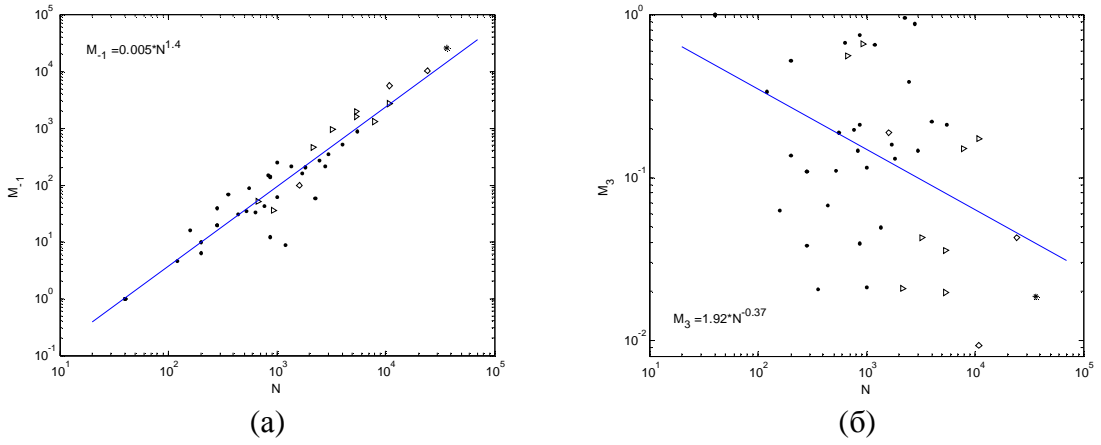
Таким образом, у нас нет оснований отвергнуть мультифрактальную гипотезу о самоподобии пространственного распределения видового разнообразия растительного сообщества дюнных понижений в масштабах от 25 см до 2 м. Проведем мультифрактальный анализ видовой структуры этого сообщества. График зависимости скейлинговых показателей  $\tau$  от порядка момента  $q$  приведен на рис. 8а, соответствующий ей мультифрактальный спектр – на рис. 8б. Полученный спектр имеет аномалию – правая нисходящая ветвь уходит в отрицательную область по значению функции (то есть по ординате).

### 5.2.2. Растительное сообщество серпентинитового луга (Калифорния, США)

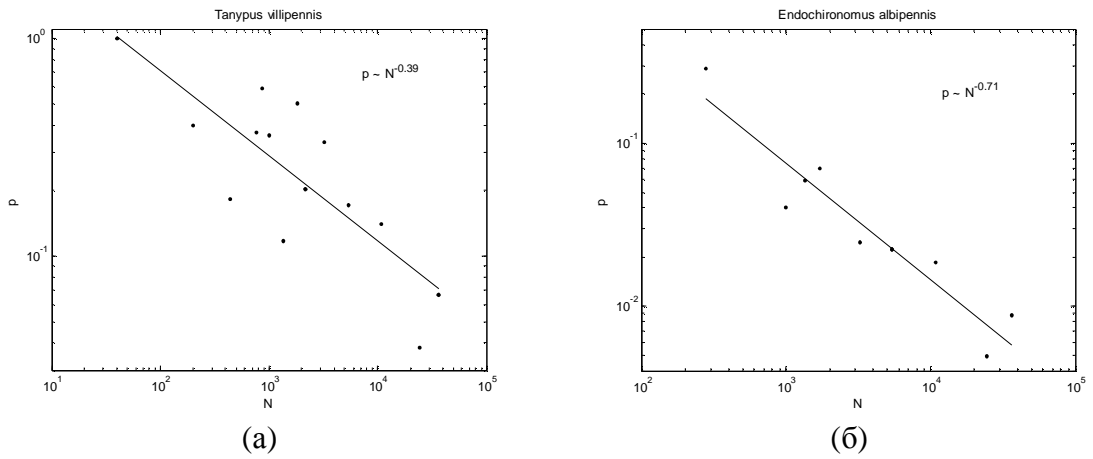
Анализ билогарифмических графиков зависимости моментов распределения особей по видам показывает, что рост моментов с отрицательным и нулевым порядком происходит в соответствии со степенным законом, моменты же положительных порядков снижаются с ростом площади явно нестепенным образом. Критерий криволинейности связи подтверждает эти выводы. Значения уровня достоверности для квадратичного члена при аппроксимации полиномом второй степени составляют для моментов  $M_{-1}$  и  $M_0$  0.16 и 0.35. Для моментов же  $M_{1.5}$  и  $M_3$  эти значения составляют 0.035 и 0.014. Для моментов с положительным порядком  $q$  снижение с ростом площади не соответствует линейной зависимости в билогарифмических координатах. Здесь мы наблюдаем явное несоответствие мультифрактальной гипотезе.

Аналогичные отклонения имеются и в поведении относительных представленностей отдельных видов. Относительная представленность вида-доминанта (*Vulpia microstachys*) имеет тенденцию к увеличению с ростом площади (аппроксимация билогарифмического графика методом наименьших квадратов дает положительный наклон). Относительные представленности остальных видов снижаются с ростом площади, однако характер этого

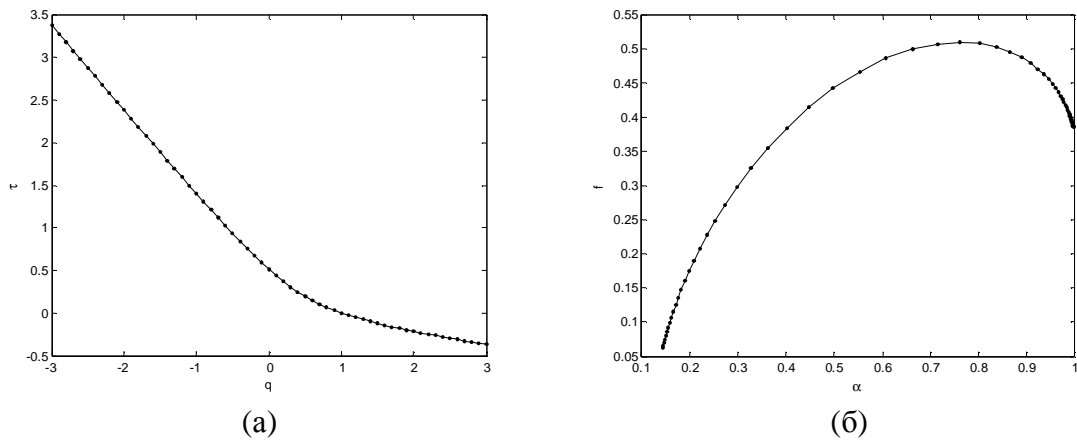




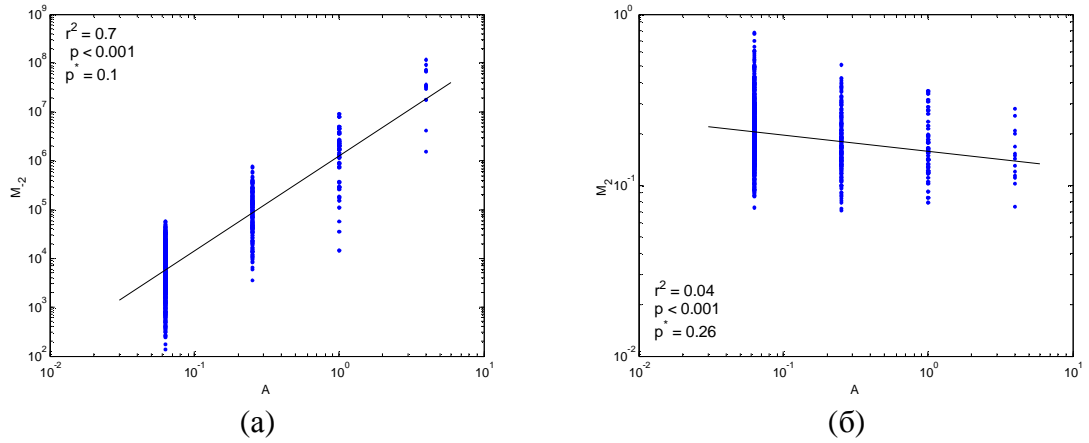
**Рис. 3. Макрозообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора. Графики изменения моментов распределения особей по видам как функция размера выборки. ● – отдельные пробы, + – станции, ◇ – пруды, \* – полная выборка**



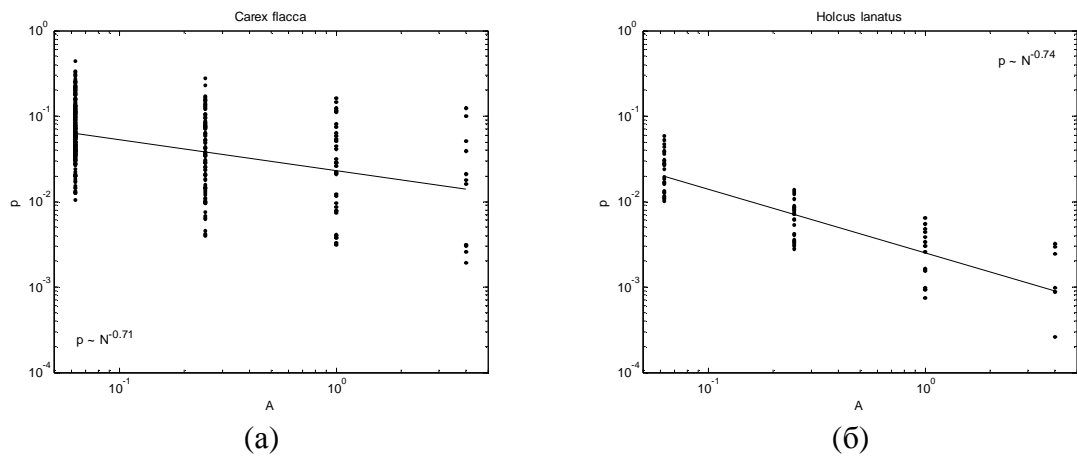
**Рис. 4. Макрозообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора. Относительные представленности отдельных видов как функция размера выборки**



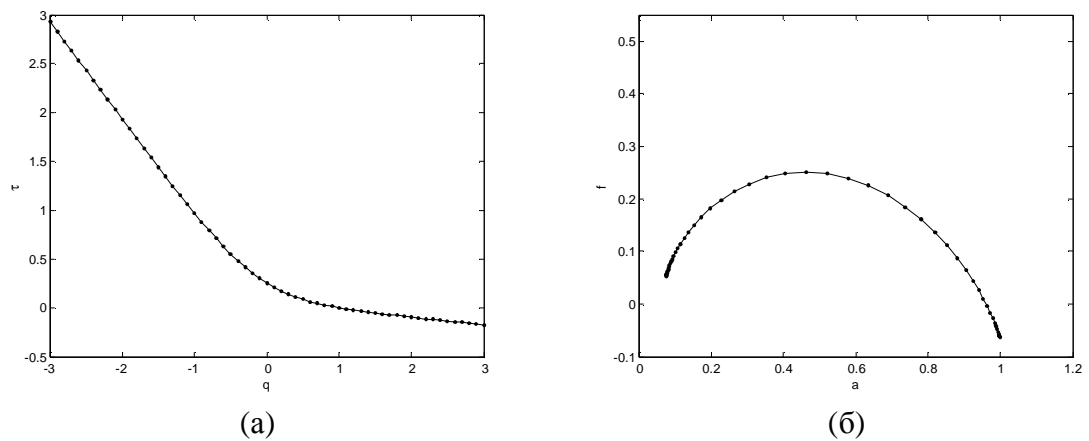
**Рис. 5. Макрозообентос прудов-водохранилищ Щелоковского хутора. Графики зависимости скейлинговых показателей  $\tau$  от порядка момента  $q$  (а) и мультифрактальный спектр (б)**



**Рис. 6. Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия). Графики изменения моментов распределения особей по видам как функция площади**



**Рис. 7. Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия). Относительные представления отдельных видов как функция площади**



**Рис. 8. Растительное сообщество дюнных понижений (Бельгия). Графики зависимости скейлинговых показателей  $\tau$  от порядка момента  $q$  (а) и мультифрактальный спектр (б)**

снижения в некоторых случаях носит степенной характер, в других же – имеются явные отклонения.

Итак, проведенная верификация мультифрактальной гипотезы в отношении растительного сообщества серпентинного луга позволяет с уверенностью отвергнуть эту гипотезу. Отклонения от степенного закона наблюдаются в поведении моментов положительного порядка, а также в поведении относительных представленностей множества видов, в том числе и вида-доминанта. Соответственно можно утверждать, что видовая структура рассмотренного сообщества в масштабах от 25 см до 4 м свойством самоподобия в смысле мультифрактального формализма не обладает. Особый интерес этот факт представляет в свете того, что скейлинг видового богатства в данном сообществе в указанном диапазоне масштабов следует степенному закону (SAR имеет степенной вид). В данном случае мы имеем ситуацию, когда монофрактальная гипотеза выполняется, мультифрактальная же – нет. Это свидетельствует об отсутствии эквивалентности между этими гипотезами.

### 5.2.3. Дождевой тропический лес, древостой (Панама)

Отклонения от степенного закона наблюдаются в поведении моментов всех порядков: как положительных, так и отрицательных. Моменты с отрицательным и нулевым порядком растут медленнее, чем того требует степенная зависимость, моменты положительных порядков снижаются медленнее. Нестепенной характер изменения моментов подтверждается статистическим анализом криволинейности связи: для всех моментов уровень достоверности квадратичного члена при подгонке зависимости величины момента от площади в бипологарифмических координатах составляет величину, меньшую 0.001, что позволяет с уверенностью говорить о нестепенном характере зависимости. Соответственно мы видим несоответствие мультифрактальной гипотезе. Интересно отметить, что в этом случае отклонение от мультифрактальности направлено в другую сторону: если в сообществе серпентинитового луга моменты положительных порядков снижались быстрее, чем того требует степенной закон, то здесь эти моменты снижаются наоборот медленнее (соответствующие графики выгибаются не вверх, а вниз).

Анализ изменения относительных представленностей отдельных видов также свидетельствует об отклонениях от мультифрактальности. Можно выделить две формы зависимости  $p(A)$ . Относительная представленность части видов снижается с ростом площади лишь до определенного предела, далее же остается неизменной.

Таким образом, проведенная верификация мультифрактальной гипотезы для 7 рассмотренных сообществ свидетельствует о наличии мультифрактальной структуры 5 сообществ. Для двух сообществ мультифрактальная гипотеза фальсифицирована. Такой результат свидетельствует, с одной стороны, о широком распространении мультифрактальности в натуральных сообществах, а с другой стороны, о том, что по крайней мере некоторые сообщества этим свойством не обладают.

## 6. ДИНАМИЧЕСКИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ, ПРОЯВЛЯЮЩИЕ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНУЮ СТРУКТУРУ

В качестве дополнительной апробации мультифрактального анализа в применении к структуре биологических сообществ нами предпринят поиск элементов мультифрактальности в динамических многовидовых моделях биологических сообществ.

Мы рассмотрели две модели в дискретном пространстве: модель избирателя с мутациями и модель контактного процесса с мутациями (Durrett, Levin, 1996). Особенностью пространственной структуры сообществ в этих моделях является наличие двух регионов степенного скейлинга моментов распределения видов по численностям: на малых масштабах и на больших масштабах. На малых масштабах сообщества гетерогенны

и проявляют мультифрактальную структуру, на больших гетерогенность теряется и сообщество представляет собой монофрактал.

Нами также рассмотрена аналогичная модель в непрерывном пространстве. Эта модель сконструирована на основе модели взаимодействующих популяций, предложенной в работе Volker, Pacala (1997), и получившей развитие в работах Law, Dieckmann (2000, 2003). Мы добавили туда элемент нейтральности и видообразования (следуя нейтральной теории Hubbell, 1997, 2001). В полученной модели также обнаружен степенной скейлинг и мультифрактальность в некотором диапазоне параметров.

## ВЫВОДЫ

1. Степенной характер накопления видового богатства при росте выборочного усилия, проявляющийся во многих сообществах, свидетельствует о самоподобии структуры этих сообществ. Такие сообщества можно рассматривать как фракталы с фрактальной размерностью, равной показателю Маргалефа. Однако этим свойством обладают не все сообщества.
2. Для полной характеристики сообщества стандартного фрактального анализа недостаточно. Для учета гетерогенности сообщества необходим переход к мультифрактальному анализу.
3. Разработана экологическая интерпретация мультифрактального спектра. Показано, что мультифрактальный спектр является эффективным инструментом анализа видового разнообразия.
4. Мультифрактальная структура обнаружена в наземных и водных сообществах. Показано также, что мультифрактальная структура не обязательно присутствует в сообществах, проявляющих фрактальную структуру.
5. Выявлено два типа отклонений от мультифрактальной гипотезы. В одном случае моменты распределения особей по видам с порядками  $q \leq 0$  растут степенным образом при увеличении размера выборки, моменты же с положительными порядками снижаются быстрее, чем того требует степенной закон. В другом случае моменты всех порядков изменяются медленнее по сравнению со степенной зависимостью.
6. Мультифрактальная структура обнаружена в динамических моделях многовидовых сообществ в дискретном пространстве. В моделях избирателя и контактного процесса с мутациями сообщество гетерогенно лишь на малых масштабах, на больших масштабах происходит гомогенизация и мультифрактальность теряется.
7. Разработана динамическая многовидовая нейтральная модель сообщества в непрерывном времени и пространстве. Показано наличие для нее мультифрактальной структуры в некотором диапазоне параметров.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Шурганова Г. В., Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н. Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докл. Всероссийской конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья (29 октября - 3 ноября 2002, Борок, Россия). Ярославль: ИЭВБ РАН, 2002. С. 329-330.
2. Гелашвили Д.Б., Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Розенберг Г.С. Мультифрактальность видовой структуры гидробиоценозов Волжского бассейна // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3. Тез. докл. Междунар. конф. (15-19 сентября 2003. Тольятти). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С.62.

3. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжский экологический журнал. 2004. №3. С. 227-245.
4. Якимов В. Н., Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И. Применение мультифрактального формализма для анализа видовой структуры // Вестник ННГУ. Сер. Биология. 2005. Вып. 2(10). С. 94-99.
5. Шурганова Г. В., Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н. Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Материалы Всероссийской конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья (29 октября - 3 ноября 2002, Борок, Россия). Ярославль: ИЭВБ РАН, 2005. С. 294-309.
6. Якимов В.Н. Фрактальный анализ перколяционной модели биологического сообщества // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара (Н. Новгород, 11-15 апреля 2005 г.). Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. С. 492-494.
7. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 70-79.
8. Якимов В.Н. Мультифрактальная структура нейтральных сообществ, моделируемых однослойными системами взаимодействующих частиц // Особь и популяция – стратегии жизни. Сборник материалов IX Всероссийского популяционного семинара (Уфа, 2-6 октября 2006 г.) Уфа: Изд. дом ООО «Вилли Окстер», 2006. Ч. 2. С. 418-423.
9. Минин А.Е., Клевакин А.А., Логинов В.В., Постнов Д.И., Якимов В.Н. Динамика видового разнообразия рыбных сообществ Горьковского и Чебоксарского водохранилищ // IX съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.), тез. докл., т II. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 37.
10. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. С. 115-124.