

## МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПАНГЕОМЕТРИЗМА В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Д.Б. Гелашвили, Е.В. Чупрунов, Д.И. Иудин

*Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского*

На основе выдвинутой В.В. Налимовым концепции «пангеометризма» рассмотрены теоретические основы применения теорий симметрии, фракталов и перколяции в популяционной биологии. Показано, что «геометрические образы», получаемые посредством соответствующих алгоритмов, адекватны таким фундаментальным категориям экологии, как видовая структура сообщества, экотон и др.

Термин «пангеометризм» ввел В.В. Налимов, под которым он понимал «...представление о том, что при достаточно высоком уровне абстрактности общим для всех научных дисциплин окажется обращение к геометрическим образам как некоей первооснове» (Налимов, 2001. С. 443).

Мы попытались на основе междисциплинарного подхода использовать геометрические представления в описании живого мира, в частности, в популяционной биологии. С учетом сложившихся научных интересов и полученных в последнее время результатов совместных исследований рассмотрим некоторые итоги «геометризации биологии» в контексте таких фундаментальных естественнонаучных понятий, как симметрия, фракталы и перколяция.

**1. Симметрия.** В общем смысле симметрия может быть определена как инвариантность физической, геометрической, биологической и др. системы по отношению к различного рода преобразованиям (Гиляров, 1944; Вейль, 1968; Шубников, Копчик, 1972; Урманцев, 1974; Захаров, 1987; Лима-де-Фариа, 1990; Аветисов, Гольданский, 1996; Марченко, 1999; Чупрунов и др., 2000). Среди последних хорошо известны, например, изометрические преобразования пространства, такие, как зеркальная, поворотная и переносная симметрии, а также инверсия. Каждой операции симметрии ставится в соответствие некоторый **геометрический образ, или элемент симметрии**: для операции поворота это ось симметрии; для отражения — плоскость (зеркальная) и т.д.

Будем называть симметричным объект, который состоит из частей, равных относительно какого-либо признака. Проверить равенство объектов или частей системы можно с помощью некоторого преобразования, которое совмещает равные объекты или части одного и того же объекта. В природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные (псевдосимметричные) системы, об инвариантности которых относительно операции симметрии также можно говорить лишь приблизительно.

Применим эти дефиниции, заимствованные из кристаллографии (Чупрунов и др., 2000), для количественной оценки сходства или различия между различными биосистемами или их частями. Подобная задача является традиционной для генетики популяций, фенетики, популяционной экологии и сводится к обоснованию тех или иных метрик сходства. Пусть сходство между биосистемами (популяция-

ми, организмами или их частями) можно оценить по равенству этих систем относительно какого-либо признака. Для проверки этого равенства необходимо с помощью некоторого преобразования «совместить» равные по данному признаку объекты. Очевидно, что мы приходим к определению симметрии, а с учетом изменчивости и разнообразия биообъектов — к псевдосимметрии. **Таким образом, псевдосимметрия может рассматриваться как универсальная имманентная геометрическая характеристика биосистем различного масштаба и сложности.**

Количественной мерой псевдосимметрии служит свертка функций, которая может быть интерпретирована как скалярное произведение функций, образующих бесконечномерное пространство векторов, и записана в виде функционала (Чупрунов и др., 1988)

$$\eta_{\bar{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega'} f(x_1, x_2, x_3) f(\bar{g}(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3)^2 dx_1 dx_2 dx_3}, \quad (1)$$

где интегрирование ведется по всей области  $\Omega$  определения функции  $f(x_1, x_2, x_3)$ . Величина  $\eta[f(x_1, x_2, x_3)]$  позволяет оценивать степень симметричности любых биообъектов при любых типах изометрических преобразований. Так, например, с помощью функционала можно оценивать псевдосимметрию билатерально симметричных животных и растений, поворотную симметрию цветка и раковины моллюсков, использовать в качестве меры межпопуляционного сходства по полиморфным признакам и т.д. (Гелашвили и др., 2004).

Для двумерного случая выражение (1) можно записать в виде

$$\eta_i = \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}, \quad (2)$$

где  $L_{ij}$  и  $R_{ij}$  — величина  $j$ -го признака у  $i$ -го объекта, соответственно, слева и справа относительно плоскости симметрии  $M$ .

Рассмотрим применимость свертки как меры межпопуляционного и биоценологического сходства. Так, Hedrick (1971; цит. по Животовскому, 1979) предложил метрику для оценки межпопуляционного сходства по полиморфным признакам

$$S_3 = \frac{\sum_{i=1}^m p_i q_i}{\frac{1}{2} \sum_{i=1}^m (p_i^2 + q_i^2)}.$$

Позже Хохуткин и Елькин (1982) применили аналогичный алгоритм для оценки видового сходства биотических сообществ наземных моллюсков

$$F(M_i, M_j) = \frac{2 \sum_k f_{k_i} f_{k_j}}{\sum_k (f_{k_i}^2 + f_{k_j}^2)}.$$

Очевидно, что все рассматриваемые меры алгоритмически являются сверткой

$$k(f_1 \cdot f_2).$$

Заметим, что показатель сходства популяций по полиморфным признакам, предложенный Животовским (1979)

$$r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i},$$

с точностью до преобразования также соответствует формуле (2). Действительно, запишем выражение (2) и показатель  $r$  в виде:

$$\frac{2(L \cdot R)}{L^2 + R^2} = k(L \cdot R)^n, \quad n = 1,$$

$$r \approx \sqrt{p_i q_i} = k(p_i q_i)^n, \quad n = 1/2, \quad k = 1,$$

или в общем случае

$$k(f_1 \cdot f_2)^n.$$

При этом утверждение Животовского (1979) об исключительных статистических преимуществах показателя  $r$  несколько преувеличено и не согласуется с данными приведенного в статье тестового примера относительно редких морф.

В настоящее время известно большое число индексов общности (сходства, соответствия) по качественным и количественным признакам, применяемых для измерения бета-разнообразия. Так, в одном из последних обзоров (Хэйек, 2003) приведен список 46 самых распространенных индексов. Наиболее полный и глубокий анализ проблемы провел Песенко (1982). В частности, он подчеркивает, что индекс Чекановского–Сьеренсена «...оценивается как наиболее адекватный при измерении сходства между фаунистическими или флористическими списками видов, а также между видовым составом экологических выборок...» (Песенко, 1982. С. 142). Обычно объектом анализа служат видовые списки, представленные в виде конечных множеств (или полей), элементами которых являются составляющие их виды. Очевидно, что процедуру оценки общности (сходства, соответствия) таких списков можно рассматривать с позиций и в терминах теории симметрии.

Пусть имеем объекты сравнения в виде сообществ  $A$  и  $B$ , характеризуемых набором признаков, т.е. видами, входящими в состав этих сообществ или видовыми списками  $S_A$  и  $S_B$  соответственно. Величина признака соответствует численности каждого вида  $N(A_i)$  и  $N(B_j)$ . При этом  $i_{max}=S_A$ ,  $j_{max}=S_B$ . Рассмотрим модельный пример применения свертки (2) и индекса видового сходства ( $I$ ) для сообществ  $A$  и  $B$ , различающихся числом видов (табл. 1).

Таблица 1

Показатели видового сходства, вычисленные по Чекановскому–Сьеренсену ( $I$ )  
и с помощью свертки ( $I_\eta$ ), для модельных сообществ  $A$  и  $B$

Число видов		Число об- щих видов, $C$	Индекс Чекановского– Сьеренсена, ( $I$ )	Свертка, $I_\eta$
Сообщество $A$	Сообщество $B$			
100	25	1	0,016	0,014
100	25	2	0,032	0,027
100	25	3	0,048	0,041
100	25	4	0,064	0,055
100	25	5	0,080	0,069
100	25	6	0,096	0,082
100	25	7	0,112	0,096
100	25	8	0,128	0,110
100	25	9	0,144	0,123
100	25	10	0,160	0,137

В общем виде индекс сходства Чекановского–Сьеренсена для качественных признаков может быть записан (Одум, 1975) как

$$I = \frac{2C}{A+B},$$

где  $C$  — число совпадающих видов в обоих сообществах.

Выражение (2) для этого случая целесообразно записать в следующем виде

$$I_\eta = \left( \frac{2C^2}{A^2 + B^2} \right)^{1/2}$$

или с учетом введенных обозначений

$$I_\eta = \left( \frac{2S_{AB}^2}{S_A^2 + S_B^2} \right)^{1/2},$$

где  $S_{AB} = C$ .

Известно, что многие меры общности (сходства) эквивалентны друг другу, поскольку функционально связаны монотонно возрастающей зависимостью, что делает их, по мнению Песенко, «...законными и состоятельными» (Песенко, 1982. С. 138). Эта закономерность в полной мере относится к рассматриваемому случаю (рис. 1).

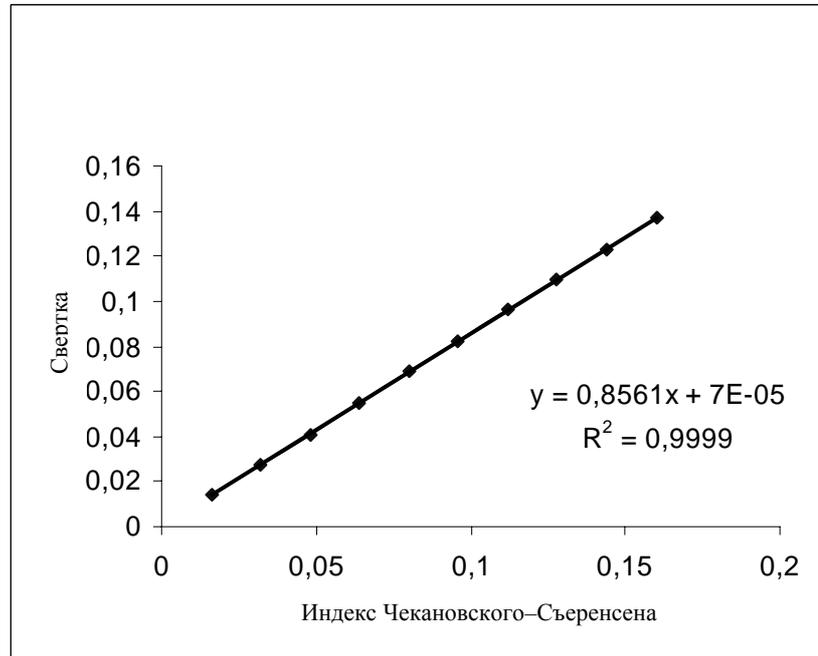


Рис. 1. Зависимость между индексом Чекановского–Сьеренсена ( $I$ ) и сверткой ( $I_\eta$ ) для модельных сообществ, различающихся числом общих видов (табл. 1)

Очевидно, что дисперсия индекса общности, рассчитанного по свертке  $I_\eta$ , практически полностью ( $R^2 = 0,9999$ ) определяется дисперсией индекса Чекановского–Сьеренсена ( $I$ ) (рис. 1). Кроме того, эти индексы симметричны, т.к. не изменяют оценку сходства между списками в зависимости от порядка их сравнения. Таким образом, применение свертки, основанное на положениях теории симметрии, вполне приемлемо для оценки общности (сходства) фаунистических (флористических) коллекций или списков видов.

Основные индексы общности, как известно, легко расширяются на случай использования количественных данных. Покажем применимость свертки и в этом случае.

Введем индекс сходства по количественным признакам с позиции основных положений теории симметрии. Пусть для определенности  $S_A \geq S_B$ . Тогда индекс сходства с учетом количественных данных может быть записан в виде

$$I_\eta = \left( \frac{2 \sum_{k=1}^{S_A} N(A_k) N(B_k)}{\sum_{k=1}^{S_A} [N^2(A_k) + N^2(B_k)]} \right)^{1/2}$$

При этом отсутствующие величины  $N(B_k)$  полагаются равными нулю.

Следует подчеркнуть, что обсуждение индексов общности в терминах скалярных произведений двух векторов проводилось и ранее (см. Песенко, 1982). Однако рассмотрение этой проблемы с единых методологических позиций теории симметрии до настоящего времени в биологической литературе отсутствовало.

Таким образом, мера сходства, основанная на свертке функций, может считаться достаточно универсальной. Акцент на геометрическом подходе отнюдь не направлен на выхолащивание биологической специфики. Напротив, предложенные геометрические подходы, например, псевдосимметрия определяют лишь необходимые условия проявления биологических особенностей изучаемых систем.

**2. Фракталы.** Самоподобие является общим свойством природных систем: бассейны крупных рек, ветвящиеся каналы молниевых разрядов, пространственная структура колоний микроорганизмов, бронхиальное дерево — все эти и многие другие, сильно неравновесные системы, связанные, так или иначе, с переносом интенсивных потоков вещества, заряда, энергии, — обладают удивительной структурной универсальностью, характеризуемой степенной зависимостью и дробной размерностью. Часто в этой связи говорят о фрактальной геометрии природных объектов (Федер, 1990; Маргалеф, 1992; Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Чертопруд, Азовский, 2000; Шредер, 2001; Иудин, Гелашвили, 2002; Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2003; Шурганова и др., 2005; Mandelbrot, 1982; Kunin, 1998; He, Gaston, 2000; Kunin et al., 2000; Azovsky et al., 2000; Azovsky, 2002; Iudin, Gelashvily, 2003; Witte, Torfs, 2003).

В настоящем исследовании мы обратимся к анализу самоподобия видовой структуры биотических сообществ. На фоне физических проявлений фрактальности биоценозов проблема самоподобия видовой структуры весьма специфична. Дело в том, что если физические проявления самоподобия очевидным образом соотносятся с самоподобием соответствующих геометрических носителей — ручейков, каналов, пространственно-временных распределений и т.д., то структурные особенности внутренних энергетических каналов и иерархия связей биотических сообществ остаются скрытыми от глаз: они не имеют непосредственных геометрических образов, инвариантных относительно преобразований масштаба. Тем не менее они демонстрируют самоподобие при изменении численности сообщества.

Одним из первых этот фундаментальный факт отметил Маргалеф (Маргалеф, 1992). Именно он указал на степенную зависимость числа видов  $S$  от численности сообщества

$$S = N^k,$$

где  $0 \leq k \leq 1$  было предложено рассматривать как индекс разнообразия. Формула Маргалефа показывает, что видовая структура сообщества инвариантна относительно преобразования его численности. Величину  $k$  можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов видовой структуры — число видов сообщества — меняется по степенному закону с показателем  $k$  при увеличении размеров системы, т.е. с ростом численности сообщества.

Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс  $k$  не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре биотического сообщества: формула Маргалефа констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Наиболее общее описание внутреннего устройства

самоподобных объектов позволяет дать теория мультифракталов, характеризующих бесконечной иерархией размерностей, и позволяющая отличить однородные объекты от неоднородных (Федер, 1990). Инструментом в этом случае служит функция мультифрактального спектра, значения которой представляют собой размерности неких однородных фрактальных подмножеств из исходного множества, которые дают доминирующий вклад в моменты распределения при заданных значениях порядка моментов. Основные понятия, лежащие в основе того, что теперь принято называть мультифракталами, были введены Бенуа Мандельбротом (Mandelbrot, 1972) в начале семидесятых годов прошлого века.

Пусть набор  $p_i$  характеризует относительные частоты 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  $S(N)$ , обнаруженных в пробе. Очевидно, что  $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ .

Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их асимптотического поведения при увеличении численности  $N$ :

$$M_q = \sum_{i=1}^n p_i^q = N^{\tau(q)}, \quad (3)$$

где  $-\infty \leq q \leq \infty$  — называется порядком момента, а показатель  $\tau(q)$  характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в выражении (3) является обобщением формулы Маргалефа и, очевидно, совпадает с последней при  $q = 0$ . Обобщенной размерностью  $D_q$  (обобщенной размерностью Реньи) распределения является убывающая функция  $q$ , вводимая определением (Федер, 1990):

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

На практике величины (4) можно оценить, используя несколько различающихся значений  $N$ , по более простой формуле:

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}. \quad (5)$$

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  $q=2$

$$D_2 = -\frac{\ln C}{\ln N}$$

или

$$\frac{1}{C} = N^{D_2},$$

где  $C$  — индекс доминирования, а  $1/C = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$  — индекс видового разнообразия Симпсона.

Для  $q = 1/2$

$$D_{1/2} = \frac{\ln \mu}{\ln N}$$

или

$$\mu = N^{D_{1/2}},$$

где  $\mu$  — известный в экологической литературе индекс Животовского (1980)

$$\mu = \left[ \sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right]^2.$$

Заметим, что для доли редких видов  $h = 1 - \mu/S$  (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

$$M_{-1} = \sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}.$$

Наши исследования 12 городских озер Нижнего Новгорода (Иудин и др., 2003) позволили рассмотреть асимптотическое поведение моментов распределения особей по видам. Было показано, что условие самоподобия, т.е. отсутствие зависимости размерностей Реньи от размера выборки, хорошо выполняется для анализируемого сообщества. Кроме того, точность определения обобщенных размерностей  $D_q$  быстро увеличивается с ростом размера выборки (численности особей в пробе) — разброс значений  $D_q$  падает с ростом  $N$ . Используя соотношение (5), можно получить весь спектр обобщенных размерностей  $D_q$  для любых  $q$  в интервале от  $-\infty$  до  $\infty$ . При этом функция  $D_q(q)$  является не возрастающей:  $\dots \geq D_{-1} \geq D_0 \geq D_1 \geq D_2 \dots$ , а равенство достигается лишь в случае равнопредставленности видов.

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

В отличие от них часто используемые индексы Симпсона ( $C, 1/C$ ) и Шеннона ( $H$ ) зависят и от численности, и от числа видов:  $1/C = N^{D_2} = S^{D_2/D_0}$  и  $H = D_1 \ln N = D_1 \ln S/D_0$ . Следовательно, сами по себе они не могут охарактеризовать разнообразия всего сообщества в целом и требуют дополнительного нормирования. Так, например, нормировав индекс Шеннона на его максимальное значение для данного числа видов, получим индекс выравнивания Пиелу (Pielou, 1966), который уже не зависит от числа видов и инвариантен относительно роста размеров системы

$$E = \frac{H}{\ln S} = \frac{D_1}{D_0}.$$

В случае с индексом видового разнообразия Симпсона  $1/C$  нормирование его логарифма на логарифм числа видов дает новый индекс разнообразия  $\sigma$ , который также является инвариантом

$$\sigma = \frac{\ln(1/C)}{\ln S} = E \frac{D_2}{D_1} = \frac{D_2}{D_0}.$$

Обобщенную размерность  $D_2$  называют в теории фракталов корреляционной размерностью (Goltz, 1998), поэтому индекс разнообразия  $\sigma$  можно назвать корреляционной

ляционным инвариантом. Заметим, что каноническая форма индекса выровненности Симпсона  $\frac{1}{C \cdot S}$  инвариантом не является

$$\frac{1}{C \cdot S} = \frac{N^{D_2}}{S} = N^{D_2 - k}.$$

Непосредственной проверкой легко убедиться в том, что каждый из всего бесконечного множества инвариантов вида  $D_q/D_0$  представляет собой индекс выравнивания и меняется в пределах от нуля (для хемостата) до единицы (в случае равнопредставленности видов). Заметим, что индекс Маргалефа  $k$  (впрочем, как и все обобщенные размерности  $D_q$ ) достигает единицы только при  $S = N$ .

Для получения мультифрактального спектра перейдем от переменных  $q$  и  $\tau(q)$  к новым переменным с помощью преобразования Лежандра:

$$\begin{cases} a(q) = \frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases} . \quad (6)$$

Переменная  $a$  («индекс сингулярности») и неотрицательная функция  $f(a)$  («спектр сингулярностей») дают представление о мультифрактальности структуры сообщества, полностью эквивалентное представлению через  $q$  и  $\tau(q)$ . На рисунке 2 показана эволюция мультифрактальных спектров видового распределения макрозообентоса городских озер в период с мая по август 2000 г. Экстремум спектра

$$f_{\max} = f(a(q=0)) = k$$

совпадает с индексом разнообразия Маргалефа и соответствует монофрактальной размерности распределения. Правые ветви кривых на рисунке 2 соответствуют отрицательным  $q$ . Они систематически короче левых. Такой вид спектров объясняется вкладом в сумму в выражении (3) видов с минимальной численностью: при больших отрицательных величинах порядка момента их вклад становится определяющим, подавляя влияние других элементов структуры. 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  $f(a)$

$$\left. \frac{d}{da} f(a) \right|_{a=a_H} = 1,$$

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  $D_1 = H/\ln N$

$$f(a_H) = a_H = \frac{H}{\ln N}.$$

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  $N$ :  $p_i(N) \propto N^{a_i}$ . Чем меньше  $a_i$ , тем медленнее это убывание и тем более представительный вид мы имеем. Размерность  $f(a)$  показывает, как много видов с данной сингулярностью  $a_i$  содержится внутри всего сообщества. Иными словами,  $f(a)$  есть размерность подмножества видов с сингулярностью  $a$ .

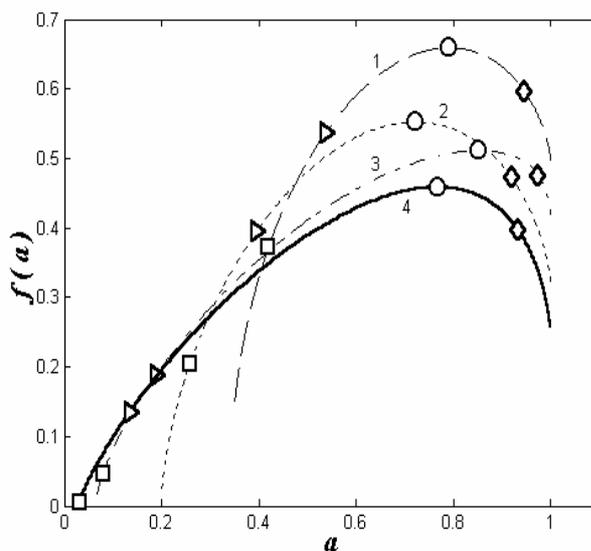


Рис. 2. Мультифрактальные спектры видовой структуры макрозообентоса городских озер Нижнего Новгорода (сезонная динамика). Обобщенные размерности:  $\diamond$  — соответствуют моментам порядка  $q = -1$ ;  $\circ$  — моментам порядка  $q = 0$ ,  $D_0$  — (Маргалев);  $\triangle$  — моментам порядка  $q = 1$ ,  $D_1$  — (Шеннон);  $\square$  — моментам порядка  $q = 2$ ,  $D_2$  — (Симпсон).  
Номера графиков отвечают взятию проб в мае, июне, июле и августе 2000 года (Иудин и др., 2003)

Таким образом, видовая структура биотических сообществ может быть количественно описана с помощью мультифрактального формализма. При таком подходе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам, имеющим сходную представленность (доминантов, субдоминантов). 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 представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также можно интерпретировать как скорость убывания доли вида (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси абсцисс 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. Таким образом, площадь спектра можно интерпретировать как показатель выравненности видов в сообществе: чем шире спектр, тем меньше выравненность, и наоборот. Крайним вариантом выравненности является равнопредставленность видов; при этом весь спектр схлопывается в единственную точку, ордината которой соответствует монофрактальной размерности сообщества. Из сказанного следует, что точки кривой мультифрактального спектра описывают разнообразие в отдельных группах видов. В то же время, на этой кривой находятся точки, которым можно поставить в соответствие известные индексы разнообразия, характеризующие сообщество в целом. Для получения же полной информации о структуре сообщества необходимо рассмотрение всего спектра индексов, предоставляемое мультифрактальным анализом.

**Таким образом, мультифрактальный формализм дал возможность получить геометрический образ видовой структуры сообщества, ранее не достижимый методами и средствами классической экологии.**

**3. Перколяция.** Теория перколяции (протекания или просачивания) способна объяснить множество ситуаций, на первый взгляд, совершенно различных: от приготовления кофе и вареных яиц до процесса образования отдельных галактик или их скоплений, а также эпидемий, лесных пожаров и т.д. (Шредер, 2001). Поскольку протекание по сути своей геометрично, оно упрощает анализ сложнейших конфигураций, позволяя обойтись без излишних физических усложнений. Рассмотрим дискретную модель формирования пространственной структуры сообщества. Пусть в начальный момент времени особи данного вида занимают некоторую фиксированную ячейку квадратной решетки. Предположим, что на следующем шаге модельного времени представители этого вида с некоторой вероятностью  $p$  могут проникнуть в ближайшие соседние ячейки решетки. В случае положительного исхода будем говорить об активации исходной ячейкой своих ближайших соседей. В свою очередь, вновь занятые ячейки могут активировать соседние, и т.д. Таким образом, разыгрывается случайный процесс, напоминающий цепную реакцию. Судьба этого процесса определяется вероятностью активации  $p$ . Если вероятность активации мала, то процесс захвата новых ячеек (территорий) очень быстро остановится. В противном случае экспансия будет охватывать практически все ячейки, находящиеся от исходной в пределах радиуса, равного числу шагов модельного времени. Природа устроена таким образом, что существует

некоторое критическое значение вероятности активации  $p = p_c$ , при значениях  $p$  которого процесс активации может уйти на любое сколь угодно большое расстояние от исходной ячейки. Критическое значение  $p = p_c$  называется порогом перколяции. Описанный процесс является перколяционным переходом и в отличие от обычных фазовых превращений является геометрическим фазовым превращением. Перколяционный переход характеризуется геометрическими свойствами возникающих вблизи  $p = p_c$  кластеров и образованием кластера, связывающего противоположные стороны решетки — бесконечного кластера (БК). Параметром порядка перколяционного фазового перехода является вероятность  $P^\infty$  того, что отдельная ячейка принадлежит БК. Когда  $p < p_c$ , возникают только конечные кластеры и  $P^\infty = 0$ . Перколяционные кластеры представляют собой разветвленные фрактальные структуры, поскольку вблизи порога перколяции длина периметра растет быстрее, чем характерный пространственный размер кластера. Фрактальная структура перколяционных кластеров послужила основой для моделирования пространственного распределения доминантных видов, удовлетворительно воспроизводящего эффекты внутри- и межвидовой конкуренции для популяций с неперекрывающимися поколениями и пуассоновским распределением числа потомков на родителя.

Рассмотрим некоторые приложения теории перколяции к биоэкологическим системам.

**Экологические границы.** Известно, что экологические границы в силу «...повторения определенного типа складчатости или неравномерностей в различных масштабах...» (Маргалеф, 1992. С. 95) могут иметь фрактальную структуру. С другой стороны, такие границы, или экотоны, если они разделяют хорошо отличающиеся местообитания или сообщества, часто характеризуются тенденцией к увеличению разнообразия и плотности организмов — т.н. краевым эффектом (Одум, 1975).

Количественную оценку краевого эффекта можно дать с помощью такой меры разнообразия, как краевой индекс, в частности, предложенного Patton (1975)

$$EI = \frac{TR}{2\sqrt{A\pi}},$$

где  $TR$  — полный периметр фигуры, включая внутренние границы, если таковые имеются, а  $A$  — площадь. Для регулярных фигур значение краевого индекса является характеристикой формы и не зависит от масштаба. Например, для круга  $EI$  принимает минимально возможное значение, равное единице. Для квадратной площадки с одним типом растительности  $EI = 1,13$ . Дополнительные внутренние границы, делящие квадрат на четыре одинаковые площадки, увеличивают потенциальное разнообразие до  $EI = 1,69$  и т.д.

Совершенно иная ситуация возникает при рассмотрении нерегулярных, в частности, фрактальных конфигураций. Так, вблизи порога перколяции структура пространственного распределения сообщества фрактальна, поскольку длина периметра занимаемой сообществом площади растет быстрее, чем характерный пространственный размер кластера,

$$P_f \approx R^{d_h}.$$

Для двумерного случая  $d_h = 7/4 \geq 1$ . Заметим, что  $d_h$  характеризует лишь внешний периметр кластера, тогда как скорость роста полного периметра, учитывающего внутренние границы (размеры «дыр»), описывается индексом ( $d_f$ ), равным фрактальной размерности перколяционного кластера

$$P_{total} = 4a \left( \frac{R}{a} \right)^{d_f},$$

где  $a$  — размер элементарной ячейки. При этом площадь, занимаемая кластером, описывается выражением

$$A = a^2 \left( \frac{R}{a} \right)^{d_f}.$$

Тогда для перколяционного кластера значение краевого индекса может быть записано в виде

$$EI = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \left( \frac{R}{\alpha} \right)^{d_f/2}.$$

Следовательно, краевой индекс как мера разнообразия растет с увеличением масштаба по степенному закону, т.е. жизнеспособность коллектива тем выше, чем более развит периметр структуры его пространственного распределения. Этот вывод не противоречит известному положению равновесной теории островной биогеографии (McArthur, Wilson, 1967), согласно которому зависимость видового богатства (разнообразия) ( $S$ ) от площади резервата ( $A$ ) также изменяется по степенному закону  $S = cA^z$ .

**Биологические аналогии перколяционного перехода.** В противоположность обычным фазовым превращениям, где смена фаз происходит при некоторой критической температуре, рассматриваемый перколяционный переход является геометрическим фазовым превращением, что дает возможность проследить довольно глубокие аналогии с биологическими системами. Перколяционный переход характеризуется геометрическими свойствами возникающих вблизи  $p = p_c$  кластеров. При малых  $p$  все кластеры невелики и изолированы. По мере роста вероятности средний размер возникающих кластеров увеличивается. Наконец, при концентрации, близкой к критической, появляется перколяционный кластер, связывающий противоположные стороны решетки. Заметим, что в «дырах» перколяционного кластера размещаются конечные изолированные кластеры. Возрастание плотности перколяционного кластера с ростом  $p$  означает, что он, постепенно присоединяя конечные кластеры, из очень редкого становится все более плотным. При этом средний размер его «дыр» убывает, что ведет к уменьшению среднего размера изолированных конечных кластеров.

Рассмотрим некоторые приложения теории перколяции для характеристики разномасштабных биосистем. Известно, что флуктуации окружающей среды для

каждого момента времени благоприятствуют определенным видам (или генотипам), тогда как другие вынуждены довольствоваться низкой численностью, но сохраняют потенциальную возможность ее увеличения в благоприятных условиях. При этом ареалы даже наиболее успешных видов в силу физических и биотических ограничений имеют прерывистый, или дизъюнктивный характер. В первом приближении эта ситуация соответствует геометрическому образу конечных перколяционных кластеров вдали от перколяционного перехода. В экологических дефинициях рассматриваемая ситуация определяется правилом топографического, или популяционного кружева ареала (Розенберг и др., 1999), согласно которому популяция заселяет пространство неравномерно, оставляя пустые места (ср. — «дыры»), которые непригодны для ее жизни, тем самым распадаясь на экологически разнородные микропопуляции, приуроченные к конкретным местообитаниям (т.е. кластерам. — *авт.*).

Близким аналогом перколяционного перехода можно считать феномен интродукции, под которым понимают преднамеренный или случайный перенос какого-либо вида живого за пределы ареала. При наличии соответствующих ресурсов и отсутствии биотических ограничений (хищников и/или конкурентов) интродукция может сопровождаться популяционным взрывом (размножение и расселение кроликов в Австралии или ондатры в Западной Европе), нарушающим экологическое равновесие и наносящем существенный экономический ущерб.

В рассматриваемой модели образование перколяционного кластера можно интерпретировать как появление доминантного вида, влекущее за собой перестройку видовой структуры сообщества. Известно, что состояние экологического доминирования, количественно описываемое индексом Симпсона

$$C = \sum_{i=1}^S p_i^2,$$

сопровождается снижением видового разнообразия и выравниваемости, оцениваемых, соответственно, индексами Шеннона

$$H = \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i,$$

и Пиелу

$$e = H / H_{\max} = H / \ln S,$$

где  $p_i$  — относительная численность  $i$ -го из  $S$  видов.

В свою очередь, образование перколяционного кластера характеризуется возрастанием упорядоченности (т.е. снижением энтропии,  $H$ ) и нарушением степени симметричности, которая может быть охарактеризована сверткой функций ( $\eta$ ). Заметим, что в рассматриваемом аспекте свертка функций может интерпретироваться как количественная мера параметра порядка исследуемой системы, вне зависимости от того, скалярной, векторной или тензорной величиной он является.

Можно показать, что приведенные синэкологические дефиниции являются экологическими эквивалентами терминов, применяемых в теории перколяции (табл. 2).

Таблица 2

Эквивалентность дефиниций теории перколяции и синэкологии, используемых для характеристики перколяционного перехода и интродукции (доминирования)

Параметр	Перколяционный переход	Интродукция (доминирование)
Энтропия / Разнообразие	$H \rightarrow 0$	$H \rightarrow 0$
Симметричность/Выравненность	$\eta \rightarrow 0$	$e = H / \ln S \rightarrow 0$
Параметр порядка	$P_{\infty} \rightarrow 1$	$E = \sum_{i=1}^S p_i^2 \rightarrow 1$

Таким образом, приложение теории перколяций к анализу пространственного распределения видов и/или сообществ и их границ позволяет получить нетривиальный, с точки зрения классической экологии, результат.

Триада «симметрия — фракталы — перколяция» основана на понятийных соотношениях, играющих фундаментальную роль в современной физической парадигме. Так, например, рассматривая симметрию относительно преобразований подобия, мы сталкиваемся с фрактальными свойствами объектов. С другой стороны, при перколяционных переходах, являющихся геометрическими фазовыми переходами второго рода, наблюдается нарушение симметрии. Наконец, возникающие в явлениях перколяции кластеры являются фрактальными объектами. Таким образом, рассмотренные фундаментальные понятия современной физики и связанные с ними геометрические образы могут играть конструктивную роль и при анализе таких сложных биологических объектов, как популяции и сообщества.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 03-05-65064).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аветисов В.А., Гольданский В.И.* Физические аспекты нарушения зеркальной симметрии биоорганического мира // Успехи физических наук. 1996. Т. 166. № 8. С. 873–891.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В.* Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. С. 117–136.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В.* Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. АН. 1997. Т. 356. № 5. С. 713–715.
- Вейль Г.* Симметрия. М.: Наука, 1968. 191 с.
- Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И.* Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 4. С. 377–385.
- Гиляров М.С.* О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. 1944. Т. 23. № 5. С. 213–215.
- Животовский Л.А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 216 с.

- Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б.** Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга: Матер. научн. конф. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2002. С. 49–52.
- Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Розенберг Г.С.** Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389. № 2. С. 279–282.
- Лима-де-Фариа А.** Эволюция без отбора: Автоэволюция — формы и функции. М.: Мир, 1990. 455 с.
- Маргалеф Р.** Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 254 с.
- Марченко А.О.** Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов: калибровочный подход // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60. № 6. С. 654–666.
- Налимов В.В.** Геометризация биологических представлений: вероятностная модель эволюции // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 5. С. 437–448.
- Одум Ю.** Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашивили Д.Б.** Экология. Теоретические конструкции современной экологии. Самара: Самарский научный центр РАН, 1999. 396 с.
- Урманцев Ю.А.** Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 с.
- Федер Е.** Фракталы. М.: Мир, 1991. 214 с.
- Хэйек Л.-Э. С.** Анализ данных по биоразнообразию земноводных // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: КМК, 2003. С. 221–284
- Хохуткин И.М., Елькин Ю.А.** Опыт применения бинарных отношений для оценки сходства биотических сообществ на примере наземных моллюсков // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 125–133.
- Чертопруд М. В., Азовский А. И.** Размещение макрозообентоса Беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. С. 47–63.
- Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н.** О количественных оценках симметричности кристаллических структур // Кристаллография. 1988. Т. 33. № 3. С. 759–761.
- Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фадеев М.А.** Кристаллография. 2000. М.: Высшая школа. 1988, 496 с.
- Шредер М.** Фракталы, хаос, степенные законы. Ижевск: РХД, 2001. 528 с.
- Шубников А.В., Коцик В.А.** Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука, 1972. 339 с.
- Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н.** Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 294–309.
- Azovsky A.I.** Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? // Ecography. 2002. V. 25. P. 273–282.
- Azovsky A.I., Chertoproud M.V., Kucheruk N.V., Rybnikov P.V., Sapozhnikov F.V.** Fractal properties of spatial distribution of intertribal benthic communities // Marine Biology. 2000. V. 136. P. 581–590.
- Goltz C.** Fractal and Chaotic Properties of Earthquakes. Springer, 1998.
- Iudin D.I., Gelashvili D.B.** Multifractality in ecological monitoring // Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. 2003. V. 502. P. 799–801.
- Kunin W. E.** Extrapolating species abundance across spatial scales // Science. 1998. V. 281. P. 1513–1515.
- Kunin W.E., Hartley S., Lennon J.J.** Scaling down: on the challenge of estimating abundance from occurrence patterns // Am. Nat. 2000. V. 156. P. 560–566.

- He F., Gaston K.J.** Estimating species abundance from occurrence // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 553–559.
- Hedrick Ph.W.** // *Evolution*. 1971. V. 25. № 2. P. 276–280 (цит. по Животовскому, 1979).
- Mandelbrot B.B.** The fractal geometry of nature. San Francisco. Freeman, 1982.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.** The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology, no 1. – New Jersey: Princeton University Press, 1967.
- Patton D.R.** A diversity index for quantifying habitat «edge». *Wildl. Soc. Bull.* 3. 1975. P. 171–173.
- Pielou E.C.** Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and measure // *Am. Nat.* 1966. V. 100. P. 463–465.
- Simpson E.H.** Measurement of diversity // *Nature*. 1949. V. 163. P. 688.
- Witte J.-P.M., Torfs J.J.F.** Scale dependency and fractal dimension of rarity // *Ecography*. 2003. V. 26. P. 60–68.