

На правах рукописи



**СНЕГИРЕВА
Мария Сергеевна**

**ФРАКТАЛЬНОСТЬ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ
ПАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, РЕПТИЛИЙ
И НАСЕКОМЫХ**

Специальность: 03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2010

Работа выполнена на кафедре экологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского»

Научный руководитель: доктор физико-математических наук,
доктор биологических наук
Иудин Дмитрий Игоревич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
профессор
Ануфриев Георгий Александрович
доктор биологических наук
профессор
Дмитриев Александр Иванович

Ведущая организация: Институт экологии Волжского бассейна
РАН (г. Тольятти)

Защита диссертации состоится «29» сентября 2010 г. в 15 часов на заседании диссертационного совета Д.212.166.12 Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского» по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1, биологический факультет.

E-mail: ecology@bio.unn.ru

факс: (831) 462-30-85

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

Автореферат разослан «27» августа 2010 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Н. И. Зазнобина

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Исследование видовой структуры биотических сообществ является актуальным направлением современной теоретической экологии и постоянно находится в сфере пристального внимания и оживлённых дискуссий среди экологов (Левич, 1980; Одум, 1986; Гелашвили и др., 2004; 2008; Гиляров, 2007; McGill et al., 2007). Одним из перспективных направлений изучения пространственной и видовой структуры сообществ свободноживущих организмов в настоящее время является подход с применением методов фрактального анализа (Иудин, 2006; Азовский и др. 2007; Гелашвили и др., 2007; 2008), основанного на концепции самоподобия (Мандельброт, 2002). Однако в отношении симбионтов, в частности, паразитов, вопрос применимости фрактального формализма остаётся открытым. Известно, что, несмотря на строго антагонистический характер взаимоотношений хозяина и паразита, в коэволюционном аспекте они могут сосуществовать неопределенно долго (Проворов, 2001). По мнению ряда авторов (Frank, 1992; Råberg et al., 2007), причина заключается в том, что «эволюционные затраты» на поддержание в популяциях партнёров аллелей устойчивости и вирулентности делает «невыгодным» сохранение суперустойчивых форм хозяина и супервирулентных форм паразита. Если это так, то закономерен вопрос о характере видовой структуры сообществ паразитов, отвечающих критерию «эволюционной экономичности». Далее, если видовая структура сообщества хозяев, например, свободноживущих мелких млекопитающих, отвечает принципу самоподобия (Гелашвили и др., 2008), т.е. имеет черты фрактальности, то можно ли ожидать наличие фрактальной организации видовой структуры сообществ их паразитов, и, в частности, эндопаразитов, например, гельминтов? Аналогичный вопрос можно поставить в отношении макросообщества паразитов, под которым понимают совокупность всех паразитов, как эндо-, так и эктопаразитов, из популяции хозяина (Балашов, 2000). В качестве модели можно рассмотреть макросообщество паразитов прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.). Наконец, правомочен ли вопрос о фрактальности видовой структуры сообществ паразитоидов, удобной моделью которых являются наездники-ихневмониды?

Таким образом, изучение возможностей и ограничений применимости принципа самоподобия для характеристики видовой структуры сообществ паразитов является актуальным.

Цель исследования: теоретический анализ и верификация фрактальности видовой структуры паразитарных сообществ на примере гельминтов микромаммалий, паразитов прыткой ящерицы и сообществ наездников-ихневмонид.

Задачи исследования:

1. Провести анализ фрактальности видовой структуры сообществ гельминтов грызунов **сем. Muridae** на примере желтогорлой (*Sylvaemus flavicollis* Melchior), лесной (*S. uralensis* Pallas) и полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas).
2. Провести анализ фрактальности видовой структуры сообществ гельминтов грызунов **сем. Cricetidae** на примере обыкновенной (*Microtus arvalis* Pallas) и

рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Schreber).

3. Провести анализ фрактальности видовой структуры сообщества гельминтов обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus* Linnaeus, **сем. Soricidae**).

4. Провести анализ фрактальности видовой структуры макросообщества паразитов прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, **сем. Lacertidae**).

5. Провести анализ фрактальности видовой структуры сообществ паразитоидов на примере наездников-ихневмонид (**сем. Ichneumonidae**).

Научная новизна работы. Впервые на примере гельминтофауны микромаммалий и паразитофауны прыткой ящерицы с применением мультифрактального формализма показано, что видовая структура сообществ паразитов является самоподобным, или фрактальным объектом. Впервые обосновано применение принципа самоподобия к анализу видовой структуры сообществ паразитоидов на примере наездников-ихневмонид.

Научно-практическая значимость. Полученные результаты вносят существенный вклад в развитие методологии применения принципа самоподобия в исследовании видовой структуры паразитарных сообществ. Результаты работы используются при разработке специальных курсов на биологическом факультете Нижегородского госуниверситета им. Н. И. Лобачевского (ННГУ), естественно-географическом факультете Нижегородского государственного педагогического университета (НГПУ), химико-биологическом факультете Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии (НТГСПА).

На защиту выносятся следующие положения:

1. Видовая структура сообществ гельминтов микромаммалий различных семейств (**сем. Muridae, Cricetidae и Soricidae**) характеризуется самоподобием и может быть описана с помощью мультифрактального формализма.

2. Видовая структура макросообщества паразитов прыткой ящерицы (*L. agilis*) отвечает критериям самоподобия и является мультифрактальным объектом.

3. Видовая структура сообществ паразитоидов–ихневмонид, отловленных разными методами на заповедных и урбанизированных территориях Среднего Урала, имеет фрактальную природу.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертационного исследования были доложены на научно-практических конференциях: «Современное состояние и пути развития популяционной биологии» (X Всероссийский популяционный семинар, Ижевск, 2008); «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (III Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, Нижний Тагил, 2010). По материалам диссертации опубликовано 7 научных работ, из них 4 – в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, собственных результатов

исследования и их обсуждений, заключения, выводов и списка цитированной литературы. Основной текст изложен на 107 страницах, включая 11 таблиц, 20 рисунков. Список литературы включает 164 источника, в том числе 76 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в постановке задач исследования, выполнении всех этапов обработки экспериментального материала для проведения мультифрактального анализа, а также обсуждения и теоретическом осмыслении полученных результатов.

Благодарности. Автор выражает сердечную, искреннюю благодарность своему учителю проф. Д. Б. Гелашвили и научному руководителю Д. И. Иудину за мудрые советы, терпение и понимание. Автор работы признателен к.б.н. Н. Ю. Кирилловой, к.б.н. А. А. Кириллову и д.б.н. И. А. Евланову (ИЭВБ РАН), к.б.н. В. А. Федюнину (НТГСПА), к.б.н. Г. А. Фадеевой (ННГУ) за оказанную консультационную помощь и сотрудничество при получении материала для настоящего исследования. Слова благодарности автор направляет в адрес преподавателей и сотрудников кафедры экологии биологического факультета ННГУ за постоянную дружескую поддержку, и отдельно благодарит к.б.н. Л. А. Солнцева и к.б.н. В. Н. Якимова за помощь и ценные замечания на всех этапах выполнения работы. Автор высказывает особую признательность своей семье за помощь и поддержку.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

В главе рассматриваются проблемы количественных характеристик видовой структуры биотических сообществ. Освещены предпосылки и основы применения фрактальной методологии при описании видовой структуры сообществ. На основе данных отечественной и зарубежной литературы проанализированы некоторые аспекты изучения симбиотических сообществ и, в частности, паразитов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Набор эмпирических данных

Основой для исследования послужили опубликованные результаты и фондовые материалы изучения гельминтофауны мелких млекопитающих Среднего Поволжья на примере национального парка «Самарская Лука» (Кириллова, 2005; Кириллова, Кириллов, 2008; Кириллов, Кириллова, Чихляев, 2008), паразитофауны прыткой ящерицы Пустынского государственного природного биологического (охотничьего) заказника (Фадеева, 2000), фауны наездников-ихневмонид Висимского государственного природного биосферного заповедника и окрестностей г. Нижний Тагил (Федюнин, 2008).

Местоположение точек отбора материала для исследования представлено на рис.1. Общий объём экспериментального материала приведён в табл.1.

Всего в ходе исследования паразитофауны мелких млекопитающих и рептилий были проанализированы фондовые материалы описания 488 особей хозяев и 50 видов их паразитов, при анализе сообществ паразитоидов обработаны материалы 56 проб, содержащих описание 223 видов наездников.



Рис. 1. Географическое положение мест отбора материала для исследования.

Таблица 1

Общий объём экспериментального материала

Географическое положение	Объект и годы исследования	Количественные данные
1. НП «Самарская Лука»	Класс Млекопитающие (Mammalia)	134 особи хозяина, 16 видов гельминтов
	Семейство Мышиные (Muridae): желтогорлая мышь (<i>Sylvaemus flavicollis</i>), лесная мышь (<i>S. uralensis</i>), полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i>), 2003 г.	
	Семейство Хомяковые (Cricetidae): обыкновенная полёвка (<i>Microtus arvalis</i>), рыжая полёвка (<i>Clethrionomys glareolus</i>) 2003 г.	
	Семейство Землеройковые (Soricidae): обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i>), 2003 г.	61 особь хозяина, 19 видов гельминтов
2. Пустынский заказник	Класс Пресмыкающиеся (Reptilia) прыткая ящерица (<i>Lacerta agilis</i>) – 1975, 1976, 1978, 1995, 1997 гг.	192 особи хозяина, 7 видов паразитов
3. Висимский заповедник, окрестности г. Нижний Тагил	Класс Насекомые (Insecta) Семейство Наездники (Ichneumonidae) – 1994; 1996 (травостой, зонтичные); 1997; 1998 гг. (березняк, сосняк – ловушка Малеза; березняк, сосняк – укусы)	56 проб, 223 вида наездников

Гельминтофауна мелких млекопитающих НП «Самарская Лука». Материалом для мультифрактального анализа видовой структуры сообществ паразитов микромаммалий явились результаты изучения гельминтофауны мелких млекопитающих НП «Самарская Лука» в 2003 г. (Кириллова, 2005; Кириллова, Кириллов, 2008; Кириллов, Кириллова, Чихляев, 2008). Фондовые материалы

содержали результаты полного гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971; Быховская-Павловская, 1985) 413 особей мелких млекопитающих, отловленных методом ловчих канавок в сочетании с конусами, живоловками и давилками Геро. Из обследованных 413 особей микромамалий, инвазированными оказались 296 особей, из которых 134 особи относятся к сем. Muridae и 101 – к сем. Cricetidae (отр. Rodentia), 61 особь – к сем. Soricidae (отр. Insectivora). Всего при вскрытии было выявлено 44 вида гельминтов, относящихся к трём классам: Trematoda – 3 вида, Cestoda – 18 видов, Nematoda – 23 вида.

Паразитофауна прыткой ящерицы Пустынского заказника. Основой для мультифрактального анализа видовой структуры макросообщества паразитов рептилий явились результаты сбора паразитологического материала с прыткой ящерицы *Lacerta agilis exigua* Eichwald в течение летних сезонов 1975, 1976, 1978, 1995 и 1997 гг. на территории Пустынского охотничьего заказника (Фадеева, 2000). Всего для исследования были предоставлены данные по отлову 196 особей ящерицы, из которых заражёнными паразитами оказались 192 особи. При исследовании особей ящерицы было выявлено 7 видов паразитов, относящихся к четырём классам: Trematoda – 1 вид, Nematoda – 1 вид, Arachnida – 4 вида, Insecta – 1 вид.

Сообщества наездников-ихневмонид Висимского заповедника и окрестностей города Нижний Тагил. Мультифрактальный анализ сообществ паразитоидов был проведён на основе фондовых данных по отлову паразитических перепончатокрылых насекомых сем. Ichneumonidae на территории Висимского заповедника и в окрестностях г. Нижний Тагил. Сбор материала проводился в полевые сезоны 1994, 1996–1998 гг. В качестве способа учёта и отбора насекомых-паразитоидов использовались два качественно отличающихся метода: ловушка Малеза (Malaise, 1937; Townes, 1972) и укусы энтомологическим сачком с мешком из мельничного сита. Укусы беспозвоночных проводились параллельно со сбором их ловушкой Малеза. Всего на исследованных территориях было отловлено 223 вида наездников из 137 родов, из которых 120 видов – на территории Висимского заповедника, 130 видов – в окрестностях г. Нижний Тагил. Для этих территорий было выявлено 27 общих видов наездников.

2.2. Алгоритм проведения мультифрактального анализа

Методология мультифрактального анализа видовой структуры биотических сообществ подробно изложена в публикациях наших коллег (Иудин и др, 2003; Иудин, 2006; Гелашвили и др., 2008) и диссертации, здесь мы ограничимся упоминанием критических этапов анализа, успешное выполнение которых позволяет считать, что анализируемый объект отвечает критерию самоподобия. Продемонстрируем основные этапы анализа на примере модельного сообщества (рис.2), сгенерированного на основе мультипликативного процесса Безиковича (Mandelbrot, Wallis, 1969). Программа генерации написана д.ф.-м.н, д.б.н. Д. И. Иудиным и представляет собой целочисленное обобщение схемы процесса (Федер, 1991, с. 76).

На **первом этапе** анализа проводится верификация монофрактальной гипотезы, согласно которой темпы роста видового богатства (S) сообщества при увеличении

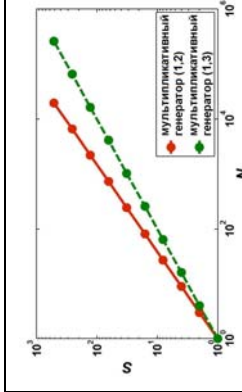
объёма выборки (N), как меры выборочного усилия, описываются степенной зависимостью в ортогональных координатах натуральных значений и, соответственно, линейной зависимостью в билогарифмических координатах. Принимая во внимание, что в работе исследуются паразитарные сообщества, в качестве меры выборочного усилия используются особи хозяина, как единичная проба отбора. На данном этапе констатируется лишь сам факт наличия вида в выборке и ничего не говорится о распределении видов по численности или степени их доминирования (Иудин и др., 2003).

Для описания видового разнообразия сообщества на следующих этапах анализа необходим переход от анализа числа видов к анализу их относительных представленностей и, соответственно, от монофрактального анализа к мультифрактальному (Гелашвили и др., 2008). Для этого на **втором этапе** вводятся моменты распределения особей по видам (M_q), и выясняется характер их поведения при увеличении выборочного усилия N . Свидетельством хорошего соблюдения степенного скейлинга является линейный характер билогарифмических графиков изменения моментов распределения особей по видам.

На **третьем этапе** мультифрактального анализа выявляется характер поведения функции $\tau(q)$, описывающей скорость изменения соответствующего момента (M_q) при увеличении размера выборки (N). Линейный характер графика соответствует монофрактальной структуре исследуемого сообщества, наличие нелинейности свидетельствует о сложной мультифрактальной структуре объекта.

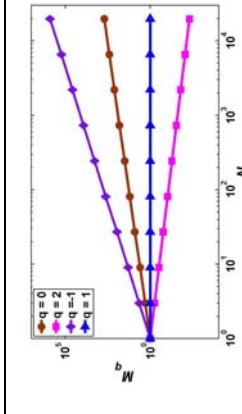
Для более детального анализа используется аппарат обобщённых размерностей Реньи, рассмотрение которых происходит на **четвёртом и пятом этапах** анализа. Обобщённая размерность Реньи (обобщённая размерность распределения D_q) представляет собой убывающую функцию от q (Федер, 1991). Функция $D_q(q)$ является невозрастающей, а сами обобщённые фрактальные размерности $D_q(N)$ не зависят от числа видов и численности сообщества, поскольку являются своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. Некоторые из обобщённых размерностей представляют собой нормированные варианты традиционных индексов видового разнообразия. Так, например при $q=0$, обобщённая размерность (D_0) является показателем Маргалефа, при $q=1$ (D_1) и $q=2$ (D_2) – индексами видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, нормированными на логарифм численности ($\ln N$), соответственно (Гелашвили и др., 2008).

Успешное выполнение всех условий анализа позволяет перейти к завершающему **шестому этапу**, а именно – построению мультифрактального спектра. На графике спектра абсцисса точек характеризует относительную представленность (долю) видов той или иной группы, а ордината – видовое разнообразие этих групп, при этом левая ветвь спектра характеризует присутствие в сообществе доминантных видов, а правая – редких видов. Мультифрактальный спектр является удобным способом визуализации результатов и расценивается как обобщённый геометрический образ видовой структуры сообщества (Гелашвили и др., 2008).



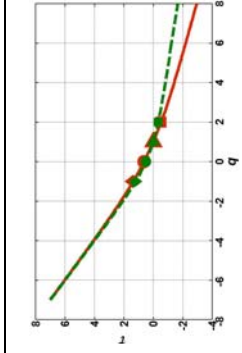
$$S = N^k \text{ или } IgS = k IgN$$

Этап 1. Степенная зависимость накопления видового богатства (S) от объёма выборки (N)



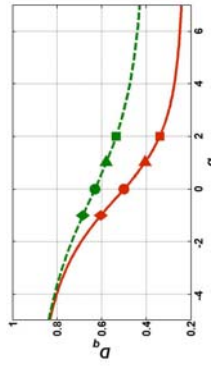
$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} P_i^q \propto N^{\tau(q)}$$

Этап 2. Степенная зависимость моментов распределения особей по видам (M_q) от объёма выборки (N).



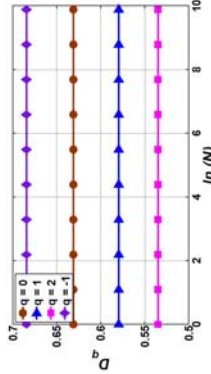
$$\tau(q) \neq k(1-q)$$

Этап 3. Нелинейная зависимость скейлинговых показателей τ от порядка момента q



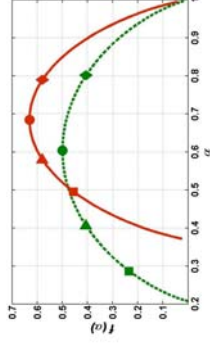
$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q},$$

Этап 4. Зависимость обобщённых размерностей Реньи (D_q) от порядка момента (q)



$$D_q \sim N^0 \quad D_q \sim S^0$$

Этап 5. Инвариантность обобщённых размерностей относительно числа видов и численности сообщества



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

Этап 6. Мультифрактальный спектр модельного сообщества. Абсцисса – индекс сингулярности (a), ордината – значение функции мультифрактального спектра $f(a)$.

Рис. 2. Алгоритм мультифрактального анализа модельного сообщества. Шесть критических этапов.

- $q=0$; ▲ $q=1$; ■ $q=2$; ◆ $q=-1$

2.3. Количественные методы обработки экспериментального материала и его статистический анализ

Количественные методы оценки видовой структуры. Для сравнения видового состава гельминтов (двух списков видов) мелких млекопитающих был использован коэффициент сходства Жаккара (C_j) (Southwood, 1978; Janson, Vegelius, 1981), для сравнения большего числа списков видов – его обобщённая форма: индекс биотической дисперсии Коха (I_k). Для количественной оценки видовой структуры исследованных сообществ рассчитывались следующие индексы: индекс видового богатства Маргалефа (d), показатель Маргалефа (k), индекс видового разнообразия Шеннона (H), индекс выравненности Пиелу (e), индекс доминирования Симпсона (C) (Мэггаран, 1992), а также индекс Животовского (μ) и доля редких видов по Животовскому (h) (Животовский, 1980).

Статистический анализ исходных данных. На начальном этапе исследования представлялось важным оценить степень гетерогенности исходных данных, т.е. проверить гипотезу об отличии проб друг от друга. Для этого в настоящей работе применялся непараметрический критерий Крускала-Уоллиса, представляющий собой обобщение критерия Манна-Уитни и позволяющий сравнить две и более несвязанных группы на предмет различий между ними, и не требующий предположения о нормальности распределения (Гланц, 1999; Реброва, 2002).

Статистический анализ различий мультифрактальных спектров. Для анализа статистических различий между спектрами был использован предложенный и разработанный к.б.н. В. Н. Якимовым и к.б.н. Л. А. Солнцевым алгоритм (Солнцев, 2009), основанный на сравнении обобщённой информационной размерности D_I , соответствующей нормированному на логарифм меры выборочного усилия значению индекса Шеннона (H).

Все процедуры и алгоритмы статистического анализа были реализованы в пакете Statistics 6.0 и MathWorks Matlab 7.1.

ГЛАВА 3. МУЛЬТИФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

В настоящей главе приведены результаты применения мультифрактального формализма к описанию видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих Самарской Луки.

3.1. Сравнительный анализ видового состава гельминтофауны мелких млекопитающих

Сравнение видового состава паразитов грызунов как внутри исследуемых семейств хозяев (сем. Muridae и Cricetidae), так и между тремя семействами (сем. Muridae, Cricetidae и Soricidae), было проведено с использованием коэффициента Жаккара (C_j) и индекса биотической дисперсии Коха (I_k). Наибольшая степень сходства состава паразитов наблюдалась среди представителей сем. Muridae, в частности, между желтогорлой и лесной мышами ($C_j = 0.53$), относящимися к одному роду «лесные мыши» (*Sylvaemus*, Ognev.). При сравнении видового состава гельминтов мышевидных грызунов внутри сем. Muridae применялся индекс

биотической дисперсии Коха. Внутри семейства было выявлено 5 общих видов гельминтов (1 вид цестод и 4 вида нематод), а индекс биотической дисперсии Коха составил 0.38. Сходство видового состава гельминтофауны рыжей и обыкновенной полёвки (сем. Cricetidae) было незначительным ($C_j = 0.17$). Между мышами и полёвками наибольшее сходство было отмечено для рыжей полёвки с лесной ($C_j = 0.43$) и желтогорлой мышью ($C_j = 0.39$). Выявленное сходство гельминтофауны мелких грызунов обеих групп можно объяснить филогенетическим родством животных и сходным образом их жизни. Состав гельминтофауны обыкновенной бурозубки качественно отличался от такового у мышевидных грызунов, что связано с особенностями питания насекомоядных, предпочитающих наземных беспозвоночных растительной пище.

3.2. Сравнительный анализ фрактальности видовой структуры сообществ гельминтов представителей сем. Muridae

Рассмотрим эффективность мультифрактального формализма для сравнительного анализа видовой структуры сообществ гельминтов, паразитирующих в млекопитающих сем. Muridae. На первом этапе в соответствии с разделом 2.2 было проведено исследование критических этапов мультифрактального анализа, успешное выполнение которых позволяет считать, что анализируемый объект отвечает критерию самоподобия. Анализ полученных спектров свидетельствует о наличии различий между ними (рис.3).

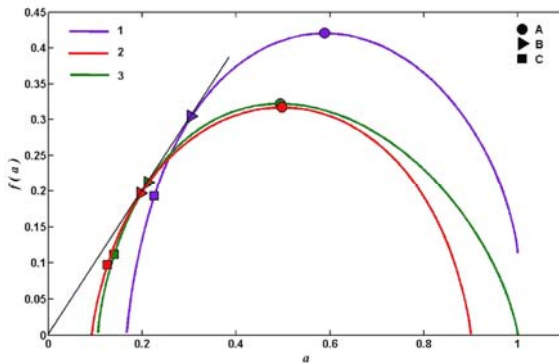


Рис.3. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих сем. Muridae: 1 – желтогорлая мышь *Sylvaeus flavicollis*; 2 – лесная мышь *S. uralensis*; 3 – полевая мышь *Apodemus agrarius*. Здесь и далее условные обозначения обобщённых фрактальных размерностей соответствуют: А — показателю видового разнообразия Маргалефа (D_0); В — индексу видового разнообразия Шеннона (D_1) и С — индексу доминирования Симпсона (D_2), нормированным на логарифм численности исследуемого сообщества ($\ln N$).

Так, центральная часть мультифрактального спектра, характеризующего видовую структуру сообщества паразитов желтогорлой мыши, находится выше, чем таковая у двух других спектров (лесной и полевой мыши). Это свидетельствует о более высоких показателях видового богатства сообщества паразитов желтогорлой мыши по сравнению с двумя другими видами хозяев. В то же время, различия в

показателях видового богатства гельминтов лесной и полевой мыши практически отсутствуют. Различается также и характер гетерогенности сообществ паразитов. Доминирование выражено сильнее в сообществах гельминтов лесной и полевой мыши: левые ветви их мультифрактальных спектров расположены ближе к нулю по оси абсцисс.

Основные выводы о видовом разнообразии и доминировании в рассмотренных сообществах гельминтов представителей сем. Muridae, полученные посредством мультифрактального анализа, можно верифицировать традиционным анализом видового богатства и разнообразия (табл. 2).

Таблица 2

**Показатели видовой структуры сообществ гельминтов
сем. Muridae Самарской Луки**

Показатели	Формула (обозначение)	Значение		
		желтогорлая мышь	лесная мышь	полевая мышь
Общая численность	N	531	1023	634
Видовое богатство	S	14	9	8
Показатель Маргалефа	$k = \ln S / \ln N$	0.42	0.32	0.32
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	2.07	1.15	1.08
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	1.91	1.36	1.37
Индекс выравненности Пиелу	$e = H / \ln S$	0.72	0.62	0.66
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0.19	0.34	0.34
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	8.96	5.34	5.14
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0.36	0.41	0.35

Видовое богатство (число видов) гельминтов, также как индексы видового богатства Маргалефа и видового разнообразия Шеннона, выше у желтогорлой мыши. Индекс Шеннона одинаков в сообществах паразитов лесной и полевой мыши, что говорит о сопоставимом уровне видового разнообразия в группе субдоминантов. Выравненность, оцениваемая индексом Пиелу, больше в сообществе гельминтов желтогорлой мыши, что согласуется с результатами анализа доминирования, в большей степени выраженного в сообществах паразитов лесной и полевой мыши. Представленность редких видов паразитов существенно не отличается ($h \cong 0.4$).

Таким образом, анализ видовой структуры сообществ паразитов мышевидных грызунов, проведённый традиционными методами и с помощью мультифрактального формализма, не выявил логических противоречий.

3.3 Сравнительный анализ фрактальности видовой структуры сообществ гельминтов представителей сем. Cricetidae

Проведём сравнительный анализ видовой структуры сообществ паразитов сем. Cricetidae на примере мультифрактальных спектров сообществ гельминтов рыжей и обыкновенной полёвки. Анализ критических этапов верифицировал фрактальность изучаемого объекта. Мультифрактальные спектры различаются между собой, что связано с характером гетерогенности исследуемых сообществ (рис.4).

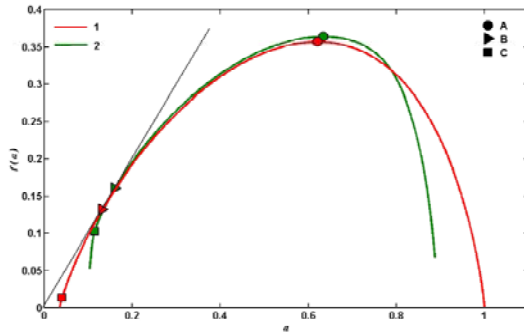


Рис.4. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих сем. Cricetidae: 1 – обыкновенная полёвка; 2 – рыжая полёвка.

Доминирование сильнее выражено в сообществе гельминтов обыкновенной полёвки: левая ветвь её спектра располагается ближе к нулю по оси абсцисс. Это объясняется тем, что в отличие от сообщества паразитов рыжей полёвки, характеризующегося наличием двух видов с высокой численностью (*Heligmosomoides polygyrus* Dujardin, *Syphacia montana* Yamaguti), в сообществе гельминтов обыкновенной полёвки присутствует ярко выраженный доминант (*Syphacia nigeriana* Baylis). Подобная ситуация сложилась и в отношении редких видов. Гельминтофауна обыкновенной полёвки характеризуется присутствием редкого вида с единичной численностью (*Alveococcus multilocularis* Leuckart), тогда как в сообществе паразитов рыжей полёвки представленность группы редких видов паразитов в целом выше. На графике (рис.4) это отражено во взаиморасположении правых ветвей спектров.

Центральные части мультифрактальных спектров, характеризующие уровень видового богатства сообществ гельминтов обоих видов хозяев, практически совпадают, что говорит о сопоставимых значениях соответствующих показателей для исследуемых сообществ.

Основные результаты мультифрактального анализа видовой структуры сообществ гельминтов представителей сем. Cricetidae можно верифицировать с помощью традиционного анализа видового богатства и разнообразия (табл.3).

**Показатели видовой структуры сообществ гельминтов
сем. Sricetidae Самарской Луки**

Показатели	Формула (обозначение)	Значение	
		обыкновенная полёвка	рыжая полёвка
Общая численность	N	629	717
Видовое богатство	S	10	11
Показатель Маргалёфа	$k = \ln S / \ln N$	0,35	0,36
Индекс видового богатства Маргалёфа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	1,39	1,52
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	0,85	1,06
Индекс выравненности Пиелу	$e = H / \ln S$	0,37	0,44
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0,65	0,43
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	4.27	4.64
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0.57	0.58

Анализ видовой структуры сообществ паразитов мышевидных грызунов сем. Sricetidae, проведенный традиционными методами, в целом, согласуется с результатами мультифрактального анализа.

3.4 Фрактальность видовой структуры сообщества гельминтов обыкновенной бурозубки (*S. araneus*, Soricidae)

Видовая структура сообщества гельминтов обыкновенной бурозубки была проанализирована с точки зрения мультифрактального формализма. Основанием для этого послужило выполнение всех требований критических этапов.

Анализ графика спектра (рис.5) показывает, что сообщество гельминтов бурозубки характеризуется присутствием группы видов с высокими численностями в сообществе (левая ветвь спектра располагается близко к началу координат).

Доминантом в этом сообществе гельминтов является нематода *Longistriata codrus* Thomas (общая численность $N = 1487$ особей). Редкий вид представлен нематодой *Centrorhynchus aluconis* Muller (его численность $N = 1$, значение индекса сингулярности a имеет максимальную величину и находится в непосредственной близости от единицы по оси абсцисс).

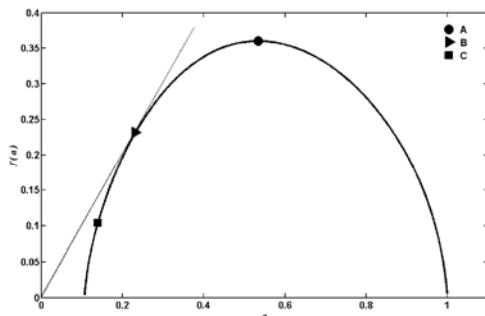


Рис.5. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообщества гельминтов обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

Резюме. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих НП «Самарская Лука» показал адекватность применения принципа самоподобия для характеристики паразитарных сообществ. Полученные в ходе мультифрактального анализа результаты, в основном, согласуются с выводами традиционного анализа оценки видового богатства и разнообразия, полученными посредством расчёта соответствующих индексов. Сравнительный анализ значений индекса видового разнообразия Шеннона (H) показал наличие статистически значимых ($p < 0.05$) различий между всеми исследуемыми сообществами. Однако для мультифрактальных спектров статистически значимые различия по информационной размерности D_I выявлены не были ($p > 0.05$). Несмотря на наблюдаемые различия количественных характеристик, все исследованные сообщества гельминтов отвечают принципу самоподобия.

ГЛАВА 4. МУЛЬТИФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ МАКРОСООБЩЕСТВ ПАЗИТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*L. AGILIS* L.) ПУСТЫНСКОГО ЗАКАЗНИКА

Как уже было отмечено в главе 2, материалом для настоящего исследования паразитофауны прыткой ящерицы послужили пробы, отобранные в течение нескольких лет на одних и тех же площадках на территории заказника. В связи с этим, представлялось важным проверить гипотезу о принадлежности исследуемых выборок паразитов (по годам исследований) к одной генеральной совокупности с равными медианами, для чего был использован непараметрический критерий Крускала-Уоллиса. Анализ показал отсутствие статистически значимых ($p > 0,05$) различий между выборками паразитов ящерицы, особи которой были отловлены в разные годы, что позволило произвести процедуру объединения выборок. Следующим шагом стал мультифрактальный анализ как отдельных по годам исследования выборок паразитов прыткой ящерицы, так и объединённой выборки. Предварительный анализ критических этапов показал, что выполняются все условия применимости мультифрактального формализма. Мультифрактальный спектр объединённой по годам выборки паразитов представлен на рис.6.

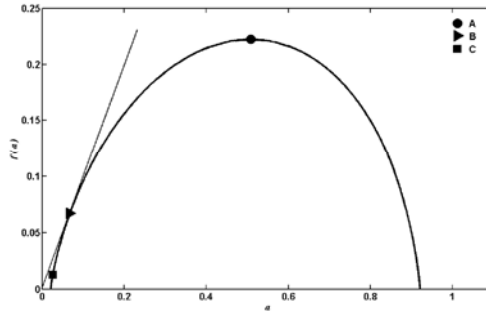


Рис.6. Мультифрактальный анализ видовой структуры макрообщества паразитов прыткой ящерицы *L. agilis* (объединённая выборка за 1975, 1976, 1978, 1995 и 1997 годы).

Анализ графика спектра показывает, что макрообщество паразитов прыткой ящерицы характеризуется присутствием сильного доминанта (левая ветвь спектра располагается близко к началу координат) и небольшого числа редких видов (правая ветвь спектра лежит близко к единице). Это согласуется с исходными данными: в макрообщиестве присутствует ярко выраженный доминант – ящеричный клещ *Sauronyssus saurarum* Oudemans (общая численность в сообществе, $N = 5278$ особей), являющийся специализированным паразитом ящериц рода *Lacerta*. Редкие виды паразитов представлены личинкой краснотёлкового клеща *Leptotrombidium hasei* Feider, обнаруженного в макрообщиестве в количестве 2 особей, и вошью мышей *Hoplopleura acanthopus* Burmeister, выявленной в количестве 8 особей.

Основные выводы о характере гетерогенности в исследуемом макрообщиестве паразитов прыткой ящерицы, полученные в результате мультифрактального анализа, были верифицированы с помощью традиционного анализа видового богатства и разнообразия, а также закономерностей распределения доминирующих видов паразитов. Полученные данные подтверждают основные выводы мультифрактального анализа. Доминирование ящеричного клеща *S. saurarum* обуславливает высокое значение индекса доминирования Симпсона и, соответственно, низкие значения индекса выравненности Пиелу и индекса видового разнообразия Шеннона.

Резюме. Показано, что видовая структура макрообщиества паразитов прыткой ящерицы отвечает принципу самоподобия, выражающему структурную общность биотических сообществ, а само макрообщиество паразитов представляет собой мультифрактал.

ГЛАВА 5. МУЛЬТИФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОИДОВ НАСЕКОМЫХ НА ПРИМЕРЕ НАЕЗДНИКОВ-ИХНЕВМОНИД (СЕМ. ICHNEUMONIDAE) СРЕДНЕГО УРАЛА

В соответствии с целью и задачами исследования в этой главе рассматриваются основные результаты верификации фрактального подхода при характеристике самоподобия видовой структуры сообществ паразитоидов на примере наездников-

ихневмонид. Фауна и видовое разнообразие наездников-ихневмонид исследовалась в двух модельных районах Среднего Урала – Висимском заповеднике и окрестностях г. Нижний Тагил. В качестве способа учёта и отбора насекомых-паразитоидов использовались два качественно отличающихся метода: ловушка Малеза и укусы энтомологическим сачком. В настоящем исследовании был проведён анализ биотопических различий и роли методических приёмов в выявлении видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид.

Анализ критических этапов дал основание применить мультифрактальный формализм ко всему исследуемому материалу.

5.1. Висимский заповедник

Фауна наездников-ихневмонид на территории Висимского заповедника изучалась в смешанном хвойно-широколиственном лесу в полевые сезоны 1994 и 1997 гг. методом ловушек Малеза, в 1996 г. – методом укусов. Рассмотрим мультифрактальные спектры сообществ паразитоидных наездников Висимского заповедника (рис.7).

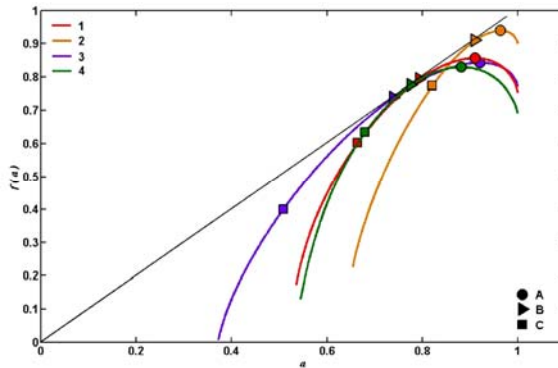


Рис.7. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Висимского заповедника: 1 – 1994 г., ловушка Малеза; 2 – 1996 г., укусы в травостое; 3 – 1996 г., укусы на дуднике лесном; 4 – 1997 г., ловушка Малеза.

Графики спектров значительно различаются между собой как в области экстремумов, так и в области восходящих левых и нисходящих правых своих ветвей. Центральная часть и правая ветвь спектра, характеризующего сообщество ихневмонид, отловленных при помощи укусов в травостое в 1996 г., располагаются выше, чем таковые для других сообществ насекомых, что говорит о более высоких значениях показателей видового богатства и более высоком уровне разнообразия группы редких видов в первом случае. Что касается левых восходящих ветвей спектров, то ближе к началу координат находится ветвь спектра, отражающего видовую структуру сообщества наездников, отловленных в 1996 г. методом укусов на дуднике лесном – *Angelica silvestris* Linnaeus (сем. Apiaceae, или Umbelliferae). Это свидетельствует о более выраженном доминировании в данном сообществе ихневмонид (возможно, в данном сообществе насекомых присутствуют виды

наездников, предпочитающие в качестве имагинального питания этот вид растения, и таким образом присутствует элемент избирательности с высокой степенью доминирования отдельных видов ихневмонид). В целом, видовая структура сообществ наездников-ихневмонид характеризуется слабым доминированием, значительным уровнем видового разнообразия и высоким уровнем представленности группы редких видов.

Результаты мультифрактального анализа, в основном, не противоречат данным, полученным при изучении данного материала традиционными методами, за исключением интерпретации представленности редких видов. Этот аспект целесообразно рассмотреть совместно с аналогичными результатами, полученными по материалу, собранному в Нижнем Тагиле.

Действительно, значение показателя Маргалефа выше в сообществе ихневмонид, отловленных при помощи укусов в травостое в 1996 г. Выравненность, оцениваемая по индексу Пиелу, меньше в сообществе паразитоидов, отловленных в 1996 г. методом укусов на дуднике лесном, что согласуется с максимальным значением индекса доминирования Симпсона (табл.4).

Таблица 4

**Показатели видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид
Висимского заповедника**

Показатели	Формула (обозначение)	Варианты сбора			
		ловушки Малеца (1994)	укусы в травостое (1996)	укусы на дуднике (1996)	ловушки Малеца (1997)
Общая численность	N	126	52	52	46
Видовое богатство	S	63	41	28	24
Показатель Маргалефа	$k = \ln S / \ln N$	0,85	0,94	0,84	0,83
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	12,82	10,12	6,83	6,01
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	3,84	3,59	2,92	2,97
Индекс выравненности Пиелу	$e = H / \ln S$	0,92	0,97	0,87	0,93
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0,03	0,03	0,09	0,06
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	54,70	38,89	23,41	21,67
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0,13	0,05	0,16	0,09

5.2. Окрестности города Нижний Тагил

Исследование проводили в полевой сезон 1998 г. в двух биотопах в зеленой зоне города: участок берёзового леса (березняк) и участок соснового бора (сосняк). Как и в предыдущем случае, наездники отлавливались двумя методами. Полученные мультифрактальные спектры имеют определенные различия (рис.8).

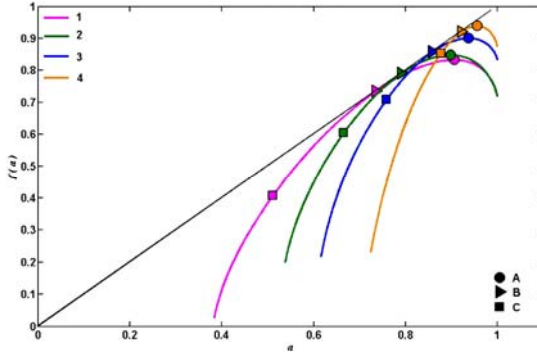


Рис.8. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид окрестностей г. Нижний Тагил, отловленных в 1998 г. методом ловушек Малеза: 1 – березняк, 2 – сосняк; методом укусов: 3 – березняк, 4 – сосняк.

Так, левая ветвь мультифрактального спектра, характеризующего видовую структуру сообщества наездников, отловленных с помощью ловушки Малеза в березняке, располагается ближе к началу координат, чем таковые ветви остальных спектров, что свидетельствует о том, что в этом сообществе более выражено доминирование. Экстремум данного спектра находится ниже, чем центральные части всех остальных спектров. Наибольшим значением показателя Маргалефа (k), а значит и более высоким положением экстремума спектра относительно оси ординат, обладает спектр сообщества паразитоидов сосняка (метод отлова – укусы).

Верифицируем результаты мультифрактального анализа с помощью расчёта традиционных в экологии показателей видовой структуры – значений индексов видового разнообразия (табл.5). Доминирование, оцененное индексом Симпсона (C), выше в ихневмоноценозе березняка (ловушка Малеза), что закономерно отражается на низкой степени выравненности в данном сообществе, определяемой посредством индекса Пиелу (e), что согласуется с результатами мультифрактального анализа (см. табл.5).

Остановимся подробнее на разногласиях в оценке редких видов в сообществах Висимского заповедника и г. Нижнего Тагила между методами фрактального подхода и выводами канонического анализа (расчёта индекса Животовского, h). На представленных спектрах (рис.7 и 8) можно видеть, что большинство анализируемых сообществ имеют высоко расположенные правые ветви спектров. Это должно было бы свидетельствовать о выраженной представленности группы редких видов. Однако этот вывод противоречит данным, полученным с помощью

расчёта индекса Животовского (h), согласно которому доля редких видов в анализируемых сообществах мала (табл.4 и 5).

Таблица 5

Показатели видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид окрестностей г. Нижний Тагил, отловленных ловушкой Малеза и методом укусов

Показатели	Формула (обозначение)	Значение			
		ловушка Малеза		укусы	
		1998 г., березняк	1998г., сосняк	1998 г., березняк	1998г., сосняк
Общая численность	N	147	157	55	40
Видовое богатство	S	64	73	37	32
Показатель Маргалефа	$k = \ln S / \ln N$	0,83	0,85	0,90	0,94
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	12,62	14,24	8,98	8,40
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	3,67	3,99	3,44	3,39
Индекс выравненности Пиелу	$e = H / \ln S$	0,88	0,93	0,95	0,98
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0,05	0,02	0,04	0,03
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	51,77	63,70	34,18	31,00
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0,19	0,13	0,07	0,03

Обращение к данным табл.4 и 5 разрешает это противоречие. Действительно, сообщества наездников-ихневмонид характеризуются малыми численностями (N) всех видов (S), слагающих сообщество, а также высокой степенью выравненности по Пиелу. Чем меньше значение показателя h ($h \rightarrow 0$), т.е. чем меньше в сообществе редких видов, тем выше выравненность распределения частот встречаемости видов ($p \rightarrow const$) и тем в большей степени мультифрактальный спектр сдвигается в правую верхнюю часть области графика, т.е. стремится к «схлопыванию», что согласуется с теорией мультифракталов. Такое поведение спектра неизбежно приводит и к поднятию правой ветви, что создает иллюзию высокой представленности редких видов. На самом деле, высокая выравненность сообщества может привести к разрушению её мультифрактальной структуры (Гелашвили и др., 2008).

Резюме. Видовую структуру сообщества наездников-ихневмонид можно рассматривать как самоподобный, или фрактальный объект. Эта инвариантность сохраняется у сообществ, приуроченных к различным территориям (Висимский заповедник и окрестности г. Нижний Тагил), биотопам на этих территориях, а также не зависит от методов отлова насекомых (укусы и ловушки Малеза). При анализе мультифрактальных спектров видовой структуры ихневмоноценозов Висимского

заповедника и окрестностей г. Нижний Тагил не было выявлено статистически значимых ($p > 0.05$) различий между ними. Напротив, при использовании в качестве меры различия значения индекса Шеннона было показано, что сообщества статистически значимо различаются между собой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подведём краткий итог основным результатам и сосредоточим внимание на оценках видового разнообразия, полученных на основе канонического и мультифрактального анализа. Сравнительный анализ значений информационных размерностей D_1 показал их статистически значимое ($p < 0.05$) различие между всеми исследуемыми сообществами паразитов микромаммалий (кл. Mammalia) и прыткой ящерицы (кл. Reptilia), с одной стороны, и паразитоидами (кл. Insecta), с другой (рис.9).

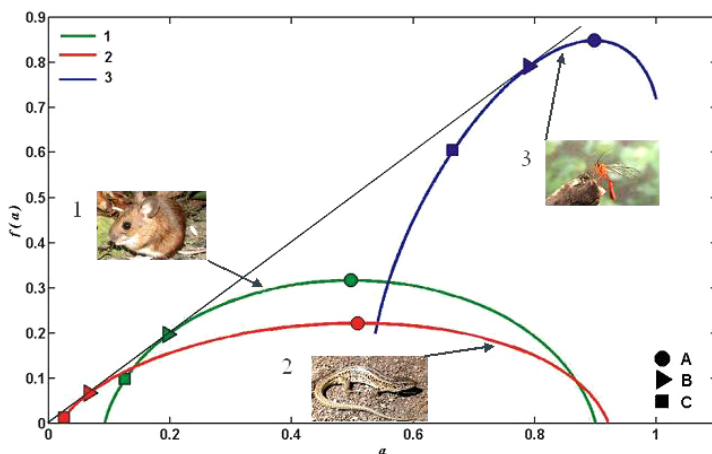


Рис.9. Мультифрактальный анализ видовой структуры исследованных сообществ: 1 – сообщество гельминтов лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (НП «Самарская Лука»); 2 – макросообщество паразитов прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Пустынский заказник); 3 – сообщество наездников-ихневмонид (Висимский заповедник, 1998 г., сосняк, ловушка Малеза).

Этот факт полностью согласуется с результатами статистического анализа различий в видовом разнообразии исследуемых сообществ паразитов и паразитоидов по индексу Шеннона (H). По мере перехода от более высокой (класс) к более низкой (семейство) иерархической группе установлено, что видовое разнообразие сообществ паразитов *таксономически близких групп хозяев*, например микромаммалий, сохраняло статистически значимые различия по индексу Шеннона. В то же время между мультифрактальными спектрами этих же сообществ паразитов не выявлено статистически значимых различий по информационной размерности D_1 . Причиной этого является различная конструкция сравниваемых метрик (H и D_1). Напомним, что размерность D_1 представляет собой нормированный на логарифм

численности индекс Шеннона. Информационная размерность D_I , как и другие обобщённые размерности, не зависит от числа видов и численности сообщества – неперенное условие самоподобия системы – и таким образом, является её своеобразной структурной инвариантой. Следовательно, информационная размерность D_I в большей мере характеризует структурную общность сравниваемых сообществ.

Самоподобие, как фундаментальная общность структурной организации сообществ различных организмов, в том числе паразитов, прослеживается для всех таксономических групп хозяев.

Количественное отличие (по D_I) в самоподобной организации структуры сообществ паразитов отчетливо выявляется на относительно больших «масштабах таксономического разнообразия», в данном случае на уровне хозяев, принадлежащих к разным классам.

Таким образом, канонический и мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ паразитов, хозяева которых относятся к достаточно крупной таксономической категории (кл. Mammalia и Reptilia), а также паразитоидов (кл. Insecta), в первом приближении дают непротиворечивые и совпадающие результаты. Однако подтвердить или опровергнуть тезис о самоподобном характере видовой структуры сообществ паразитов можно только на основе фрактального формализма. Кроме того, преимуществом фрактального подхода является наглядная демонстрация результатов в виде графика мультифрактального спектра, представляющего собой обобщённый геометрический образ видовой структуры сообщества паразитов.

Мы полагаем, что методологическое значение принципа самоподобия является руководящим не только для характеристики видовой структуры биотических сообществ свободноживущих организмов, но и симбионтов, и, в частности, паразитов. Таким образом, мультифрактальный характер видовой структуры биотических сообществ является не просто математической абстракцией, а носит системообразующий принцип. Уникальное свойство фракталов, позволяющее на основе имеющейся информации о части объекта сделать статистически корректное заключение об объекте в целом, в частности, о видовой структуре биотических сообществ, открывает возможности оценки результатов процесса биоманипулирования природными и искусственными биосистемами.

ВЫВОДЫ

1. Максимальное сходство видового состава паразитов наблюдалось среди представителей сем. Muridae между желтогорлой и лесной мышами ($C_j = 0.53$). Гельминтофауна представителей сем. Cricetidae характеризовалась незначительным сходством видового состава ($C_j = 0.17$). Между мышами (сем. Muridae) и полёвками (сем. Cricetidae) наибольшее сходство было отмечено для рыжей полёвки с лесной мышью ($C_j = 0.43$) и желтогорлой мышью ($C_j = 0.39$).
2. Мультифрактальный анализ доказывает правомочность применимости принципа самоподобия для описания видовой структуры сообществ гельминтов

мелких млекопитающих сем. Muridae, Cricetidae и Soricidae НП «Самарская Лука».

3. Установлена фрактальная структура макросообщества паразитов прыткой ящерицы *L. agilis* Пустынского заказника, устойчиво сохраняющаяся на протяжении ряда лет.
4. Видовая структура сообществ паразитоидов-ихневмонид, отловленных разными методами на территории Висимского заповедника и в окрестностях города Нижний Тагил, имеет фрактальную природу.
5. Установлены статистически значимые ($p < 0,05$) различия мультифрактальных спектров, характеризующих видовую структуру сообществ паразитов микромаммалий, ящериц и паразитоидов насекомых, по обобщённой информационной размерности D_I , что полностью согласуется с результатами канонического анализа видового разнообразия с применением индекса Шеннона (H).

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, определённых ВАК:

1. Гелашвили, Д. Б. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих Самарской Луки / Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Л. А. Солнцев, М. С. Снегирева, Г. С. Розенберг, И. А. Евланов, Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов // ДАН. – 2009. – Т. 427, № 5. – С. 703 – 706.
2. Гелашвили, Д. Б. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия / Д. Б. Гелашвили, В. Н. Якимов, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, Л. А. Солнцев, С. В. Саксонов, М. С. Снегирева // Журн. общ. биологии. – 2010. – Т. 71, № 2. – С. 115 – 130.
3. Гелашвили, Д. Б. Фрактальная характеристика видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Среднего Урала / Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, М. С. Снегирева, Л. А. Солнцев, В. А. Федюнин, В. Н. Якимов // ДАН. – 2010. – Т. 434, № 6. – С. 1 – 4.
4. Снегирева, М. С. Анализ видовой структуры паразитофауны прыткой ящерицы на основе принципа самоподобия / М. С. Снегирева, Г. А. Фадеева, Д. И. Иудин, Д. Б. Гелашвили // Вестник ННГУ. Серия Биология. – 2010. – № 2 (2) (в печати).

Статьи, тезисы и материалы докладов конференций:

5. Снегирева, М. С. Фрактальные аспекты характеристики гельминтофауны мелких млекопитающих (Mammalia) Самарской Луки / М. С. Снегирева, Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, И. А. Евланов, Н. Ю. Кириллова // Современное состояние и пути развития попул. биологии: Материалы X Всерос. попул. семинара. – Ижевск. – 2008. – С. 60 – 61.
6. Гелашвили, Д. Б. Фрактальные аспекты популяционной экологии / Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Г. С. Розенберг, В. Н. Якимов, Л. А. Солнцев, М. С. Снегирева, А. Н. Варичев // Вестник Удмуртского госуниверситета. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2009. – Вып.1. – С. 15 – 22.
7. Снегирева, М. С. Фрактальные аспекты характеристики сообщества паразитических насекомых на примере наездников-ихневмонид Висимского заповедника / М. С. Снегирева, В. А. Федюнин, Д. Б. Гелашвили // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: Материалы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ.–Нижний Тагил.–2010.–Ч.2.–С. 213 - 217.

Подписано в печать 09.06.2010 г. Формат 60×90/16.
Бумага писчая. Усл. п. л. 1.
Тираж 100. Заказ 5598

Отпечатано в ФГНУ НИРФИ
603950, г. Нижний Новгород, ул. Б.Печерская, 25/12а