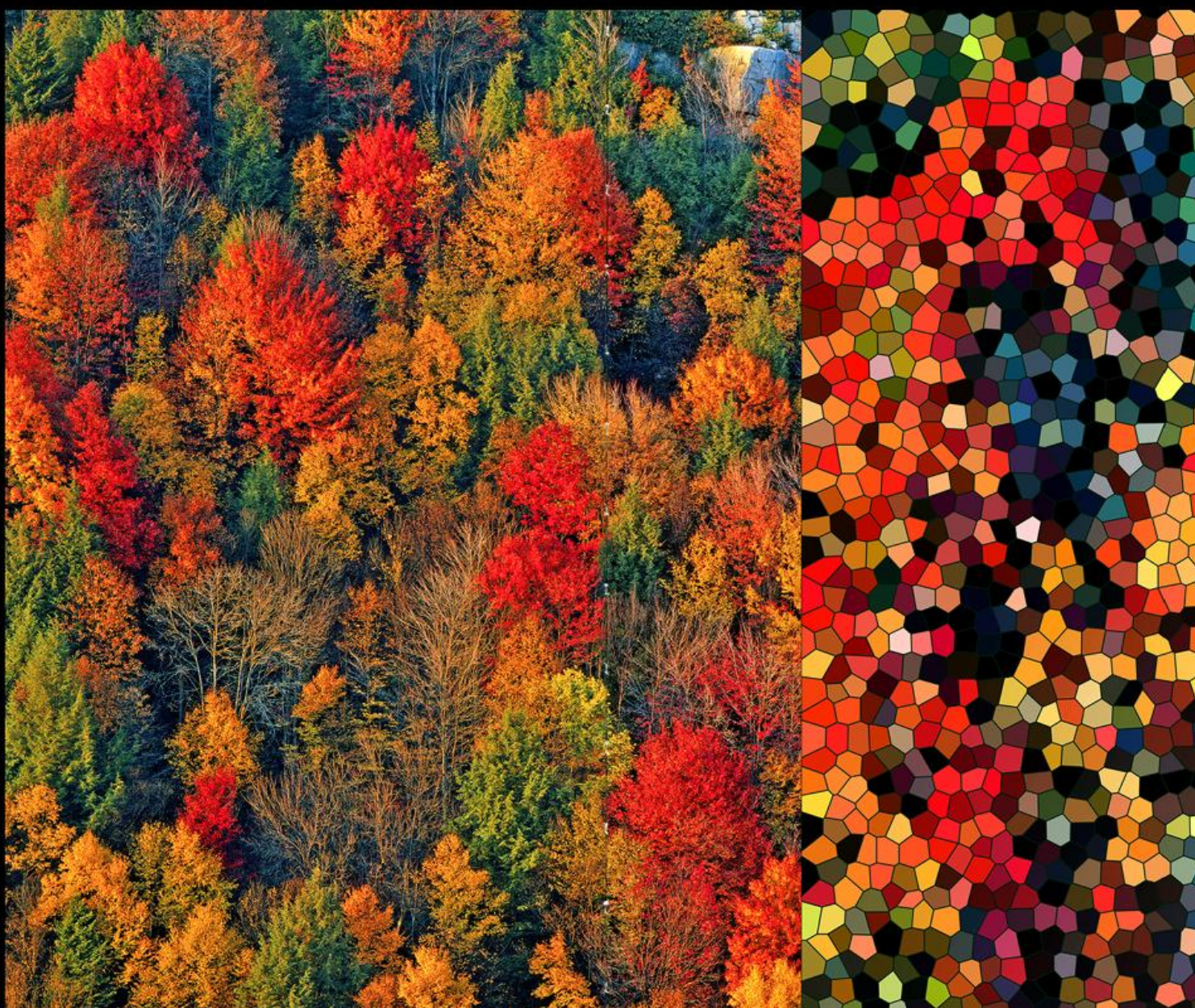


Д.Б. Гелашвили, Д.И. Иудин, Г.С. Розенберг,
В.Н. Якимов, Л.А. Солнцев

ФРАКТАЛЫ И МУЛЬТИФРАКТАЛЫ В БИОЭКОЛОГИИ



Министерство образования и науки Российской Федерации
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Национальный исследовательский университет
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Институт прикладной физики РАН

Д.Б. Гелашвили, Д.И. Иудин, Г.С. Розенберг,
В.Н. Якимов, Л.А. Солнцев

ФРАКТАЛЫ И МУЛЬТИФРАКТАЛЫ В БИОЭКОЛОГИИ

Монография

Нижний Новгород
Издательство Нижегородского госуниверситета
2013

ББК 28.0
УДК 574.2
Ф 40

Рецензенты:

доктор биологических наук **А.И. Азовский** (МГУ им. М.В. Ломоносова)
чл.-корр. РАН, доктор физ.-мат. наук **Е.А. Мареев** (ИПФ РАН)

Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А.
Ф 40 **Фракталы и мультифракталы в биоэкологии:** Монография. —
Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2013. —
370 с.: ил.

ISBN 978-5-91326-246-2

В монографии обобщены данные мировой литературы и результаты собственных исследований авторов по обоснованию и применению парадигмы самоподобия, являющейся теоретическим базисом фрактальной геометрии, в приложении к задачам биоэкологии. Рассмотрены фрактальные аспекты анализа видовой и пространственной структуры сообществ, таксономического разнообразия, временных рядов экологических данных и др. Изложена техника мультифрактального анализа структуры сообществ. Проведен теоретический анализ связи фракталов и концепции самоорганизованной критичности биоэкологических систем.

Книга адресована широкому кругу научных работников, аспирантов и студентов, интересующихся основами фрактальной геометрии, теории перколяции, самоорганизованной критичности и их приложениями в биоэкологии.

Печатается по решению Ученого совета ННГУ

ISBN 978-5-91326-246-2

ББК 28.0

© Д.Б. Гелашвили, Д.И. Иудин, Г.С. Розенберг,
В.Н. Якимов, Л.А. Солнцев, 2013

© Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, 2013

Предисловие

Национальные исследовательские университеты в силу своей структуры и выполняемой миссии являются перспективными плацдармами для интеграции вузовской и академической науки, создающими условия для междисциплинарных взаимодействий, т.е. точек роста современного естествознания. Предлагаемая вниманию читателя книга – хороший пример такого взаимодействия. Во-первых, ее авторы работают именно в таком вузе – Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского – Национальном исследовательском университете, а также в Институте прикладной физики РАН (г. Н. Новгород) и Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти). Во-вторых, по своим научным интересам они представляют разные дисциплины: экологию, биологию, физику и математику. В-третьих, книга посвящена одному из наиболее интересных вопросов современной науки: применению теории фракталов для описания и анализа структуры природных объектов, в качестве которых авторы избрали биотическое сообщество – одно из самых загадочных творений природы. Тот факт, что биотические сообщества рассматриваются как самоорганизующиеся системы, открывает возможность применения для анализа их структуры достижений современной физики и математики, включая синергетику, кибернетику, теорию сложности, концепцию самоорганизованной критичности. Задача книги – продемонстрировать эффективность фрактальной методологии при объяснении инвариантных характеристик структуры сообщества. Авторы последовательно ведут читателя по тернистому пути анализа структуры биоценоза: от погружения в историю вопроса до самых последних достижений мировой науки в этой области. Особую ценность книги представляет изложение алгоритмов и процедур проведения мультифрактального анализа, адаптированное к биологической аудитории. Кроме того, следует отметить, что авторы во многом являются «первопроходцами», и книга построена на материале собственных исследований. Возможно, что у «чистых» математиков или физиков могут возникнуть претензии к авторской манере изложения материала с достаточно пространственными словесными описаниями вместо лаконичного математического языка. Однако следует напомнить, что книга адресована, прежде всего, биологам.

Авторы «сделали» очень хорошую и нужную книгу, которая, несомненно, найдет своего требовательного читателя.

*Е.В. Чупрунов,
ректор Нижегородского государственного
университета им. Н.И. Лобачевского,
доктор физико-математических наук*

На наших глазах рождается наука, не ограничиваемая более идеализированными и упрощенными ситуациями, а отражающая всю сложность реального мира, наука, рассматривающая нас и нашу деятельность как неотъемлемую часть фундаментального «тренда» на всех уровнях природы.

И. Пригожин

От авторов

Коллеги и соавторы доверили мне подготовить авторское предисловие к этой книге, руководствуясь, по-видимому, теми соображениями, что в силу возрастных особенностей я должен лучше помнить обстоятельства прошлых лет, предшествующих ее написанию, нежели события недавние.

Действительно, я хорошо помню, что все началось с приобретения в книжном киоске на биофаке МГУ в середине 90-х годов прошлого века книги выдающегося эколога, профессора Барселонского университета Рамона Маргалефа «Облик биосферы» (1992). Эта книга стараниями академика М.Е. Виноградова и д-ра биол. наук Г.Е. Михайловского была впервые издана на русском языке и сыграла огромную роль в нашем мировоззрении. Именно в этой книге я познакомился с термином *фрактал* и долгое время практически не понимал, что он означает. Спустя некоторое время в беседе со своим коллегой, высокообразованным физиком-кристаллографом профессором Е.В. Чупруновым, я для красного словца упомянул о фракталах. Он с веселым изумлением посмотрел на меня и вручил книгу Х.-О. Пайтгена и П.Х. Рихтера «Красота фракталов» (1993) с замечательными иллюстрациями, справедливо полагая, что мне, как биологу с аналоговым мышлением, рассмотрение картинок принесет больше пользы, чем дебри математических уравнений.

На следующем историческом этапе решающую роль, как это и должно быть в добротном сценарии, сыграла женщина – И.В. Иудина, моя сотрудница, а до этого дипломница, но самое главное, удачно вышедшая замуж за талантливого физика Д.И. Иудина. Он уже тогда профессионально занимался фрактальной структурой грозовых молний. И.В. Иудина, помогая мне в технической подготовке одной из статей, встретила в тексте знакомое по семейной жизни слово *фрактал* и, руководствуясь непогрешимой женской интуицией, организовала мою встречу с Д.И. Иудиным. С этого момента и начинается наша совместная работа. Теперь Д.И. Иудин, несмотря на молодость, уже доктор физико-математических наук и, не без моего участия, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии ННГУ. Он успешно сочетает преподавание с основной работой в Институте прикладной физики РАН. Практически сразу наш дуэт превратился в трио – к нам присоединился чл.-корр. РАН, директор Института экологии Волжского бассейна (г. Тольятти)

Г.С. Розенберг. Больше двадцати лет меня связывает дружба умами и семьями с Г.С. Розенбергом, и я не перестаю удивляться его кругозору, скорости мышления и энциклопедичности познаний. Если принять во внимание его классическое математическое (теория вероятностей) и биологическое (ботаника и экология) университетское образование, а также ироничное отношение к жизненным трудностям, основанное на опыте капитана команды КВН Башкирского госуниверситета, то интерес Г.С. Розенберга к теории фракталов становится объяснимым. Наконец и особо следует отметить вклад наших молодых соавторов: к.б.н. В.Н. Якимова и к.б.н. Л.А. Солнцева. С разницей в несколько лет они блестяще прошли путь от увлеченных студентов и очень сильных аспирантов до высококвалифицированных специалистов. Молодость, полемический задор, увлеченность проблемой, отсутствие почтения к авторитетам, прекрасная математическая, языковая и компьютерная подготовка сделали их неотъемлемой частью нашего авторского коллектива.

Таковы исторические предпосылки создания этой книги. Ее структура определена следующими соображениями.

Глава 1 посвящена историческому экскурсу в проблему структуры сообщества в рамках канонических положений современной теоретической экологии и их критическому обсуждению.

В главе 2 дано краткое изложение математических основ теории фракталов и мультифракталов. Фрактальная геометрия имеет свой достаточно специфический терминологический лексикон, знакомство с которым существенно облегчит чтение и восприятие содержания последующих глав. Всем интересующимся этой проблемой мы настоятельно рекомендуем обратиться к первоисточникам, ссылки на которые приведены в списке литературы.

В главе 3 приведен критический обзор данных современной мировой литературы по применению фрактальной методологии к анализу пространственной и видовой структуры сообщества.

Глава 4 является концептуальной, поскольку в ней формализованы основные положения развиваемого нами фрактального подхода к анализу структуры сообщества, адаптированные к биологической аудитории.

Глава 5 представляет собой краткое «практическое руководство» по технике мультифрактального анализа структуры сообществ.

В главе 6 приведены примеры изучения мультифрактальной структуры природных сообществ, базирующиеся на наших основных работах.

Глава 7 посвящена фрактальной структуре таксономического разнообразия как реплике естественного разнообразия.

В главе 8 рассматривается вопрос о самоподобии временных рядов абiotic экологических факторов, являющийся актуальным в связи с дискуссией по поводу глобального изменения климата.

Глава 9 посвящена биоэкологическим аспектам теории перколяции, естественным образом связанной с теорией фракталов.

Наконец, в заключительной главе 10 фрактальность биоэкологических объектов рассматривается на методологической основе концепции самоорганизованной критичности.

Завершают книгу две мемориальные статьи, посвященные основоположнику фрактальной геометрии Б. Мандельброту и крупнейшему биологу XX в. Р. Маргалефу, которому мы обязаны внедрению фрактальных идей в биоэкологию. Этими статьями авторы отдают дань памяти двум великим ученым.

Все мы были и остаемся тесно связанными с университетами, в которых работаем, поэтому часть материалов этой книги используется в учебном процессе в Нижегородском и Самарском госуниверситетах. Кроме того, заслуженной популярностью пользуется иллюстрированный курс «Экология в картинках», подготовленный Г.С. Розенбергом, в котором также нашли отражение идеи фрактальной геометрии. С большим удовольствием мы пользуемся случаем и выражаем благодарность нашим коллегам в России и за ее пределами, нашим сотрудникам, аспирантам и студентам, бескорыстная, дружеская и конструктивная помощь которых оказала нам неоценимую услугу: Г.В. Шургановой, Д.А. Пухнаревичу, А.И. Дмитриеву, А.Г. Охапкину, Н.А. Старцевой, М.С. Снегиревой, А.Н. Варичеву (все – Нижний Новгород); С.В. Саксонову, В.К. Шитикову, И.А. Евланову, Н.Ю. Кирилловой, А.А. Кириллову (все – Тольятти); В.Д. Федорову, А.И. Азовскому, А.П. Левичу (все – Москва); Н.В. Глотову (Йошкар-Ола); В.А. Федюнину, Т.В. Жуйковой (Нижний Тагил), Р.А. Суходольской (Казань); Н.Г. Смирнову, В.С. Безелю, Е.Л. Воробейчику (все – Екатеринбург); Д. Тилману (D. Tilman), Э. Симану (E. Siemann), Дж. Грин (J.L. Green) (все – США), Б. Босуит (B. Bossuyt) (Бельгия).

Особую признательность мы выражаем А.И. Азовскому и Е.А. Марееву, прочитавшим рукопись и сделавшим много весьма полезных замечаний, «высветившим» сильные и слабые стороны книги с точки зрения биолога и физика.

Мы также благодарны нашим родным и близким за долготерпение, понимание и тактичность, поскольку жить с людьми, подверженными навязчивой идее, нелегко.

Наконец, традиционно следует сказать о том, что совершенных научных монографий не бывает, и мы готовы с благодарностью принять любую конструктивную критику.

*Д.Б. Гелашивили
от коллектива авторов*

Введение

Если я вижу дальше других, то лишь потому, что стою на плечах гигантов.

Исаак Ньютон

Экспансия идей и методов фрактальной геометрии в различные области знаний явилась визитной карточкой конца XX столетия. Как и всякая новация, фрактальная геометрия имеет своих апологетов, развивающих идеи выдающегося математика современности Бенуа Мандельброта в острой полемике с оппонентами, для которых фрактальный формализм, в лучшем случае, дань моде. Отдавая должное остроумию наших оппонентов, заметим, что хотя научные концепции, как и мода, преходящи, перефразируя классика можно сказать, что «...слухи о конце фрактальной геометрии сильно преувеличены». Фрактальная геометрия является удобным математическим инструментом при анализе сложных систем, в которых отсутствует характерный масштаб, например длины. Масштабно-инвариантные системы обычно характеризуются нецелой – фрактальной – размерностью. Понятие нецелой размерности и некоторые основные свойства фрактальных объектов изучались математиками еще в XIX в., но термину *фрактал* мы обязаны Б. Мандельброту.

В этой книге, обобщающей результаты наших исследований последнего десятилетия, мы попытаемся продемонстрировать успешность и эффективность парадигмы самоподобия, являющейся теоретическим базисом фрактальной геометрии, в приложении к некоторым задачам биоэкологии.



Бенуа Мандельброт (Benoît B. Mandelbrot, 1924–2010)

Такой подход обусловлен логикой естественно-научного познания материального мира, среди объектов которого самоподобие широко представлено. Превосходный обзор этой проблемы дал М. Шредер (2001). Вот некоторые примеры из его книги. Будем считать объект, который можно воспроизвести путем увеличения какой-либо его части, самоподобным, или инвариантным при преобразовании подобия. Примеры самоподобия можно найти в различных, на первый взгляд, объектах или процессах. Так, броуновское движение является хорошей иллюстрацией вероятностного самоподобия. В математике примерами самоподобия являются канторовы множества и функция Вейерштрасса. В музыке самоподобие связано с темперированным двенадцатитоновым строем Баха. Русские деревянные матрешки, так же как китайские коробоочки, – иллюстрации дискретного ограниченного самоподобия. Акустические системы, в частности основная мембрана внутреннего уха, также функционируют на основе принципа самоподобия. Перечень самоподобных природных объектов и явлений можно продолжить, включив в него крону деревьев, гифы актиномицетов, разряд молнии, бронхиальное дерево, кровеносную и речную системы и т.д. Наконец, самоподобие часто присуще таким иерархическим структурам, как филогенетические деревья.

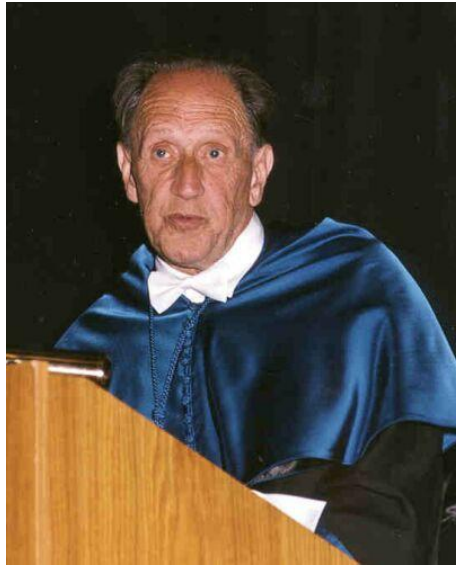
Математическим выражением самоподобия являются степенные законы. Замечательно, что самоподобным степенным законам подчиняются как увеличивающиеся в размерах объекты, например города, так и распадающиеся на отдельные фрагменты, например камни. М. Шредер (2001) подчеркивает важность единственного неперменного условия выполнения самоподобного закона: отсутствие у данного вида объектов внутреннего масштаба. Действительно, не бывает реальных городов с числом жителей меньше 1 или больше 10^9 . Точно так же размер камня не может быть меньше молекулы или больше континента. Таким образом, если самоподобие и беспредельно, то только в ограниченных областях. Тот факт, что однородные степенные законы не имеют естественных внутренних масштабов, обуславливает еще один феномен – масштабную инвариантность. Другими словами, при изменении масштабов степенные законы воспроизводят сами себя, однако в строгом смысле это утверждение справедливо только для математических моделей. Любые реальные объекты никогда не бывают в точности масштабно инвариантны, в том числе и из-за так называемых «концевых эффектов», связанных с естественными пространственно-временными границами физических или социальных явлений. В контексте обсуждения самоподобия биотических сообществ важно подчеркнуть, что масштабная инвариантность сохраняется и в случае степенных законов с дробными показателями. М. Шредер (2001, с. 165) пишет: «Самоподобию, в конце концов, все равно, целочисленный у нас показатель или нет». Более того, простые степенные законы с дробными показателями демонстрируют масштабную инвариантность в самых разнообразных явлениях реального мира: от разливов Нила и разорения игрока через распределения галактик во Вселенной до описания структуры сообществ.

Пространственная и видовая структуры биологических сообществ традиционно находятся в центре внимания теоретической экологии. На первый

взгляд, эти вопросы имеют мало точек пересечения, и классические подходы к описанию этих структур разработаны совершенно независимо друг от друга.

Описание пространственной структуры на уровне сообщества связано с зависимостью видового богатства от площади (species-area relationship, SAR). Степенные законы, описывающие эту зависимость, нашли свое логическое воплощение в рамках равновесной теории островной биогеографии, разработанной Макартуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967), а также в работах их многочисленных последователей.

Для описания видовой структуры сообщества используются различные математические модели: ранговые распределения видов, модели распределения видов по численности (species abundance distribution, SAD), а также кривые накопления видов. Использование степенного закона для формализации кривой накопления видов позволило одному из крупнейших экологов XX в. Маргалефу (Маргалеф, 1992), по-видимому впервые, сформулировать мысль о возможности фрактальности видовой структуры биологических сообществ. Применительно к степенной форме SAR к аналогичному выводу пришли Харте с соавторами (Harte et al., 1999).



Рамон Маргалеф (Ramón Margalef i López, 1919–2004)

Возникновение представлений о самоподобии и фрактальности биологических сообществ является естественным продолжением тенденции проникновения теории фракталов в экологию. Этот процесс можно условно разделить на три этапа. Первый из них был связан с необходимостью описания пространственной сложности тех или иных биотопов: горных и речных систем, ландшафтов, почвы, коралловых рифов и т.д. На втором этапе пришел черед описания фрактального распределения отдельных видов. Наконец, на третьем этапе встал вопрос о самоподобии внутренней структуры самих сообществ.

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

Применение математического аппарата фрактальной геометрии позволяет перейти от качественного описания пространственной и видовой структуры (в терминах видового богатства) к его количественным показателям (в терминах видового разнообразия) и открывает широкие перспективы мультимасштабной характеристики биологического сообщества как сложной неравновесной системы.

Таким образом, подробная разработка применения мультифрактального анализа к структуре биологического сообщества, а также эмпирическая верификация такого подхода на материале различных сообществ представляется одной из актуальных задач современной теоретической экологии. Наша книга является попыткой развития пионерских идей Маргалефа о структуре сообщества на базе фрактальной геометрии Мандельброта с учетом исторических предпосылок и реалий современности.

Глава 1

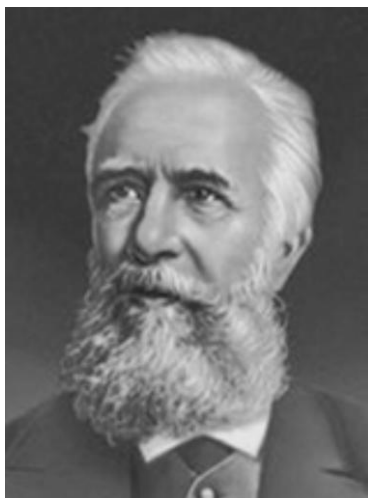
Структура сообщества: исторический аспект

Экология сообществ – один из самых трудных и малоизученных разделов современной экологии.

М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд

За время становления экологии как науки экологическая терминология претерпела закономерную эволюцию, однако «...ее понятийный, методический и теоретический аппараты еще не устоялись (так, продолжают дискуссии даже об основном объекте изучения экологии)» (Розенберг и др., 1999, с. 3). Действительно, после определения экологии, данного Геккелем в 1866 г. (Haeckel, 1866), наиболее обширный и, по-видимому, рекордный список этих дефиниций, составленный одним из авторов настоящей монографии (Розенберг, 1999), насчитывает уже более 100 определений.

Известно, что число определений проблемы обратно пропорционально ее ясности, однако стремление внести свою лепту в эту коллекцию в среде ученых поистине неистребимо, и каждое поколение, несмотря на предостережение Уильяма Оккама, продолжает умножать сущности без надобности. Не минула чаша сия и нас. Ключевыми словами, вынесенными в название этой главы, являются «структура сообщества», и, видимо, с определения этого понятия и следует начать, для того чтобы позиционировать себя в достаточно обширном и не менее запутанном пространстве экологической терминологии.



Эрнст Геккель (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel, 1834–1919), немецкий зоолог, естествоиспытатель, философ

1.1. Еще раз о биотическом сообществе

Исследование видовой структуры биотических сообществ является актуальным направлением современной теоретической экологии и постоянно находится в сфере пристального внимания и оживленных дискуссий среди экологов (Левич, 1980; Розенберг, 2005; Гиляров, 2010; Hutchinson, 1959; Pielou, 1975; Lawton, 1999; McGill et al., 2007; McGill, 2010; Azovsky, 2011). Поучительным в этом плане может быть сопоставление «вопросников» о структуре и природе сообщества, составленных с интервалом в 35 лет Пиелу (Pielou, 1975) и Гиляровым (Гиляров, 2010) (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Что такое сообщество?

Е. Пиелу (Pielou, 1975)	А.М. Гиляров (2010)
<ol style="list-style-type: none">1. Какова структура многовидового сообщества?2. Какое количество видов может проживать вместе в данном местообитании?3. Как они взаимодействуют друг с другом и распределяют между собой ресурсы?4. Почему некоторые виды обильны, а другие – редки?5. Какие виды имеют более широкую амплитуду распространения?6. Какие из них будут вскоре локально или глобально вымирать?7. Сколько и какие виды могут быть без ущерба для других удалены из сообщества?8. Какова степень адаптации различных видов к условиям среды?	<ol style="list-style-type: none">1. Что понимать под сосуществованием видов?2. Как объяснить наличие в сообществе множества редких видов и малого числа – массовых?3. Имеют ли редкие виды какие-нибудь преимущества в сравнении с массовыми?4. Могут ли сосуществовать нейтралистская и нишевая концепции сообщества?

А.П. Левич (1980, с. 12) указывает, что «видовую структуру можно рассматривать как своеобразную «систему отсчета» – именно по изменениям в численностях видов нередко судят о проявлении многообразных факторов, определяющих жизнь сообщества». В то же время термин «сообщество» интерпретируется неоднозначно. Так, Ю.А. Песенко (1982) и, вслед за ним, А.М. Гиляров (2010) рассматривают «...сообщество как совокупность видов одного трофического уровня (данной таксономической группы), или *таксоценоза*» (Песенко, 1982, с. 83). Уиттекер (1980, с. 9) под сообществом понимает «...систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания...». Определение Уиттекера является, по мнению Джиллера (1988), самым точным. Не претендуя на оригинальность, предложим следующее, скорее всего компилятивное, определе-

ние: биотическое сообщество – это совокупность *взаимодействующих* популяций, объединенных *общей судьбой*. Межпопуляционные *взаимодействия* являются материальной основой связей, собственно и образующих структуру сообщества, тогда как *общность судьбы* характеризует пространственно-временные параметры исторического сосуществования популяций, составляющих сообщество как сложную систему. Таким образом, понятие «сообщество» является емким, но довольно произвольным. Тем не менее мы полагаем, что сведение «сообщества» к «таксоценозу» не только упрощает структуру изучаемого объекта, но и делает его нереалистичным, поскольку выхолащивает такую важнейшую структурную характеристику, как трофическую. Достаточно сравнить правомочность применения термина «таксоценоз» в интерпретации Ю.А. Песенко (1982) или А.М. Гилярова (2010) к таким устоявшимся в гидробиологии дефинициям, как «фитопланктоценоз» и «зоопланктоценоз». Очевидно, что в последнем случае сведение к «...одному трофическому уровню...» неприемлемо. Кроме трофических аспектов, при характеристике сообщества важное значение имеет корректный выбор масштаба (Lawton, 1999). Джиллер (1988), говоря о группах сходных видовых популяций, встречающихся вместе, предлагает пользоваться термином «ассамблея» (ассамблея птиц, насекомых и т.д.). Уместно отметить, что, по свидетельству А.М. Гилярова (2010), А.И. Азовский – один из наиболее авторитетных отечественных экологов, подчеркивая значение масштаба в макроэкологических исследованиях, также сознательно избегает в этом случае термина «сообщество», предпочитает применять выражение «видовые ансамбли».

Теория нейтральности, выдвинутая Хаббелом (Hubbell, 1979, 2001; Hubbell, Forster, 1986) и активно развиваемая в течение последнего десятилетия (Volkov et al., 2003, 2007; Alonso et al., 2006; Rosindell et al., 2010, 2011), послужила, тем не менее, объектом оживленной полемики (McGill, 2003; Ricklefs, 2003; Dornelas et al., 2006; Clark, 2009). Нейтрализм предполагает, что виды, входящие в одно сообщество, благодаря сходству удельных (в расчете на одну особь) характеристик являются экологически идентичными, то есть особи имеют близкие эколого-физиологические и демографические показатели: вероятности размножиться, погибнуть, заселить свободные местообитания. Это, в свою очередь, не требует расхождения видов по разным экологическим нишам и, следовательно, потенциальные конкуренты, входящие в одно сообщество, благодаря сходству экологических характеристик могут обитать совместно. Таким образом, ответ на вопрос о механизмах, определяющих структуру сообщества: либо это различные типы межпопуляционных взаимодействий, либо – удельные эколого-физиологические и демографические характеристики видов, в первом приближении позиционирует апологетов классической «нишевой» и альтернативной «нейтралистской» концепций структуры сообщества. На самом деле, как отмечает А.М. Гиляров (2010), сторонники «нейтралистской» концепции, не отрицая «нишевый» механизм в принципе, пытаются фактически опровергнуть принцип конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе, запрещающий неопределенно долго сосуществовать конкурирующим видам. Попытки примирения «нишевой» и «нейтралистской» концепций (Chesson, 2000; Gewin, 2006; Adler et al., 2007) заставили

пересмотреть известную точку зрения на два основных типа сообществ: сообщества, организованные в соответствии с «нишевым» принципом (*niche assembled communities*), и сообщества, организованные процессами расселения видов (*dispersal assembled communities*) (Гиляров, 2010). «Примиряющая» концепция предполагает на первом этапе расселение видов, определяемое вероятностью попадания вида в то или иное местообитание. Однако закрепление вида в сообществе на следующем этапе зависит от результатов межвидового взаимодействия, ведущую роль в котором могут играть индивидуальные (удельные) эколого-физиологические и демографические характеристики особей, *сходство* которых обеспечивает *одинаковость* экологических взаимодействий и открывает потенциальную возможность длительного сосуществования.

В исходной и модифицированной моделях Хаббелла (Volkov et al., 2003, 2004) используется понятие «метасообщества», которое содержит полный набор видов, занимает обширную территорию, и в нем происходят процессы гибели, размножения и видообразования. Альтернативой является локальное сообщество. Последнее занимает сравнительно небольшую территорию, содержит только часть видов метасообщества, и в нем идут только процессы размножения и гибели особей, восполнение же видового пула происходит за счет иммиграции из метасообщества.

В моделях, предложенных как для локального сообщества, так и метасообщества (Volkov et al., 2003, 2004), разными методами удалось получить аналитические выражения, описывающие соотношение численностей видов при равновесном состоянии, хорошо соответствующие эмпирическим данным.

Таким образом, если в статистическом аспекте локальное сообщество рассматривать как репрезентативную выборку из метасообщества, или генеральной совокупности, то полученные для локального сообщества результаты должны быть справедливы и для метасообщества.

В контексте обсуждения структуры сообщества особо следует остановиться на традиционной проблеме экологии, касающейся распределения видов по численности (*species abundance distribution, SAD*¹). Макгилл и др. (McGill et al., 2007) пришли к выводу, что пока нет удовлетворительного объяснения наблюдаемой закономерности, обычно изображаемой в виде сильно вогнутой (гиперболической) кривой. Эту ситуацию Макгилл и др. (McGill et al., 2007) охарактеризовали как «коллективную неудачу» (*collective failure*). Суть неудачи, по мнению этих авторов, сводится к тому, что, несмотря на большое число моделей, дающих, в конечном счете, один и тот же результат (т.е. распределение асимметрично и характеризуется множеством редких видов, но небольшим числом доминирующих), до сих пор не сформулирована теория, объединяющая и объясняющая существующие эмпирические факты. Действительно, давно и хорошо известно, что в большей пробе можно обнаружить и большее число видов, однако характер и универсальность этой зависимости до сих пор вызывает дискуссии. В равной степени это относится к попытке количественной оценки разнообразия не только в смысле видового

¹ Фрактальные аспекты SAD будут рассмотрены в главе 3.

богатства (т.е. числа видов), но и с учетом соотношения численностей доминирующих и редких видов при изменении суммарной численности сообщества. Особенно интригующе выглядит ситуация в отношении редких видов, характеризующихся крайне низкой плотностью популяций, но, тем не менее, остающихся не вытесненными массовыми видами. Объяснению этого феномена было посвящено много работ. Так, гипотеза Джанзена – Коннела (Janzen, 1970; Connell, 1971) предусматривает возрастание удельной смертности при увеличении относительной численности какого-либо вида в сообществе, что в итоге дает преимущество редким видам, которое называют в данном случае «частотно-зависимым». По гипотезе Чессона – Варнера (Chesson, Warner, 1981) зависимость от плотности смертность молодых особей, особенно выраженная у массовых видов, приводит к высвобождению лимитирующих ресурсов, которые будут использоваться, прежде всего, редкими видами, реализующими в данном случае «плотностно-зависимый» механизм. В последнее время в целом ряде работ показана успешность «стратегии редких видов» (Bell et al., 2006; Wills et al., 2006; Boyce et al., 2009 и др.).

И все же, несмотря на определенные успехи, проблема выживания редких видов ждет своего решения. В итоге А.М. Гиляров (2010, с. 387), ссылаясь на работу Лотона (Lawton, 1999), указывает: «... сомнения в том, что действительно существуют общие закономерности устройства сообществ, по-прежнему остаются».

Между тем А.П. Левич (1980, с. 56), подчеркивая универсальный и общенаучный характер гиперболических распределений, являющихся одним из геометрических образов SAD, пишет, что они «...появляются всюду, где мы имеем дело с самоорганизующимися системами». Б.И. Кудрин (2007), много сделавший для установления закономерностей функционирования техноценозов как сложных систем, указывал, что все устойчивые плотности (кроме гауссовой) убывают при больших значениях аргумента *приблизительно как гиперболы*.

Действительно, квазигиперболические распределения, кроме упоминавшихся SAD, известны в таксономии как закон Виллиса (Willis, 1922), в виде закона Парето или «правила 20/80» применяются в социологии и экономике (Ланге, 1964), в форме закона Ципфа (Zipf, 1949) или Ципфа – Мандельброта (Мандельброт, 1973) используется в лингвистике. Ранговые распределения применяются в географии, информатике, науковедении (Яблонский, 1986; Буховец, 2005; Auerbach, 1913; Lotka, 1926). Добавим к этому перечню закон Бредфорда, известный в библиометрии (Bradford, 1934, 1948), закон Гутенберга–Рихтера, имеющий фундаментальное значение в сейсмологии (Касахара, 1985). Ципф попытался объяснить эту количественную связь на основе всеобщего принципа наименьших усилий, который методологически восходит к принципу наименьшей затраты силы Р. Авенариуса, или принципу экономии мышления Э. Маха.

В последнее время А.В. Марков и А.В. Коротаев (2007, 2008) на основе изучения палеонтологической летописи показали, что морская и наземная биоты фанерозоя эволюционировали в соответствии с гиперболическим законом. Авторы подчеркивают, что если экспоненциальная и логистическая модели, применяемые для описания динамики популяций, практически не учи-

тывают межтаксонные взаимодействия, то гиперболическая модель, напротив, предусматривает нелинейную положительную обратную связь. Авторы предполагают, что в развитии биоты имеется нелинейная положительная обратная связь второго порядка между разнообразием и структурой сообществ, которая схематично может реализовываться следующим образом: увеличение числа родов ведет к росту альфа-разнообразия (т.е. среднему числу родов в одном сообществе); в свою очередь, сообщества становятся более сложными и устойчивыми, что приводит к росту «таксономической емкости» среды и средней продолжительности существования родов. Итог – темп вымирания снижается, а рост разнообразия ускоряется. Заметим, что именно об этом писал Джиллер более 20 лет назад (Джиллер, 1988). Итак, смысл квадратичного накопления разнообразия заключается в увеличении устойчивости сообществ при росте разнообразия и увеличении эффективности использования ресурсов, причем увеличение устойчивости родов при росте разнообразия отражает кооперативный, а не конкурентный характер эволюции. Одно из следствий предлагаемой модели: для морской и наземной биоты действуют одинаковые механизмы появления и вымирания таксонов.

Несколько замечаний к обоснованию гиперболической модели. Во-первых, апелляция к экспоненциальной и логистической моделям, особенно в их рафинированном виде, является не вполне корректной, поскольку нереалистичность этих моделей давно стала хрестоматийным фактом. Во-вторых, объяснение устойчивости (стабильности) сообщества сложностью его структуры является дискуссионным (Элтон, 1960; Розенберг, 1986; Бигон и др., 1989; Мау, 1973). Сравнительно недавно Руни и соавторы (Rooney et al., 2006) показали, что стабильность экосистем обеспечивается асимметрией структуры их сообществ. Так, передача энергии в трофических сетях в природных экосистемах (например озерах) от нижних уровней к верхним происходит по двум разным каналам (более быстрому и более медленному), объединяемым хищниками на верхних уровнях. Известно, что в основании трофических связей в озере лежит фитопланктон, создающий органическое вещество, которое потом может быть использовано зоопланктоном, и детрит – взвешенное неживое органическое вещество, которое может быть использовано бактериями, в свою очередь потребляемыми некоторыми животными. Изучение поведения математических моделей таких систем показало, что в тех случаях, когда потоки по двум каналам уравниваются, система становится гораздо менее стабильной. Дело в том, что в этом случае изменения в обоих каналах происходят синхронно, а важны именно асинхронность и возможность компенсации одного за счет другого. Резкое снижение стабильности происходит и в том случае, когда поток идет только по одному каналу. Следовательно, для сохранения своей устойчивости экосистемы должны быть гетерогенными, допускающими возможность разных путей («каналов») передачи вещества и энергии от основания трофической пирамиды до ее вершины. Кроме того, в них должны быть «верховные хищники», способные переключаться с одного канала на другой.

Тем не менее, несмотря на всю сложность и дискуссионность обсуждаемой проблемы, квазигиперболические распределения продолжают «задавать тон»

в описании сложных систем. Таким образом, универсальность квазигиперболических распределений свидетельствует, что их применимость к биологическим объектам будет иметь объяснительную силу и для биоэкологии. Еще раз подчеркнем, что фундаментальные особенности функционирования сложных систем обусловлены степенными законами распределения вероятностей. Поэтому нам представляется, что возможным выходом из «кризиса по Макгиллу» может стать обращение к фрактальной парадигме устройства природы, заложенной Мандельбротом (Mandelbrot, 1982). Это тем более актуально, поскольку в одной из последних работ Макгилл (McGill, 2010) включил в перечень объединяющих теорий биоразнообразия фрактальный подход. Однако восприятие фрактальной идеологии требует смены «колодок мышления», под которыми В.Н. Тутубалин и др. (1999, с. 68) предлагают понимать «модель, не обязательно формализованную, неадекватность которой осознана».

В контексте рассматриваемой проблемы это означает необходимость предприятия определенных усилий для выхода из прокрустового ложа абстрактных стереотипов евклидовых метрик пространства и перехода в мир фракталов, на самом деле и являющийся отражением реального мира.

Общепризнано, что в силу принципа эмерджентности, свойства сообщества как *сложной живой системы* несводимы к сумме свойств составляющих ее элементов (популяций)². Эмерджентность сообщества тесно связана с его имманентной характеристикой – структурной гетерогенностью, выражающейся, в частности, в неравной представленности видов, составляющих сообщество. Действительно, в природе равнопредставленность видов сообщества, соответствующая максимальному значению индекса видового разнообразия Шеннона (информационной энтропии), маловероятна, о чем свидетельствует анализ разнообразия биоценозов, проведенный Одумом (Odum, 1975).

Проанализировав видовое богатство и количественный состав более чем 150 различных экосистем, он не обнаружил биоценоза с примерно равными значениями показателей относительной представленности видов (случай $p_1 = \dots = p_s = 1/S$). Как указывает Одум (1986, т. 2, с. 13): «В природе нигде и никогда не достигается максимальное теоретическое разнообразие, т.е. не бывает так, что одновременно одинаково значимы многие виды; как правило, одни виды всегда более редки, чем другие». Об этом же говорит А.П. Левич (1980), который, рассматривая ранговые распределения как геометрический образ видовой структуры сообщества, подчеркивает, что эмпирические модели ранговых распределений всегда имеют резко убывающую форму, что исключает однородное распределение видов по численностям. Перефразируя известное выражение, можно сказать, что «...природа не терпит выравненности».

² Заметим, что, по мнению А.В. Коросова (2012) эмерджентные качества могут быть присущи любому объекту (объединению), независимо от природы, композиции, структуры, динамики. Более того, эмерджентность является характеристикой исследователя, который подробно рассматривает лишь некоторые свойства вещей, привлечшие его внимание.



Юджин Одум (Eugene Pleasants Odum, 1913–2002),
американский эколог

Наша цель – продемонстрировать эффективность смены экологических «колодок мышления» при объяснении инвариантных характеристик структуры сообщества на основе принципа самоподобия. Однако вначале необходимо обратиться к истории вопроса.

1.2. Смена парадигм в экологии

Для «классической экологии» в контексте содержательного физического подхода, оформившегося в конце 60-х годов, экологический мир был стабильным или стремящимся к стабильности; предсказуемым, в силу своей детерминированности (биотическими взаимодействиями или условиями среды); находящимся, в первую очередь, под воздействием конкурентных отношений. Экологический мир представлялся дискретным (а это ставило классификацию экосистем «во главу угла» экологического исследования); он был гармоничен внутри себя и, что наиболее фундаментально, – он был объективен (т.е. идеальный мир классической экологии отвечал реальному экологическому миру). По-видимому, экология находилась в состоянии «нормальной науки» в понимании Куна (1975). Как и свойственно науке в этом состоянии, не подвергались сомнению фундаментальные понятия, составляющие основу «реальности», такие как время, пространство и специально экологические – конкуренция, сообщество и т.п. (Розенберг, Смелянский, 1997).

Нельзя сказать, что такое представление об экологическом мире оказалось совершенно неверным. Строго говоря, это не так. Но возникли серьезные

трудности для «классического» понимания реальности и самого представления об объективности этой реальности. Практически все они связаны с понятиями масштаба и гетерогенности. Под гетерогенностью понимают просто тот факт, что нечто состоит из частей различного типа (Kolasa, Rollo, 1991). Масштаб же – характерный интервал единиц пространства или времени, в которых мы рассматриваем объект (состояние или процесс).

Всегда было очевидно, что экологические системы гетерогенны и разно-(много-)масштабны. Но классическая экология строила свою теорию, не слишком вдаваясь в эти особенности ее объектов. Положение начало меняться где-то с начала 80-х годов, хотя точная дата, в сущности, не важна. Назовем здесь лишь этапную работу Симберлофа (Simberloff, 1980), который одним из первых (антитезы подходам Макартура)³ рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические. Он же подчеркнул превалирование концепции континуума над дискретностью экосистем и отказ от конкуренции как основного фактора формирования сообщества и вновь поставил задачу изучения экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы). Более подробно развитие новых идей в экологии можно проследить по наукометрическому обзору Макинтоша (McIntosh, 1991). О разных шкалах пространства и времени для фитоценологических объектов писал и Б.М. Миркин (1990). Итак, что же произошло с экологическим миром?

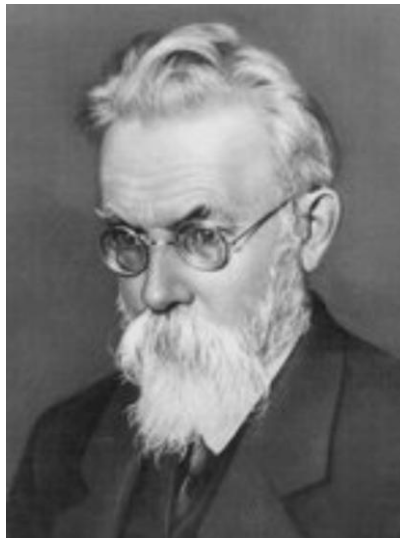
Пришло понимание субъективности образа экологического мира. Действительно, абсолютно все заключения относительно сообщества зависят от масштаба, в котором его изучают. Роль масштаба была ясна и раньше (Whittaker et al., 1973; Whittaker, Levin, 1977), но то был *реально* существующий масштаб реальных сообществ. В новой экологии произошло осознание того, что масштаб может быть связан не с природой, а с наблюдаемым паттерном, соответствие которого «реальности» – отдельный сложный вопрос. Таким образом, наблюдатель сам определяет, что он сможет увидеть, – восприятие экологического мира стало осознанно субъективным.

Экологический мир перестал быть понятным и объяснимым. Большинство представлений классической экологии – о конкуренции, экологической нише, пищевых сетях и т.п. – являются неадекватными (фактам) упрощениями. Экологический мир, представляющий собой «матрешку» огромного (хотя, возможно, и конечного) числа масштабов, в каждом из которых объект имеет особую масштаб-специфическую гетерогенность, не может быть адекватно описан в терминах классических взаимодействий. Так, отношения двух видов, воспринимающих среду в разном масштабе, не могут быть корректно описаны уравнениями Лотки – Вольтерра или в рамках концепции экологической ниши. В связи с этим распространяется недоверие к формаль-

³ В.В. Акатов (2012) в мемориальной статье, посвященной 60-летию теории динамического равновесия, указывает, что в 1948 г. Мунро (Munroe), а затем независимо от него Макартур и Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) практически одинаково сформулировали ее основные положения, но история и научное сообщество отдали приоритет последним. Одним из результатов теории является предсказание числа видов в зависимости от площади групп островов с различной удаленностью, архипелагов или произвольно выбранных участков материка.

ному экологическому аппарату (классическая экология – довольно сильно математизированная наука).

Пространство перестало быть простым. Пространство (как «реально-физическое», так и «абстрактно-нишевое») в классической экологии, в сущности, не отличается от геометрического евклидова пространства. Хотя еще в 20-х годах В.И. Вернадским (Вернадский, 1988) было четко сформулировано положение о неравенстве реального пространства пространству евклидовой геометрии, особенно для живых систем. При этом он имел в виду совсем не те свойства пространства, которые сказались на кризисе его понимания в экологии 80-х годов. Здесь ключевыми оказались все те же понятия масштаба и гетерогенности. Пространство «рассыпалось» на множество несопоставимых (или, вернее, нетривиально сопоставимых) подпространств, отличающихся масштабом.



Владимир Иванович Вернадский (1863–1945),
отечественный естествоиспытатель, мыслитель; академик
Императорской Санкт-Петербургской, Российской академий и АН СССР

Сосуществующие в некоем масштабе элементы в другом масштабе могут оказаться разделенными или вовсе не существующими друг для друга. Более того, хотя бы в некоторых случаях, «обычное» физическое пространство экологических систем имеет не обычную, а фрактальную (дробную) размерность (Milne, 1991). И наконец, нишевое пространство, видимо, совершенно не обязательно должно быть евклидовым. Скорее следует ожидать обратного. Итак, пространство экологического мира оказалось весьма далеким от здравого смысла и позитивистского представления о реальности.

Время также перестало быть простым. Прежде всего, оно в новом экологическом мире неотделимо от пространства. Действительно, в этом мире время может быть введено только посредством сравнения скоростей каких-

либо экологических процессов. В общем случае эти скорости неодинаковы в разных точках пространства, что порождает временную гетерогенность. Но она же является пространственной при мгновенном наблюдении (Kolasa, Rollo, 1991). Это можно проиллюстрировать простым примером. Хорошо известно, что в полупустыне экосистема представляет собой мозаику пятен нескольких типов растительности и почв, возникшую вследствие различной степени засоления. Казалось бы – типичный пример пространственной гетерогенности. Но каждое пятно проходит последовательно все стадии засоления – рассоления. Это циклический процесс, только скорости его (или фазы) в разных пятнах не совпадают. Итак, мы имеем временную гетерогенность. Другой аспект – наблюдаемая структура экологической системы зависит от восприятия наблюдателем ее пространственной гетерогенности, которая, в свою очередь, зависит от скорости перемещения наблюдателя относительно системы. С увеличением масштаба пространства увеличивается и масштаб времени (Kolasa, Rollo, 1991; Waltho, Kolasa, 1994). Собственно говоря, сама мысль об интуитивном восприятии неразделимости пространства и времени в объектах всех естественных, особенно биологических, наук высказывалась, опять-таки, В.И. Вернадским (1988). Но в классической экологии полностью господствует ньютоновская идея абсолютного, независимого ни от чего времени. Существенно также то, что для разных элементов экологической системы (членов сообщества) масштаб времени специфичен и неодинаков, так же как и масштаб пространства. Это накладывает такие же ограничения на правила классической экологии, как и масштабная гетерогенность пространства.

Экологический мир стал динамическим. Если для классической экологии он был в целом стабильным, а нарушения равновесия воспринимались скорее как исключения, то теперь «нарушение» – одно из ключевых понятий. Экологические системы представляются сплошным потоком разномасштабных нарушений их структуры. Никаких стабильных систем нет. Все они в каждый данный момент времени – мозаика пятен, в разной степени нарушенных и восстановленных. Нарушение – едва ли не главный инструмент создания всех видов гетерогенности (Pickett et al., 1987; Kolasa, Rollo, 1991). Теперь уже стабильность (или, скорее, стационарность) оказывается редкими островками в океане изменений – уничтожения и возрождения. Красивую аналогию такого рода стабильности предлагал еще В.Н. Беклемишев (Беклемишев, 1964, с. 22): «...живой организм (и экосистема. – *Авт.*) не обладает постоянством материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается». Динамика экологических систем – популяций и сообществ – часто оказывается хаотической. Хаос (в математическом смысле) возникает и в моделях (Фрисман, Скалецкая, 1994), и в эмпирических обобщениях (Мау, 1975). Кроме прочего, хаотический характер процесса означает, что, исходя из данного состояния системы, невозможно точно предсказать ее следующее состояние. Можно указать лишь область, в которой будет находиться система, но не точку в этой области (в осях параметров). Заметим также, что в таком мире представления о конкурентно организованном сообществе, инвариантах трофической сети и др., бывшие всеобщими и универсальными в классической экологии

гии, могут быть справедливы только в весьма ограниченных интервалах пространства и времени (добавим – и масштаба).

Итак, мир «новой экологии» находится в постоянном, всеобщем и неупорядоченном движении. Это не бытие, а, скорее, вечное становление.

Черты нового экологического мира проявляются достаточно отчетливо. Ревизии, причем весьма радикальной, подверглись почти все фундаментальные эвристики, что делает вполне корректным употребление здесь понятий Куна (1975) «научная революция», «смена парадигм» и т.д. Тем более что явно имеет место и ряд неупомянутых выше более частных признаков такой «смены» и «революции». По-видимому можно заключить, что в течение последних пятнадцати лет экология переживает период смены парадигм. Причем процесс этот сейчас находится на стадии «экстраординарной науки» и еще далек от завершения.

Следует оговориться, что революция в экологии выглядит не столь сокрушающей и всеобъемлющей, какой она была в физике на рубеже XIX–XX веков. Вероятно, это следствие меньшей формализации и, так сказать, большей целостности экологической теории. Хотя, как видно из обстоятельного разбора В.И. Вернадским (1988) истории представлений о времени и пространстве в физике, разница не так уж велика. Во всяком случае, сегодня старая и новая парадигмы в экологии сосуществуют.

Каково место происходящей в экологии смены парадигм в более общем – общенаучном и даже общекультурном – контексте?

Главные тенденции изменения экологического мира следующие: от объективно существующего – к возникающему в процессе наблюдения; от детерминистического, упорядоченного, понимаемого посредством здравого смысла – к хаотическому, принципиально не понимаемому до конца; от «нормального» евклидова пространства и «обычного» ньютонова времени – к сложно устроенному неевклидову пространству – времени, отличающемуся рядом далеких от здравого смысла черт; от дискретности – к континууму; от стабильности неподвижной гармонии – к потоку нескончаемых изменений, к хаосу (от бытия – к становлению).

Сформулированные без экологической конкретики, эти тенденции удивительно напоминают смену парадигм в физике (см., например, Капра, 1994). Действительно, «новый экологический мир» очень похож на «мир новой физики» (Налимов, 1993; Капра, 1994). Напрашивается аналогия между классической экологией и классической физикой, простирающаяся до таких частных случаев, как двуединая природа этих наук к моменту кризиса (ньютоновская механика и термодинамика, с одной стороны, содержательный и системный подход – с другой). Нетрудно увидеть глубокое сходство между соответствующими членами этих пар. Правда, электромагнитной теории Максвелла можно лишь с большой осторожностью (и весьма поверхностно) сопоставить континуалистское направление в экологии Глизона – Раменского, как сыгравшее похожую роль в подготовке идей новой парадигмы (Миркин, 1989; McIntosh, 1985). Но, собственно, важна не степень сходства, а его источник. А он состоит в том, что в обоих случаях происходит отказ от естественно-научного метода познания мира и, пользуясь выражением Грофа (Гроф, 1993, с. 33), от

«...ньютоно-картезианского заклятия механистической науки», под которой здесь понимается некая очень общая, философского (методологического) уровня, общенаучная (для естественных наук) парадигма, берущая начало от Ньютона и Декарта. Пожалуй, это и есть то общее, что объединяет миры этих двух великих ученых и философов, несмотря на все видимые их различия и длительную полемику между их школами.

Таким образом, смена парадигм в экологии – не просто частный процесс научной революции в «узкой профессиональной подгруппе» (Кун, 1975), который может иметь значение только для членов этой «подгруппы». Она происходит в том же фундаментальном направлении, что и ранее революция в физике.

Надо учесть, что естественно-научный метод познания и ньютоно-картезианская парадигма в данном понимании имеют чрезвычайно важное значение: по сути, они определяют все существование современной европейской (а значит, и мировой) науки в привычном нам смысле. Собственно, представление о науке и научности со свойственными им рациональностью, детерминизмом, объективностью и общим духом безграничного познания есть не что иное, как квинтэссенция ньютоно-картезианской парадигмы. В конечном счете, продуктом ее является весь окружающий нас цивилизованный Мир. Можно сказать, что само осознанное видение Мира европейцами строится на этой парадигме. Поэтому отказ от нее представляет собой что-то очень существенное для нашей цивилизации и, прежде всего, для нашего Мира (видения этого Мира).

Впрочем, трудно сказать, что здесь первично. Быть может, смена парадигм и в науке, и в культуре вообще – лишь одно из проявлений некоего общего процесса. Заметим, что в XX веке начала перестраиваться не только «традиционная» европейская наука и связанная с ней культура, но и «традиционное» европейское искусство. Если позволительно говорить о смене парадигм в искусстве, то достаточно вспомнить «новую» музыку (Густав Малер, Альфред Шнитке), «новую» живопись (импрессионизм, абстракционизм, Сальвадор Дали) или «новую» литературу (Франц Кафка, Альбер Камю, Эжен Ионеско, Велимир Хлебников) – полный отказ от традиции (парадигмы) рационализма, упорядоченности и реализма (объективности). Кажется, и само восприятие Мира людьми европейской культуры существенно изменилось в первой половине XX века. Не углубляясь в детали, можно сказать, что общее направление этого изменения все то же: уменьшение ценности здравого смысла, восприятие реальности (в первую очередь социальной) как абсурда, осознание не всемогущества сознания («ума») как в смысле ограничения познания и управления внешним относительно человека или человечества миром, так и в смысле ограниченности его роли в мире внутреннем (рост роли подсознательных процессов различного рода), увеличение неуверенности во всем. Все эти тенденции весьма напоминают смену парадигм в науке.

Аналогичные тенденции находим и в философии: интерес к пограничным и необычным состояниям сознания (экзистенциалисты); введение в философию бессознательного (фрейдизм и все мистически ориентированные направления) и, шире, иррационального вообще; возросший интерес к религиозно-

философским системам Востока (индуистского, буддистского и даосского корней) и серьезные попытки синтеза их с западной философией или хотя бы с западным мироощущением (Ауробиндо Гхош, Кришнамурти, Ошо, Баха-Улла).

Отсюда, изменение образа экологического мира скоррелировано с неким гораздо более общим процессом изменения миров европейского сознания, что (не говоря об экологии) отмечали Гроф (1993), В.В. Налимов (1993) и, особенно, Капра (1994), обращая внимание на глубокую аналогию мира «новой парадигмы» с мирами мистических религиозных (и нерелигиозных) учений. Действительно ли грянет объединение этих познавательных практик в некий новый Мир? Думается, это было бы весьма диалектично (тезис – антитезис и вот – синтез). Во всяком случае, то, что происходит с экологической картиной Мира, – закономерно и лежит в русле некой общекультурной революции, переживаемой нами сейчас.

В данном контексте интересно выделение пяти основных типов познавательных моделей (не считая нулевой), осуществленное Ю.В. Чайковским (1990, 1992):

- *нулевая (религиозная) познавательная модель* – Природа трактуется как Храм и это этико-эстетическое понимание не является, как таковое, познавательным;

- *схоластическая познавательная модель* – видение Природы как своеобразного текста, который надо уметь правильно прочесть; в рамках этой модели отношение к природе выступало как исполнение божественных предписаний, которые требовалось только правильно понять;

- *механическая познавательная модель* (модель Ньютона) – Природа как машина (ближе всего – часы); из этих представлений возник «лапласов детерминизм»; тенденция покорения природы была продолжена, но ее обоснованием служила «...не божья воля, а идея *прогресса* (курсив автора. – *Авт.*), ставшая господствующей в эпоху Просвещения» (Чайковский, 1992, с. 72);

- *статистическая познавательная модель* (модель Гиббса) – Природа как совокупность балансов (в физике – принципы сохранения); в статистической модели равновесие исходно, а движение трактуется как отклонение от этого равновесия и переход к другому равновесному состоянию;

- *системная познавательная модель* – Природа уподобляется организму и трактуется как нечто целое и целесообразное;

- *диатропическая познавательная модель* (модель С.В. Мейена) – законы разнообразия составляют основу знания о Природе; «...диатропическая познавательная модель видит природу как *сад*, как *ярмарку*; эти понятия надо отличать от таких чисто функциональных понятий, как огород и рынок. Кроме практической пользы, сад является еще и эстетическим единством; а ярмарка – не только место торговли, но и средство общения, и праздник... Моделируя природу ярмаркой, мы видим в природе не инструмент (часы, весы, авторегулятор), а *общество* (курсив автора. – *Авт.*)» (Чайковский, 1992, с. 79).

Обсуждая взаимосвязь этих познавательных моделей, Чайковский (1992) показывает диалектическое сходство как четных установок (нулевой, механической, системной – общая идея целостности), так и нечетных (схоластической, статистической, диатропической – идея редукционизма или редукции как метода познания). При этом особую роль начинают играть различия: так, если статистическая установка всюду ищет баланс и усреднение, то диатропическая – сопоставление и обобщение. Именно через обобщение мы вновь приходим к целостности, но не функциональной (системная модель), «а скорее к интуитивной целостности нулевой модели» (Чайковский, 1992, с. 81).

Последняя познавательная модель (диатропическая) по своей природе плюралистична и предполагает не вытеснение всех предшествующих, а их активное использование. Именно в этом контексте следует понимать современную парадигму экологического знания (субъективность, необъяснимость, динамичность, гетерогенность пространства и времени).

В рассматриваемом контексте проблема видовой структуры сообщества является одновременно и предметом изучения, и своеобразным оселком, на котором оттачиваются как альтернативные, так и дополняющие друг друга точки зрения. Видовая структура биотических сообществ традиционно является предметом пристального внимания и оживленных дискуссий среди экологов. В первом приближении можно ограничить рассмотрение видовой структуры анализом видового богатства (числа видов) и относительных численностей составляющих сообщество видов, т.е. видовым разнообразием.

Критический анализ этой проблемы в историческом аспекте послужит предпосылкой к представлению о сообществе как фрактальном объекте.

1.3. Видовая структура сообщества

Биоразнообразие представляет собой одну из ключевых концепций современной экологии. В последнее время наблюдается лавинообразный рост числа публикаций, так или иначе связанных с этой проблемой, можно даже говорить о некотором буме вокруг самого термина «биоразнообразие». Особое развитие получили дискуссии относительно связей между разнообразием и продуктивностью, с одной стороны, (Гиляров, 2001) и между разнообразием и стабильностью функционирования экосистем – с другой (McCann, 2000; Logeau et al., 2001; Wilmers et al., 2002). В обоих случаях исследования показали отсутствие какой-либо строгой зависимости, результаты довольно противоречивы и споры не утихают до сих пор. Еще одна важная проблема, привлекающая большое внимание, – это инвентаризация биоразнообразия, выяснение закономерностей его распределения по поверхности планеты, связей разнообразия с различными факторами (в том числе антропогенными).

Любое более или менее подробное исследование биоразнообразия (будь то изучение функциональной роли разнообразия или инвентаризационный проект) немислимо без наличия надежных и адекватных инструментов его количественного описания. Однако уже здесь исследователь сталкивается с доста-

точно серьезной проблемой. Дело в том, что само понятие разнообразия, каким бы интуитивным и ясным оно не было, до сих пор не имеет четкого определения. Чаще всего термин биоразнообразие употребляется применительно к структуре каких-либо сообществ (биоценозов). При этом традиционно рассматриваются два компонента разнообразия: видовое богатство (число видов, составляющих сообщество) и выравненность (мера сходства относительных представленностей видов). Количественные показатели разнообразия призваны отражать оба этих компонента.

Общее число видов для группы конкретных местообитаний или ассамблеи видов, традиционно определяемое как видовое богатство (McIntosh, 1967; Hurlbert, 1971), является, в то же время, наиболее простой количественной характеристикой разнообразия или компонентом многообразия по Одуму (1975). Простой, но не исчерпывающей, поскольку не учитывает относительного обилия видов. Для оценки последнего применяют индексы Шеннона (Margalef, 1957), Симпсона (Simpson, 1949), Бергера – Паркера (Berger, Parker, 1970), Животовского (1980) и др., объединяемые названием *индексы видового разнообразия*. Несмотря на отмеченную «простоту» меры видового богатства, сводящейся, по существу, к инвентаризации видов, практическое выполнение этой задачи сопряжено с известными трудностями, обусловленными зависимостью конечного результата от размера взятой выборки. Формально эта задача должна решаться на основе выборочного метода, под которым следует понимать статистический метод исследования общих свойств совокупности каких-либо объектов на основе изучения свойств лишь части этих объектов, взятых на выборку. Выборочный метод подразумевает изъятие выборок из того или иного изучаемого сообщества с целью получения информации о его видовом составе, разнообразии и других характеристиках. Применение выборочного метода сопряжено с рядом серьезных проблем интерпретации полученного материала: какова репрезентативность полученных выборок; каким должен быть объем выборки (либо сколько проб необходимо отобрать) для корректной характеристики структуры сообщества; как сравнивать между собой выборки различного размера?

Важный аспект проблемы – существование предела ожидаемого числа видов, другими словами, насыщение видового богатства. Джиллер (1988) полагает, что такие факторы, как конечность или малодоступность запасов питательных веществ и энергии, территориальных ресурсов, наличие конкуренции, способствуют насыщению видового богатства. С другой стороны, при увеличении размеров выборки видовое богатство может возрастать иногда без видимого предела (Taylor et al., 1976). Таким образом, в общем виде задача сводится к выяснению зависимости ожидаемого видового богатства (S) от площади территории (A) (species-area relationship, SAR), либо от затраченного выборочного усилия (species-sampling effort relationship, SSER) (Гелашвили и др., 2006; Azovsky, 2011). А.И. Азовский (Azovsky, 2011, p. 19), рассматривая соотношение SAR и SSER, подчеркивает, что «...SSER показывает, как растет число видов при сборе дополнительных проб на заданной территории, в то время как SAR показывает, как растет число видов при увеличении площади». Эти различия во многом определяются условиями пробоотбора и интерпрета-

цией понятия «площадь». При изучении SAR площадь – это общая площадь обследованной территории, тогда как в случае SSER суммарная площадь отобранных проб может выступать мерой выборочного усилия.

Для удобства дальнейшего рассмотрения вопроса целесообразно обсудить оба подхода в историческом аспекте.

1.4. Зависимость видового богатства от площади территории

Пространственные распределения отдельных видов слагают пространственную структуру биологических сообществ. Одной из важнейших характеристик пространственной структуры сообществ является зависимость числа видов от площади (SAR). Еще в обзоре Коннора и Маккоя (Connor, McCoy, 1979) были приведены более 100 примеров подобных зависимостей. Эта зависимость на качественном уровне может быть сформулирована очень просто: с ростом обследованной площади растет число обнаруженных видов. Поиски же количественной формы SAR уже почти век предоставляют обширное поле для дискуссий.

Традиционно рассмотрение этой проблемы начинают с работ Аррениуса (Arrhenius, 1921, 1923). Однако недавняя публикация (Pounds, Puschendorf, 2004) заставляет пересмотреть сложившийся взгляд на исторические приоритеты. В этой публикации авторы, ссылаясь на работу (Hubbell, 2001), указывают, что еще в 1859 г. Х. Уотсон привел данные о зависимости логарифма числа видов сосудистых растений Британии от логарифма обследованной площади в виде графика SAR, который имеет линейный вид (рис. 1.1).



Хьюит Уотсон (Ватсон) (Hewett Cottrell Watson, 1804–1881),
английский естествоиспытатель

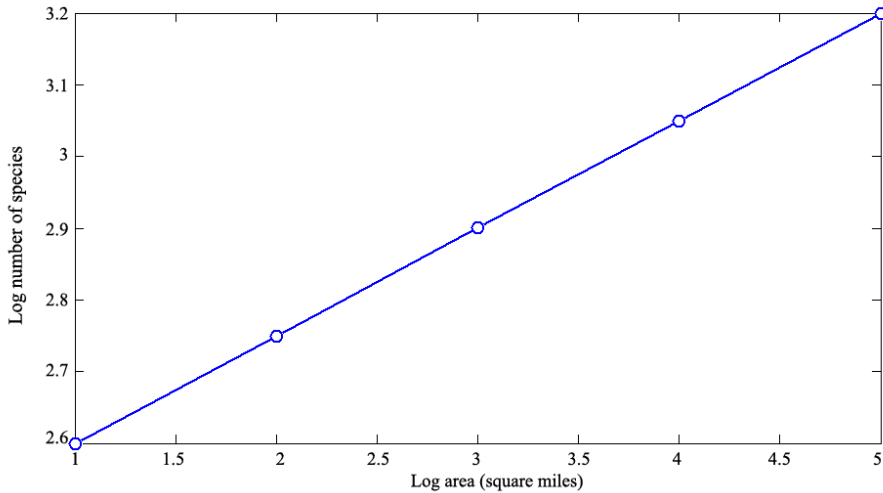


Рис. 1.1. График Уотсона: зависимость логарифма числа видов сосудистых растений Британии от логарифма обследованной площади (по Pounds, Puschendorf, 2004)

С использованием принятых в наше время обозначений, данные Уотсона могут быть аппроксимированы уравнением

$$\lg S = \lg c + z \lg A, \quad (1.1)$$

где S – число видов, A – площадь в квадратных милях, c и z – постоянные, или

$$S = cA^z. \quad (1.2)$$

Таким образом, приоритет в применении степенного закона при описании зависимости видового богатства от площади принадлежит, по-видимому, Уотсону и датируется знаковым для науки «дарвиновским» 1859 годом.

Спустя 62 года Аррениус (Arrhenius, 1921) приводит свою известную «упрощенную» формулу

$$\frac{y}{y_1} = \left(\frac{x}{x_1} \right)^n, \quad (1.3)$$

где x – число видов, произрастающих на территории площадью y , а x_1 – на территории y_1 ; $n = \text{const}$. Используя принятые обозначения, формула Аррениуса может быть переписана в виде $A \approx S^n$, при этом $n > 1$, т.к. площадь обследованной территории растет быстрее, чем число обнаруживаемых видов. Уже в 1923 г. Аррениус (Arrhenius, 1923) дает новую модификацию своей формулы

$$\frac{x}{x_1} = \left(\frac{y}{y_1} \right)^n, \quad (1.4)$$

где x – число видов, y – площадь, причем $y_1 > y$ и $x_1 > x$, $n = \text{const}$. Это уравнение более реалистично, чем (1.3), поскольку независимой переменной явля-

ется площадь, и может быть записано в современном виде: $S \approx A^n$, при этом следует подчеркнуть, что $n < 1$. Таким образом, Аррениус попытался формализовать известное эмпирическое правило, согласно которому на большей площади обитает большее число видов, указав в качестве своих предшественников Жаккара (Jaccard) и Палмгрена (Palmgren).



Олоф Аррениус (Olof Wilhelm Arrhenius, 1895–1977),
шведский естествоиспытатель

Математические подходы Аррениуса были подвергнуты резкой критике Глизоном (Gleason, 1922), который назвал уравнение Аррениуса полностью ошибочным.



Генри Глизон (Henry Allan Gleason, 1882–1975),
американский естествоиспытатель

Прямой подстановкой данных Глизон продемонстрировал нереалистичность оценок, получаемых степенной зависимостью, предложенной Аррениусом, для целого ряда видов растений. В качестве альтернативы Глизон предложил строить зависимость числа видов от логарифма площади. Хотя в работе Глизона (Gleason, 1922) аналитическая запись этой зависимости отсутствует, она может быть дана в виде выражения

$$S = c + z \lg A, \quad (1.5)$$

которое можно считать лог-линейной моделью оценки видового разнообразия.

Со времени пионерских работ Аррениуса и Глизона для количественного описания SAR предложено большое число различных математических функций, среди которых можно упомянуть помимо степенной и логарифмической еще экспоненциальную, логистическую и функцию Михаэлиса – Ментен. При этом часть вариантов предложена из чисто эмпирических соображений, часть – на основе теоретических ожиданий (наличие либо отсутствие асимптоты, изломов). Последние обзоры (Tjorgve, 2003, 2009; Dengler, 2009) насчитывают более двух десятков различных вариаций.



Роберт Макартур (Robert Helmer MacArthur, 1930–1972),
американский эколог

И все же, несмотря на большое разнообразие математических зависимостей, используемых для аппроксимации SAR, исторически наибольшее распространение имела степенная функция, о чем, в частности, можно судить по примерам (табл. 1.2) и иллюстрациям (рис. 1.2), заимствованным из фундаментального руководства Бигона и др. (1989).

Наконец, в специальных исследованиях последнего времени, направленных на выявление оптимальной функции для описания SAR, также отдается предпочтение именно степенной функции (Dengler, 2009; Williams et al., 2009; Triantis et al., 2012). Так, в наиболее представительной на данный мо-

**Значение параметра z зависимости «число видов – площадь»
для различных местообитаний (по Бигону и др., 1989, с изменениями)**

Местообитание	Диапазон значений
Произвольно выбранные участки материковой суши	0.10÷0.16
Океанические острова	0.18÷0.37
Изолированные местообитания	0.17÷0.72

мент сводке (Triantis et al., 2012) приведен анализ 601 набора эмпирических данных по островным SAR для различных групп организмов, который показал, что степенная функция существенно чаще других зависимостей оказывается наиболее адекватной моделью для описания эмпирических SAR. В итоге наклон степенной зависимости z настолько укрепился в сознании экологов в качестве стандартной характеристики пространственной структуры сообществ, что зачастую сам является предметом статистического мета-анализа (Drakare et al., 2006).

Заметим, что начиная с дискуссии между Престоном (Preston, 1962) и Маркатуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967), поддержанной и обобщенной Коннором и Маккоем (Connor, McCoy, 1979), относительно биоэкологического значения параметра z , его нецелое (дробное) значение (табл. 1.2) не являлось предметом обсуждения и принималось как данность⁴. Это касается как экспериментальных, так и обобщающих работ многих других исследователей (Мальшев, 1994; Акатов, 2012; May, 1975; Gorman, 1979; Browne, 1981 и др.), посвященных анализу SAR.

Так, например, Л.И. Мальшев (1994) при исследовании пространственного разнообразия флоры территории бывшего СССР интерпретирует z как показатель относительного видового богатства – представленность элементарных флористических единиц в более крупных единицах регионального уровня, например, во флористических районах, областях или зонах. Уменьшение показателя z на широтном градиенте с юга на север показано для растений Восточной Европы (Мальшев, 1994) и Северной Америки (Qian et al., 2004). Следовательно, в высоких широтах элементарные флоры содержат больший процент видов соответствующей региональной флоры, чем флоры низких широт. Этот эффект можно объяснить ареалогическими особенностями флоры, отвечающими правилу Рапопорта: виды высоких широт имеют, как правило, большие по размеру ареалы (Морозова, 2011).

Очевидно, что пространственно неоднородная и сложная физическая среда соответствует более сложным сообществам и, следовательно, поддерживает более высокое разнообразие. Во всяком случае, в простых модельных системах пространственная неоднородность среды может выступать в роли стабилизирующего фактора, способного противостоять дестабилизирующим влия-

⁴ То, что есть в наличии, что бесспорно существует, но необъяснимо (Ефремова, 2000).

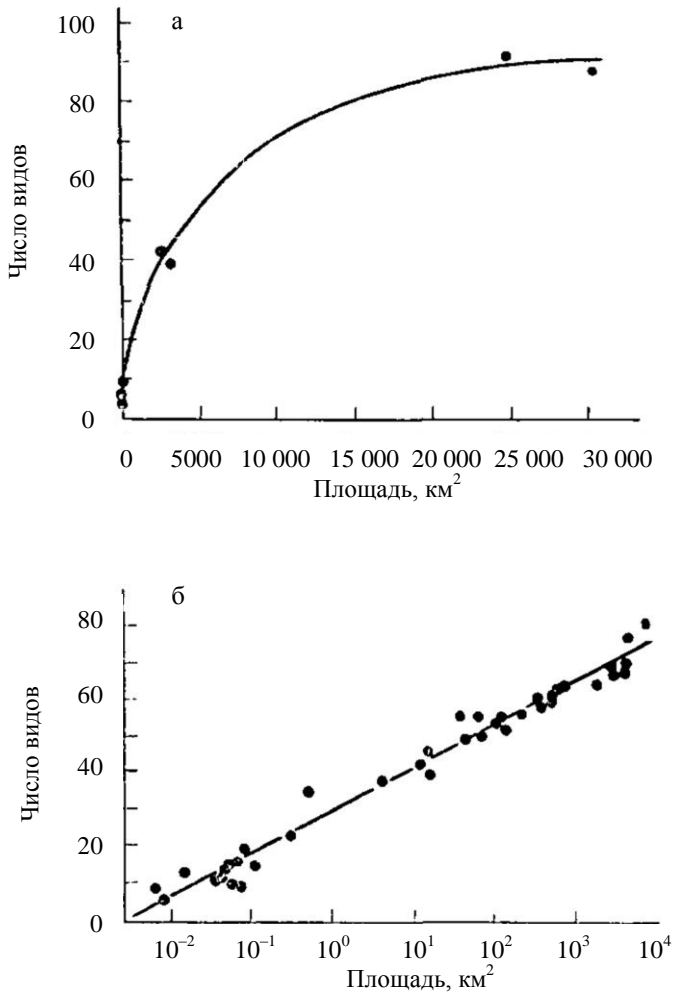


Рис. 1.2. График зависимости «число видов – площадь» для различных групп организмов на островах в натуральных (*а*) и билогарифмических (*б*) координатах. *а* – земноводные и пресмыкающиеся островов Вест-Индии (MacArthur, Wilson, 1967); *б* – птицы Соломоновых островов (Diamond, May, 1976).
По Бигону и др. (1989)

ниям межвидовой конкуренции и взаимодействиям хищник – жертва (Hassel, 1980).

Несмотря на то, что наличие степенной зависимости между числом обнаруживаемых видов и выборочным усилием в виде обследованной площади можно считать установленным фактом, вывод Джиллера (1988) и В.К. Шитикова и др. (2003, 2005) о насыщении видового богатства при увеличении площади «острова» (в широком понимании) отнюдь не однозначен. Во-первых, степенной закон не предполагает насыщения функции $f(x)$, что, собственно,

и вызывает возражение «эмпириков». Именно поэтому А.И. Баканов (1987) в качестве компромисса между «моделью с насыщением» Жаккара и степенной функцией предлагает для практической оценки видового богатства конкретного местообитания, в фиксированный момент времени полученного с помощью определенной методики, применять уравнение экспоненциального роста (формулу Броди или уравнение Берталанфи). Во-вторых, в природных условиях редкие виды или виды с «единичной численностью» (Rosenzweig, 1975) будут вносить свой вклад в видовое богатство.

Существенным для нашего изложения является то, что в анализируемый исторический период (60-е годы XIX в. – 60-е годы XX в.) специфические фрактальные особенности степенной зависимости $S(A)$ – самоподобие, масштабная инвариантность и дробная размерность – еще не интерпретировались в контексте концепции видового богатства.

1.5. Зависимость видового богатства от размера выборки

В 60-е годы прошлого века в качестве меры видового богатства был предложен ряд формализованных индексов (Одум, 1975):

$$d_1 = \frac{S-1}{\lg N} \text{ (Margalef, 1957);} \quad (1.6)$$

$$d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}} \text{ (Menhinick, 1964);}$$

$$d_3 = S/1000 \text{ особей (Одум, 1975),}$$

где S – число видов, а N – число особей.

Эти индексы основаны на том, что во многих случаях наблюдается линейная зависимость числа видов (S) от размера выборки ($\lg N$ или \sqrt{N}). Непреодолимая тяга исследователей к построению линейных зависимостей основана на «удивительном свойстве человеческого глаза обнаруживать сходство геометрического образа с прямой линией» (Шитиков и др., 2003, с. 224). Графики таких линейных зависимостей – калибровочные графики – широко используются в различных отраслях знаний, и экология не является исключением. Особый интерес в этом плане представляет индекс d_1 Маргалефа (1.6), который легко преобразуется в выражение

$$S = 1 + d \lg N, \quad (1.7)$$

что дало основание Хэйек (2003) считать этот индекс «цитатой» Глисона, а Н.Е. Лихачевой и др. (1979) – видоизмененным эмпирическим показателем разнообразия Фишера. Но возможно и другое объяснение. Следует принять во внимание, что Маргалеф (Margalef, 1957) был одним из первых, применивших *информационную энтропию Шеннона* (Shannon, 1948)

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \quad (1.8)$$

в качестве меры видового разнообразия. Из свойств функции энтропии следует, что $H = 0$ при $p = 1$, что возможно только при $S = 1$, т.е. когда сообщество состоит из одного вида. Индекс d_1 Маргалефа также равен 0 при $S = 1$, другими словами, видовое богатство естественным образом начинается с $S \geq 2$. Таким образом, формула Маргалефа учитывает, что при $S = 1$ равны нулю и видовое богатство, и видовое разнообразие.

Известно, что зависимость натуральных значений накопленного числа видов от суммарной численности особей (размера выборки), так же как и от площади территории, зачастую удовлетворительно описывается степенным законом, а соответствующие графики называют кривыми накопления видов, либо, что по нашему мнению также правомочно, кумулятами (рис. 1.3). С кривыми накопления видов тесно связан широко известный метод разрежения (Sanders, 1968; Одум, 1975; Мэггаран, 1992), предназначенный для сравнения видового богатства выборок неравного объема. Кривая накопления видов строится путем последовательного объединения проб в единую выборку и откладывания на графике точек, соответствующих накопленному выборочному усилию (абсцисса) и накопленному числу видов (ордината). При этом в качестве меры выборочного усилия может служить как просто число проб, так и число обнаруженных организмов. Если пробы нельзя организовать в виде

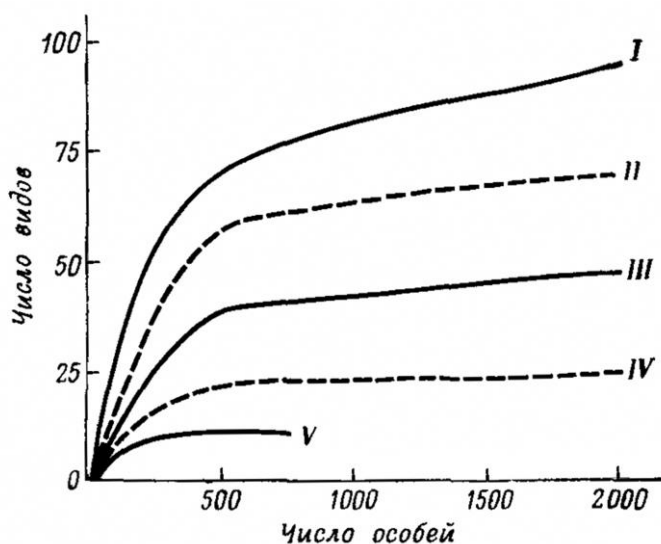


Рис. 1.3. Использование кривых видового обилия для сравнения видового разнообразия в различных местообитаниях (Одум, 1975).

- I – тропическое мелководье, II – глубоководные участки моря,
- III – континентальный шельф, IV – бореальное мелководье,
- V – эстуарий бореальной зоны

какой-либо последовательности (например временной), что чаще всего и бывает, порядок объединения проб не имеет принципиального значения, и кривые накопления носят в определенном смысле случайный характер. Чтобы избавиться от такого рода случайностей и получить гладкую кривую, удобную при дальнейшем анализе, объединение проб в случайном порядке производится множество раз и на графике откладывается среднее число видов, обнаруженных при соответствующем выборочном усилии.

Построенная таким образом кривая называется кривой разрежения (*rarefaction curve*; Gotelli, Colwell, 2001). Собственно метод разрежения предназначен для сравнения видового богатства выборок неравного объема: выборки большего объема как бы разреживаются до объема наименьшей выборки. Осуществляется это путем построения кривых разрежения и определения по графику ожидаемого числа видов при объеме, соответствующем наименьшей выборке. Сравнение полученных таким образом величин более корректно, чем сравнение видового богатства полных выборок.

Комментируя рис. 1.3, заимствованный из работы Сандерса (Sanders, 1968), Одум (1975) указывает, что видовое разнообразие снижается в ряду «тропическое мелководье» – «эстуарий бореальной зоны» и ставит вопрос о необходимости формализации зависимости темпов роста видового богатства от суммарной численности организмов в отобранных пробах.

Метод разрежения достаточно прост и не требует каких-либо теоретических представлений о росте числа обнаруженных видов при увеличении размера выборки. Такие теоретические представления оказываются весьма полезными как для простого описания кривых накопления и разрежения, так и для решения некоторых весьма актуальных практических задач. Исторически первыми оказались примеры описания кривых накопления с помощью аппроксимации их некоторой математической зависимостью, выбираемой эмпирическим путем. В качестве таких зависимостей указывают степенную, лог-линейную, логистическую, модели Михаэлиса – Ментен, Кленча и др. (Tjørve, 2003). В частности, при исследовании показателей видового богатства и разнообразия в тщательно обработанной выборке фитопланктона из Белого моря кривая накопления видов была аппроксимирована лог-линейной зависимостью (Кольцова и др., 1979; Лихачева и др., 1979).

Видовую структуру биологических сообществ также можно описывать различными способами. Наибольшее распространение получили математические модели, описывающие частотные распределения представленностей, или плотностей видов, в частности, лог-нормальное распределение (Preston, 1948), а также модели ранговых распределений: экспоненциальная (Motomura, 1932), гиперболическая, модели разломанного стержня (MacArthur, 1957), модель экспоненциально разломанного стержня (Федоров, 1979). Теоретические модели, описывающие зависимость между числом видов и размером сообщества, в то же время являются одной из форм представления видовой структуры сообщества.

А.П. Левич (1980), анализируя зависимость видового богатства от числа особей, отмечает, что рассматриваемая функция является строго возрастающей. Установленную закономерность он назвал «правилом экологической

неаддитивности», Это правило полностью согласуется с эмерджентными свойствами сообщества: естественное сообщество не является просто суммой отдельных частей, вместе с ростом численности в сумме должны появляться новые виды. А.П. Левичем (1980) была показана эквивалентность всех этих типов описания видовой структуры и разработан способ перевода ранговых распределений в модели зависимости числа видов в сообществе от числа организмов, названные им *функциями экологической неаддитивности*.

Немного с других теоретических позиций подошли к вопросу о накоплении видов Соберон и Льоренте (Soberon, Llorente, 1993). Они рассмотрели накопление видов как развивающийся во времени случайный процесс. При этом в их модели вероятность добавления нового вида выражается в виде функции накопления, зависящей как от времени, прошедшего с начала процесса, так и от уже накопленного видового богатства. Выбирая из тех или иных биологических соображений функцию накопления и решая соответствующие дифференциальные уравнения, можно получить уравнение зависимости числа обнаруженных видов от времени, а также некоторые другие полезные характеристики, например теоретическую меру эффективности дальнейшего выборочного процесса. Так, авторами была заново выведена *модель Кленча*, а также две новые модели (экспоненциальная и логарифмическая). В данном случае мерой выборочного усилия служит время, однако это несколько не снижает значимости разработанной авторами теории, поскольку время легко заменяется на любую другую меру выборочного усилия, например на число организмов.

Разработка теоретических представлений о виде кривых накопления видов и аппроксимация их соответствующими математическими функциями позволяют сделать важный шаг к двум аспектам практического использования кривых накопления. Зная теоретический вид зависимости видового богатства от выборочного усилия, построив кривую накопления видов (а еще лучше построить кривую разрежения для повышения точности) и оценив необходимые параметры, можно экстраполировать видовое богатство на выборку большего объема. Такая возможность позволяет оценивать эффективность дальнейшего выборочного процесса, а также сравнивать видовое богатство выборок различного размера. При проведении инвентаризационных исследований важно получить меру полноты обнаруженного списка видов и эффективности продолжения инвентаризации. Для этого можно использовать как теоретические показатели (Moreno, Halffer, 2000), так и экстраполяционные методы (Keating et al., 1998). При сравнении видового богатства выборок неравного объема методом разрежения происходит как бы редукция информации, поскольку все выборки приводятся к минимальному размеру. Чтобы избежать таких потерь, предлагается своего рода обратная процедура: не разрезать выборки к минимальному объему, а, наоборот, экстраполировать до максимального (Melo et al., 2003).

Таким образом, для аппроксимации кривых накопления и разрежения используются различные математические функции. В последнее время подробный анализ непараметрических методов сравнительной оценки биоразнообразия и их верификацию на материале пресноводного макрозообентоса дали В.К. Шитиков и др. (2010). В частности, авторы подчеркивают: «...в отличие

от распространенной концепции, утверждающей, что кумулятивные кривые должны стремиться к некоторому асимптотическому значению, для рассмотренных сообществ макрозообентоса подобный порог насыщения не достигается, несмотря на значительное число гидробиологических проб» (с. 261). Это заключение полностью согласуется с «правилом экологической неаддитивности» А.П. Левича (1980) и подчеркивает роль степенных функций в описании биоразнообразия.

Именно свойства степенной функции (самоподобие, масштабная инвариантность, сохраняемая и в случае дробных показателей степени) позволили Маргалефу (1992) поставить вопрос о фрактальной организации биотических сообществ. Этот вопрос будет подробно рассмотрен в следующих главах.

1.6. Видовое разнообразие и инструменты его анализа

Обратимся теперь к рассмотрению видовой структуры сообщества с позиции точечного альфа-разнообразия (Whittaker, 1970), под которым будем понимать «...разнообразие в пределах пробной площади, субвыборки для небольших проб или микроместообитаний в пределах сообщества» (Розенберг и др., 1999, с. 237).



Роберт Уиттекер (Robert Harding Whittaker, 1920–1980),
американский эколог, ботаник, фитоценолог

Сам термин отнюдь не бесспорен: «Точечные разнообразия, т.е. разнообразия проб, взятых в «точке», почти всегда бессмысленны. Абсолютно необходимо учитывать пространство» (Маргалеф, 1992, с. 145). В контексте данного раздела будем рассматривать это выражение как семантический контраст к «пространственному распределению сообщества». Следует особо отметить, что методология использования упоминавшихся выше кривых накопления и

разрежения лежит в плоскости концепции точечного альфа-разнообразия, поскольку пространственный аспект чаще всего не учитывается. Функции экологической неаддитивности А.П. Левича (1980), подчеркивающие вклад редких видов в видовое богатство, можно считать математической формализацией кривых накопления видов.

После работ Шеннона (Shannon, 1948) и Бриллюэна (Brillouin, 1956) по теории информации, в которых была введена энтропийная мера информации, Маргалеф (Margalef, 1957) предложил ныне общепринятое понятие «видовое разнообразие – species diversity»⁵. Поскольку общее число видов (видовое богатство) входит в меру разнообразия, для устранения неопределенности стало необходимо различать понятия «видовое богатство» и «видовое разнообразие». Таким образом, видовое разнообразие является одним из важнейших интегральных параметров видовой структуры биотического сообщества, и в настоящее время количественно видовая структура сообщества обычно рассматривается в двух аспектах: общее число видов в сообществе (видовое богатство) и относительное распределение видов по численности или биомассе (видовое разнообразие).

В эксперименте исследователь имеет дело с относительными частотами распределения особей по видам:

$$p_i = n_i / N, \quad (1.9)$$

где n_i – число особей i -го вида в пробе, N – общее число особей в пробе, а i пробегает значения от единицы до полного числа видов, обнаруженных в пробе.

Вектор $n = (n_1, \dots, n_S)$ называется вектором относительной значимости видов. Сумма компонент этого вектора дает нам численность или размер выборки N , а количество ненулевых компонент дает число обнаруженных видов S . При наличии нескольких независимых проб можно получить пробу большего размера, осуществляя покомпонентное сложение исходных векторов относительной значимости. Очевидно, что

$$\sum_{i=1}^S p_i = 1. \quad (1.10)$$

Для оценки видового разнообразия сообществ в литературе предложен целый ряд индексов, каждый из которых, по существу, вводит определенную меру в пространстве относительных частот. Информационный индекс видового разнообразия Шеннона, как указывалось выше, определяется по аналогии с энтропийной мерой

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i, \quad (1.11)$$

тогда как индекс доминирования Симпсона (Simpson, 1949)

$$C = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (1.12)$$

⁵ Подробнее см. в приложении «Памяти Р. Маргалефа».

представляет собой квадратичную меру в пространстве относительных частот, а величина, обратная индексу доминирования, – меру видового разнообразия

$$D_s = \frac{1}{C} = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2}. \quad (1.13)$$

Индекс Шеннона имеет строгое теоретическое обоснование и может быть интерпретирован как мера энтропии (беспорядка), либо как мера количества информации (при этом, чтобы получить значение в битах, необходимо использовать логарифм по основанию 2). В любом случае этот индекс отражает сложность сообщества как системы.

Отдельные индексы разнообразия обладают существенным недостатком. Все они дают представление лишь о некотором аспекте разнообразия и зачастую могут приводить к противоречивым результатам. Это объясняется тем, что разные индексы обладают разной чувствительностью к видам с определенной представленностью.

При этом может помочь совместный анализ множества индексов, обладающих различными свойствами (Миркин, Розенберг, 1979; Песенко, 1982). Однако гораздо более удобным было бы использование многомерного (например двумерного) представления разнообразия. Один из подходов к созданию такого представления состоит в использовании *кривой Лоренца* и строящихся на ее основе внутренних профилей разнообразия (*intrinsic diversity profile*) и стабильности (*intrinsic stability profile*) (Patil, Taillie, 1979; Rousseau et al., 1999; Ricotta, Avena, 2002; Ricotta, 2003). Классическая кривая Лоренца представляет собой график, на котором по оси абсцисс отложены накопленные относительные представленности видов, а по оси ординат – соответствующие им накопленные доли видов. Рассмотрим подробнее построение кривой Лоренца. Упорядочим компоненты вектора относительных представленностей видов по убыванию и получим новый вектор $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_s)$, где $p_1 \geq p_2 \geq \dots \geq p_s$. Кривая Лоренца строит-



Клод Шеннон (Claude Elwood Shannon, 1916–2001),
американский математик

ся как полигональный путь, соединяющий последовательные точки $\pi_0 = (0,0)$, $\pi_1 = (p_1, 1/S)$, $\pi_2 = (p_1 + p_2, 2/S) \dots \pi_S = (p_1 + p_2 + \dots + p_S, S/S)$ (Ricotta, Avena, 2002; Ricotta, 2003). Полученная таким образом кривая является замечательным средством визуализации и анализа выравниваемости видов в сообществе. Идеальному случаю равнопредставленности соответствует прямая, а любая гетерогенность ведет к ее прогибанию. Кривая Лоренца не несет информации о втором компоненте разнообразия – видовом богатстве, поэтому были предложены несколько модифицированные ее варианты, а именно внутренние профили разнообразия (Patil, Taillie, 1979; Rousseau et al., 1999). В конструкции этих профилей заложен механизм кумулирования видового богатства и представленностей видов. Однако в данном случае накопление является как бы внутренним свойством выборки, для которой строится профиль.

Внутренний профиль разнообразия отличается тем, что вместо накопленных долей видов используется накопленное число видов (Patil, Taillie, 1979). Этот профиль дает хорошее представление как о выравниваемости, так и о видовом богатстве. Внутренний профиль стабильности (Rousseau et al., 1999) отличается от кривой Лоренца тем, что в нем абсциссы нормированы на среднюю плотность. В конструкции этого профиля неявным образом заложено довольно спорное предположение, что суммарная (или средняя) плотность особей сообщества отражает видовое богатство.

Другим подходом к оценке разнообразия является использование параметрических семейств индексов. Реньи (Rényi, 1961) расширил концепцию информации (энтропии) Шеннона и предложил семейство так называемых *обобщенных энтропий Реньи*:

$$H_\alpha = \frac{1}{1-\alpha} \ln \sum_{i=1}^S p_i^\alpha, \quad (1.14)$$

где $-\infty \leq \alpha \leq \infty$.



Альфред Реньи (Alfréd Rényi, 1921–1970), венгерский математик

Хилл (Hill, 1973) впервые использовал это семейство как обобщенную формулировку биологического разнообразия. При увеличении α возрастает вклад, который вносят в показатель энтропии виды с высокой представленностью (доминанты). Верно также обратное утверждение: при снижении α растет вклад редких видов (особенно при уходе в область отрицательных значений). Можно показать, что многие из предложенных индексов разнообразия являются частными случаями обобщенной энтропии Реньи.

Так, для $\alpha = 0$ $H_0 = \ln S$; для $\alpha = 1$ $H_1 = H$; для $\alpha = 2$ $H_2 = \ln(1/D)$; для $\alpha = \infty$ $H_\infty = \ln(1/\delta) = \ln(1/p_{\max})$, где δ – индекс доминирования Бергера – Паркера, а p_{\max} – относительная представленность доминирующего вида. В то время как традиционные индексы разнообразия предоставляют точечные описания структуры сообщества, семейство обобщенных энтропий Реньи дает целый континуум индексов разнообразия, различающихся своей чувствительностью к обильным и редким видам, что позволяет получить наиболее полное представление о структуре сообщества.

Чтобы избавиться от логарифма в формулировке Реньи, Хилл (Hill, 1973) предложил другое параметрическое семейство индексов, взяв экспоненту от обобщенной энтропии:

$$N_\alpha = \left(\sum_{i=1}^S p_i^\alpha \right)^{\frac{1}{1-\alpha}}. \quad (1.15)$$

Это семейство также получило широкую известность как «числа Хилла». Числа Хилла имеют очень удобную экологическую интерпретацию: N_α представляет собой «эффективное число видов» для H_α , т.е. такое число видов, которое давало бы то же значение обобщенной энтропии Реньи, как в случае равнопредставленности. Выражение разнообразия в виде показателя, имеющего размерность числа видов, в биологическом контексте гораздо более удобно и понятно. Однако нельзя не отметить, что параметрическое семейство Хилла дает представление структуры сообщества, полностью эквивалентное представлению через обобщенные энтропии Реньи (Ricotta, Avena, 2002).

Энтропии Реньи находятся в тесной связи с так называемыми *обобщенными размерностями* Реньи. Последние фактически представляют собой энтропии Реньи, нормированные на логарифм размера системы, и используются для характеристики мультифрактальных объектов. Таким образом, в биологии для анализа видового разнообразия уже давно используется математический аппарат, являющийся частью мультифрактального анализа, подробному рассмотрению которого посвящена следующая глава.

1.7. Пространственная структура сообщества

Пространственную структуру сообщества изучают в различных аспектах. Так, пространственная структура растительного сообщества проявляется в закономерном размещении разных видов относительно друг друга в про-

странстве, например ярусность леса. В фитоценологии применяется термин синусия – структурная часть фитоценоза, ограниченная в *пространстве* (каждая синусия охватывает все или часть растений, образующих какой-либо ярус растительного сообщества), или во времени (объединяет фенологически близкие группы растений). Кроме того, пространственную структуру сообщества можно охарактеризовать с помощью понятия консорции – структурной единицы сообщества, объединяющей автотрофные и гетеротрофные организмы на основе *пространственных* (топических) и пищевых (трофических) связей. В водных экосистемах важное значение приобретает вертикальное распределение гидробионтов в водоеме. Количественные характеристики, описывающие пространственную структуру, могут связывать распределение числа особей с параметрами поверхности или объема пространства, а также формализовать зависимость параметров сообщества от пространственных координат. В большинстве руководств по экологии и фитоценологии обсуждаются лишь три типа размещения организмов или групп организмов в пространстве – *равномерное (а), случайное (b) и групповое или агрегированное (d)*. Более полной представляется классификация, которая основана на двух альтернативных критериях: стохастичность – детерминированность и равномерность – неравномерность (Миркин, Розенберг, 1978; Уиттекер, 1980; Розенберг и др., 1999). В этом случае выделяются следующие типы размещения:

- *детерминированное равномерное (a)*;
- *стохастическое равномерное (b)*;
- *детерминированное неравномерное (c)*;
- *стохастическое неравномерное (d)*.

Представленная классификация позволяет изобразить характер размещения популяций в пространстве в нижеприведенном виде (рис. 1.4).

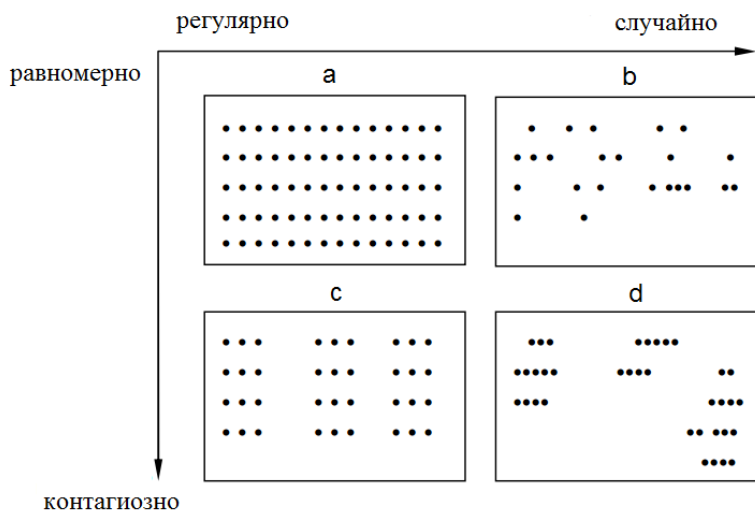


Рис. 1.4. Типы размещения организмов и групп организмов

Следует отметить, что большинство видов характеризуется в большей или меньшей степени агрегированным распределением, тогда как случайное и равномерное встречаются довольно редко. Установление типа размещения, степени агрегированности, размеров и продолжительности сохранения групп организмов («особей-популяций» по С.С. Четверикову) необходимо для понимания природы популяции и для более точного измерения ее плотности.

Связь между уровнем разнообразия и организацией пространственной структуры сообществ дает также классификация, предложенная Уиттекером (1980):

- **альфа-разнообразие** (разнообразие внутри сообщества, разнообразие «в узком смысле») – видовое богатство, измеряемое числом видов на единицу площади или объема, и соотношение количественных показателей участия видов в сложении сообщества, измеряемое выравниваемостью видов (англ. evenness or equitability);

- **бета-разнообразие** (разнообразие между сообществами) – показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды; бета-разнообразие может быть измерено числом синтаксонов одного ранга (субассоциации, ассоциации и пр.) или величиной *полусмена* (англ. halfchange, НС) – отрезка градиента среды, вдоль которого меняется половина видового состава сообщества; таким образом, полная смена видового состава соответствует 2НС);

- **гамма-разнообразие** (разнообразие ландшафтов, разнообразие «в широком смысле») – объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет конкретная флора, список видов в пределах ландшафта.

Уиттекер и Левин (Whittaker, Levin, 1977), кроме того, различали две формы разнообразия – *инвентаризационное* (оценка разнообразия экосистемы разного масштаба – сообщество, ландшафт, биом – как единого целого) и *дифференцирующее* (оценка разнообразия между экосистемами).

Резюме

К числу сакраментальных вопросов, приведенных в табл. 1.1, можно добавить еще два: знаменитый вопрос Хатчинсона «Почему так много видов животных» (Hutchinson, 1959) и вопрос Джиллера «Чем регулируется число видов, обитающих в той или иной области» (Джиллер, 1988). Попытки ответить на эти вопросы продолжают до настоящего времени и породили различные теоретические конструкции, объясняющие структуру сообщества. Несмотря на имеющиеся разногласия, примиряющим для всех теорий является безусловное признание пространственной гетерогенности физической среды. Джиллер (1988, с. 158) указывает: «В любом случае предельное число видов будет зависеть от соотношения между наличием ресурсов и потребностью в

них, а также от того, является ли состояние неравновесия постоянной или преходящей чертой данного сообщества». «Кризис» в экологии XX века, наряду с прочими проблемами, в определенной мере был связан с понятиями масштаба и гетерогенности. Несмотря на то, что гетерогенность и разномасштабность экологических систем были достаточно очевидны, классическая экология не утруждала себя учетом этих особенностей в таких базовых понятиях, как конкуренция, экологическая ниша, пищевые сети и т.п., что постоянно давало пищу для обвинения классических догм в неадекватности (фактам) и в необоснованных упрощениях. Между тем экологический мир можно представить и в виде «матрешки» большого, но конечного числа объектов, характеризующихся масштабно-специфической гетерогенностью. Это делает экологическое пространство отличным от евклидова пространства, и тогда на помощь можно было бы привлечь представление о том, что пространство экологических систем имеет не обычную, а фрактальную (дробную) размерность. Следует напомнить, что в 60-е годы XIX в. – 60-е годы XX в. специфические фрактальные особенности канонической степенной зависимости $S(A)$ – самоподобие, масштабная инвариантность и дробная размерность – еще не интерпретировались в контексте концепции видовой структуры сообщества. Тем не менее, уже в то время постоянство параметра z , характеризующего наклон графика зависимости $S(A)$ в билогарифмических координатах, было возведено в ранг правила, которому подчиняется организация сообществ.

К сожалению, на тот момент Мандельброт еще не придумал термин «фрактал», а Маргалев еще не предложил рассматривать видовое богатство с позиций самоподобия. Все это произошло во второй половине XX века. Но прежде чем перейти к рассмотрению приложений фрактальной геометрии к задачам биоэкологии, необходимо хотя бы вкратце остановиться на основных положениях теории фракталов, чему и будет посвящена следующая глава.

Глава 2

Фракталы и мультифракталы: математические основы

Фракталы вокруг нас повсюду: и в очертаниях гор, и в извилистой линии морского берега. Некоторые из фракталов непрерывно меняются, подобно движущимся облакам или мерцающему пламени, в то время как другие, подобно деревьям или нашим сосудистым системам, сохраняют структуру, приобретенную в процессе эволюции.

Х.О. Пайтген и П.Х. Рухтер

2.1. Понятие фрактала

В природе широко распространены системы, морфология и поведение которых демонстрируют самоподобие при изменении пространственно-временных интервалов или, как говорят, масштабную инвариантность – один из фундаментальных видов симметрий физического мира, играющих формообразующую роль во Вселенной (Шредер, 2001). Рост деревьев и дренажные системы речных бассейнов, растительный покров и лесные пожары, структура облачности и грозовые электрические разряды, просачивание жидкости сквозь грунты и сейсмичность, эволюция популяций – все это примеры активного проявления самоподобия. Это явление называют скейлингом (от англ. *scaling* – масштабирование, изменение масштаба). Скейлинг бывает пространственным, временным или пространственно-временным. Хрестоматийным примером *пространственного скейлинга* служит береговая линия океанского побережья. Рассматривая изображения береговой линии, выполненные в разных масштабах, например 1:1000000 и 1:10000, мы не сможем сказать, какому масштабу соответствует каждая из картин: обе выглядят статистически одинаково. Это означает, что береговая линия самоподобна, т.е. является масштабно-инвариантным объектом, или, другими словами, объектом, не имеющим характерной длины. Звездные скопления, горные ландшафты, речные системы, поверхности облаков – все это примеры *стохастических фрактальных систем*, которыми в изобилии одаривает нас Природа.

Инвариантность относительно преобразования длительности временных интервалов (*временной скейлинг*) обнаруживает себя в разнообразных *информационных потоках*: сводках финансовых данных, данных экологического мониторинга и т.д. и т.п.

Пространственно-временной скейлинг является наиболее общим проявлением самоподобия, его демонстрируют сложные геофизические и космические процессы и системы, такие, например, как сейсмическая активность или гамма-активность звездных систем.

Существуют два взаимодополняющих аспекта масштабной инвариантности. С одной стороны, самоподобие характерно для активных многокомпонентных, иерархических систем, которые демонстрируют сложное поведение и требуют для реализации своего самоподобия широкого диапазона пространственно-временных масштабов. С другой стороны, математической формой скейлинга выступает простая степенная функция

$$f(x) = x^a, \quad (2.1)$$

где всего одно число – показатель степени a – характеризует сложную итерационную процедуру рождения фрактальной структуры – восхождения от малого к большому и от простого к сложному.

Масштабная инвариантность систем характеризуется сильными, спадающими по степенному закону корреляциями, которые типичны для критических явлений. С физической точки зрения, степенной вид характеризующих систему корреляционных зависимостей означает простой и, вместе с тем, фундаментальный факт – у такой системы *нет никакого характерного* пространственного, временного или пространственно-временного *масштаба*.

Самоподобие является неотъемлемым атрибутом систем с *катастрофическим поведением*. Именно поэтому исследование скейлинговых особенностей поведения сложных геофизических, экологических, политических, экономических и других систем приобретает огромное значение при прогнозировании последствий и оценке рисков даже при незначительном воздействии на эти системы.

Математическим выражением самоподобия являются степенные законы. Если в однородной степенной функции

$$f(x) = cx^a, \quad (2.2)$$

где c и a постоянные, подвергнуть x преобразованию подобия путем умножения на некоторую константу, то функция $f(x)$ по-прежнему будет пропорциональна x^a , хотя и с другим коэффициентом пропорциональности. Таким образом, степенные законы с целочисленными или дробными показателями являются генераторами самоподобия. Тот факт, что однородные степенные законы не имеют естественных внутренних масштабов, и обуславливает феномен масштабной инвариантности в самых разнообразных явлениях реального мира.

Масштабно-инвариантные системы обычно характеризуются нецелой – фрактальной размерностью. Понятие нецелой размерности и некоторые основные свойства фрактальных объектов изучались математиками в XIX веке: Г. Кантором, Дж. Пеано, Д. Гильбертом и в начале XX века: Х. фон Кохом, В. Серпинским, Г. Джулиа и Ф. Хаусдорфом. Следы фрактальной концепции могут быть обнаружены уже в трудах по арифметике – средних геометрических К.Ф. Гаусса и даже в гравюрах А. Дюрера и итальянской мозаике XII века. Исследованием фрактальных структур занимается фрактальная геометрия – одно из молодых, но очень быстро развивающихся направлений современной математики, фундаментальные и естественно-научные аспекты которого впервые нашли отражение в трудах Мандельброта (Mandelbrot, 1977,

1982, 1987). В настоящее время библиография работ по теории фракталов и ее приложений – одна из самых впечатляющих в мировой литературе. Читателю доступны превосходные монографии, руководства и учебники, в том числе и на русском языке, что существенно облегчает нашу задачу изложения основ фрактальной геометрии. Вот только некоторые из них: Федер (1991), Пайтген, Рихтер (1993), Шредер (2001), С.В. Божокин, Д.А. Паршин (2001), Газале (2002), А.Д. Морозов (2002), Мандельброт (2002), Д.И. Иудин, Е.В. Копосов (2012), Falconer (1990), Harte (2001), Seuront (2010) и др.

Начнем с введения в мир скейлинга. Руководствуясь принципом от простого к сложному, вначале рассмотрим основы фрактальной геометрии, а затем перейдем к рассмотрению фрактальных поверхностей, мультифракталов и фрактальных структур, возникающих при геометрических фазовых переходах.

2.2. Фракталы и скейлинг

Несмотря на широкое распространение, понятие фрактала до сих пор не имеет четкого и строгого определения. Так, по словам Федера – одного из наиболее ярких апологетов фрактальной геометрии – Мандельброт в частной беседе дал достаточно общее определение: «...фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому» (цит. по: Федер, 1991, с. 19). Однако это определение не дает полного представления о разнообразии объектов, которые относят к фракталам. Другая дефиниция принадлежит Мандельброту, которой он определил фрактал (от латинского *fractus* – дробный) следующим образом: «...фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа – Безиковича которого строго больше его топологической размерности» (Мандельброт, 2002, с. 31).



Феликс Хаусдорф
(Felix Hausdorff, 1868–1942),
немецкий математик



Абрам Самойлович Безикович
(1891–1970), отечественный
и британский математик

Это определение достаточно строго в математическом плане, что и является его существенным недостатком (на что указывал сам Мандельброт), поскольку оно требует определения еще и понятий размерности (топологической и хаусдорфовой), к тому же оно исключает многие классы фрактальных объектов, встречающиеся в различных областях естествознания.

Фолконер (Falconer, 1985), говоря об определении фрактала, совершенно справедливо сетует, что в математике дать это определение столь же сложно, как и сформулировать дефиницию «жизнь» в биологии. Можно лишь перечислить некоторые свойства, которыми (не обязательно всеми) могут обладать эти объекты. Обычно, если говорят, что множество F является фракталом, то имеют в виду следующее:

- 1) F имеет тонкую структуру, т.е. детали произвольно малых масштабов.
- 2) F является слишком нерегулярным для того, чтобы описываться традиционной геометрией как локально, так и глобально.
- 3) F обладает некоторым самоподобием, возможно приближительным или статистическим.
- 4) Обычно как-либо определенная «фрактальная размерность» F больше, чем его топологическая размерность.
- 5) Во многих интересных случаях множество F определяется очень просто, возможно рекурсивно.

Четвертое из этих свойств соответствует первоначальному определению, данному Мандельбротом (Mandelbrot, 1982), причем под фрактальной размерностью в этом определении подразумевалась размерность Хаусдорфа – Безиковича.

Главной количественной характеристикой фрактального объекта является его размерность (Зельдович, Соколов, 1985). Наиболее просто понятие размерности можно ввести как количество переменных (или измерений), необходимых для полного описания положения точки в пространстве. Так, для описания положения точки на плоскости необходимо указать две координаты, поэтому плоскость, так же как и любая другая гладкая поверхность, имеет размерность, равную 2, то есть двумерна. Описать положение точки на линии можно с помощью одной координаты, поэтому линия одномерна, ее размерность равна 1. Аналогично, размерность точки равна нулю; пространство, в котором мы все живем, трехмерно. Введенное таким интуитивным образом понятие размерности соответствует тому, что в математике называется топологической размерностью. Эта размерность всегда является целым числом.

При характеристике фрактала центральным понятием оказывается самоподобие. Можно сказать, что фрактальный объект статистически единообразен в широком диапазоне масштабов. В идеальном случае (математический фрактал) такое самоподобие приводит к тому, что фрактальный объект оказывается инвариантным относительно масштабных изменений пространства (растяжений и сжатий).

Теперь, переходя к обсуждению фрактальной размерности, напомним, что физическое содержание самого понятия размерности геометрического объекта, в том числе и фрактального, определяется изменением массы объекта (или числа составляющих его элементов) $M(L)$ с ростом его линейных размеров L

(Mandelbrot, 1977, 1982). Если рассмотрим малую часть объекта с размерами λL ($\lambda < 1$), то для массы фрагмента получим:

$$M(\lambda L) = \lambda^d \cdot M(L). \quad (2.3)$$

Решение функционального уравнения (2.3) имеет простой вид:

$$M(L) = \text{const} \cdot L^d. \quad (2.4)$$

Так, масса длинного провода меняется линейно с λ , т. е. $d = 1$. Для тонкой пластины мы найдем, что $d = 2$, а для бруска $d = 3$.

Такое «физическое» определение размерности естественно соотносится с интуитивно понятной возможностью деления объекта на части. Действительно, в соответствии с этим классическим подходом, объект имеет n измерений, если его можно разбить на части гиперплоскостями, которые сами являются $(n-1)$ -мерными объектами. Так получаем рекуррентное определение размерности, которое предполагает, что объемы – части пространства, поверхности – границы объемов, линии – границы поверхностей, а точки – границы линий.

Будем считать объект, который можно воспроизвести путем увеличения какой-либо его части, самоподобным или инвариантным при преобразовании подобия, т. е. фракталом. Возвращаясь к функциональному уравнению (2.3), можно утверждать, что фрактальным, или самоподобным объектам отвечают решения (2.4) с нецелым $d = d_f$ ¹. Таким образом, плотность $\rho(L)$ фрактальных структур уменьшается по степенному закону с ростом их линейных размеров L :

$$\rho(\lambda L) = \frac{M(\lambda L)}{(\lambda L)^d} = \lambda^{d_f-d} \cdot \frac{M(L)}{L^d} = \lambda^{d_f-d} \cdot \rho(L). \quad (2.5)$$

Последнее соотношение дает нам интуитивно понятное определение фрактального объекта: фракталом является структура с дырками на всех масштабах. Чем больше линейные размеры фрактала, тем больших размеров дырки мы в нем можем найти. Отсюда и следует падение плотности фрактала с ростом его линейных масштабов.

2.3. Регулярные фракталы

Итак, к фракталам относят геометрические объекты, имеющие сильно изрезанную форму и демонстрирующие некоторую повторяемость в широком диапазоне масштабов. Если повторяемость полная – говорят о регулярных фракталах. Рассмотрим свойства фракталов на нескольких простых примерах. Начнем с канторовского множества. Этот знаменитый фрактал строится следующим образом: отрезок единичной длины (называемый затравкой) делится на три равные части длиной $l = 1/3$, средняя из которых выбрасывается. На

¹ В случаях, когда речь идет о нецелых фрактальных размерностях, к обозначению добавляется индекс f .

следующем шаге процедура повторяется для каждого из оставшихся отрезков и т. д. Результат первых нескольких итераций представлен на рис. 2.1.

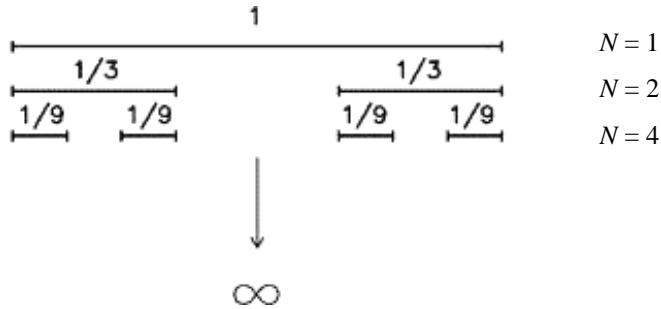
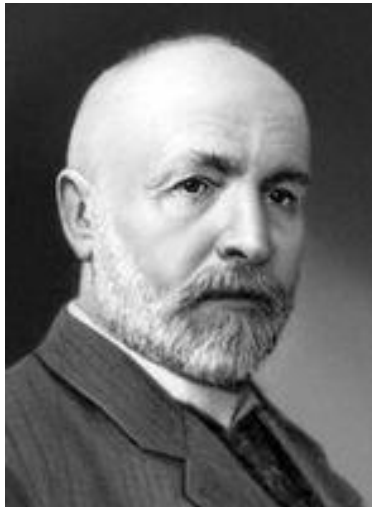


Рис. 2.1. Генерация канторовского множества



Георг Кантор (Georg Ferdinand Ludwig Philipp Cantor, 1845–1918), немецкий математик

Нетрудно убедиться в том, что совокупная длина выброшенных при построении канторовского множества отрезков равна единице. Действительно, суммарные длины отрезков, выброшенных на очередном шаге итерационной процедуры, образуют бесконечную убывающую геометрическую последовательность

$$\frac{1}{3}, \quad 2 \cdot \frac{1}{9} = \frac{2}{3} \cdot \frac{1}{3}, \quad 4 \cdot \frac{1}{27} = \frac{2}{3} \cdot \frac{2}{9} = \left(\frac{2}{3}\right)^2 \cdot \frac{1}{3}, \quad \dots,$$

сумма которой $\frac{1}{3} \cdot \sum_{n=0}^{\infty} \left(\frac{2}{3}\right)^n$ равна единице. Это означает, что полученное фрактальное множество – канторовское множество – не имеет длины.

Рассмотрим правую (или, если хотите, левую) треть нашего единичного отрезка, подверженного итерационной генерации канторовского множества. Эта третья часть является уменьшенной (в три раза по линейным размерам) копией нашего канторовского множества и содержит при этом половину его массы (напомним, что третья часть, находящаяся в середине единичного отрезка, попросту выброшена из него при генерации канторовского множества). Теперь все, что было сформулировано на словах, запишем в виде формул. Для этого воспользуемся функциональным уравнением (2.3) при $\lambda = 1/3$ и $L = 1$:

$$M\left(\frac{1}{3} \cdot 1\right) = \frac{1}{2} \cdot M(1) = \left(\frac{1}{3}\right)^{\frac{\ln 2}{\ln 3}} \cdot M(1). \quad (2.6)$$

Сравнивая (2.6) с (2.3), немедленно получаем, что фрактальная размерность канторовского множества равна $d_f = \frac{\ln 2}{\ln 3} \approx 0.6309$. Полученная величина размерности меньше единицы, что и подтверждает факт отсутствия длины у канторовского множества. Таким образом, хотя фрактальная размерность канторовского множества меньше евклидовой размерности пространства (или объемлющего топологического пространства, т.е. линии с $d = 1$), но отлично от нуля и, следовательно, больше топологической размерности элементов – точек этого множества, для которых $d = 0$.

При построении канторовского множества стартуют от единичного отрезка, заменяя его «генератором» – двумя отрезками длиной $1/3$, расположенными на одной прямой, с интервалом $1/3$ между ближайшими их концами. На каждом последующем шаге итерационной процедуры все новые отрезки заменяются новым генератором, который является уменьшенной в три раза копией предшествующего генератора. Но можно пойти и в сторону увеличения масштабов, удваивая число отрезков и увеличивая втрое линейные масштабы конструкции. Можно и объединить обе процедуры в одну. Рассмотрим вопрос о плотности канторовского множества. Воспользуемся для этого соотношении

(2.5) при $d = 1$ и $d_f = \frac{\ln 2}{\ln 3}$ и получим, что плотность $\rho(L)$ канторовского множества уменьшается по степенному закону с ростом его линейных размеров L :

$$\rho(L) = L^{\ln 2 / \ln 3 - 1} = L^{-0.3691}. \quad (2.7)$$

Обратимся теперь к так называемой триадной кривой Коха, впервые предложенной шведским математиком Хельге фон Кохом в 1904 году (Пайтген, Рихтер, 1993). Алгоритм ее построения также начинается с прямолинейного отрезка единичной длины. Центральная треть отрезка вырезается, а на его месте надстраивается фиорд из двух отрезков, образующих с вырезанной частью равносторонний треугольник (рис. 2.2). Получается фигура, являющаяся генератором нашего нового фрактала. На последующих шагах построения кривой Коха все прямолинейные отрезки просто заменяются уменьшенными копиями генератора, то есть их средняя треть вырезается и заменяется фиордом. В ре-

зультате бесконечного повторения такой несложной процедуры получается очень красивая фигура, любая сколь угодно малая часть которой подобна целой конструкции.



Хельге фон Кох (Niels Fabian Helge von Koch, 1870–1924), шведский математик

Используя функциональное уравнение (2.3), легко можно определить фрактальную размерность кривой Коха: $d_f = \frac{\ln 4}{\ln 3} \approx 1.2619$. Длина кривой Коха не определена: ее величина зависит от точности измерения и расходится при увеличении этой точности. Действительно, на каждом шаге итерационной процедуры, представленной на рис. 2.2, длина образующейся ломаной увеличивается по сравнению с предыдущей в $4/3$ раза и составляет $(4/3)^n$, где n – номер шага процедуры.

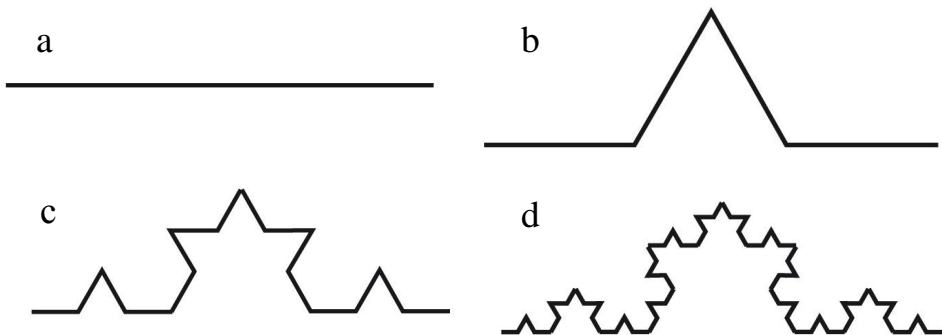


Рис. 2.2. Изображение итерационной процедуры построения кривой Коха

Применим теперь описанную выше процедуру Коха сразу для трех отрезков, образующих равносторонний треугольник (рис. 2.3). На первом шаге

итерационной процедуры мы получим звезду Давида, а затем снежинку, граница которой на каждом последующем шаге становится все более изрезанной. Эта фигура с фрактальной границей называется островом Коха.

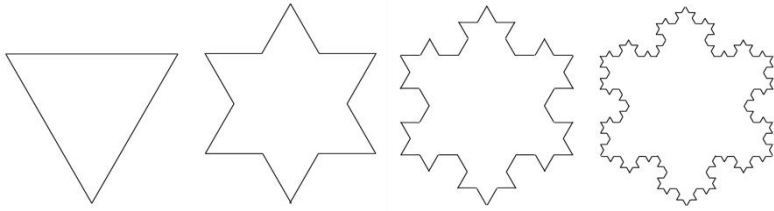


Рис. 2.3. Изображение итерационной процедуры построения острова Коха

Очевидно, что периметр острова Коха, так же как и длина кривой Коха, зависит от точности его измерения и расходится при увеличении этой точности. На n -ом шаге итерационной процедуры периметр составляет

$$P_f = 3 \cdot \left(\frac{4}{3}\right)^n.$$

Найдем площадь острова Коха. На первом шаге процедуры площадь исходного равностороннего треугольника $S_0 = \frac{\sqrt{3}}{4}$ увеличивается за счет площади фиордов, выступающих с каждой из трех сторон. Очевидно, что площадь одного фиорда составляет одну девятую часть от площади исходного равностороннего треугольника, так что $S_1 = S_0 + 3 \cdot \frac{1}{9} \cdot S_0$. На каждом последующем шаге процедуры площадь острова будет увеличиваться за счет площади новых фиордов, число которых с каждой стороны исходного треугольника будет расти как степень четверки, а площадь будет уменьшаться как степень одной девятой

$$S_n = S_0 + 3 \cdot \left(\frac{1}{9} \cdot S_0 + \frac{4}{9^2} \cdot S_0 + \dots + \frac{4^{n-1}}{9^n} \cdot S_0 \right) = S_0 \left(1 + \frac{3}{4} \sum_{i=1}^n \left(\frac{4}{9}\right)^i \right). \quad (2.8)$$

В выражении (2.8) справа стоит сумма геометрической прогрессии со знаменателем $\frac{4}{9}$, поэтому окончательно получаем

$$S_n = S_0 \left(1 + \frac{3}{5} \left(1 - \left(\frac{4}{9}\right)^n \right) \right). \quad (2.9)$$

При стремлении числа шагов процедуры к бесконечности найдем площадь острова Коха

$$S = \frac{8}{5} \cdot S_0 = \frac{2\sqrt{3}}{5}. \quad (2.10)$$

В итоге получен интригующий результат – конечная площадь острова Коха ограничена периметром бесконечной длины. Любопытно взглянуть на это еще и с другой стороны. Дело в том, что форма плоских фигур может быть охарактеризована краевым индексом, применяемым, в частности, в экологии при характеристике экотона (Patton, 1975):

$$\alpha_{EI} = \frac{P}{2\sqrt{\pi A}}, \quad (2.11)$$

где P – полный периметр фигуры, включая внутренние границы, если таковые имеются, A – площадь фигуры. Для круга, например, α_{EI} принимает минимально возможное значение, равное единице, для квадрата $\alpha_{EI} \approx 1.29$. Для острова Коха краевой индекс равен бесконечности!²

Ясно, что в реалиях физического мира такого рода бесконечности никогда не встречаются. Тем не менее, можно показать, что природа очень часто обращается к подобным аномалиям для решения конкретных проблем.

Еще один классический пример регулярного фрактала – салфетка Серпинского.



Вацлав Серпинский [Серпиньский]
(Waclaw Franciszek Sierpiński, 1882–1969), польский математик

² В трехмерном пространстве объемная фигура может быть охарактеризована поверхностным индексом

$$\alpha_3 = \frac{S}{(6\sqrt{\pi} \cdot V)^{2/3}}, \quad (2.12)$$

где S – полная площадь поверхности фигуры, включая внутренние границы, если таковые имеются, а V – объем фигуры. Для шара, например, α_3 принимает минимально возможное значение, равное единице, для куба $\alpha_3 \approx 1.24$.

Ее построение начинается с равностороннего треугольника (рис. 2.4). Из него вырезается перевернутый центральный равносторонний треугольник со стороной, равной половине длины стороны исходного треугольника. Остаются три равносторонних треугольника со сторонами, вдвое меньше стороны исходного треугольника. К ним также применяется операция удаления центрального треугольника, образуется девять треугольников, из которых, в свою очередь, тоже вырезается треугольник, и так до бесконечности. В результате и образуется салфетка Серпинского. Используя функциональное уравнение (2.3) находим, что фрактальная размерность салфетки Серпинского составляет

$$d_f = \frac{\ln 3}{\ln 2} \approx 1.5850$$



Рис. 2.4. Изображение итерационной процедуры построения треугольной салфетки Серпинского

Самоподобие салфетки Серпинского очевидно: любой являющийся ее частью непустой треугольник является копией любого другого (включая и всю салфетку). Нетрудно убедиться в том, что полная площадь выброшенных при построении салфетки треугольников равна площади исходного треугольника. Действительно, суммарные площади треугольников, выброшенных на очередном шаге итерационной процедуры, образуют бесконечную убывающую геометрическую последовательность

$$\frac{1}{4}, \quad 3 \cdot \frac{1}{16} = \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4}, \quad 9 \cdot \frac{1}{64} = \frac{3}{4} \cdot \frac{3}{16} = \left(\frac{3}{4}\right)^2 \cdot \frac{1}{4}, \quad \dots,$$

сумма которой $\frac{1}{4} \cdot \sum_{n=0}^{\infty} \left(\frac{3}{4}\right)^n$ равна единице. Это означает, что салфетка Серпинского имеет нулевую площадь. Надо отдать должное заслугам Серпинского: кроме салфетки он придумал еще и ковер, также названный его именем. Алгоритм построения фрактального множества, называемого ковер Серпинского, представлен на рис. 2.5. Используя функциональное уравнение (2.3), нетрудно убедиться в том, что фрактальная размерность ковра Серпинского составляет

$$d_f = \frac{\ln 8}{\ln 3} \approx 1.8928$$

Заметим, что процедура построения ковра Серпинского является плоским аналогом алгоритма генерации канторовского множества.

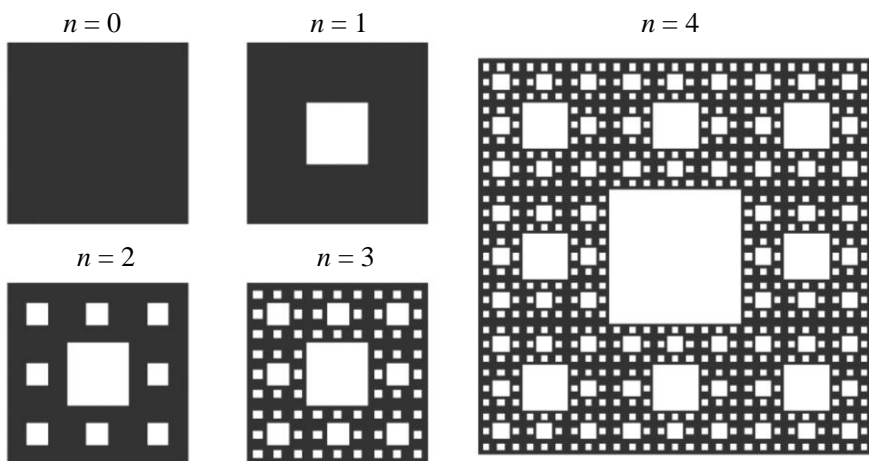


Рис. 2.5. Изображение итерационной процедуры построения ковра Серпинского

2.4. Системы итерируемых функций

Рассмотренные в предыдущем разделе регулярные фракталы относятся к представителям обширного класса так называемых конструктивных фракталов. Они конструируются путем применения некоторой простой процедуры-генератора к исходному множеству-затравке. Большое разнообразие примеров такого рода фракталов можно найти в литературе (Пайтген, Рихтер, 1993; Жиков, 1996; Божокин, Паршин, 2001; Морозов, 2002).

Другой распространенный способ получения фракталов называется методом Систем Итерируемых Функций (СИФ), который был предложен американским исследователем Барнсли (Barnsley, 1988). СИФ представляет собой систему функций из некоторого фиксированного класса функций, отображающих одно многомерное множество на другое. Наиболее простая СИФ состоит из аффинных³ преобразований плоскости:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n + by_n + \eta \\ y_{n+1} = cx_n + dy_n + \xi. \end{cases} \quad (2.13)$$

Рассмотрим простую процедуру, которую Барнсли назвал игрой в хаос. Возьмем равносторонний треугольник. Выберем наугад некоторую начальную точку внутри этого треугольника. Далее наугад выберем одну из вершин треугольника, соединим начальную точку с этой вершиной и на середине получившегося отрезка поставим новую точку, которая теперь будет играть роль начальной. Будем теперь повторять эту процедуру и откладывать все новые точки. Соответствующая СИФ имеет в этом случае следующий вид:

³ Преобразование $x(x_1, x_2 \dots x_E) \rightarrow x' = (r_1 x_1, r_2 x_2 \dots r_E x_E)$, где не все r равны, называется аффинным. Множество, которое может быть получено в результате аффинного преобразования какой-либо его части, называется самоаффинным.

$$\begin{cases} x_{n+1} = \frac{1}{2}(x_n + \eta) \\ y_{n+1} = \frac{1}{2}(y_n + \xi), \end{cases} \quad (2.14)$$

где случайные величины η и ξ с вероятностью $1/3$ принимают, соответственно, значения абсцисс и ординат вершин правильного треугольника: $(0, 0)$; $(1/2, 1/2\sqrt{3})$; $(1, 0)$. Как ни удивительно, но в результате мы получим ни что иное, как салфетку Серпинского (рис. 2.6). Фактически, в такой игре в хаос выбор вершины треугольника эквивалентен выбору одного из трех аффинных преобразований, которые применяются к точке.

Небольшое изменение системы (2.14) позволяет нам осуществить аналогичную процедуру с прямоугольным треугольником, когда случайные величины η и ξ с вероятностью $1/3$ принимают, соответственно, значения абсцисс и ординат следующих вершин: $(0,0)$; $(0,1)$; $(1,0)$. Результат представлен на рис. 2.7.

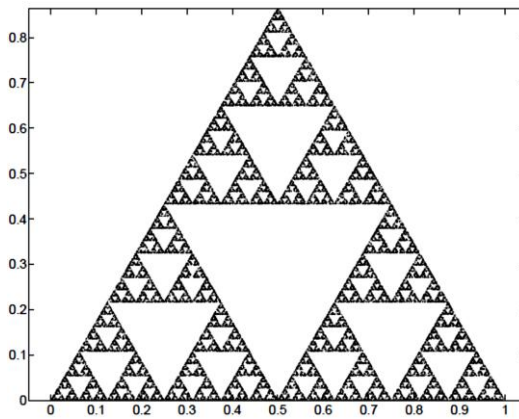


Рис. 2.6. Салфетка Серпинского

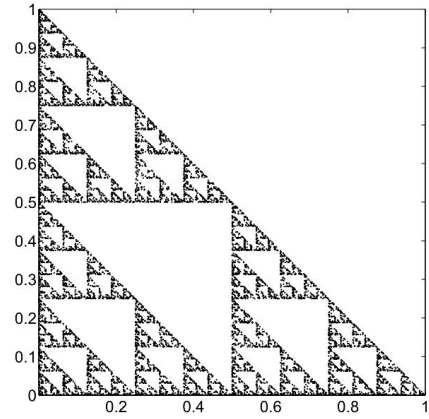


Рис. 2.7. Прямоугольный треугольник Серпинского

А вот еще один пример применения СИФ:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \frac{1}{3}(x_n + 2\eta) \\ y_{n+1} = \frac{1}{3}(y_n + 2\xi), \end{cases} \quad (2.15)$$

где случайные величины η и ξ с вероятностью $1/4$ принимают, соответственно, значения абсцисс и ординат вершин единичного квадрата: $(0,0)$; $(0,1)$; $(1,1)$; $(1,0)$. Результат применения данной СИФ представлен на рис. 2.8. Фрактальная размерность полученного множества равна

$$d_f = \frac{\ln 4}{\ln 3} \approx 1.2619.$$

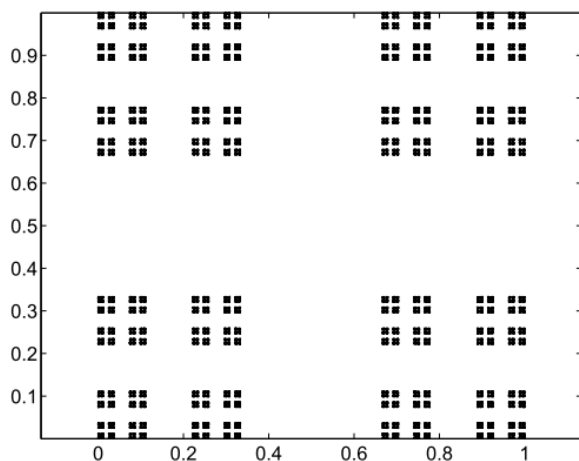


Рис. 2.8. Отображение на плоскости результата применения СИФ, заданной системой уравнений (2.15)

2.5. Стохастические фракталы

Как уже указывалось, все рассмотренные выше фракталы можно назвать регулярными, поскольку они являются результатом повторения некоторого детерминированного алгоритма. Для них свойство самоподобия выполняется строго. В природе же обычно встречаются так называемые случайные, или стохастические фракталы. Их основное отличие от регулярных фракталов состоит в том, что свойство самоподобия проявляется в них статистически. Самоподобие проявляется в ансамбле и только после соответствующего усреднения по всем статистически независимым реализациям объекта. При этом для конкретной реализации увеличенная часть фрактала точно не идентична исходному фрагменту, однако их статистические характеристики совпадают.

Простым и вместе с тем весьма содержательным примером стохастического фрактала может служить траектория броуновского движения – случайных блужданий, когда на каждом шаге модельного времени частица смещается на дистанцию a в случайно выбранный соседний узел d -мерной модельной решетки. Предположим, что в момент времени $t = 0$ частица стартовала из начала координат d -мерного решеточного пространства. Тогда после некоторого числа t шагов модельного времени текущая позиция блуждающей частицы будет описываться вектором смещения

$$r(t) = a \sum_{k=1}^t e_k, \quad (2.16)$$

где e_k обозначает единичный вектор в направлении прыжка на k -ом шагу модельного времени. Характерная дистанция, на которую частица смещается в среднем в процессе случайных блужданий за t шагов модельного времени,

описывается среднеквадратичным смещением $\langle r^2(t) \rangle^{1/2}$, где среднее $\langle \rangle$ понимается как среднее по всевозможным конфигурациям случайных блужданий на решетке. Используя (2.16), мы находим:

$$\langle r^2(t) \rangle = a^2 \sum_{k,k'=1}^t \langle e_k \cdot e_{k'} \rangle = a^2 t + \sum_{k \neq k'}^t \langle e_k \cdot e_{k'} \rangle.$$

Поскольку прыжки частицы в различные моменты времени k и k' некоррелированы друг с другом, мы имеем $\langle e_k \cdot e_{k'} \rangle = \delta_{kk'}$, что приводит нас в результате к закону диффузии Фика:

$$\langle r^2(t) \rangle = a^2 t. \quad (2.17)$$

Заметим, что результат (2.17) не зависит от размерности d решетки. В более общем случае, когда частица имеет вероятность остаться на месте, среднеквадратичное смещение описывается формулой Эйнштейна:

$$\langle r^2(t) \rangle = 2dDt, \quad (2.18)$$

где D – коэффициент диффузии. Если вдоль траектории случайных блужданий прокладывать проволоку, то масса этой проволоки будет пропорциональна времени путешествия $M \sim t$. При этом характерный радиус евклидовой сферы, содержащей всю траекторию к моменту времени t , описывается соотношением $r \sim \sqrt{t}$ (см. (2.17) и (2.18)).

Таким образом, $M \sim r^2$, т. е. фрактальная размерность траектории броуновского движения равна двум и не зависит от размерности пространства. Замечательно, что и график зависимости смещения броуновской частицы также оказывается фракталом (хотя и самоаффинным). Характерный вид такой зависимости представлен на рис. 2.9.

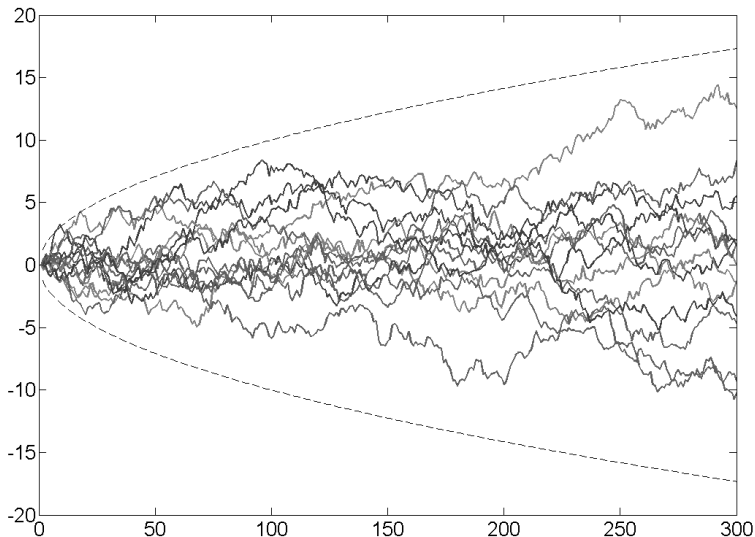


Рис. 2.9. График зависимости смещения броуновской частицы. По оси абсцисс отложено модельное время, по оси ординат – величина смещения

Это довольно сильно изрезанная кривая, причем характер ее изрезанности не зависит от масштаба, при его увеличении мы видим примерно такую же (статистически) частоту смен направления движения. Например, графики на рис. 2.9 могут соответствовать интегральным результатам $F(t)$ игры в «орлянку»: двое играющих подбрасывают монету, если выпадает «орел», то $F(t+1) = F(t) + 1$; если выпадает «решка», то $F(t+1) = F(t) - 1$. Очевидно, что среднее значение функции F равно нулю, но ее среднеквадратичные флуктуации растут как $t^{1/2}$. Более того, пересечения функцией F нулевого уровня (в этот момент игроки не должны друг другу) встречаются с течением времени все реже и реже, конкретно, интервалы между соседними пересечениями тоже асимптотически увеличиваются как $t^{1/2}$. Именно этот факт лежит в основе народной мудрости: «играй, да не отыгрывайся»!

Наконец, обратимся к результатам Ричардсона (Федер, 1991; Bunde, Halvin, 1995a,b) по измерению длины береговой линии британского побережья. Использованный им метод измерения длины можно описать следующим образом. Установим раствор циркуля на некоторую заданную длину ε , которую назовем длиной шага, и пройдемся этим циркулем вдоль интересующей нас береговой линии, начиная каждый новый шаг в той точке, где закончился предыдущий. Количество шагов, умноженное на длину ε , даст нам приближительную длину берега $S(\varepsilon)$. Логично было бы ожидать, что при уменьшении длины шага ε значение длины побережья быстро сойдется к некоторому значению, называемому истинной длиной. Однако Ричардсон обнаружил совсем иной эффект: при уменьшении длины шага ε длина побережья $S(\varepsilon)$ склонна увеличиваться неограниченно, то есть, фактически, она бесконечна. Такое поведение береговой линии связано с тем, что она не является гладкой кривой, а представляет собой фрактал. При увеличении масштаба ее рассмотрения (то есть при уменьшении ε) неизбежно появляются новые подробности, новые полуострова и бухты, а на них еще более мелкие полуострова и бухточки и так далее. Это означает, что береговая линия самоподобна, т.е. является масштабно-инвариантным объектом или, другими словами, объектом, не имеющим характерной длины (рис. 2.10).

Рассмотрим эксперимент Ричардсона подробнее. Итак, мы выбираем произвольно некую малую единицу измерения ε , которая будет служить линейкой. Измерим длину береговой линии, заменяя ее ломаной линией, составленной из равных отрезков длины ε . Полученные Ричардсоном значения аппроксимируются уравнением прямой

$$\lg S = -a \lg \varepsilon + \lg S_1, \quad (2.19)$$

где S – длина побережья, S_1 – длина, при которой использована линейка $\varepsilon = 1$. Из уравнения (2.19) следует:

$$S = S_1 \varepsilon^{-a} \text{ или } S = S_1 (1/\varepsilon)^a.$$

Теоретически, если $\varepsilon \rightarrow 0$, то $S \rightarrow \infty$. Тогда побережье Британии имело бы бесконечную длину. Поэтому было бы лучше определить криволинейность такой границы степенью ее изгибания, которое Мандельброт и предложил назвать «фрактальной размерностью» d_f побережья Британии:

$$d_f = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\lg N}{\lg \frac{1}{\varepsilon}}.$$

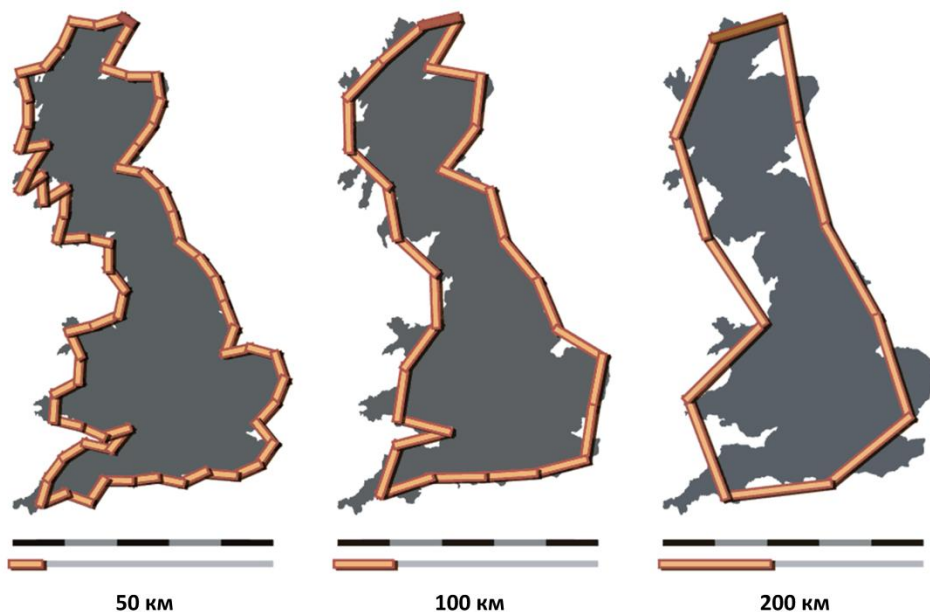


Рис. 2.10. Береговая линия побережья Великобритании
<http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Britain-fractal-coastline-combined.jpg>

Если дробь имеет постоянные значения на каждом шаге, то можно записать

$$d_f = \frac{\lg N}{\lg \frac{1}{\varepsilon}} \text{ или } N = \left(\frac{1}{\varepsilon} \right)^{d_f}.$$

Поскольку $S = N\varepsilon$, то получаем $S = \left(\frac{1}{\varepsilon} \right)^{d_f - 1}$ или, что эквивалентно, $S = (\varepsilon)^{1 - d_f}$.

Эта формула показывает, как измеряемая длина увеличивается при уменьшении длины измерения. Итак, длина береговой линии бесконечна и поэтому не имеет никакой практической ценности? Что же было сделано неправильно и как же все-таки получить адекватную количественную характеристику береговой линии? Дело в том, что изначально было неправильно выбрано понятие меры, что и привело к появлению бесконечности. Для гладких геометрических множеств мера определяется их топологической размерностью. Так, прямая характеризуется длиной, поверхность – площадью, множество в трехмерном пространстве – объемом. Если же для характеристики множества будет выбрана неверная мера, результат не будет иметь какой-либо ценности. Например, попытавшись измерить длину поверхности, мы обнаружим, что она бесконечна, а площадь линии окажется равной нулю.

2.6. Методы расчета фрактальной размерности

Рассмотрим общую схему определения меры множества. Пространство, в котором находится множество, покрывается областями некоторого характерного размера ε . Например, плоскость можно покрыть квадратной сеткой с размером ячейки ε . Затем подсчитывается число $N(\varepsilon)$ таких областей, в которые попали точки исследуемого множества. Процедура повторяется для разных ε , а мера определяется как предел:

$$M = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} N(\varepsilon)\varepsilon^d. \quad (2.20)$$

Здесь d соответствует размерности объекта. Если ошибиться с выбором d , получим либо ноль, либо бесконечность. Именно это и происходит при оценке береговой линии. Полагая ее гладкой линией с $d = 1$ и измеряя длину, получаем $L = \infty$. Увеличив размерность на единицу и полагая ее поверхностью с $d = 2$, получаем площадь $S = 0$. Единственный выход, ведущий к получению осмысленной меры, заключается в том, чтобы рассмотреть береговую линию как объект с дробной размерностью, лежащей между 1 и 2. Только при одном определенном значении размерности $d = d_f$ существует ненулевой предел меры (2.20). Именно этот признак можно использовать для определения размерности фрактальных объектов:

$$d_f = -\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\ln N(\varepsilon)}{\ln \varepsilon}. \quad (2.21)$$

Размерность, определенную с помощью покрытия множества областями фиксированной формы и размера, математики называют емкостью множества или размерностью Колмогорова. Математически более строгим является понятие размерности Хаусдорфа (Хаусдорф, 1937), именно эта размерность фигурирует в первом определении фрактала по Мандельброту. Ключевой момент в определении размерности Хаусдорфа состоит в том, чтобы разрешить использовать для покрытия множества элементы произвольной формы и размера. Пусть мы имеем множество F , являющееся подмножеством n -мерного пространства. Рассмотрим его покрытие элементами произвольной формы и размера с тем ограничением, что диаметр множества, отвечающего любому элементу покрытия, не превышает заданной величины δ . Диаметр i -го элемента покрытия E_i определяется как верхняя грань расстояния между двумя точками, ему принадлежащими:

$$\varepsilon_i = \text{diam} E_i = \sup_{x, y \in E_i} \|x - y\|. \quad (2.22)$$

Введем, зависящую от параметра d и от δ , сумму по всем элементам покрытия:

$$\Gamma_d(\delta) = \sum \varepsilon_i^d \quad (2.23)$$

и определим нижнюю грань этой суммы по всем возможным покрытиям:

$$\gamma_d(\delta) = \inf(\Gamma_d(\delta)). \quad (2.24)$$

Если d велико, то

$$\gamma_d(\delta) \xrightarrow{\delta \rightarrow 0} 0, \quad (2.25)$$

если же d мало, то

$$\gamma_d(\delta) \xrightarrow{\delta \rightarrow 0} = \infty. \quad (2.26)$$

Промежуточное, критическое значение d_H – такое, что при уменьшении δ величина γ_d стремится к нулю для $d > d_H$ и к бесконечности для $d < d_H$, есть размерность Хаусдорфа множества F .

Существует еще несколько различных определений размерности, например, размерность подобия, размерность Минковского (Falconer, 1985; Федер, 1991). Суть такого многообразия размерностей в том, что существуют некоторые особые множества, для которых разные размерности принимают разные значения. Однако в практических приложениях чаще всего встречаются объекты, для которых все эти размерности совпадают, поэтому терминологически их часто не различают и говорят о фрактальной размерности объекта, обозначая ее d .

Вернемся к примеру с береговой линией. Расчеты Ричардсона показали, что показатель степени в уравнении (2.19) для западного побережья Британии составляет ($a = -0.22$), соответственно фрактальная размерность $d_f = 1.22$. Данный результат свидетельствует о том, что береговая линия представляет собой нечто промежуточное между обычной гладкой кривой и поверхностью, она слишком извилиста, чтобы считаться обычной линией, но недостаточно, чтобы считаться поверхностью. Фрактальная размерность в этом случае характеризует степень извилистости береговой линии. Существуют кривые, например, кривые Пеано или след броуновской частицы на плоскости, которые имеют фрактальную размерность $d_f = 2$, т.е. они настолько извилисты, что заполняют плоскость.

Проще всего рассчитывать размерность конструктивных фракталов. Для них, вследствие детерминированного способа построения, фрактальную размерность можно посчитать точно. Пусть на некотором этапе построения конструктивного фрактала он состоит из $N(\varepsilon)$ элементов характерного размера ε , а на другом этапе из $N(\varepsilon')$ элементов размера ε' . Тогда величина фрактальной размерности может быть вычислена по формуле

$$d_f = -\frac{\ln\left(\frac{N(\varepsilon)}{N(\varepsilon')}\right)}{\ln\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon'}\right)}. \quad (2.27)$$

В качестве примера рассчитаем размерность кривой Коха и салфетки Серпинского. При построении кривой Коха на каждом этапе отрезок фиксированного размера заменяется четырьмя отрезками втрое меньшего размера. Отсюда

$$d_f = -\frac{\ln\left(\frac{1}{4}\right)}{\ln\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon/3}\right)} = \frac{\ln 4}{\ln 3} = 1.2816. \quad (2.28)$$

При построении салфетки Серпинского каждый треугольник фиксированного размера заменяется тремя треугольниками вдвое меньшего размера. Поэтому

$$d_f = -\frac{\ln\left(\frac{1}{3}\right)}{\ln\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon/2}\right)} = \frac{\ln 3}{\ln 2} = 1.5849. \quad (2.29)$$

Гораздо сложнее обстоит дело со случайными фракталами. Для таких фракталов приходится оценивать размерность по конкретной реализации, поэтому вследствие их стохастической природы неизбежно появляется ошибка, причем чаще всего статистические свойства такой оценки неизвестны (Loehle, Li, 1996). Методов оценки фрактальной размерности разработано достаточно много, однако четкой их классификации пока не существует. Так, например, Встовский и др. (2001) выделяют прямые и непрямые геометрические методы, а также физические методы. Однако чаще выделяют группы методов в зависимости от типа данных, к которому они применяются.

Рассмотрим алгоритмы методов оценки размерности для некоторых часто встречающихся в расчетах типов данных (Halley et al., 2004).

2.6.1. Метод подсчета занятых ячеек (box-counting). Этот метод – один из самых простых, чаще всего применяется для оценки размерности множества на плоскости по его изображению, хотя он легко обобщается на пространство любой размерности.

- 1) Изображение покрывается сеткой с размером ячейки ε .
- 2) Подсчитывается число занятых ячеек $N(\varepsilon)$.
- 3) Повторяются шаги 1 и 2 с увеличением размера ячейки ε от минимального до максимального (увеличение обычно следует геометрическому ряду, например 2, 4, 8, 16).
- 4) Строится график зависимости $N(\varepsilon)$ в билогарифмических координатах.
- 5) Методом наименьших квадратов оценивается наклон этого графика, он и представляет собой фрактальную размерность, взятую с обратным знаком.

2.6.2. Метод скользящего окна (gliding box). Этот метод является модификацией предыдущего. Он применяется, когда имеется сетка, каждая ячейка которой либо занята, либо нет (любое изображение легко приводится к такому виду).

- 1) Выбирается «окно анализа» некоторого размера ε .
- 2) Окно помещается во все доступные позиции на сетке и подсчитывается число окон, захвативших хотя бы одну точку объекта $N(\varepsilon)$. Шаги 3–5 соответствуют методу подсчета ячеек.

2.6.3. Метод деления (*divider method*). Фактически это метод, использованный Ричардсоном. Применяется для оценки размерности линии по ее изображению.

- 1) Выбирается раствор воображаемого циркуля ε .
- 2) Осуществляется проход линии этим циркулем и подсчитывается понатопившееся число шагов $N(\varepsilon)$. Шаги 3–5 соответствуют методу подсчета ячеек.

2.6.4. Метод соотношения периметр – площадь. Применяется для определения фрактальной размерности береговой линии архипелага островов какой-либо природы по карте.

- 1) Для каждого острова определяется периметр P и площадь A .
- 2) Строится график зависимости $P(A)$ в билогарифмических координатах.
- 3) Методом наименьших квадратов оценивается наклон этого графика, фрактальная размерность оценивается как удвоенный наклон.

2.6.5. Метод полувариограмм (*semivariogram method*). Применяется, когда имеется набор точек, характеризующихся какой-либо величиной, это может быть временная серия или измерения на плоскости.

- 1) Измеряется расстояние между каждой парой точек (обычно евклидово).
- 2) Вычисляется разница в изучаемой величине для каждой пары точек и возводится в квадрат.
- 3) Строится график зависимости квадратов различий от расстояний между точками в билогарифмических координатах.
- 4) Фрактальная размерность вычисляется как $d_f = n - m/n$, где m – наклон графика, n – размерность пространства.

В заключение обзора методов оценки размерности следует отметить, что все они основаны на степенных законах. Такого рода зависимости характерны для фракталов и являются математическим выражением их свойства самоподобия. Однако это свойство у реальных природных фракталов выполняется лишь на некотором конечном диапазоне масштабов, вне этого диапазона самоподобие и фрактальные свойства пропадают. Поэтому для таких фракталов не имеет смысла предельный переход, использующийся в определениях размерности по Хаусдорфу и Колмогорову. Их фрактальная размерность должна оцениваться только по тем участкам графиков, где степенная зависимость сохраняется, то есть во всех изложенных выше алгоритмах наклон графиков в билогарифмических координатах должен определяться только по линейному участку.

2.7. Мультифракталы и мультифрактальный формализм

2.7.1. Мультифракталы. Для количественного описания фракталов, в принципе, достаточно одной величины – показателя скейлинга (размерности Хаусдорфа), характеризующего инвариантность геометрии или статистических характеристик при изменении масштаба. В то же время во многих отраслях знаний (физике, биологии, геологии, химии и др.) встречается множество явлений и процессов, для которых необходимо распространение понятия фрактала на сложные системы, характеризующиеся целым спектром показателей, среди которых размерность Хаусдорфа является частным случаем. Такие объекты называют сложными фракталами или мультифракталами, важность которых определяется, в первую очередь, тем обстоятельством, что в природе встречаются именно мультифракталы, тогда как простые самоподобные объекты – монофракталы – представляют собой идеализацию реальных явлений (Павлов, Анищенко, 2007). Итак, мультифракталы – это неоднородные фрактальные объекты, для полного описания которых, в отличие от обычных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины, его фрактальной размерности d_f , а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно (Федер, 1991; Божокин, Паршин, 2001). Причина этого заключается в том, что наряду с чисто геометрическими характеристиками, определяемыми размерностью d_f , такие фракталы обладают еще одним важным свойством, а именно распределением по своему геометрическому носителю некоторой меры. В качестве такой меры может выступать практически что угодно: плотность населения, концентрация вещества, намагниченность, энергия. Важным моментом является то, что мера распределена по мультифракталу неравномерно, но самоподобно.

Поясним, что понимается под «неоднородным фракталом», на примере салфетки Серпинского (рис. 2.11), получаемой посредством модифицированной игры в хаос (см. раздел 2.4). Поменяем правила следующим образом: отдадим предпочтение какой-нибудь одной вершине (скажем, вершине **A**) и будем выбирать ее с вероятностью 90%, другие же вершины оставим равноценными, но на их долю теперь будет приходиться лишь по 5%. Результат такой «несимметричной игры» приводит к тому, что точки внутри треугольника распределены теперь крайне неравномерно. Большая их часть находится у вершины **A** и ее прообразов; в то же время у вершин **B** и **C** (и их прообразов) точек имеется крайне мало. Тем не менее, данное множество точек является фракталом, так как свойство самоподобия здесь сохранилось. Треугольник **DFC**, хотя в нем в 20 раз меньше точек, по своим свойствам полностью подобен большому треугольнику **ABC**: так же, как и в большом треугольнике, точки в нем концентрируются в основном вблизи вершины **D** – аналоге вершины **A**. Говоря о неоднородности такой салфетки Серпинского, имеем в виду различную концентрацию точек в разных ее частях. В данном случае концентрация точек и выступает в роли той меры, распределенной по геометрическому носителю, о которой говорилось выше. Причем сам геометрический носитель неотличим от обычной салфетки Серпинского. Действительно, если устремить число точек

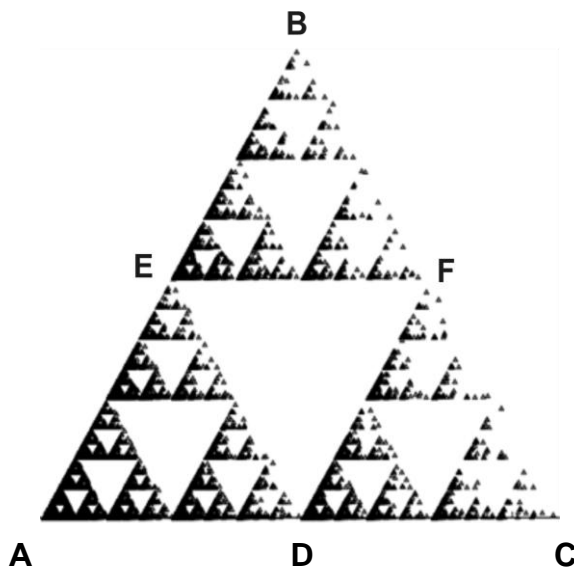


Рис. 2.11. Игра в хаос с неравными вероятностями (по Божокину, Паршину, 2001)

в бесконечность, все возможные позиции (треугольники все уменьшающегося масштаба) окажутся заняты, поэтому фрактальная размерность не изменится и останется равной $\ln 3 / \ln 2$.

Таким образом, обычный фрактальный подход не позволяет отличить однородные объекты от неоднородных. Неоднородные фракталы обладают рядом новых свойств по сравнению с однородными, и для их полного описания одного показателя – фрактальной размерности d_f – оказывается недостаточно. Такая ситуация заставляет заняться поиском новых количественных характеристик. В рамках решения этой задачи был разработан особый математический аппарат, получивший распространение как мультифрактальный формализм (Кузнецов, 2001; Песин, 2002; Harte, 2001).

2.7.2. Мультифрактальный формализм. Рассмотрим фрактальный объект, занимающий некую ограниченную область L в евклидовом пространстве с размерностью d . Пусть на каком-то этапе построения он представляет собой множество из $N \gg 1$ точек, как-то распределенных в этой области. Мы будем предполагать, что, в конце концов, $N \rightarrow \infty$. Разобьем всю область L на кубические ячейки со стороной ε и объемом ε^d . Далее нас будут интересовать только занятые ячейки, в которых содержится хотя бы одна точка. Пусть номер занятых ячеек i изменяется в пределах $i = 1, 2, \dots, N(\varepsilon)$, где $N(\varepsilon)$ – суммарное количество занятых ячеек, зависящее от размера ячейки ε . Пусть $n_i(\varepsilon)$ представляет собой количество точек в ячейке с номером i , тогда величина

$$p_i(\varepsilon) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{n_i(\varepsilon)}{N} \quad (2.30)$$

представляет вероятность того, что наугад взятая точка из нашего множества находится в ячейке i . Другими словами, вероятность характеризует заселенность ячеек. Из условия нормировки следует, что

$$\sum_{i=1}^{N(\varepsilon)} p_i(\varepsilon) = 1. \quad (2.31)$$

Введем теперь в рассмотрение момент распределения точек по ячейкам, характеризуемый показателем степени q , который называется порядком момента и может принимать любые значения в интервале $-\infty < q < +\infty$:

$$M_q = \sum_{i=1}^{N(\varepsilon)} p_i^q(\varepsilon). \quad (2.32)$$

Спектр обобщенных размерностей Реньи (Renyi, 1961) D_q , характеризующий данное распределение точек в области L , определяется с помощью соотношения

$$D_q = \frac{\tau(q)}{q-1}, \quad (2.33)$$

где функция $\tau(q)$ имеет вид

$$\tau(q) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\ln M_q}{\ln \varepsilon}. \quad (2.34)$$

Мультифрактал в общем случае характеризуется некоторой нелинейной функцией $\tau(q)$, определяющей поведение момента M_q при $\varepsilon \rightarrow 0$:

$$M_q \approx \varepsilon^{\tau(q)}. \quad (2.35)$$

Для обычного однородного фрактала функция $\tau(q)$ является линейной и все размерности Реньи совпадают $D_q = D$ и не зависят от q . Он обладает только одной размерностью, поэтому такие объекты, как уже указывалось, часто называют монофракталами, противопоставляя их мультифракталам, для описания которых нужен целый спектр размерностей Реньи. Обобщенные размерности Реньи D_q всегда монотонно убывают с ростом q , так что

$$D_q \geq D_{q'} \quad \text{при} \quad q < q'. \quad (2.36)$$

Здесь равенство имеет место для однородного фрактала. Максимального значения $D_{max} = D_{-\infty}$ величина D_q достигает при $q \rightarrow -\infty$, а минимального $D_{min} = D_{\infty}$ при $q \rightarrow \infty$. Итак, подчеркнем, что монотонное уменьшение D_q с возрастанием q можно рассматривать как диагностический критерий, подтверждающий, что изучаемый объект относится к неоднородным фракталам. В свою очередь, зависимость $\tau(q)$ представляет собой прямую линию для однородных фрактальных мер и нелинейную функцию для неоднородных.

Обобщенные размерности Реньи D_q не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого термина. Поэтому наряду с ними для характеристики мультифрактального множества часто используют так называемую функцию мультифрактального спектра $f(a)$ (спектр

сингулярностей мультифрактала), к которой больше подходит термин «фрактальная размерность».

Вернемся к рассмотрению вероятностей p_i , показывающих относительную заселенность ячеек размера ε , которыми мы покрываем множество. Чем меньше размер ячейки, тем меньше величина ее заселенности. Для самоподобных множеств зависимость p_i от размера ячейки ε имеет степенной характер:

$$p_i \approx \varepsilon^{a_i}, \quad (2.37)$$

где a_i представляет собой некоторый показатель степени, называемый индексом сингулярности, а также показателем Липшица – Гельдера. Зададимся вопросом о распределении вероятностей различных значений a_i . Пусть $n(a)da$ есть вероятность того, что a_i находится в интервале от a до $a+da$. Другими словами, $n(a)da$ представляет собой относительное число ячеек i , обладающих одной и той же мерой p_i с a_i , лежащим в этом интервале. В случае монофрактала, для которого все a_i одинаковы (и равны фрактальной размерности D), это число пропорционально полному количеству ячеек $N(\varepsilon)$, степенным образом зависящим от размера ячейки ε : $N(\varepsilon) \approx \varepsilon^{-D}$. Показатель степени в этом соотношении определяется фрактальной размерностью множества D . Для мультифрактала разные значения a_i встречаются с вероятностью, характеризуемой не одной и той же величиной D , а разными (в зависимости от a) значениями показателя степени $f(a)$:

$$n(a) \approx \varepsilon^{-f(a)}. \quad (2.38)$$

Таким образом, физический смысл функции $f(a)$ заключается в том, что она представляет собой хаусдорфову размерность некоего однородного фрактального подмножества R из исходного множества L , характеризуемого одинаковыми вероятностями заполнения ячеек p_i . Соответственно набор различных значений функции $f(a)$ представляет собой спектр фрактальных размерностей однородных подмножеств R , на которые можно разбить исходное множество L .



Адриен Лежандр (Adrien-Marie Legendre, 1752–1833), французский математик

Отсюда становится понятным термин мультифрактал. Его можно понимать как некое объединение различных однородных фрактальных подмножеств исходного множества, каждое из которых имеет свое собственное значение фрактальной размерности. Функция мультифрактального спектра $f(a)$ дает представление структуры мультифрактала, полностью соответствующее представлению через обобщенные размерности Реньи D_q и функцию $\tau(q)$.

Мультифрактальный спектр может быть получен преобразованием Лежандра функции $\tau(q)$ и подробно описан в главе 4. Мультифрактальный анализ часто называют мультифрактальным формализмом, подразумевая под этим термином подход, в рамках которого спектр сингулярностей $f(a)$ рассматривается как преобразование Лежандра функции $\tau(q)$.

Следует согласиться с замечанием А.Н. Павлова и В.С. Анищенко (2007, с. 863), «...что применение термина «мультифрактальный анализ» (хотя он активно используется) может быть не всегда корректным, поскольку получить колоколообразную структуру зависимости $f(a)$... можно и для объектов, не являющихся мультифракталами. Поэтому в общем случае должны существовать дополнительно какие-то физические причины для того, чтобы с полным основанием использовать термин мультифрактал». Ключевым диагностическим признаком мультифрактала, аналогично обычному фракталу, является степенной скейлинг. Степенной функцией должны описываться зависимости моментов распределения от масштаба для всего диапазона порядков q (выражение (2.35)), а также скейлинг числа n_i и относительной заселенности p_i ячеек с разными сингулярностями (выражения (2.37) и (2.38)). В практическом аспекте условием применимости мультифрактального анализа служит линейность соответствующих графиков в билогарифмическом масштабе.

Методические вопросы проведения мультифрактального анализа и техники построения мультифрактального спектра применительно к структуре сообщества будут рассмотрены в соответствующих главах.

Резюме

В последнее десятилетие мультифрактальный анализ начинает все более широко применяться в биоэкологических исследованиях различных компонентов наземных и водных экосистем (Гелашвили и др., 2008; 2009; 2010, 2011; Шитиков и др., 2010; Pascual et al., 1995; Seuront et al., 1996a,b; Seuront et al., 1999; Marguerit et al., 1998; Lovejoy et al., 2001; Borda-de-Agua et al., 2002; Alados et al., 2003; Iudin, Gelashvili, 2003; Martín et al., 2005a; Caniego et al., 2005; Zhang et al., 2006; Du et al., 2007; Yakimov et al., 2008; Wang et al., 2010 и др.). Несомненно, что ограничивающим фактором является достаточно сложный математический аппарат, являющийся барьером для традиционных биологов и экологов. Поэтому эта книга призвана не только популяризировать фрактальные идеи среди биоэкологов, но и облегчить практическое применение техники мультифрактального анализа в экспериментальных и теоретических исследованиях.

Глава 3

Фрактальная природа структуры сообщества: критический анализ

Математика оперирует исключительно отношениями между понятиями, не принимая во внимание их связь с опытом. Физика также имеет дело с математическими понятиями, однако эти понятия приобретают физическое содержание лишь в том случае, когда их связь с объектами опыта четко определена.

А. Эйнштейн

Заменив в высказывании А. Эйнштейна «физику» на «экологию», мы несколько не погрешим против истины, в том числе в отношении применения идей и методов фрактальной геометрии. Последние два десятилетия ушедшего века наблюдалось триумфальное шествие фрактальной идеологии по самым различным областям науки. Концепции фрактала и самоподобия находят широкое применение в физике, геологии, термодинамических системах, биологии, даже в общественных науках (например в экономике). Не явилась исключением в этом плане и экология.

До недавнего времени основные применения фракталов в экологии были связаны с необходимостью описания пространственной сложности тех или иных биотопов, в частности горных массивов (Lathrop, Peterson, 1992; Haslett, 1994); речных систем, почв, ландшафтов (Armstrong, 1986; Fu et al., 1994; Anderson, McBratney, 1995; Caniego et al., 2005; 2006; Martin et al., 2005a,b; Kravchenko et al., 2009); коралловых рифов (Bradbury, Reichelt, 1983; Mark, 1984); растений (Gunnarsson, 1992); океана (Seuront et al., 1996; Lovejoy et al., 2001) и т. д. Для описания всех этих объектов успешно используется геометрический подход, причем мерой пространственной сложности служит соответствующая фрактальная размерность.

Несомненно, взаимодействие биотопа и биоценоза в рамках экосистемы имеет огромное значение, и фрактальные свойства первого не могут не оказывать влияние на второй. Однако представления о фрактальной структуре непосредственно биологических сообществ начали появляться лишь в последние годы прошлого века и получили свое развитие в настоящее время. Прежде всего, эти представления связаны как с пространственным распределением особей отдельных видов, так и видового богатства сообщества. Кроме того, элементы фрактальной геометрии обнаруживаются и в теории кривых накопления видов, описывающих видовую структуру, и даже при внимательном рассмотрении

классических инструментов анализа видového разнообразия, при анализе трофической структуры сообществ, а также в экологической физиологии и морфологии, например, в контексте влияния размера тела животных на структуру соответствующих сообществ (Медвинский и др., 2002; Мазей, 2005; Исаева, 2009; Siemann et al., 1996; Hillebrand et al., 2001; Azovsky, 2000; Azovsky et al., 2000; Zillio et al., 2008; DeLong et al., 2010; Kolokotronis et al., 2010; Kurka et al., 2010; Pueyo et al., 2010; Zhang, Guo, 2010 и др.) (рис. 3.1).

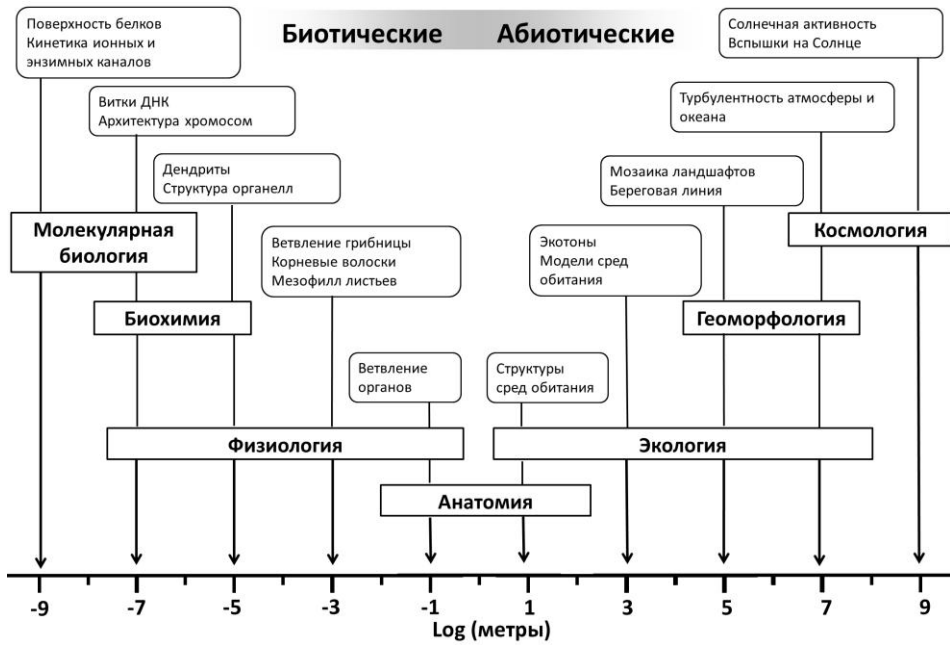


Рис. 3.1. Примеры фрактальных процессов, различающихся характерными масштабами. В овалах заключены процессы, приуроченные к характерному масштабу: биотические процессы преобладают в более мелком пространственном масштабе, абиотические процессы – на грубых масштабах. В прямоугольниках – научные дисциплины, изучающие эти процессы. По Kenkel, Walker (1996)

Очевидно, что природные объекты не являются идеальными фракталами в математическом смысле, однако многие их свойства часто остаются приблизительно постоянными на широком диапазоне масштабов, что позволяет использовать фрактальную геометрию в тех случаях, когда евклидова геометрия не способна описать объект. Следует также учитывать, что основное свойство природных фракталов – самоподобие – нарушается на некоторых малых (l_{\min}) и достаточно больших масштабах (l_{\max}) и проявляется только на характерных масштабах (l) (Божокин, Паршин, 2001), удовлетворяющих соотношению

$$l_{\min} \ll l \ll l_{\max}.$$

Поэтому природные фракталы называют *квазифракталами*, которые отличаются от идеальных абстрактных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры. Большинство встречающихся в природе фракталоподобных структур (границы облаков, линия берега, деревья, листья растений, кораллы и др.) являются квазифракталами, поскольку для них свойство самоподобия соблюдается лишь в некотором ограниченном диапазоне масштабов. Природные структуры не могут быть идеальными фракталами из-за ограничений, накладываемых размерами живой клетки и, в конечном итоге, размерами молекул. Однако и в этом случае фрактальная геометрия представляется более адекватным инструментом для описания сложных природных объектов. В дальнейшем, когда речь будет вестись о фрактальных характеристиках биотического сообщества, мы всегда будем иметь дело именно с квазифракталами. Модификатор «квази» мы опускаем исключительно в целях упрощения изложения.

3.1. Фрактальные аспекты пространственного распределения вида

Описание пространственного распределения вида является одной из основных целей экологии. Здесь и далее под пространственным распределением вида понимаются особенности размещения его особей на некоторой площади (при этом рассматриваемая площадь может как охватывать ареал вида, так и быть меньше его).

Для характеристики агрегированного распределения вида (как наиболее реалистичного) разработан ряд математических моделей, среди которых отметим так называемую пуассоновскую кластерную модель «poisson cluster model» (Plotkin et al., 2000), а также модель на основе отрицательного биномиального распределения «negative binomial distribution», далее NBD (He, Gaston, 2000). Заметим, что отрицательное биномиальное распределение традиционно применяется в экологической паразитологии (Кеннеди, 1978).

Однако нас в наибольшей степени будет интересовать другая модель, а именно представления о фрактальном распределении вида в пространстве. Суть фрактальной модели сводится к тому, что степень агрегированности особей примерно одинакова при различных масштабах рассмотрения. Например, ареал вида разбивается на участки обитания, те, в свою очередь, состоят из местообитаний отдельных популяций, в пределах которых выделяются скопления особей, и т.д. Таким образом, пространственное распределение вида можно представить как случайный фрактал, масштабно-инвариантный (самоподобный) в статистическом плане. Разумеется, свойство самоподобия может проследиваться только в некотором диапазоне масштабов. Первым приближением к границам этого диапазона могут служить размер ареала (верхний порог) и средний размер одной особи (нижний порог), хотя этот вопрос очень неоднозначный и на данный момент крайне мало проработан. Отметим также, что распределение вида представляется в виде фрактального множества с размерностью, лежащей в пределах от 0 до 2.

Представления о фрактальности распределения вида в пространстве появились скорее как теоретическая конструкция, нежели как эмпирическая модель, вследствие широкого проникновения идей фрактальной геометрии в биологические дисциплины. Концептуально наиболее просто ввести представление о фрактальности распределения в пространстве отдельного вида. Впервые такого рода конструкции появились применительно к описанию территориальных участков животных (Loehle, 1990, 1994; Gautestad, Mysterud, 1994). Первые же исследования на основе фрактальной модели распределения особей внутри ареала появились относительно недавно (He, Gaston, 2000; Kunin et al., 2000; Witte, Torfs, 2003).

Начало дискуссии положил Кунин (Kunin, 1998). Автор предложил способ решения довольно важной практической задачи на основе фрактальной модели и представил доказательства действенности его метода. Эти доказательства можно также считать и проверкой адекватности самой фрактальной модели. Задача, решаемая Куниным, сводится к оценке плотности вида в некотором локальном (крупном, точном) масштабе, исходя из данных о распределении вида в более мелком (грубом) масштабе, через соответствующую экстраполяцию. Данные, которые он использовал, представляли собой геоботанические карты (атласы) распределения редких трав по Британии. Геоботаническая карта является обычной географической картой, покрытой сеткой с ячейкой некоторого размера, на которой все ячейки, в которых отмечено присутствие данного вида, выделены (закрашены). Количественной мерой масштаба такой карты служит размер (либо площадь) используемой ячейки. Количественной же мерой плотности вида может служить число занятых ячеек (либо их общая площадь).

В такой формулировке плотность, естественно, будет зависеть от разрешения (размера ячейки). Фрактальная модель пространственного распределения вида подразумевает степенную зависимость плотности от разрешения

$$A_r \cong r^{1-\frac{D}{2}},$$

где A_r – плотность (площадь всех занятых ячеек) вида при данном разрешении (площади одной ячейки) r , D – фрактальная размерность распределения.

Имея несколько карт разного разрешения, можно оценить показатель степени как наклон графика $A_r(r)$ в билогарифмических координатах, что позволяет произвести экстраполяцию в направлении более точного разрешения. Последнее и является решением задачи, которую поставил Кунин. Остается только решить проблему необходимости иметь несколько карт разного разрешения. Однако, имея карту высокого разрешения, всегда можно получить карту более низкого разрешения, если учесть, что любая крупная ячейка, содержащая, хотя бы одну занятую мелкую ячейку, также должна считаться занятой. Таким образом, достаточно одной геоботанической карты, чтобы провести экстраполяцию плотности вида на более высокое разрешение. Именно так и поступил Кунин. Он использовал геоботанические карты распределения 73 видов редких растений Британии с двумя разрешениями: с ячейкой сетки 10×10 км и 2×2 км. На основе карт с низким разрешением были построены еще более грубые карты (с ячейкой 50×50 км), эти карты использованы для оценки показателя степени и экстраполяции к высокому разрешению (2×2 км). Предсказанные этим методом плотности, сопо-

ставленные с эмпирическими данными, дали хорошее соответствие, хотя и прослеживалась слабая тенденция к недооценке реальных плотностей. Однако в целом можно сделать вывод об адекватности фрактальной модели применительно к распределению редких растений Британии.

Методика экстраполяции, предложенная Куниным (Kunin, 1998), практически сразу подверглась критике. Его оппоненты (He, Gaston, 2000) применили ее для оценки плотности видов растений тропического леса. Исходные данные представляли собой описание участка сельвы размером 500×1000 м, на котором были определены и картированы все растения с диаметром ствола больше 1 см. На основе этой информации были составлены геоботанические карты с размером ячейки 12.5 м и 25.0 м. Экстраполяция проводилась до масштаба с размером ячейки 1.15 м. Оказалось, что в данном случае применение фрактальной модели приводит к значительной переоценке реальных данных. В качестве альтернативы (He, Gaston, 2000) разработали технику экстраполяции на основе NBD, которая применительно к тем же данным дала гораздо более точные результаты.

В ответной статье Кунин и соавторы (Kunin et al., 2000) провели сравнительный анализ двух моделей, основанных на двух наборах данных: 1) распределение 73 видов редких растений по Британии, эти данные уже были использованы в предыдущей статье (Kunin, 1998), и 2) распределение 92 видов травянистых растений по Британии. В последнем случае карты исходно имели размер ячейки 10 км, из них были получены карты с ячейкой 20, 30, 40, 50, 60, 80, 100 км; экстраполяция проводилась на основании двух карт, разрешение которых различалось в два раза (конкретно 20/40, 30/60, 40/80, 50/100 и до максимального разрешения). Выяснилось, что для распределения видов редких растений обе модели давали близкие оценки, однако, в то время как фрактальная модель несколько переоценивает реальную плотность, NBD-модель, наоборот, недооценивает ее. Эта же тенденция сохранилась и в случае экстраполяции плотностей травянистых растений. Интересный эффект оказал масштаб карт, с которых проводилась экстраполяция: при относительно высоком разрешении (20/40) значимо точнее оказалась NBD-модель, при разрешении 30/60 модели обладали одинаковой точностью, а при относительно низком разрешении (40/80 и 50/100) значимо точнее была фрактальная модель.

Позже Витте и Торфс (Witte, Torfs, 2003) провели анализ распределения дикорастущих сосудистых растений Голландии, основанный на исчерпывающем списке, содержащем 1410 видов. Для каждого вида имелась подробная геоботаническая карта с размером ячейки 1 км. В целом методика анализа, примененная авторами, соответствует описанной выше, однако в качестве меры плотности вида была выбрана не просто площадь занятых при данном разрешении ячеек, а несколько модифицированная величина. Суть модификации сводится к тому, что в анализе должна участвовать лишь площадь, принадлежащая исследуемому административно-территориальному образованию (в данном случае королевству Голландия), что, по мнению авторов, может помочь устранить влияние формы береговой линии (если таковая имеется) и сухопутных границ. Если предположить, что эта модифицированная величина (доля заполнения – *occupancy fraction*) также обладает фрактальными свойствами и

подчиняется степенному закону, можно попытаться провести экстраполяцию по методике Кунина (Kunin, 1998). Авторы оценивали occupancy fraction для максимального разрешения (ячейка 1 км) по более грубым картам (размер ячейки от 2 до 20 км). Еще одно небольшое отличие состояло в том, что параметр степенного закона оценивался не по двум точкам, а по четырем. Результаты показали значительное превышение оцененной доли заполнения от реальной, что было интерпретировано авторами как отклонение распределения сосудистых растений Голландии от монофрактального.

Продолжением этого направления стало исследование (Hartley et al., 2004), в котором проанализирован характер распределения 16 специально подобранных видов (выбирались редкие виды из разных семейств) в широком диапазоне масштабов (16 масштабов от 100 км до 1 м). Для определения характеристик в крупных масштабах были проведены специальные исследования (мелкомасштабные данные получены из опубликованных геоботанических атласов, проанализированных ранее). Предметом непосредственного анализа послужили оценки «размерностей» распределения видов, оцененные как наклон графика согласно фрактальной методологии. Кавычки здесь обозначают тот факт, что ни сами авторы не настаивают на фрактальном характере распределения, ни представленные оценки наклонов не демонстрируют неизменности при смене масштаба. Видимо, применительно к некоторым видам можно говорить о самоподобии и фрактальности в определенном диапазоне масштабов, но общей тенденции к фрактальности не наблюдается. Задача анализа состояла не в выявлении того или иного характера изменения скейлинговых свойств в зависимости от масштаба (что может быть использовано в целях интерполяции), а скорее в выяснении согласованности (когерентности) изменения этих свойств между видами. Конкретно, была проанализирована таблица оцененных «размерностей» (15 масштабов × 16 видов). Логично предположить, что близкие масштабы должны проявлять высокую корреляцию, которая должна падать по мере увеличения «расстояния» между масштабами. Именно такая картина и наблюдается, однако имеется достаточно четкая граница изменения скейлинговых свойств, лежащая примерно в масштабе 0.5 км. Здесь когерентность практически отсутствует, что выражается в отсутствии корреляции между соседними масштабами. Наличие такой границы может быть интерпретировано как существование двух различных скейлинговых диапазонов, в которых распределение видов определяется различными наборами факторов.

Результаты развернувшейся дискуссии можно суммировать следующим образом. Применение модели фрактального пространственного распределения вида в масштабе от нескольких километров и выше дало удовлетворительные результаты (Kunin, 1998), что свидетельствует об адекватности модели в данном диапазоне масштабов. Применение этой же модели в масштабах первых метров и десятков метров ведет к значительным неточностям (He, Gaston, 2000), что указывает на отклонение распределения от фрактальности в этом масштабе. Имеются указания на отклонение от фрактальности и в более крупных масштабах (Witte, Torfs, 2003), однако эти данные получены на основе модифицированной модели, свойства которой могут отличаться от исходных.

Существуют свидетельства о том, что диапазоны масштабов фрактального пространственного распределения вида существенно зависят от размеров самих организмов. Так, диапазоны самоподобия – километры и выше (Kunin, 1998) – получены для высших растений. В то же время для макробеспозвоночных эти масштабы составляют от десятков метров до километров (Snover, Commito 1998; Azovsky, 2000), а для одноклеточных – от дециметров до десятков метров (Azovsky et al., 2000; Seuront, Spilmont, 2002). Таким образом, гипотезу (модель) о фрактальном характере пространственного распределения особей отдельных видов следует признать вполне обоснованной.

3.2. Фрактальные аспекты пространственной структуры сообщества

На следующем уровне организации биосистем популяции отдельных видов составляют сообщества. Главной количественной характеристикой их пространственного распределения является SAR (species-area relationship) (см. главу 1). Начавшись в 20-х годах прошлого века, дискуссия о применимости степенной и логарифмической моделей SAR продолжается до сих пор, при этом зачастую в исследованиях применяются обе модели (Keeley, 2003). Подробный анализ множества различных данных (Rosenzweig, 1995; Dengler, 2009; Triantis et al., 2012) свидетельствуют о том, что больше подтверждений на сегодняшний день имеет степенная модель. К тому же именно эта модель имеет строгое теоретическое обоснование: она активно используется в рамках теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967), а также следует из классической модели логнормального распределения (Preston, 1962).

В контексте фрактальной структуры биоценоза нас будет интересовать формализация SAR в виде степенного закона

$$S = cA^z, \quad (3.1)$$

где S – число видов, A – площадь, c и z – постоянные величины. Выше уже отмечалось, что использование степенного закона указывает на самоподобный характер описываемой этим законом структуры, однако этот аспект SAR оставался вне поля зрения экологов вплоть до последних лет прошлого века. Впервые это свойство применительно к степенной модели SAR было показано в явном виде Хартом с соавторами (Harte et al., 1999). Приведем аргументацию авторов.

Рассмотрим площадь A_0 , на которой обитает S_0 видов. Для удобства пусть A_0 будет прямоугольником с отношением длины к ширине $\sqrt{2}$, так что последовательные его бисекции в направлении, перпендикулярном длинному измерению, будут приводить на каждом этапе к появлению прямоугольников, не отличающихся по форме от исходного. Обозначим через A_i площадь каждого из прямоугольников, появившихся после i -й бисекции, так что $A_i = A_0/2^i$, а через S_i – число видов, в среднем обнаруживаемых на прямоугольнике A_i .

Определим самоподобие в соответствии с основными положениями фрактальной теории: структура самоподобна, если она не меняется с пространственным масштабом. Будем полагать распределение видов самоподобным при выполнении следующего свойства: если известно, что вид присутствует в прямоугольнике A_i и больше ничего об этом виде неизвестно (например, о его плотности), то вероятность того, что после бисекции он будет найден в каком-то одном из получающихся прямоугольников A_{i+1} (например правом), есть постоянная a , не зависящая от i . Это означает, что доля видов, обнаруженных в A_i , которые также обнаружены в каком-то определенном из двух A_{i+1} , представляет собой ту же постоянную a . Итоговое пространственное распределение видов самоподобно в том смысле, что вероятность присутствия вида на половине площади после бисекции не зависит от масштаба.

Если известно, что вид присутствует на участке A_i , то существует три взаимоисключающих возможности его присутствия либо отсутствия в двух участках A_{i+1} , составляющих A_i : он присутствует только на левой половине, только на правой половине, либо на обоих. В соответствии с определением a , вероятности каждого из этих случаев составляют:

$$\begin{aligned} p_r(\text{только в левой части}) &= p_r(\text{не в правой части}) = 1 - a, \\ p_r(\text{только в правой части}) &= p_r(\text{не в левой части}) = 1 - a, \\ p_r(\text{в обеих частях}) &= 1 - p_r(\text{не в левой части}) - p_r(\text{не в правой части}) = \\ &= 1 - 2(1 - a) = 2a - 1. \end{aligned}$$

Отметим, что в сумме эти три вероятности составляют единицу, что отвечает условиям нормировки. Из того, что вероятность нахождения вида, присутствующего в A_i , по крайней мере, в определенной половине A_{i+1} , должна быть не меньше 0.5, следует, что $0.5 \leq a \leq 1$. Крайние значения a соответствуют случаям, когда вид присутствует везде ($a = 1$) и когда каждый организм принадлежит уникальному виду ($a = 0.5$). Применяя вероятностные правила к последовательным бисекциям, получаем, что среднее число видов, обнаруживаемых в прямоугольнике любого определенного размера A_i , составляет

$$S_i = a^i S_0. \quad (3.2)$$

Отсюда следует, что

$$\frac{S_i}{S_j} = a^{i-j}.$$

Определим теперь z следующим образом:

$$a = 2^{-z}. \quad (3.3)$$

Тогда

$$\frac{S_i}{S_j} = 2^{-z(i-j)}. \quad (3.4)$$

Однако

$$\frac{A_i}{A_j} = 2^{-(i-j)}. \quad (3.5)$$

Так что можно записать

$$\frac{S_i}{S_j} = \left(\frac{A_i}{A_j} \right)^z.$$

Это эквивалентно $S = cA^z$ – степенной форме SAR. Таким образом, условие самоподобия ведет к степенной форме SAR. Еще одно следствие самоподобия – степенная форма зависимости числа эндемиков от площади

$$E = c' A^{z'}$$

где E – число эндемиков, а z' и c' – константы (Harte et al., 1999; Kinzig, Harte, 2000).

Рассмотренная бисекционная схема доказательства была подвергнута критике (Maddux, 2004). В основе этой схемы лежит «вероятностное правило – probability rule», имеющее много интересных следствий помимо эквивалентности степенной SAR. Среди этих следствий присутствуют некоторые, являющиеся крайне маловероятными с биологической точки зрения:

1) участки, имеющие одинаковую площадь, могут содержать сильно отличающееся видовое богатство;

2) видовое богатство участков одинаковой формы и площади существенно зависит от их положения внутри исходного прямоугольника;

3) видовое богатство участка сильно зависит от его формы.

Кроме того, вероятностное правило соответствует степенной SAR только в дискретной форме, но не в непрерывной.

В ответной статье (Ostling et al., 2004) авторы вынуждены были согласиться с нереалистичностью большей части новых следствий вероятностного правила. Всерьез можно рассматривать только зависимость видового богатства участка от его формы. В качестве некоего «лекарства» от этих следствий при употреблении вероятностного правила, авторы предлагают дополнительные «пользовательские инструкции» касательно того, к каким именно прямоугольникам можно без опасений применять следствия из этого правила. Что же касается дискретности степенной SAR, следующей из вероятностного правила, авторы предлагают несколько иную формулировку «фрактального свойства сообщества» (community fractal property, CFM), из которого уже можно вывести непрерывную степенную SAR.

Интересно также отметить, что исходно условие самоподобия, предложенное Harte et al. (1999), было сформулировано на уровне вида. Все дальнейшие выводы, касающиеся всего сообщества, получены исходя из предположения, что параметр самоподобия не только масштабно-инвариантен (то есть не зависит от i), но также постоянен для всех видов сообщества (см. ниже). Чуть позже практически тот же коллектив авторов предложил выделить условия самоподобия на уровне вида и на уровне сообщества (Harte et al., 2001), причем самоподобие на уровне вида сохранило исходную формулировку (вероятность нахождения вида по крайней мере в определенной половине и т. д., соответствующий параметр индивидуален для каждого вида), а самоподобие на уровне сообщества было определено как неизменность доли видов, обнаруживаемых в среднем на одном определенном участке после бисекции. Свойство самоподобия на уровне вида фактически эквивалентно гипотезе о фрактальном характере пространственного распределения вида.

При этом был поднят вопрос о совместимости условия самоподобия на уровне вида и на уровне сообщества (Ostling, Harte, 2003).

Итак, имеются две фрактальные модели: одна – уровня отдельных видов, другая – уровня целого сообщества. Естественным образом возникает вопрос о соотношении этих двух моделей. Иными словами: обладает ли фрактальной структурой сообщество фрактально распределенных видов? Ответ на этот вопрос отрицательный. Можно строго показать, что самоподобие распределения на уровне сообщества может сохраниться только в одном случае: если все фрактальные размерности индивидуальных распределений видов совпадают (Harte et al., 2001; Ostling, Harte, 2003). Вследствие крайне малой вероятности такого события (равенства размерностей отдельных видов) можно утверждать, что сообщества, обладающие фрактальной структурой, составлены видами, большая часть которых не обладает фрактальным распределением в соответствующем диапазоне масштабов.

Более подробно вопрос о влиянии разнородности фрактальных размерностей распределения отдельных видов на форму SAR был рассмотрен Ленноном и др. (Lennon et al., 2002). Они показали, что SAR может быть представлена в следующем виде:

$$S = \sum n_0^i l^{2-D_i},$$

где l – длина стороны квадратной ячейки сетки, которой покрыта общая площадь, или \sqrt{A} , а n_0^i и D_i – введенные ими параметры фрактального распределения различных видов. Если же предположить, что все параметры $n_0^i = 1$, а размерности D_i распределены равномерно на интервале от 0 до 2, тогда SAR принимает вид

$$S = \frac{S_{\max}(1-A)}{-\ln A},$$

где S_{\max} – полное видовое богатство. Такая форма SAR имеет вогнутый вид в билогарифмических координатах и означает, что число видов растет с увеличением площади, причем чем дальше, тем быстрее. Леннон и др. (Lennon et al., 2002) проверили свои теоретические выкладки на эмпирических данных о распределении 8 видов деревьев по территории Аляски и 82 видов травянистых растений по Британии. Используя геоботанические карты, авторы построили эмпирическую SAR, оценили ее параметры в соответствии со степенной моделью, а также оценили параметры фрактального распределения всех видов, что позволило построить и теоретическую SAR, отвечающую (3.1). Оказалось, что в обоих случаях графики эмпирических SAR отклонялись в билогарифмических координатах от степенной модели (линия) в сторону выпуклости (число видов быстрее растет вначале, но медленнее потом), тогда как предсказанные теоретически SAR отклонялись в сторону вогнутости, что напоминает вид SAR для фрактальной модели. Такие результаты свидетельствуют об адекватности теоретически выведенной SAR для случая равномерного распределения размерностей (хотя эмпирические распределения не слишком соответствовали этому условию, теоретически предсказанная по параметрам распределений SAR имеет вогнутый вид), а также о том, что большинство видов отклонялись от фрактальности (предсказанная SAR не соответствует действительности).

Задачу «примирения» фрактальных моделей уровня вида и сообщества попытались решить Шизлинг и Сторх (Sizling, Storch, 2004). Вслед за авторами рассмотрим квадратную решетку размером $L \times L$, имеющую площадь A_{tot} , на которой расположено сообщество, состоящее из S_{tot} видов. Если вид имеет фрактальное распределение по данной решетке, то при последовательном разбиении ее на квадраты площадью A число занятых квадратов $n(A)$ будет соответствовать степенному закону

$$n(A) = n_0 \cdot A^{-D/2},$$

где n_0 – константа, имеющая смысл площади, занятой видом, при единичной площади, D – фрактальная размерность распределения. Тогда вероятность p присутствия вида в наугад выбранном квадрате составит

$$p(A) = \frac{n(A)}{A_{tot}/A} = \frac{n_0 A^{1-D/2}}{A_{tot}}, \quad (3.6)$$

или же, просуммировав вероятности для всех видов, мы получим выражение для ожидаемого числа видов в данном квадрате, фактически представляющее собой SAR:

$$S(A) = A_{tot}^{-1} \sum_{i=1}^{S_{tot}} n_{0i} A^{1-D_i/2}.$$

Для любого вида, присутствующего на решетке, имеется такая минимальная площадь насыщения A_{sat} , которая обязательно содержит особь этого вида. Поэтому выражение (3.6) можно переписать в виде:

$$p(A) = \begin{cases} \frac{n_0 A^{1-D/2}}{A_{tot}}, & \text{если } 0 \leq A \leq A_{sat} \\ 1, & \text{если } A_{sat} \leq A \leq A_{tot}. \end{cases}$$

Если ранжировать виды по значению их площади насыщения, то SAR можно представить в следующем виде:

$$S(A) = A_{tot}^{-1} \sum_{i=S_{sat}(A)+1}^{S_{tot}} n_{0i} A^{1-\frac{D_i}{2}} + S_{sat},$$

где $S_{sat}(A)$ – число видов, которые при данной площади уже достигли насыщения.

Такое предположение названо авторами «моделью конечной площади – finite-area model». Согласно такой модели, форма SAR определяется двумя противоположными тенденциями: различия в размерностях распределения видов ведут к выгибанию кривой, что было показано Ленноном с соавторами (Lennon et al., 2002), а различия в площадях насыщения как бы противостоят этому эффекту. В итоге вполне может оказаться так, что в целом SAR будет иметь линейный вид в билогарифмических координатах. Это предположение было подвергнуто проверке на модельных примерах и эмпирическом материале. При моделировании использовались разные формы распределения размерностей видов и их площадей насыщения. Результаты показывают, что изгибание SAR имеет место, однако

оно не слишком серьезное и в конкретных исследованиях достоверно обнаруживаться не будет. Эмпирический материал представлял собой карты распределения гнездящихся птиц Центральной Европы (конкретнее – Чехии), для них были определены параметры модели и SAR. Результаты сравнения вполне удовлетворительны.

На наш взгляд, модель конечной площади верно отражает ситуацию. Однако ее авторы не обратили внимание на один существенный момент, преимущественно касающийся терминологии, но в концептуальном отношении очень важный. Наличие для вида площади насыщения означает, что имеется граница диапазона, в котором распределение этого вида проявляет фрактальные свойства. Таким образом, заявленная авторами задача «примирения» фрактальных моделей уровня вида и сообщества отнюдь не была решена. Скорее, наоборот, было показано, что степенная SAR соблюдается, только если виды проявляют фрактальные свойства в существенно различных диапазонах масштабов.

Приведенный выше обзор в основном касался теоретических конструкций. Обратимся теперь к эмпирическим исследованиям.

Грин с соавторами (Green et al., 2003) исследовали участок растительности в калифорнийском заповеднике на серпентинитовой почве. Это бедные по составу почвы, образовавшиеся из магнево-железосиликатных пород, где мало главных биогенных элементов (Ca, P, N) и много магния, хрома и никеля, причем концентрация двух последних приближается к токсичной для организмов. Растительность таких почв имеет характерный угнетенный вид, резко контрастируя с растительностью на прилегающих обычных почвах, и в ней много эндемичных видов и экотипов, поэтому там практически отсутствуют корневищные травы, соответственно можно четко идентифицировать отдельные особи. Участок 8×8 м был разбит на 256 квадратов (16×16, по 0.25 м²), в каждом из которых была определена численность каждого вида. Всего обнаружено 37182 особи, относящиеся к 24 видам. Верификации были подвергнуты 3 модели: фрактальная модель на уровне видов (виды распределены фрактально с индивидуальными параметрами), фрактальная модель уровня сообщества (фрактально распределено видовое богатство), модель случайного распределения. Исходя из этих моделей, выведены следующие свойства сообщества: зависимость видового богатства сообщества от площади (SAR), зависимость видового богатства эндемиков от площади (EAR, endemic–area relationship), зависимость средней плотности в занятых квадратах от масштаба (для фрактальной модели видового уровня) и частотное распределение представленностей (для фрактальной модели уровня сообщества). Оценив параметры моделей, можно провести верификацию тех или иных следствий, то есть рассчитать ту или иную зависимость на основе модели и эмпирических данных. По результатам можно судить об эффективности описания тех или иных паттернов различными моделями. Авторы показали, что SAR описывается степенной функцией, т.е. соответствует фрактальной модели уровня сообщества. Фрактальная модель видового уровня недооценивает видовое богатство, а модель случайного распределения переоценивает его. EAR лучше всего описывается моделью случайного распределения, тогда как фрактальные модели переоценивают (видо-

вого уровня), либо недооценивают (уровня сообщества) число эндемичных видов. Оценки средних плотностей видов на основе видовой фрактальной модели хорошо соответствуют действительности, а форма частотного распределения представленностей, рассчитанного на основе фрактальной модели уровня сообщества, сильно отличалась от эмпирической. В качестве отдельного замечания необходимо отметить, что при оценке параметров фрактального распределения отдельных видов были сделаны в значительной степени условные допущения. Имеется в виду то, что многие виды не имели действительного фрактального распределения во всем диапазоне масштабов, а параметры их распределения оценивались только по некоторому участку этого диапазона.

Таким образом, в исследованном сообществе в конкретном диапазоне масштабов (0.5÷8.0 м) большая часть видов не имела фрактального распределения, видовое же богатство распределено фрактально (SAR имеет классический степенной вид); тем не менее соответствующая фрактальная модель плохо предсказывает другие свойства сообщества, а именно EAR и форму частотного распределения видов по представленностям.

Боссуит, Херми (Bossuyt, Hermy, 2004) представили данные об организации растительности прибрежных донных сообществ побережья Бельгии и Северной Франции. Схема сбора материала в значительной степени аналогична схеме Грин с соавторами (Green et al., 2003). Были заложены 14 участков размером 2×2 м, каждый из которых разбит на 64 квадрата (8×8 по 0.0625 м²). Наиболее интересно в этом исследовании то, что оно выполнено в 14 повторностях, поэтому есть возможность оперировать статистическими выкладками.

Приведем основные результаты:

1. В целом сообщество в рассмотренном диапазоне проявляет фрактальную структуру, SAR в билогарифмическом масштабе линейная, причем линейность подтверждена статистически.

2. При проверке гипотезы о фрактальности распределения отдельных видов через оценку неизменности показателя a (вероятность обнаружения вида в случайно выбранном подквадрате, если вид обнаружен в «большом» квадрате; см. выше) в 19 случаях из 22 обнаружены статистически значимые отличия между масштабными уровнями, то есть отклонения от строго фрактального распределения.

3. При проверке той же гипотезы через классический метод подсчета ячеек (box-counting) и проверку линейности получаемой зависимости в билогарифмическом масштабе в 16 случаях из 22 обнаружены статистически значимые коэффициенты регрессии (отметим, что такого рода значимость свидетельствует лишь о наличии сильной корреляции, тогда как для фрактальности значение имеет именно линейность графиков, однако в работе сами графики не приведены).

3. При попытке интерполяции плотности видов к меньшему масштабу через оценку фрактальной размерности на больших масштабах (по схеме Kunitz, 1998) обнаружена отчетливая тенденция к переоценке реальных плотностей, что также может быть интерпретировано как отклонения распределения от фрактального. Следовательно, структура исследованного сообщества в малых масштабах (0.25÷2.0 м) проявляет фрактальную структуру, отдельные же виды фрактального распределения не имеют.

Итак, при увеличении площади накопление видового богатства подчиняется степенному закону. Показатель степени z (наклон SAR в билогарифмических координатах лежит в пределах от 0 до 1), определяющий скорость роста числа видов, является нецелым числом и может быть интерпретирован как фрактальная размерность сообщества. При этом может не сохраняться фрактальность распределения организмов всех видов по отдельности. Об этом свидетельствуют как теоретические разработки, так и эмпирические исследования.

Следующим логически обоснованным шагом было применение мультифрактального формализма к анализу пространственной структуры биологического сообщества, который, по-видимому, впервые был сделан Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agua et al., 2002). Ввиду того, что предложенный этими авторами подход полностью соответствует развиваемой в настоящей монографии методологии, подробное изложение алгоритмических и методических аспектов данного исследования отложим до главы 4. Здесь же ограничимся минимальными замечаниями общего характера.

Авторы предложили перейти при анализе пространственного распределения сообщества от простого фиксирования числа видов (что подразумевает обычная процедура анализа SAR) к анализу моментов M_q (χ_q в авторских обозначениях), что позволило получить весь спектр обобщенных размерностей D_q (z_q в авторских обозначениях). Они также проанализировали соотношение между определенными размерностями Реньи и некоторыми традиционными индексами видового разнообразия. Описанную теорию Борда-де-Агуа и соавторы (Borda-de-Agua et al., 2002) попытались верифицировать на примере анализа пространственной структуры участка дождевого тропического леса на о. Барро-Колорадо в Панамском проливе (*Barro Colorado Island, BCI*). Им удалось получить спектр обобщенных размерностей, который, однако, имеет аномальную форму: функция D_q должна быть невозрастающей, тогда как опубликованный в статье график функции (рис. 4 на с. 150) явно возрастает для $q > 2$. Такое поведение спектра обобщенных размерностей можно связать с тем фактом, что мультифрактальный анализ был формально применен к сообществу, которое мультифрактальной структурой не обладает. Таким образом, Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agua et al., 2002) впервые описали методику мультифрактального представления пространственного распределения сообществ, однако эмпирическая верификация предложенной теоретической схемы в полной мере не удалась¹.

По стопам Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agua et al., 2002) пошла группа исследователей из Китая (Zhang et al., 2006), которые провели исследование пространственной структуры лесных сообществ горы Донглишан (западный Тянь-Шань). Сбор материала проводился по методике, специально разработанной для дальнейшего осуществления мультифрактального анализа: на 10 западных склонах были заложены трансекты шириной 10 м от основания к вершине, трансекты были разбиты на квадраты 10×10 м, в каждом квадрате

¹ Подробный анализ работы Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agua et al., 2002) см. в главе 6.

проведен количественный учет растений древесного, кустарникового яруса, а также травостоя. В результате анализа были построены спектры обобщенных размерностей для трех рассмотренных ярусов (Zhang et al., 2006). Никакой акцентированной интерпретации этих спектров авторы не дают, оставляя эту задачу как одно из направлений будущих исследований. Среди особенностей этой работы отметим также, что обобщенные размерности здесь определялись как наклон графиков информации Реньи (I_q) от площади. Такая модификация общей схемы анализа не имеет принципиального значения.

Ду с соавторами (Du et al., 2007) было исследовано пространственное распределение растительных сообществ и связь пространственного распределения с индексами разнообразия в горных территориях запада Китая. Эта работа – в числе немногих, где мультифрактальный анализ не только заявлен, но и проведен до конца (приведены графики мультифрактальных спектров). Причем авторы показали, что форма спектра отличается в зависимости от размера обследованной территории. Кроме того, даны попытки интерпретации формы спектра и отдельных точек на нем. К сожалению, несмотря на то, что авторы ссылаются, помимо прочего, и на нашу статью (Iudin, Gelashvili, 2003), в которой приведена методика интерпретации спектра, полноценная интерпретация результатов мультифрактального анализа авторами не сделана. Кроме того, вызывает вопрос сама форма спектра, а именно выход правой ветви далеко за значение 1 по оси абсцисс. Теория предсказывает (см. главу 4), что при мультифрактальном анализе правая ветвь спектра, характеризующая малочисленные виды, не может выходить за 1 по оси абсцисс (при росте объема выборки вид не может убывать со скоростью ниже $1/N$). Также не приведены обоснования применимости мультифрактальной гипотезы, а именно не проведен характер изменения моментов M_q при росте численности, который для обоснованного применения мультифрактальной гипотезы должен соответствовать степенной зависимости (линейной в билогарифмическом масштабе).

Отдельно следует остановиться на подходе к изучению фрактальной структуры сообщества, разработанному группой А.И. Азовского (Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Чертопруд, Азовский, 2000; Азовский и др., 2007; Azovsky, 2000, 2009; Azovsky et al., 2000). Отталкиваясь от практических методов изучения литорального бентоса, эта группа исследователей разработала оригинальный метод исследования пространственного распределения структуры сообщества (рис. 3.2).

В первую очередь авторы обратили внимание на необходимость четкого разграничения двух параметров, используемых в качестве меры масштаба: площади, под которой далее понимается общая площадь, покрываемая серией единичных проб, и разрешения или «зерна», под которым предлагается понимать максимальный размер участка, полагаемый при анализе однородным. При наличии серии стандартных проб, специальным образом распределенных по изучаемой территории, возможно варьирование как показателя общей площади, так и «зерна». Авторы предложили следующую иерархическую схему отбора проб: единичные пробы группируются по 3 с минимальным расстоянием между ними, тройки единичных проб также группируются в тройки с расстоянием на порядок большим и т.д. Усреднение данных внутри любой «тройки» позволяет увеличить размер «зерна».

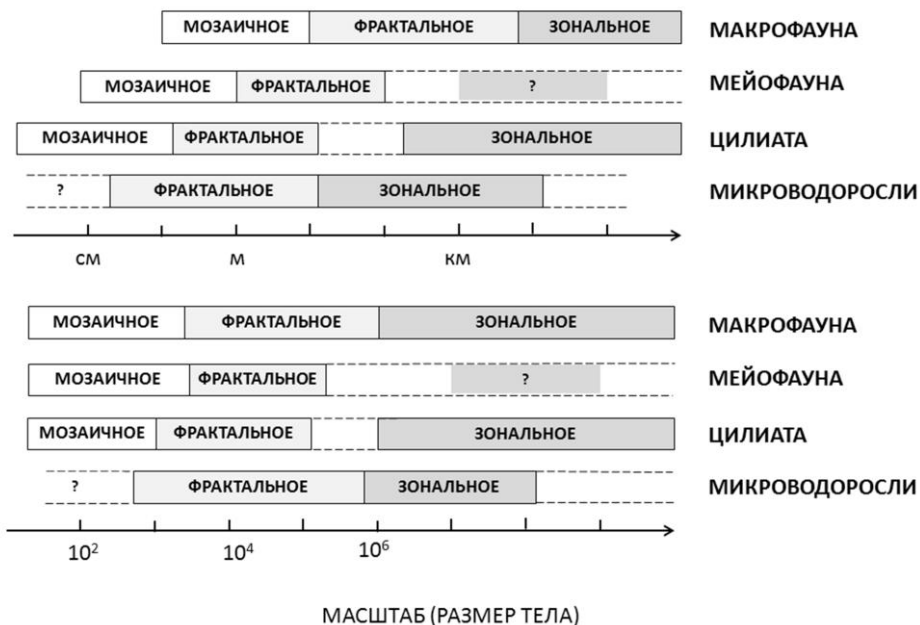


Рис. 3.2. Пространственный диапазон моделей распределения для различных групп литорального бентоса (Azovsky, 2000)

Зависимость структурных показателей сообщества от общей площади и от разрешения предлагается использовать как диагностический признак для различения типов пространственного распределения. Предложенная схема анализа выглядит следующим образом:

1) в случае анализа распределения отдельного вида мерой, распределение которой подвергается анализу, служит доля вида в пробе при данном разрешении; в случае анализа структуры сообщества такой мерой служат положения проб на оси ординации, выполненной методом главных компонент; таким образом, на первом этапе рассчитываются либо доли вида в единичных пробах, либо рассчитанные на их основе значения первой главной компоненты (полученные значения для i -й пробы обозначим z_i);

2) метод главных компонент неизбежно распределяет пробы вокруг нуля, вследствие чего примерно половина проб получает отрицательные значения главных компонент; ввиду того, что для дальнейшего анализа необходимы положительные значения, предлагается провести потенцирование:

$$z_i^* = 10^{z_i};$$

3) дальнейшему изучению подвергается мера структурной гетерогенности, фактически представляющая собой индекс выравнивания Пиелу:

$$p_i = z_i^* / \sum_{i=1}^N z_i^*, \quad D_I = \left(- \sum_{i=1}^N p_i \cdot \log p_i \right) / \log N,$$

где N – общее число единичных проб при данном разрешении;

4) строятся графики зависимости D_I от общей площади и разрешения и, на основе их визуального анализа, делается вывод о том или ином характере пространственного распределения в рассматриваемом диапазоне масштабов.

Идея использования ординации многомерных данных для их фрактального анализа впервые предложена Лоэлем и Вейном (Loehle, Wein, 1994). В их методе проводится определение информационной размерности ландшафта на основе относительного обилия меры, которая получена путем анализа главных компонент. Однако для избавления от отрицательных значений главной компоненты эти авторы использовали абсолютное значение (по модулю), что по нашему мнению некорректно.

А.И. Азовский и М.В. Чертопруд (1997) модифицировали метод Лоэля и Вейна (Loehle, Wein, 1994), заменив операцию взятия модуля потенцированием, а также отказавшись от вычисления информационной размерности. Вместо этого характер зависимости индекса выравнивания Пиелу от компонент масштаба используется для различения типов пространственного распределения.

В специальной работе (Азовский, Чертопруд, 1998) авторы на модельных примерах провели верификацию предлагаемого алгоритма анализа. Различными методами генерировалась последовательность (трансекта) из 243 единичных проб, каждая из которых представляет собой двухвидовое сообщество (виды А и Б). Рассматривались модели случайного, градиентного, агрегированного и фрактального распределения. Фрактальное распределение моделировалось двумя алгоритмами: так называемыми «мультипликативным» и «аддитивным». «Мультипликативный» алгоритм: изначально однородная трансекта (доля вида А составляет 0.5) делится на три равные части, доля вида А в которых умножается на определенный коэффициент (k_i), и на каждом следующем шаге процедура повторяется.

«Аддитивный» алгоритм отличается от «мультипликативного» тем, что при построении обилие вида А меняется не путем умножения на определенный коэффициент, а прибавлением либо вычитанием определенного числа. Доля вида Б в полученной серии проб достраивается как дополнение доли вида А до единицы.

При анализе сгенерированных последовательностей получены следующие выводы о характере зависимости показателя D_I от компонент масштаба. При случайном распределении D_I положительно связана как с общей площадью, так и с разрешением; при градиентном размещении наблюдается прямо противоположная картина (D_I отрицательно связана с площадью и разрешением); при агрегированном размещении наблюдается немонотонная зависимость с минимумом выравнивания при разрешении, равном среднему размеру пятен; для «мультипликативного» фрактала характерна разнонаправленная зависимость (D_I положительно связана с разрешением и отрицательно – с площадью), при этом эффекты площади и разрешения как бы компенсируют друг друга; для «аддитивного» фрактала выравнивание постоянна и от компонент масштаба не зависит.

Таким образом, в качестве диагностического признака фрактального распределения предлагается разнонаправленная зависимость выравнивания рас-

предела меры от компонент масштаба, либо отсутствие такой зависимости. При этом, если в первых работах (Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Чертопруд, Азовский, 2000) использовался лишь визуальный метод выявления обсуждаемых зависимостей, то в дальнейших исследованиях (Azovsky et al., 2000; Азовский и др., 2007) применяется более строгий метод на основе множественной аддитивной регрессии (без взаимодействия), а суждение о равенстве и разнонаправленности эффектов площади и разрешения выносится на основе статистического F -критерия.

С нашей точки зрения, анализируя предложенный А.И. Азовским и коллегами метод выявления фрактальности структуры сообщества, необходимо отметить следующее. Поскольку в основе метода лежит распределение по пространственному носителю некой меры (доля вида в пробах либо значения первой главной компоненты – положения проб на оси ординации сообщества), то в данном случае мы имеем дело не с обычным фракталом, а с мультифракталом, носителем для которого служит евклидово пространство. Такие объекты бесполезно характеризовать единственной монофрактальной размерностью, поскольку она в данном случае тривиальна и совпадает с размерностью носителя (1 – для трансекты, 2 – для площадных распределений). Их корректная характеристика требует привлечения полного спектра размерностей. Однако А.И. Азовский не ставит задачу количественной характеристики фрактальной структуры сообщества, а ограничивается методикой выявления самого факта фрактальности.

Для обоснования и верификации предлагаемого подхода им использованы две модели генератора фрактала. В обоих случаях используется схема иерархического распределения меры по затравке. Отметим, что строго фрактальным является только «мультипликативный» алгоритм, генерирующий типичный мультифрактал. Для такого мультифрактала можно аналитически вывести выражения для спектров размерностей. Так, если в процедуре генерации фрактала используются множители k_1 , k_2 и k_3 , то можно показать, что спектр обобщенных размерностей D_q для генерируемого мультифрактала имеет следующий вид:

$$D_q = -\frac{\log(p_1^q + p_2^q + p_3^q)}{(q-1) \cdot \log 3}, \quad q \neq 1$$

$$D_1 = -\frac{p_1 \log p_1 + p_2 \log p_2 + p_3 \log p_3}{\log 3}, \quad q = 1,$$

где $p_i = k_i / (k_1 + k_2 + k_3)$ – нормированные пропорции, в соответствии с которыми на каждом этапе построения перераспределяется исходная мера.

Особо отметим, что для мультифрактала показатель выравниваемости Пиелу является инвариантом, от масштаба не зависит и определяется отношением D_1/D_0 . В случае мультифрактала на линейном носителе, для которого $D_0 = 1$, показатель выравниваемости численно равен обобщенной размерности D_1 .

«Аддитивный» же алгоритм А.И. Азовского, строго говоря, генерирует не фрактальный объект, поскольку при построении последовательных поколений

соотношение линейных размеров сохраняется постоянным, а перераспределение меры в относительных величинах зависит от уровня итерации.

Соотношение между адекватностью «мультипликативного» и «аддитивного» алгоритмов для генерации фрактального объекта усложняется процедурой потенцирования, которая применяется к сгенерированным данным. После потенцирования исходно мультифрактальный объект, сгенерированный по «мультипликативному» алгоритму, теряет свойство строгой фрактальности, а объект, сгенерированный «аддитивным» алгоритмом, наоборот, приобретает его. В итоге свойство равновеликой и разнонаправленной зависимости индекса Пиелу от площади и разрешения (являющееся диагностическим признаком фрактального распределения в методе А.И. Азовского) по сути является артефактом потенцирования и не присуще мультифракталам в строгом смысле. Однако с учетом того, что используемые алгоритмы применяются к потенцированным данным, методика А.И. Азовского оказывается верной.

В чисто методическом плане отметим также, что при верификации предлагаемой методики на модельных примерах (Азовский, Чертопруд, 1998) авторы использовали двухвидовые сообщества. На самом деле здесь обсуждается только распределение одного вида, поскольку плотность второго вида является дополнением к первому. Сложно сказать, как именно принципиальная многокомпонентность и полидоминантность естественных сообществ сказывается на адекватности метода, поскольку на реальных данных первая главная компонента редко объясняет более половины общей вариации.

Обратимся теперь к результатам анализа эмпирических данных, полученным А.И. Азовским и коллегами. Наиболее полно проанализированы данные по распределению литорального макрозообентоса в Кандалакшском заливе Белого моря (Чертопруд, Азовский, 2000). Были отобраны данные в диапазоне масштабов от сантиметров до десятков километров и проанализирована не только структура сообщества, но также и распределение отдельных массовых видов.

На малых масштабах (от 12 см до 20 м) массовые виды распределены случайным образом, на более крупных масштабах (десятки метров – десятки километров) массовые виды распределены по-разному: один доминант (*Hydrobia ulvae*) демонстрирует независимость показателя выравнивания от разрешения и общей площади (что соответствует «аддитивному» фракталу), часть видов распределена случайно, часть – агрегированно. Вывод о фрактальности распределения *H. ulvae* на основании независимости индекса Пиелу от компонент масштаба находится в прямой связи с применением процедуры потенцирования к долям вида в пробах (к большому сожалению, этот аспект в обсуждаемой статье не описан). Если потенцирование было применено, то этот вывод неверен, поскольку «аддитивный» фрактал А.И. Азовского фракталом *s. str.* не является. Если же потенцирование не применялось (что возможно технически, поскольку доли отдельного вида в пробах не могут принимать отрицательные значения), то масштабная инвариантность выравнивания действительно свидетельствует о фрактальном (точнее – мультифрактальном) характере распределения.

Для структуры сообщества получены следующие результаты: на малых масштабах (до 20 м) наблюдается картина случайного распределения, в диапазоне же от десятков метров до километров структура сообщества распределена фрактально.

Таким образом, для распределения литорального макрозообентоса Белого моря продемонстрирован фрактальный характер структуры сообщества, причем можно четко указать границу диапазона фрактального распределения, ниже которой наблюдается случайное распределение. Распределение же отдельных видов (в первую очередь – массовых) свойством фрактальности не обладает, за исключением одного доминирующего вида. Эти данные можно интерпретировать как свидетельство в поддержку несовместимости фрактальных моделей уровня вида и сообщества.

По аналогичной схеме было проанализировано (Азовский, Чертопруд, 1997; Azovsky et al., 2000) распределение отобранных параллельно с макрозообентосом проб микрофитобентоса (диатомовых водорослей). Ввиду большого числа редких видов для выявления структуры сообщества методом главных компонент использовались данные по относительному обилию 30 наиболее обильных видов (из 129 обнаруженных). На больших масштабах (75 м – километры) выявляется градиентное размещение в сочетании с крупномасштабной агрегированностью. Для малых же масштабов (сантиметры – 75 м) продемонстрировано наличие фрактального пространственного распределения. Таким образом, в случае анализа сообщества микрофитобентоса выявлена верхняя граница диапазона фрактальности.

Аналізу пространственного распределения макрозообентоса, микрофитобентоса, а также микрозообентоса (инфузорий) Кандалакшского залива Белого моря в гораздо более обширном диапазоне масштабов посвящена еще одна работа (Азовский и др., 2007). Здесь на обширном материале показано, что для всех трех групп характерно случайное распределение на малых масштабах, которое сменяется фрактальным типом распределения, за которым следует агрегированность с тенденцией к градиенту. Фрактальное распределение выявлено в масштабе десятков метров – километров для макрозообентоса, в масштабах метров – сотен метров для инфузорий и в масштабах дециметров – десятков метров для водорослей. На основании полученных данных авторами высказывается гипотеза о том, что диапазоны фрактальности пропорциональны средним размерам организмов каждой группы, составляя приблизительно 10^4 – 10^7 характерных размеров особи.

3.3. Мультифрактальная модель пространственного распределения видового богатства сообщества

Еще одно направление применения мультифрактального анализа для описания пространственной структуры сообщества предложено недавно и развивается в работах Перье и Лори (Perrier, Laurie, 2008; Laurie, Perrier, 2010, 2011).

Отправной точкой для данного подхода служит рассмотренная выше модель Харта с соавторами (Harte et al., 1999), описывающая распределение видового богатства при последовательных бисекциях исходной площади. Перье и Лори (Perrier, Laurie, 2008) обратили внимание на слабую реалистичность одного из положений модели Харта, а именно – пространственную неизменность показателя a , определяющего долю видов, населяющих каждую из половинок участка после бисекции. Поскольку доля a одинакова для каждой из половинок, модель Харта генерирует равномерное распределение видового богатства по площади, тогда как реальное распределение видового богатства гетерогенно: участки одинаковой площади зачастую содержат разное количество видов.

Для создания такой гетерогенности доля видов в каждой из половинок после бисекции принимается различной: одна из половинок получает долю p_1 , вторая – долю p_2 . Если эти доли не зависят от уровня бисекции, то такая модель генерирует строго мультифрактальное распределение видового богатства по площади. Авторы назвали эту модель MFp1p2. Она является обобщением модели Харта и сводится к ней, если $p_1 = p_2 = a$.

Можно показать, что спектр обобщенных размерностей D_q для генерируемой моделью MFp1p2 мультифрактала имеет следующий вид:

$$D_q = \frac{2}{\log 2} \frac{\log(b^q + 1) - q \log(b + 1)}{1 - q}, \quad q \neq 1$$

$$D_1 = \frac{2}{\log 2} \left[\log(b + 1) - \frac{b}{b + 1} \log b \right], \quad q = 1,$$

где $b = p_1/p_2$.

Авторы модели подробно описали компьютерные алгоритмы, генерирующие распределение видового богатства по площади в соответствии с моделью MFp1p2, а также разработали специальный алгоритм $MF(\epsilon)$ для оценки спектра обобщенных размерностей D_q по данным, представляющим собой набор пар (S, A) , которые часто фигурируют в эмпирических исследованиях (Perrier, Laurie, 2008).

Позднее (Laurie, Perrier, 2010) была предложена альтернативная параметризация модели MFp1p2 с использованием показателей $a = (p_1 + p_2)/2$ и $b = p_1/p_2$. Показатель a определяет скейлинг видового богатства и эквивалентен показателю a модели Харта, а показатель b характеризует гетерогенность распределения видового богатства. Как показано выше, только показатель b входит в выражения, описывающие спектр обобщенных размерностей Реньи.

Для верификации на эмпирических данных положения о мультифрактальном характере пространственного распределения видового богатства предлагается следующая процедура (Laurie, Perrier, 2011). Для описания некоторой территории необходимо сформировать набор пар площадь – видовое богатство (A, S) . Удобным исходным материалом для получения таких данных являются так называемые атласы, представляющие собой перечни видов, привязанные к ячейкам на регулярной географической карте. Комбинируя списки видов для соседних ячеек, можно получить данные о видовом богатстве для участков различной площади.

Далее исходные площади и количества видов заменяются нормированными величинами: $\hat{A} = A/A_0$ и $\hat{S} = S/\bar{S}$, где A_0 – общая площадь описываемой территории, а \bar{S} – среднее видовое богатство для данной площади \hat{A} . Таким образом, нормировка площади позволяет сопоставлять различные наборы данных, а нормировка видового богатства приводит к тому, что для каждого масштаба \hat{A} среднее значение анализируемых величин \hat{S} равно единице. Смысл такой нормировки в том, чтобы удалить влияние роста среднего видового богатства с ростом площади и анализировать исключительно гетерогенность распределения видового богатства. Переход к таким нормированным величинам возможен не только для эмпирических данных, но и в модели MFp1p2. Переход к анализу нормированного видового богатства ничего не меняет в характере мультифрактала, и обобщенные размерности Реньи остаются неизменными. Модифицированную таким образом модель авторы обозначили как MFb.

Дальнейший алгоритм анализа данных:

1. Строится график зависимости \hat{S} от \hat{A} в бипологарифмических координатах. Такой график авторы называют «отпечатком» (log-log footprint) и считают своего рода индикатором мультифрактальности, поскольку он демонстрирует рост гетерогенности видового богатства при уменьшении масштаба.

2. Рассчитывается m вариантов оценки спектра обобщенных размерностей Реньи \tilde{D}_q с использованием алгоритма $MF(\epsilon)$.

3. Если каждая оценка \tilde{D}_q имеет вид монотонно убывающей функции, то осуществляется оценка параметра мультифрактала b . Для этого ищется лучшая аппроксимация спектра $D_q(b)$ путем минимизации суммы квадратов отклонений $\sum \sum (D_q(b) - \tilde{D}_q)^2$.

4. В качестве дополнительной проверки мультифрактальности строится график зависимости стандартных отклонений нормированного видового богатства на каждом из масштабов $\sigma[\hat{S}]$ от \hat{A} .

Предлагаемый подход применялся для 4 наборов данных: атлас растений сем. Proteaceae в Капской флористической области, атлас птиц Южной Африки, атлас птиц Франции и пространственное распределение деревьев участка дождевого тропического леса на острове Барро-Колорадо в Панамском проливе (BCI).

Для всех наборов данных наблюдается характерный рост гетерогенности с уменьшением масштаба на графиках «отпечатков». Для трех атласов получены удовлетворительные оценки спектров обобщенных размерностей \tilde{D}_q и на их основе рассчитан параметр мультифрактальной модели b . При этом параметры b существенно отличаются для разных наборов данных (от 1.08 для птиц Франции до 1.39 для капских протейных). Графики зависимости $\sigma[\hat{S}]$ от \hat{A} также демонстрируют рост гетерогенности при уменьшении масштаба, хотя

и присутствует значительный разброс данных, а сам характер роста гетерогенности не во всех случаях соответствует модели MFb.

При рассмотрении полного набора данных по деревьям тропического леса (*BCI*) оценки спектра \tilde{D}_q имеют очень большой разброс и не позволяют дать адекватную оценку параметра b модели MFb. Если же из анализа исключить наименьшие масштабы, то ситуация выправляется, хотя полученная таким образом оценка b слабо отличается от единицы (1.03).

Полученные результаты интерпретируются авторами как свидетельство «приблизительно мультифрактальной природы данных». Отклонения же на малых масштабах в наборе данных *BCI* связываются с возможным влиянием отдельных крупных деревьев.

Мультифрактальная модель пространственного распределения видового богатства (Laurie, Perrier, 2010), несмотря на схожесть используемого математического аппарата, существенно отличается от подхода Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agüe et al., 2002) и методологии, развиваемой в настоящей монографии. Модель MFp1p2 рассматривает только один компонент структуры сообщества – видовое богатство – и не учитывает соотношения численностей видов. Лори и Перье (Laurie, Perrier, 2010) рассматривают видовое богатство как некую переменную, распределение которой по площади можно изучать с использованием стандартного мультифрактального анализа. Имеющиеся оценки видового богатства переводятся в абстрактные плотности, по которым рассчитываются моменты и изучается их скейлинг. При этом не учитывается принципиальная неаддитивность такой характеристики, как видовое богатство (если на одном участке обитает 5 видов, а на другом 4, это не значит, что общее богатство составит 9 видов, поскольку одни и те же виды могут присутствовать на разных участках), однако техника мультифрактального анализа в моделях MFp1p2 и MFb применяется верно: видовое богатство может иметь мультифрактальное распределение по площади.

В методе же Борда-де-Агуа с соавторами (Borda-de-Agüe et al., 2002) и в нашем подходе отсутствует простая мера, распределенная по носителю. Распределенным оказывается сообщество, состоящее из отдельных видов, каждый из которых обладает собственной количественной характеристикой, а именно представленностью. Моменты M_q рассчитываются по относительным представленностям видов для каждого участка, а не по относительным заселенностям участков изучаемой мерой, и в этом состоит принципиальное отличие.

Необходимо также сказать несколько слов о предлагаемом Лори и Перье (Laurie, Perrier, 2011) алгоритме анализа эмпирических данных. Несмотря на общую корректность моделей MFp1p2 и MFb, предложенный алгоритм выявления фрактальности лишен одного принципиального момента, а именно – анализа характера скейлинга моментов распределения. Отсутствие корректным образом выявленного степенного скейлинга моментов не позволяет сделать однозначного вывода относительно мультифрактальности распределения видового богатства в изученных наборах данных. Рост гетерогенности распределения видового богатства с уменьшением масштаба, иллюстрируемый графиками «отпечатков», не тождествен мультифрактальности.

Второй особенностью предложенного алгоритма является концентрация на параметре b мультифрактального распределения строго определенного класса. Такой подход сужает пространство возможностей интерпретации получаемых результатов, хотя и существенно упрощает процедуру оценки в том смысле, что получить осмысленный результат можно практически на любом наборе данных.

3.4. Фрактальные аспекты масштабирования распределения видов по численности

Распределение видов по численности (species abundance distribution, SAD) является одним из классических инструментов описания видовой структуры сообщества. Оно описывает количество видов в сообществе, представленных тем или иным количеством особей, и обычно изображается в виде гистограммы (рис. 3.3).

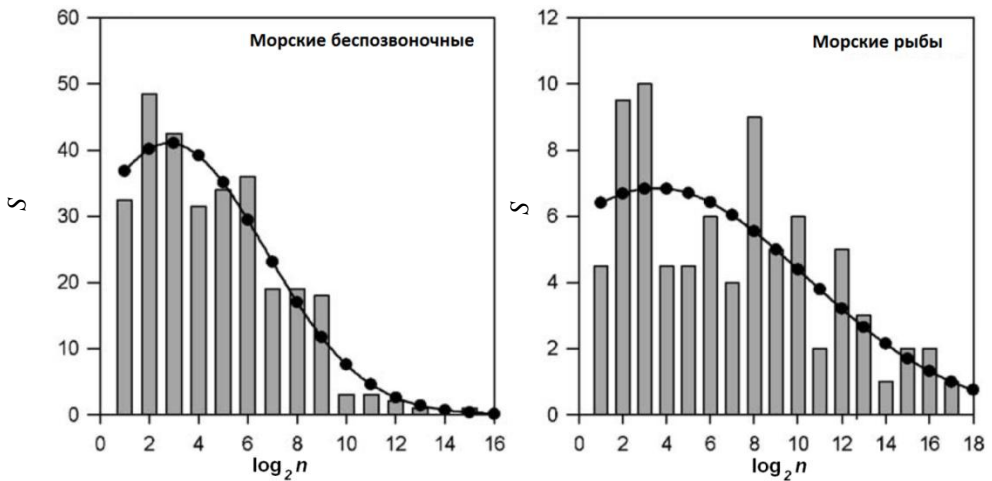


Рис 3.3. Распределение видов по численности организмов (SAD) (по Grey et al., 2006). S – число видов, n – число организмов. Линией показана аппроксимация лог-нормальным распределением

SAD описывает не только количество видов, но и их относительные представленности. Математически в формализме SAD видовое богатство оказывается продуктом интегрирования описывающей SAD функции.

Если проблема масштабирования видового богатства имеет давнюю историю изучения в рамках исследований SAR, которые в конечном итоге вылились в представления о фрактальной структуре сообщества, активное изучение масштабирования SAD началось относительно недавно. Связано это, в

первую очередь, с необходимостью гораздо более сложного математического аппарата, поскольку данная задача требует одновременной работы не с одной величиной, а с целым распределением.

Исторически первой попыткой описания зависимости SAD от площади является гипотеза Престона (Preston, 1948) о линии завесы (veil line), скрывающей часть логнормального распределения, которое выходит из-за нее в ходе выборочного процесса. Несмотря на то, что в ряде исследований показана неадекватность этой гипотезы (Dewdney, 1998; Williamson, Gaston, 2005), теория Престона заложила основу исследованиям масштабирования SAD.

Дальнейшее развитие теории масштабирования SAD происходило в рамках представлений о выборочном процессе и выборочных распределениях. Пусть мы имеем SAD некоего сообщества, представляющее собой дискретное распределение $\varphi_0(N)$, означающее число видов численностью N . Тогда для SAD подвыборки из этого сообщества $\varphi_1(n)$ можно записать

$$\varphi_1(n) = \sum_{N>0} P(n|N)\varphi_0(N),$$

где $P(n/N)$ – вероятность для вида быть представленным в подвыборке сообщества n особями при условии, что во всем сообществе этот вид имеет численность N . Условная вероятность $P(n/N)$ называется также выборочной вероятностью. В качестве распределения выборочных вероятностей могут быть использованы пуассоновское, биномиальное, гипергеометрическое распределения (Dewdney, 1998). Все перечисленные распределения предполагают случайный выборочный процесс, не учитывающий тот факт, что в реальных сообществах особи распределены агрегировано. Для учета агрегированности распределения особей в пространстве было предложено использовать так называемое ограниченное биномиальное распределение (Alonso, McKane, 2004; Etienne, Alonso, 2005), построенное на ограничении распространением в рамках нейтральной теории, а также отрицательное биномиальное распределение в симметричной и асимметричной формах (Green, Plotkin, 2007).

Таким образом, к настоящему моменту разработан математический аппарат, позволяющий масштабировать SAD сверху вниз, то есть на основании SAD большой выборки получать SAD подвыборок разного масштаба. В каком-то смысле решаемая таким образом задача аналогична разрежению видового богатства. Гораздо более сложной и актуальной в практическом плане является обратная задача масштабирования снизу вверх, то есть предсказания SAD по подвыборке.

К настоящему моменту предложены два подхода к решению этой задачи. Так, Циллио и Хе (Zillio, He, 2010), основываясь на хорошо известном правиле Байеса, применительно к рассматриваемой проблеме предлагают записать его следующим образом:

$$P(N|n) = \frac{P(N)P(n|N)}{P(n)},$$

где $P(N/n)$ – вероятность для вида быть представленным в полной выборке N особями при условии, что в подвыборке он представлен n особями, $P(n/N)$ – выборочная вероятность, $P(N)$ – априорная SAD полной выборки, $P(n)$ – SAD подвыборки.

Определив на основании правила Байеса вероятности $P(N/n)$, можно получить искомую оценку SAD полной выборки

$$\varphi_0(N) = \sum_n P(N | n) \varphi_1(n).$$

Однако полученное решение не является верным: оно не учитывает тот факт, что в подвыборке содержится меньше видов, чем в полной выборке, то есть существуют виды, не представленные в подвыборке. Количество таких видов $\varphi_1(0)$ можно оценить на основе выборочной вероятности $P(0/N)$ и $\varphi_0(N)$. Полученная же оценка $\varphi_1(0)$ и вероятности $P(N/0)$ позволяет пересчитать оценку искомой SAD, на основе которой можно улучшить оценку числа отсутствующих видов и т.д. Такая итеративная система улучшения оценок SAD и числа отсутствующих видов сходится к конечному пределу.

Разработанный аппарат экстраполяции SAD авторы применили к хорошо изученному набору данных по структуре участка дождевого тропического леса на острове Барро-Колорадо в Панамском проливе (*BCI*) и данным по аналогичному участку в заповеднике Пасох в Малайзии. По участкам, составляющим от 5 до 50% общей площади, оценивалась SAD всего участка площадью 50 га. При этом использовалось логнормальное распределение в качестве априорного, а в качестве выборочного распределения было выбрано отрицательное биномиальное.

Для обоих наборов данных получено хорошее соответствие оценок SAD эмпирическому распределению. Причем удовлетворительное соответствие начинается с экстраполяции по участку, составляющему 10% общей площади. При использовании меньшей площади оценка SAD сильно отличалась от реальной. При экстраполяции же по участку, составляющему 50% общей площади, оценка SAD соответствовала данным даже лучше, чем подобранное лог-нормальное распределение.

Таким образом, разработанный метод экстраполяции SAD показал хорошие результаты в применении на практике.

Второй метод экстраполяции SAD (Borda-de-Agua et al., 2012) основывается на использовании скейлинга моментов. Авторы применили разработанный для анализа изображений метод восстановления распределений (Mukundan et al., 2001) на основе дискретных ортогональных полиномов и моментов Чебышева. Основная идея этого метода заключается в аппроксимации дискретной функции $f(x)$, определенной в G точках, суммой моментов Чебышева T_g , взвешенных полиномами Чебышева $t_g(x)$

$$f(x) = \sum_{g=0}^{G-1} T_g t_g(x).$$

При анализе SAD функцией $f(x)$ является число видов в ячейках гистограммы распределения. Полиномы Чебышева определяются простым итеративным методом, а моменты Чебышева тесно связаны с моментами логарифмированного распределения численностей \tilde{M}_q (формулы для моментов и полиномов Чебышева не приводятся ввиду их громоздкости и могут быть найдены в первоисточнике)

$$\tilde{M}_q = \frac{1}{S} \sum_{j=0}^S (\log n_j)^q,$$

где S – число видов, n_j – численность j -го вида.

Соответственно при экстраполяции SAD задача сводится к экстраполяции моментов \tilde{M}_q , которые могут быть преобразованы в моменты Чебышева T_g , с помощью которых восстанавливается искомая SAD. Экстраполяция моментов \tilde{M}_q может быть осуществлена на основе скейлинга, аналогичного скейлингу моментов M_q (см. гл. 4), либо любым иным способом.

Разработанный метод также тестировался на наборе данных по структуре участка дождевого тропического леса на острове Барро-Колорадо в Панамском проливе (BCI). В первую очередь был выяснен характер скейлинга моментов \tilde{M}_q . По мнению авторов, приблизительно степенная зависимость моментов от площади наблюдается в диапазоне от 8 до 50 га. В целях проверки адекватности метода SAD полного участка площадью 50 га реконструировалась на основании оценок моментов, полученным по данным скейлинга в диапазоне от 8 до 10, 15, 20 и 25 га. Во всех четырех случаях получена колоколообразная SAD с преобладанием видов средней численности, однако при этом заметен характерный для эмпирических данных всплеск видов с единичной численностью. При расширении региона скейлинга точность аппроксимации существенно возрастала. Авторы также дали оценки SAD для участков площадью от 100 до 500 га.

Таким образом, разработанный метод экстраполяции SAD на основе скейлинга моментов также показал свою адекватность и эффективность. По сравнению с методом Циллио и Хе (Zillio, He, 2010) метод Борда-де-Агуа и соавторов (Borda-de-Agua et al., 2012) обладает тем преимуществом, что не требует априорных предположений о характере аппроксимируемой SAD, а также гипотезы об идентичном характере агрегированности всех видов, которая в неявном виде заложена в симметричном отрицательном биномиальном распределении.

Определенный интерес представляет попытка разработать теоретическую форму зависимости между SAD и SAR, показывающую, как SAD меняется в зависимости от масштаба с применением аппарата конечномерного шкалирования, заимствованного в теории критических явлений (Zillio et al., 2008). Одной из задач, которые пришлось решить авторам – уход от степенного скейлинга, поскольку известно, что многие натуральные SAR отклоняются от степенной зависимости. В итоге авторам удалось разработать технику рескейлинга SAD, представленной в виде функции распределения видов по численности (напомним, что функция распределения является неубывающим интегралом от плотности распределения), которая позволяет свести SAD для разных масштабов к единой кривой. Таким образом, удалось показать, что разномасштабные SAD имеют единую природу.

Теоретические построения авторы верифицировали рескейлингом SAD для данных по участку растительности в калифорнийском заповеднике на серпентинитовой почве и для уже классического тропического леса о. Барро-Коло-

радо (*BCI*). Тот факт, что аппарат конечномерного шкалирования работает, но при этом не обязательно соблюдаются степенные законы, интерпретируется авторами как свидетельство того, что сообщество как сложная система находится в окрестностях критической точки. Именно поэтому фигурирующая в заголовке статьи критичность интерпретируется как только зарождающаяся (*incipient*).

Итак, в рамках теории масштабирования SAD, активно развивающейся в последние годы, на сегодняшний день разработаны инструменты как интерполяции, так и экстраполяции. Часть методов опирается на математический аппарат, сходный с инструментами мультифрактального анализа: применяются моменты распределения численностей \tilde{M}_q , степенной скейлинг моментов, конечномерное шкалирование.

Принципиально иной подход к анализу скейлинга SAD развивается в серии работ чешских исследователей. Шизлинг с соавторами (Sizling et al., 2009a) рассмотрели процедуру объединения двух смежных подвыборок и ввели понятия согласованности (*consistency*) и инвариантности функциональной формы SAD.

Каждая из подвыборок может быть охарактеризована SAD некой функциональной формы. Объединение подвыборок осуществляется путем простого покомпонентного сложения численностей. Получение же функциональной формы SAD полной выборки на основании параметров SAD подвыборок представляет собой нетривиальную задачу, которая решается путем применения специальной статистической процедуры, называемой коррелированной сверткой.

Свойство согласованности означает, что функциональная форма SAD, полученная путем свертки функций SAD подвыборок, хорошо согласуется с эмпирической SAD полной выборки. Свойство же инвариантности означает, что полученная путем свертки функция имеет ту же форму, что и исходные SAD подвыборки. Следует отметить, что неизменной должна остаться лишь функциональная форма, тогда как параметры функций могут меняться. Авторы отмечают, что только инвариантная функциональная форма SAD может претендовать на звание универсальной.

Свойством инвариантности обладает предлагаемое авторами мультидифференциальное распределение, представляющее собой сумму нескольких дифференциальных компонент, которые, в свою очередь, представляют собой разность двух экспонент.

Апробацию предлагаемого распределения авторы проводят на наборе данных по структуре сообщества птиц Чехии. Эмпирические SAD разных масштабов аппроксимировались мультидифференциальным и логнормальным распределениями. Результаты показали, что на 5%-ном уровне значимости оба распределения хорошо соответствуют данным, а на 1%-ном оба могут быть отвергнуты. При этом качество подгонки (расстояние Колмогорова – Смирнова, *KS*) мультидифференциального распределения лучше по сравнению с лог-нормальным.

Согласованность распределений тестировалась при объединении двух проб в разных масштабах и определялась через разницу среднего KS для двух подвыборок и KS распределения, полученного путем свертки. Падение качества подгонки (то есть увеличение KS) свидетельствует о несогласованности функциональной формы. Для всех изученных масштабов мультидифференциальное распределение не продемонстрировало падения качества подгонки, тогда как для логнормального распределения качество подгонки падало во всех случаях. Таким образом, мультидифференциальное распределение прошло проверку на согласованность, тогда как логнормальное распределение – нет.

В данной работе сделан важный шаг к построению теории скейлинга SAD. Указание на необходимость свойства согласованности представляется важным элементом такой теории. Предложенное же семейство распределений выглядит перспективным, однако при этом чересчур усложненным и излишне параметризованным. Для мультидифференциального распределения действительно продемонстрировано свойство инвариантности, а свойство согласованности показано эмпирически. Однако при этом не доказан факт единственности этого распределения. Таким образом, вопрос об инвариантности других семейств распределений остается открытым.

Развитием идеи об объединении SAD смежных подвыборок стала модель формирования SAD в ходе последовательного объединения SAD подвыборок различных иерархических уровней (Sizling et al., 2009b). С помощью этой модели авторы попытались найти решение хорошо известной проблемы, заключающейся в том, что множество теоретических функциональных форм SAD очень похожи друг на друга и на логнормальное распределение, то есть имеют относительно симметричную форму в логарифмическом масштабе. Результатом этого является практическая невозможность строго различить, какая из форм лучше описывает эмпирические данные, поскольку многие из них соответствуют эмпирике примерно одинаково хорошо. А поскольку за разными распределениями стоят различные предположения о формирующих SAD процессах, то и тут определить какой-то «истинный» механизм невозможно (McGill et al., 2007).

Шизлинг с соавторами (Sizling et al., 2009b) построили иерархию объединяющихся подвыборок (в стиле схемы Харта с соавторами (Harte et al., 1999)), задали форму исходной SAD в пробах нижнего уровня и сформировали механизм конвертации SAD при последовательном объединении проб. На этой основе удалось провести симуляционное исследование. В качестве исходных SAD использовались три варианта: симметричное, право- и левоскошенное распределения. При объединении SAD учитывались индекс Жаккара (доля общих для объединяемых выборок видов) и уровень автокорреляции представленных видов (коэффициент корреляции представленных видов в соседних выборках), причем оба эти параметра полагаются независимыми от масштаба объединяемых проб.

Оказалось, что после нескольких десятков итераций процесса объединения финальная SAD практически не зависит от исходной. При этом формируется типичная относительно симметричная SAD, форма которой определяется индексом Жаккара и уровнем корреляции представленных видов.

Для сопоставления получаемых SAD с эмпирическим материалом проведено сравнение с SAD участка тропического леса (*BCI*) и данными по структуре сообщества птиц Чехии. Эти наборы данных выбраны потому, что для них можно построить иерархическую схему объединения подвыборок и эмпирически оценить необходимые для расчетов индекс Жаккара и коэффициент корреляции. В обоих случаях получено хорошее соответствие, тест на основе расстояния Колмогорова – Смирнова не смог обнаружить отличие, причем такая неотличимость формируется уже на первых этапах итерирования.

Полученный результат интерпретируется как наличие некоего аналога центральной предельной теоремы, формирующего колоколообразную SAD в пространственно распределенной системе. Таким образом, для объяснения формы SAD оказывается достаточно простого статистического механизма, не требующего какой-либо сугубо биологической специфики.

Результат компьютерного имитационного исследования получил строгое теоретическое обоснование (Kurka et al., 2010) на основе математического аппарата теории вероятностей (функции и плотности распределения, характеристические функции, свертка распределений, моменты). Финальное утверждение сводится примерно к следующему: если выполняется ряд заложенных в конструкцию модели предположений, то в пределе больших масштабов SAD становится масштабно-инвариантной. Список допущений довольно обширен и включает такие позиции, как постоянство индекса Жаккара для всех пар объединяемых участков всех уровней, строгая эквивалентность объединяемых участков в плане их SAD, строгая эквивалентность SAD эндемиков и общих видов. В самом доказательстве в явном виде не постулируется исходная форма SAD для участков первого уровня, то есть без потери общности доказываемого утверждения эта базовая SAD может быть любой.

Необходимо отметить, что иерархическая схема объединения подвыборок имеет чисто фрактальную природу, более того – постоянство параметров объединения SAD (индекс Жаккара и коэффициент корреляции представленных) на всех уровнях итерации ясно свидетельствует о том, что рассматриваемый объект фрактален. Действительно, постоянство индекса Жаккара эквивалентно степенной SAR.

Схема объединения подвыборок и соответствующих распределений (Sizling et al., 2009b; Kurka et al., 2010) представляет собой модель скейлинга SAD. При этом предельное распределение оказывается масштабно-инвариантным, то есть сохраняется не только функциональная форма SAD, но и параметры, что свидетельствует о фрактальности этого скейлинга.

Таким образом, во фрактально организованном сообществе SAD также обладает свойством самоподобия.

Резюме

Итак, явление самоподобия, или масштабной инвариантности (скейлинга) является весьма общим свойством природных систем: бассейны крупных рек,

ветвящиеся каналы молниевых разрядов, кровеносные системы живых организмов – все системы, связанные, так или иначе, с переносом вещества, заряда, энергии, – обладают удивительной структурной универсальностью. Именно в этой связи часто говорят о фрактальности природных систем. Но если для перечисленных выше примеров свойство самоподобия очевидным образом соотносится с самоподобием соответствующих геометрических носителей – ручейков, каналов и т. д., то для биотических сообществ структура их внутренних энергетических каналов и иерархия связей остаются скрытыми от глаз: они не имеют непосредственных геометрических образов, инвариантных относительно преобразований масштаба. Тем не менее, они демонстрируют самоподобие при изменении размеров сообщества.

Глава 4

Теоретическое обоснование фрактального анализа структуры сообщества

Всякая теория смертна. Поэтому в период зрелости теории надо концентрировать усилия не только (а в период старости теории и не столько) на приложении ее к объяснению новых групп явлений, но и на изучении слабых мест. Проще говоря: надо развивать теорию не там, где она сильна, а там, где ощущается ее слабость.

Г.С. Альтицуллер

Как известно, сообщество характеризуется определенной биомассой, продукцией и упорядоченностью строения – структурой, в которой выделяют пространственную, видовую и трофическую компоненту. Все три компоненты могут быть охарактеризованы в рамках аллометрических (степенных) зависимостей. Степенные зависимости являются математическим выражением фрактальности (самоподобия) объекта. Так, видимым проявлением внутренней самосогласованности и самоподобия пространственной структуры сообщества может служить хорошо известная степенная зависимость видового богатства S от площади территории A (см. главы 1 и 3)

$$S = cA^z, \quad (4.1)$$

где c и z – постоянные величины.

Далее, математическая форма гипотезы Маргалефа¹ (Маргалеф, 1992) о степенной зависимости видового богатства S от суммарной численности сообщества N , записанная в виде

$$S \sim N^k, \quad (4.2)$$

где k – индекс разнообразия, также является выражением идеи самоподобия биотического сообщества при изменении его масштаба в пространстве суммарных численностей.

Наконец, «скрытый» скейлинг структуры сообщества отражается и в другой известной степенной зависимости, связывающей количество трофических связей L с видовым богатством S (Brose et al., 2004)

$$L \sim S^u, \quad (4.3)$$

где u – константа.

Широкое применение степенных законов в описании структуры сообщества позволяет поставить вопрос о возможности ее описания с использовани-

¹ Гипотеза Маргалефа будет подробно обсуждена ниже.

ем методов фрактального анализа. Впервые такую возможность постулировал Маргалеф (1992). Немного позднее аналогичные идеи были разработаны в работах Дж. Харта с коллегами (Harte, Kinzig, 1997; Harte et al., 1999, 2001).

Естественным развитием идей Р. Маргалефа и Дж. Харта о фрактальности структуры биологического сообщества стало применение аппарата мультифрактального анализа. Приоритет в этом аспекте в изучении *пространственного распределения сообщества* принадлежит Борда-де-Агуа и соавторам (Borda-de-Agua et al., 2002). Наша группа одновременно и независимо разрабатывала методологию применения мультифрактального анализа для данных, строго не привязанных к пространству и, в основном, относящихся к *видовой структуре сообщества* (Иудин, Гелашвили, 2002, 2003; Гелашвили и др., 2007, 2008, 2010, 2012; Iudin, Gelashvili, 2003; Yakimov et al., 2008).

Одним из ключевых моментов при фрактальном анализе структуры сообщества является выбор меры масштаба. Маргалеф (и мы – вслед за ним) в качестве меры масштаба использовал суммарную численность особей, тогда как Харт и Борда-де-Агуа – занимаемую сообществом площадь. Имеются и другие варианты определения меры масштаба, например суммарное выборочное усилие (см. гл. 5). Выбор меры масштаба применительно к конкретному эмпирическому материалу обуславливается структурой отбора проб, целями и задачами исследования.

Несмотря на то, что при использовании различных мер масштаба исследуются немного отличающиеся аспекты структуры сообщества, применяемый математический аппарат мультифрактального анализа абсолютно аналогичен.

Поскольку изначально мы разрабатывали методологию применения мультифрактального анализа для описания структуры сообщества применительно к случаю непространственных данных, в последующем изложении мы будем следовать данному варианту, используя в качестве меры масштаба суммарную численность составляющих сообщество особей N . Для получения мультифрактального описания пространственной структуры сообщества во всех формулах и выкладках настоящей главы можно просто заменить N на площадь A .

4.1. Монофрактальный анализ структуры сообщества

Начнем с анализа видового богатства. Одум (1975, с. 196–197), обсуждая проблему определения видового богатства на основе упоминавшегося метода разрежения Сандерса (Sanders, 1968), указывает: «Графический анализ имеет два преимущества перед показателями: 1) сглаживается влияние различий в величине проб; 2) не делается никаких специальных предположений о характере математической зависимости. Однако, подобрав уравнения для таких кривых, можно помочь выяснить, какими математическими «законами» определяется зависимость между S и N ».

В свою очередь, Маргалеф предложил аппроксимировать эту зависимость степенным законом: «...зависимость между S и N можно выразить следующим образом:

$$\begin{array}{ccc}
 S = N^0 & S = N^k & S = N^1 \\
 \text{хемостат} & \text{обычная экосистема} & \text{музейная экспозиция}
 \end{array}$$

Степень k – прекрасный индекс разнообразия. Он находится в пределах между 0 и 1. Он не характеризует детали, но может выражать фрактальную самоорганизацию внутри системы» (Маргалеф, 1992, с. 143).

Хемостат демонстрирует нулевое разнообразие, поскольку при любой численности, например культивируемых микроорганизмов, они будут представлены одним видом (монокультурой). Напротив, музейная экспозиция, хотя и представлена чучелами, стремится к максимальному разнообразию, поскольку добавляемые экспонаты остаются в музейной коллекции. Здесь каждый вид представлен одним экспонатом. Кстати, похожая ситуация (нежизнеспособная по выражению Маргалефа) была на Ноевом ковчеге. Реальные сообщества и экосистемы находятся в промежутке между этими крайними случаями. Предположение о том, что видовое богатство обладает степенным скейлингом, мы называем гипотезой Маргалефа.

Степенная зависимость в ортогональных координатах натуральных значений S и N легко преобразуется в линейную в билогарифмических координатах

$$\ln S = k \cdot \ln N, \quad (4.4)$$

где $k = \ln S / \ln N$, $0 \leq k \leq 1$ имеет смысл индекса видового разнообразия Маргалефа. Выражение (4.2) показывает, что видовая структура сообщества (в данном случае видовое богатство) 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.

Рассмотрим следующую очень простую модель некоторого гипотетического сообщества организмов. Предположим, что размер выборки определяется числом попавших в нее особей, каждая из которых принадлежит некоторому виду из генерального реестра. Введем итерационную процедуру, увеличивающую размер выборки втрое на каждом шаге. Пусть при этом численность видов, обнаруженных на предыдущем шаге, удваивается, а численность новых видов в точности совпадает с распределением численностей видов на предыдущей итерации. Процедуру иллюстрирует рис. 4.1.

Очевидно, что в этом случае число обнаруженных в выборке видов S на каждом шаге удваивается, а число особей N утраивается и, следовательно, показатель Маргалефа равен

$$k = \ln S / \ln N = \ln 2 / \ln 3 = 0.63.$$

Заметим, что полученное значение показателя Маргалефа совпадает с фрактальной размерностью канторовского множества (0.63) (см. главу 2), поэтому рассмотренную модель сообщества мы будем называть моделью «С».

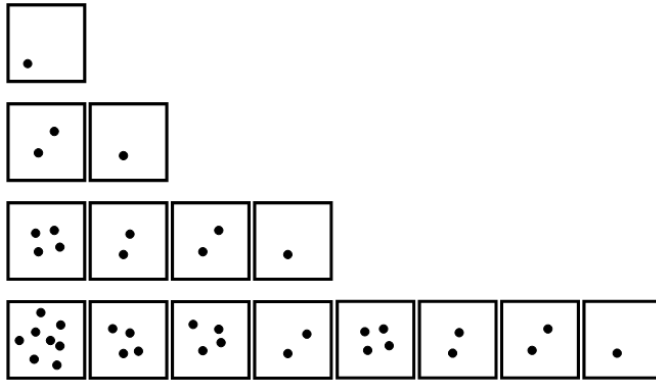


Рис. 4.1. Модель сообщества с показателем Маргалефа, равным фрактальной размерности канторовского множества $k = \ln 2 / \ln 3$ (модель «С»)

Следует подчеркнуть, что рассмотренный выше пример и теоретические положения использованы для характеристики только одного из компонентов видовой структуры – видового богатства. Соответствующим математическим образом являются так называемые монофракталы, т.е. множества, характеризующиеся единственным параметром – фрактальной размерностью. Таким образом, показатель Маргалефа k соответствует фрактальной размерности при описании монофракталов.

Выражения (4.2) и (4.4) эквивалентны утверждению о самоподобии системы. Они показывают, что структура сообщества инвариантна относительно преобразования его численности, выступающей в данном случае эквивалентом масштаба. *Итак, адекватным математическим образом накопления видового богатства при увеличении масштаба являются монофракталы – множества, характеризующиеся единственной фрактальной размерностью.*

Следует отметить, что все алгоритмы расчета фрактальной размерности основаны на степенных законах. Такого рода зависимости характерны для фракталов и являются математическим выражением их свойства самоподобия. Однако, как уже указывалось, это свойство у реальных природных фракталов выполняется лишь на некотором конечном характерном диапазоне масштабов, вне этого диапазона самоподобие и фрактальные свойства пропадают. В рассматриваемом контексте фрактальности видового богатства сообщества эквивалентом масштаба является суммарная численность (N).

Таким образом, видовая структура сообщества может быть представлена в виде фрактала. Фрактальная теория предсказывает, что сама по себе фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта: множества с одинаковой фрактальной размерностью могут иметь различную структуру. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением особей выборки по видам, что ставит вопрос о необходимости применения аппарата мультифрактального анализа.

4.2. Мультифрактальный анализ структуры сообщества

В рамках описания видового богатства роли отдельных видов в формировании структуры сообщества нивелированы: зависимость фиксирует лишь факт наличия того или иного вида в выборке, игнорируя его представленность и степень доминирования. Это обстоятельство указывает на необходимость использования теории мультифракталов – неоднородных фрактальных объектов, для полного описания которых недостаточно введения всего лишь одной величины – фрактальной размерности D , а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно.

4.2.1. Биоэкологическая интерпретация обобщенных фрактальных размерностей. В главе 1 была изложена классическая интерпретация индексов видового разнообразия, определяемых различными мерами на пространстве относительных частот

$$p_i = n_i/N,$$

где $N = \sum_{i=1}^{S(N)} n_i$ – суммарная численность сообщества, а n_i – численность i -го

вида. В контексте применения фрактального формализма для описания видовой структуры сообществ в настоящее время рассматриваются экологические аспекты использования обобщенных энтропий Реньи (Totmeresz, 1995; Ricotta, Avena, 2003), которые тесно связаны с обобщенными размерностями Реньи, являющимися одним из инструментов фрактального анализа (см. гл. 2). Однако для теоретического обоснования применения фрактальной методологии в процедуре измерения видового разнообразия необходимо рассмотреть этот вопрос более подробно.

Введем моменты M_q распределения особей по видам

$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q, \quad (4.5)$$

где непрерывно меняющаяся величина $-\infty \leq q \leq \infty$ называется порядком момента. Момент M_q называют также обобщенной статистической суммой, характеризующейся показателем q .

Для мультифрактальных объектов должен выполняться степенной скейлинг моментов при каждом фиксированном q

$$M_q(N) \propto N^{\tau(q)}, \quad (4.6)$$

где показатель $\tau(q)$ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении масштаба

$$\tau(q) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\ln M_q(N)}{\ln N}.$$

При условии, что степенной скейлинг моментов соблюдается на всем диапазоне от 1 до N , можно записать

$$\tau(q) = \frac{\ln M_q(N)}{\ln N},$$

или

$$\ln M_q(N) = \tau(q) \ln N.$$

Момент M_0 фактически представляет собой число видов (S), и его скейлинг иллюстрирует соотношение (4.4). Значения наклонов графиков $M_q(N)$ составляют вектор $\tau(q)$.

На рис. 4.2 представлены билогарифмические графики зависимости M_q от N моментов с двумя отрицательными и двумя положительными значениями порядка q для двух моделей. Одна из них – представленная выше «канторовская» модель C . Другая, предложенная Д.И. Иудиным (модель I), генерирует сильно неравномерный мультифрактал (алгоритм представлен в подписи к рис. 4.2). Моменты с $q < 1$ степенным образом увеличиваются с ростом масштаба, моменты с $q > 1$ степенным образом снижаются. Следует обратить внимание на снижение наклонов $\tau(q)$ с ростом q .

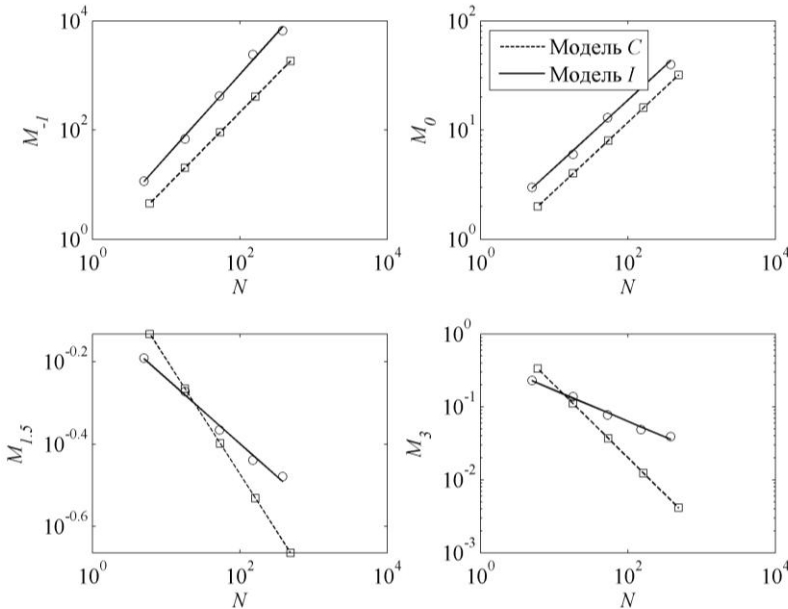


Рис. 4.2. Графики скейлинга моментов M_q в билогарифмических координатах

Алгоритм построения модели C описан в гл. 4.1 (см. также рис. 4.1).

Алгоритм построения модели I : на каждой итерации i сообщество формируется из 3 блоков: 1) доминант итерации ($i-1$) увеличивается на $2i$, 2) блок видов, имеющих численности видов итерации ($i-1$), 3) блок видов, имеющих численности от 1 до i

Заметим, что в случае равнопредставленности видов, когда все p_i равны между собой, $p_i = 1/S$, скейлинг моментов при различных q описывается очень простой формулой:

$$M_q(N) = S(N)^{1-q}.$$

Если вспомнить, что зависимость числа видов S от N описывается формулой Маргалефа, то для показателя $\tau(q)$ в случае равнопредставленности мы получим

$$\tau(q) = k(1 - q).$$

Характерный для монофракталов линейный характер зависимости $\tau(q)$, представленный в последнем соотношении, утрачивается в случае неравномерного распределения (что типично для реальных сообществ), при этом зависимость показателя $\tau(q)$ (называемого в литературе показателем массы) от порядка момента становится существенно нелинейной (рис. 4.3).

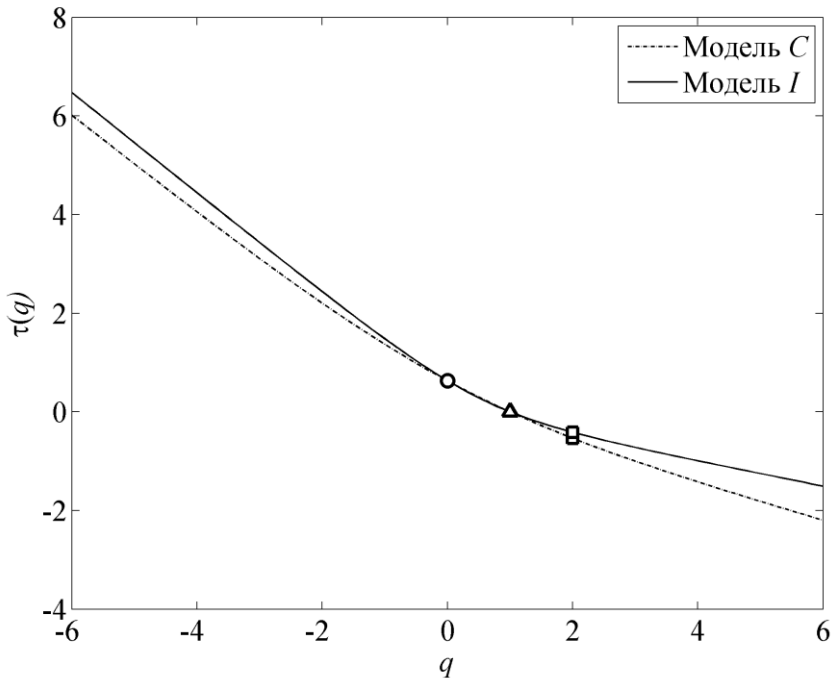


Рис. 4.3. Графики зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для моделей C и I

Для выявления степени отклонения от линейности функции $\tau(q)$ в теории мультифракталов используют аппарат обобщенных размерностей. В рассматриваемом случае анализа структуры сообщества обобщенные размерности Реньи определяются как:

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}. \quad (4.7)$$

Предположим, что степенной скейлинг моментов M_q строго соблюдается на всем диапазоне масштабов от 1 до N . Тогда обобщенные размерности можно оценить по упрощенной формуле

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}. \quad (4.8)$$

Выясним теперь, какой экологический смысл имеют обобщенные фрактальные размерности D_q для некоторых конкретных значений q . Так, при $q = 0$ из выражения (4.5) следует, что

$$M_0(N) = S(N).$$

С другой стороны, согласно формулам (4.6) и (4.7),

$$M_0(N) \approx N^{\tau(0)} = N^{D_0}.$$

Сопоставляя эти два равенства, приходим к соотношению Маргалефа

$$D_0 = k = \frac{\ln S(N)}{\ln N}.$$

С точки зрения математики эта величина представляет собой обычную хаусдорфову размерность множества. Она является наиболее грубой характеристикой мультифрактала и не несет информации о его статистических свойствах. В биоэкологической интерпретации величина D_0 также представляет собой обычную фрактальную размерность сообщества, не характеризующую его тонкую структуру и статистические особенности.

Выясним теперь смысл величины D_1 . Поскольку при $q = 1$, в силу условия нормировки вероятности (4.5), первый момент равен

$$M_1 = 1,$$

то $\tau(1) = 0$. Таким образом, имеем неопределенность в выражении (4.8) для D_1 . Раскроем эту неопределенность с помощью операции предельного перехода. Полагая $q = 1 + \varepsilon$, где $|\varepsilon| \ll 1$, используем очевидное представление

$$p_i^q = p_i p_i^{q-1} = p_i \exp[(q-1) \ln p_i].$$

В силу малости аргумента экспоненты, используем известную асимптотику

$$\exp(x) \approx 1 + x$$

при $|x| \ll 1$, тогда

$$p_i \exp[(q-1) \ln p_i] \approx p_i [1 + (q-1) \ln p_i]$$

и

$$p_i^q \approx p_i [1 + (q-1) \ln p_i].$$

Подставляя последнее выражение в формулу (4.5), получаем

$$\lim_{q \rightarrow 1} M_q = \sum_{i=1}^S p_i + (q-1) \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i.$$

Согласно условию нормировки, первая сумма в последнем выражении равна единице и

$$\lim_{q \rightarrow 1} M_q = 1 + (q-1) \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i.$$

Вспоминая, что $\ln(1+x) \approx x$ при $|x| \ll 1$, получаем

$$\lim_{q \rightarrow 1} \ln M_q = \lim_{q \rightarrow 1} \ln \left\{ 1 + (q-1) \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \right\} = (q-1) \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i .$$

Таким образом, окончательно имеем

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N}, \quad (4.9)$$

где с точностью до знака числитель представляет собой энтропию фрактального множества или информационный индекс Шеннона

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i .$$

Такое определение энтропии множества полностью идентично используемому в термодинамике, где под p_i понимается вероятность обнаружить систему в квантовом состоянии i . Основываясь на подобных соображениях, К. Шеннон обобщил понятие энтропии, известное в термодинамике, на абстрактные задачи теории передачи и обработки информации. Для этих задач энтропия стала мерой количества информации, необходимой для определения системы в некотором положении. Другими словами, она является мерой нашего незнания о системе. В полной мере это относится и к проблеме видового богатства. Действительно, величина D_1 характеризует информацию, необходимую для определения местоположения особи в некоторой ячейке – виде. В связи с этим обобщенную фрактальную размерность D_1 часто называют информационной размерностью. Она показывает, как информация, необходимая для определения принадлежности особи тому или иному виду, возрастает при увеличении числа особей.

Рассмотрим еще один частный случай, $q = 2$, и покажем, какой биоэкологический смысл имеет обобщенная фрактальная размерность D_2 . Для нее справедливо следующее выражение:

$$D_2 = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\ln \sum_{i=1}^S p_i^2}{\ln N} .$$

Тогда для $q = 2$, в соответствии с выражением (1.12),

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

или

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

где $\frac{1}{C} = D_S$, (1.13) – известный в экологической литературе индекс видового разнообразия Симпсона. Разберем случай $q = 2$ более подробно. Для этого определим парную корреляционную функцию

$$\mathfrak{Z}(N) = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{n,m} \delta_{s(n)s(m)}, \quad (4.10)$$

где суммирование проводится по всем парам (m, n) особей, попавших в выборку размера N ; $\delta_{s(n)s(m)}$ – символ Кронекера, т.е. $\delta_{s(n)s(m)} = 1$, если $s(n) = s(m)$, и $\delta_{s(n)s(m)} = 0$, если $s(n) \neq s(m)$, $s(n)$ – номер вида из реестра видов в выборке размера N . Сумма в выражении (4.10) определяет число пар особей (m, n) , принадлежащих одному виду. Поэтому, поделенная на $N(N-1)/2$ – полное число пар, она определяет вероятность того, что две наугад взятые особи принадлежат одному и тому же виду². Очевидно, что ненулевой вклад в сумму (4.10) будут вносить только пары особей, принадлежащие к одному виду. Другими словами:

$$\frac{2}{N(N-1)} \sum_{n,m} \delta_{s(n)s(m)} = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{i=1}^{S(N)} n_i(n_i-1)/2,$$

где, напомним, n_i – представленности различных видов. В асимптотике больших численностей, когда единицей можно пренебречь по сравнению с N , мы получаем

$$\mathfrak{Z}(N) \cong \sum_{i=1}^S \frac{n_i^2}{N^2} = \sum_{i=1}^S p_i^2.$$

Таким образом,

$$\mathfrak{Z}(N) \cong N^{-D_2}, \quad (4.11)$$

т.е. обобщенная размерность D_2 определяет зависимость корреляционной функции $\mathfrak{Z}(N)$ от N в пределе больших численностей. По этой причине величину D_2 в литературе называют корреляционной размерностью.

Наконец, рассмотрим случай для $q = 1/2$:

$$D_{1/2} = \frac{\ln \mu}{\ln N}, \text{ или } \mu = N^{D_{1/2}},$$

где $\mu = \left[\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right]^2 = \left[\sum_{i=1}^S p_i^{1/2} \right]^2$ – известный в экологической литературе индекс Животовского (Животовский, 1980).

Заметим, что выразить долю редких видов Животовского $h = 1 - \mu/S$ легко можно через $h = 1 - N^{D_{1/2} - D_0}$.

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 $q = -1$

² Эту же вероятность можно определить по-другому. Величина p_i представляет собой вероятность попадания точки в i -ю ячейку с размером ε . Следовательно, величина p_i^2 представляет собой вероятность попадания в эту ячейку двух точек. Суммируя p_i^2 по всем занятым ячейкам, получаем вероятность того, что две произвольно выбранные точки из множества лежат внутри одной ячейки с размером ε . Следовательно, расстояние между этими точками будет меньше или порядка ε .

$$D_{-1} = \frac{1}{2} \frac{\ln M_{-1}}{\ln N},$$

где наибольший вклад в значение величины момента M_{-1} , представляющего собой сумму обратных частот, дают именно редкие виды

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

Можно продолжить вычисления и получить весь спектр обобщенных размерностей D_q для любых q в интервале от $-\infty$ до ∞ . Соответствующий график зависимости $D_q(q)$ для моделей C и I представлен на рис. 4.4. Видно, что функция $D_q(q)$ является невозрастающей: $\dots \geq D_{-1} \geq D_0 \geq D_1 \geq D_2 \dots$. Равенство в последнем соотношении достигается лишь в случае равнопредставленности видов, когда все обобщенные размерности равны показателю Маргалефа $D_q = k$.

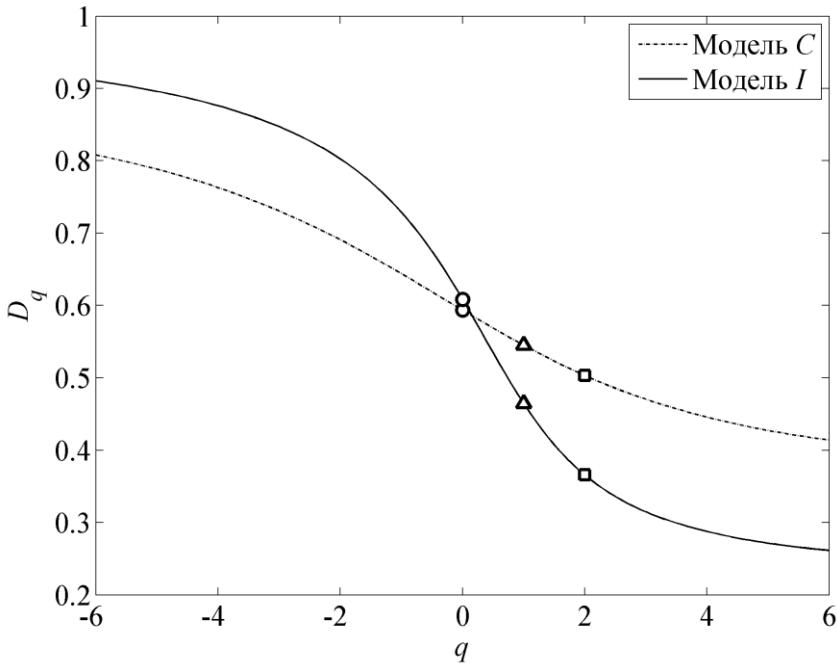


Рис. 4.4. Спектры обобщенных размерностей Реньи D_q

Обобщенные размерности не зависят от числа видов и численности сообщества, являясь своеобразными структурными инвариантами однотипных систем, отличающихся друг от друга размерами. В отличие от них, часто используемые индексы Симпсона (C , D_S) и Шеннона (H) зависят и от численности, и от числа видов: $D_S = 1/C = N^{D_2} = S^{D_2/D_0}$ 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 дополнительной нормировки. Так, например, разделив индекс Шеннона на логарифм числа видов, получим индекс эквитабельности Пиелу (Pielou, 1969), который уже не зависит от числа видов и инвариантен относительно роста размеров системы

$$E = \frac{H}{\ln S} = \frac{D_1}{D_0}. \quad (4.12)$$

Заметим, что индекс эквитабельности Симпсона

$$C = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S p_i^2} \quad \text{или} \quad D_S/S$$

инвариантом не является:

$$\frac{D_S}{S} = \frac{N^{D_2}}{S} = N^{D_2-k}. \quad (4.13)$$

Вообще, полное число инвариантов бесконечно: любые обобщенные размерности D_q и их отношения не зависят от размера выборки.

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

Итак, обобщенные фрактальные размерности, являющиеся инструментом мультифрактального анализа, отражают структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов.

Представление о структурном самоподобии сообществ позволяет не только найти связь между известными индексами, применяемыми для оценки видового разнообразия, но и ввести целый ряд новых.

4.2.2. Мультифрактальный спектр. Предположим, что мы постепенно увеличиваем масштаб, мерой которого служит размер выборки N , при этом, разумеется, увеличиваются и численности представителей отдельных видов n_i . Как меняются эти численности с ростом размера выборки N ? Или, другими словами, как ведут себя компоненты вектора относительной значимости видов $p = (p_1, \dots, p_S)$? Для ответа на поставленный вопрос удобно ввести так называемый показатель сингулярности a_i для данной частоты p_i

$$p_i(N) \propto N^{-a_i}, \quad (4.14)$$

показывающий, насколько быстро убывает относительная представленность конкретного вида при увеличении масштаба. Чем меньше a_i , тем медленнее это убывание и тем выше представленность соответствующих видов (тем бо-

лее плотное подмножество мы имеем). Для набора равнопредставленных видов (монофрактал), когда

$$p_i = \frac{1}{S} \propto N^{-k},$$

показатели сингулярности для всех видов равны индексу Маргалефа k . В случае мультифрактальной структуры (т.е. фрактальной структуры, состоящей из монофракталов с различными размерностями Хаусдорфа) мы имеем целый спектр сингулярностей: $a_{\min} < a_i < a_{\max}$. Ширина спектра характеризует степень контраста между редкими и доминантными видами. Для набора равнопредставленных видов этот контраст отсутствует, и спектр сингулярностей стягивается в точку. Заметим, что поскольку относительная численность редких видов не может убывать быстрее, чем $1/N$ (найден хотя бы один представитель вида), максимальное значение показателя сингулярности в рассматриваемой нами проблеме видового разнообразия не может превышать единицы: $a_{\max} \leq 1$. Очевидно далее, что для доминантных видов их абсолютная численность не может увеличиваться быстрее, чем N , и, таким образом, $a_{\min} > 0$.

Следующий шаг – это выяснение того, как много подмножеств (видов) с данной сингулярностью a_i содержится в сообществе. Другими словами, нужно найти размерность $f(a_i)$ фрактала с сингулярностью a_i внутри сообщества. По определению, число видов с показателем сингулярности a_i есть

$$s(a_i, N) \propto N^{f(a_i)}. \quad (4.15)$$

Заметим сразу, что для набора равнопредставленных видов, когда $a_i = k$,

$$s(a_i, N) = s(k, N) = S \propto N^{f(k)} = N^k$$

и, таким образом,

$$f(a = k) = k. \quad (4.16)$$

Используем теперь (4.14) в выражении (4.5) для моментов распределения особей по видам

$$M_q(N) \propto \lim_{N \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^{S(N)} N^{-qa_i} \propto N^{\tau(q)}. \quad (4.17)$$

Далее перейдем от суммирования по видам к суммированию по показателю сингулярности a_i

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \sum_{a_{\min}}^{a_{\max}} s(a_i, N) N^{-qa_i} \propto N^{\tau(q)}. \quad (4.18)$$

В последнем соотношении мы можем формально перейти к интегрированию, полагая, что a меняется непрерывно с плотностью $\rho(a)$, так что число фракталов с размерностями в интервале $(a, a + da)$ будет подчиняться закону

$$s(a_i, N) = da\rho(a)N^{f(a)}. \quad (4.19)$$

Очевидно, что интегрирование (4.19) по всем индексам сингулярности дает полное число видов сообщества

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \int_{a_{\min}}^{a_{\max}} d\rho(a) N^{f(a)} = S. \quad (4.20)$$

При этом, разумеется, выполняется и условие нормировки

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \int_{a_{\min}}^{a_{\max}} d\rho(a) = 1. \quad (4.21)$$

Переходя в (4.18) к интегрированию по показателю сингулярности, получаем

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \int_{a_{\min}}^{a_{\max}} d\rho(a) N^{f(a)-qa} \propto N^{\tau(q)}. \quad (4.22)$$

Нетрудно заметить, что при $N \rightarrow \infty$ наибольший вклад в значение интеграла (4.22) дает узкая область интегрирования с максимальным (по переменной a) показателем степени. Очевидно, что этот экстремум определяется двумя условиями:

$$[f(a) - qa]' = 0, \quad [f(a) - qa]'' > 0, \quad (4.23)$$

откуда немедленно получаем

$$f'(a_0) = q, \quad f''(a_0) < 0. \quad (4.24)$$

Важно подчеркнуть, что в последнем выражении величина a_0 уже является функцией q . Заменяя теперь значение интеграла в (4.22) значением подынтегральной функции в точке экстремума, или точке перевала (поэтому такой метод оценки интеграла от расходящейся функции называется методом перевала), с учетом нормировки (4.21) для $\rho(a)$ получаем

$$\lim_{N \rightarrow \infty} N^{f(a_0) - qa_0} \int_{a_{\min}}^{a_{\max}} d\rho(a) \propto N^{\tau(q)}. \quad (4.25)$$

Откуда немедленно следует равенство соответствующих степеней:

$$\tau(q) = -qa_0(q) + f(a_0(q)). \quad (4.26)$$

Вместе с первым из условий (4.24), уравнение (4.26) определяет преобразование Лежандра $\tau(q)$ функции $f(a)$. Преобразование Лежандра инволютивно, т.е. его квадрат равен тождественному преобразованию: если $f(a)$ при преобразовании Лежандра переходит в $\tau(q)$, то преобразование Лежандра от $\tau(q)$ будет снова $f(a)$:

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q). \end{cases} \quad (4.27)$$

Геометрический смысл преобразования Лежандра состоит в следующем (Арнольд, 2000). Рассмотрим множество всех невертикальных прямых на плоскости (t, x) . Прямая задается своим уравнением $x = at - b$. Таким образом, невертикальные прямые можно рассматривать как точки на плоскости (a, b) . Эта плоскость называется двойственной к исходной плоскости. Рас-

смотрим на плоскости (t, x) гладкую кривую $x = g(t)$. Касательная к этой кривой меняется при движении вдоль кривой. Соответствующая касательная точка двойственной плоскости описывает при этом некоторую кривую, которая является графиком функции $b = f(a)$, представляющей собой преобразование Лежандра исходной функции.

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 рис. 4.5 показаны мультифрактальные спектры видовой структуры модельных сообществ C и I . Экстремум спектра $f_{\max} = f(a(q=0)) = k$ совпадает с индексом разнообразия Маргалефа и соответствует монофрактальной размерности распределения. Правая нисходящая ветвь спектров на рис. 4.5 соответствует отрицательным q . Вид этой части спектра определяется вкладом в сумму в выражении (4.5) видов с минимальной численностью (редких видов): при больших отрицательных величинах порядка момента их вклад становится определяющим, подавляя влияние других элементов структуры.

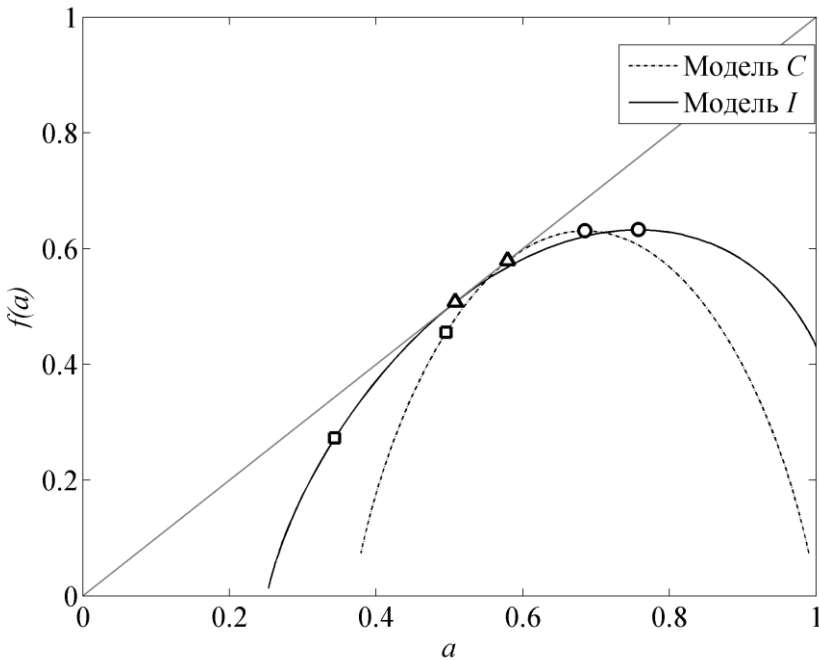


Рис. 4.5. Мультифрактальные спектры видовой структуры модельных сообществ. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла

Наличие на левой восходящей ветви графика спектра (соответствующей положительным q) точек, лежащих по оси « a » близко к нулю, означает присутствие в сообществе сильных доминантов, причем чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование.

В случае равнопредставленности видов спектральная функция $f(a)$ стягивается в точку, лежащую на прямой $f(a) = a$.

Таким образом, *теория предсказывает, что при равнопредставленности видов мультифрактальная структура сообщества может разрушаться.*

Существует еще одна характерная точка $a_H = a$ ($q = 1$) кривой $f(a)$:

$$\left. \frac{d}{da} \cdot f(a) \right|_{a=a_H} = 1, \quad (4.28)$$

в которой прямая, проведенная через начало координат под углом 45° к положительному направлению оси a (биссектриса координатного угла $f(a) = a$), касается кривой $f(a)$. В этой точке значения индекса сингулярности и спектральной функции равны друг другу и совпадают с обобщенной размерностью $D_1 = H/\ln N$:

$$f(a_H) = a_H = \frac{H}{\ln N}. \quad (4.29)$$

То, что биссектриса координатного угла $f(a) = a$ и график функций $f(a)$ касаются друг друга именно в точке (D_1, D_1) , вовсе не случайно. Напомним, что $f(a(1))$ — это значение фрактальной размерности того подмножества в сообществе, которое дает наибольший вклад в момент при $q = 1$. Но при $q = 1$ момент M_1 в силу условия нормировки равен 1 и не зависит от числа особей N . Следовательно, этот наибольший вклад должен быть также порядка единицы. Поэтому в этом (и только в этом) случае представленности соответствующих видов $p_i \cong N^{-\alpha_i}$ обратно пропорциональны числу имеющихся видов $s(a) \cong N^{f(a)}$, т.е. $f(a) = a$.

Итак, введенный индекс сингулярности a характеризует асимптотическое поведение подмножества видов с фрактальной размерностью $f(a)$ при увеличении численности. Как уже отмечалось, он характеризует скорость убывания удельного числа представителей конкретного вида при росте суммарной численности сообщества N :

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

При этом чем более низкое значение имеет индекс сингулярности a , тем медленнее убывает численность вида и, следовательно, мы имеем дело с более представительным, или доминирующим видом.

В свою очередь, 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 .

Подчеркнем, что индексы сингулярности мультифрактальной видовой структуры сообщества характеризуют скорость уменьшения относительной численности видов с ростом масштаба сообщества. В свою очередь, *график мультифрактального спектра (спектра сингулярностей) есть геометрическое место точек, соответствующих бесконечному набору обобщенных фрактальных размерностей, включающих, в качестве нормированных эквивалентов, все известные показатели видовой структуры сообщества.*

Следовательно, мультифрактальный спектр распределения особей по видам объединяет в себе фрактальные размерности распределения с индексами

сингулярности отдельных видов, что существенно расширяет возможности традиционного анализа видового разнообразия. Можно заключить, что *мультифрактальный спектр является обобщенным геометрическим образом видовой структуры сообщества и средством ее визуализации.*

4.3. Биоэкологическая интерпретация мультифрактального спектра

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

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

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

Сообщество A имеет 9 видов с общей численностью 333, а сообщество B всего 3 вида с общей численностью 111. В этих двух сообществах можно условно выделить три группы видов: доминирующие ($n_i = 100$), обычные ($n_i = 10$) и редкие ($n_i = 1$). Разумеется, наличие всего одной выборки не дает нам возможности провести мультифрактальный анализ и построить соответствующий спектр. Тем не менее, будем предполагать, что сообщества A и B асимптотически самоподобны и в качестве второй точки для построения спектра будем использовать очевидную выборку (1; 1): одна особь – один вид.

Мультифрактальные спектры для этих сообществ представлены на рис. 4.6. Очевидно, что разнообразие во всех трех группах в сообществе A (по три вида) больше, чем в сообществе B (только по одному виду). Соответственно спектр для сообщества A везде выше спектра для сообщества B (фрактальные размерности подмножеств сообщества A , характеризующие разнообразие в этих подмножествах, больше размерностей аналогичных подмножеств сообщества B). Степень доминирования в сообществе B выше, поэтому крайняя левая точка спектра находится ближе к нулю.

Рассмотрим еще три сообщества:

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

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

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

Эти сообщества обладают сходной структурой, выражающейся в том, что левые восходящие ветви спектров (рис. 4.7) практически полностью совпадают. Отличия же наблюдаются в области редких видов. Единственный редкий вид сообщества D имеет большую представленность по сравнению с единственным редким видом сообщества C ; на спектрах это проявляется в том, что крайняя правая точка спектра (соответствующая подмножеству наиболее редких видов) для сообщества D расположена левее аналогичной точки спектра для сообщества C . Сообщество E имеет три редких вида с минимальной представленностью ($n_{\min} = 1$), поэтому правая ветвь спектра для сообщества E расположена выше соответствующих ветвей спектров для сообществ C и D .

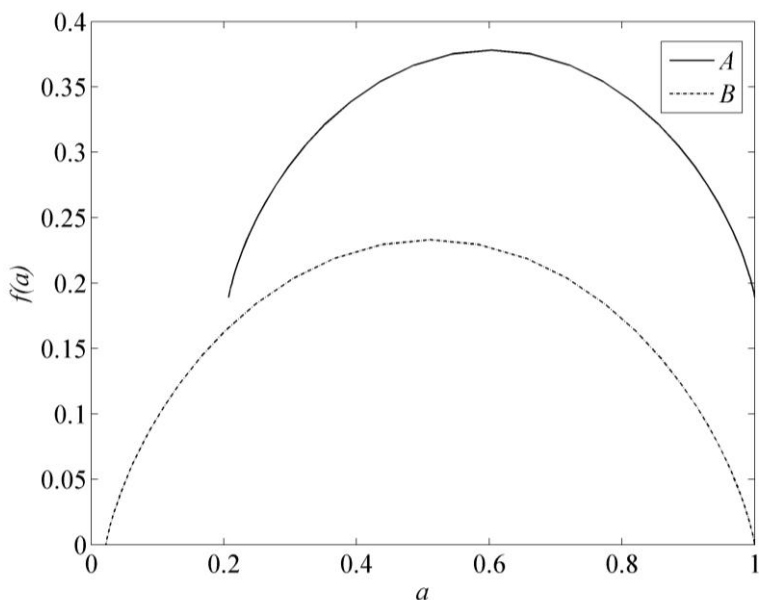


Рис. 4.6. Мультифрактальные спектры для гипотетических сообществ *A* и *B*

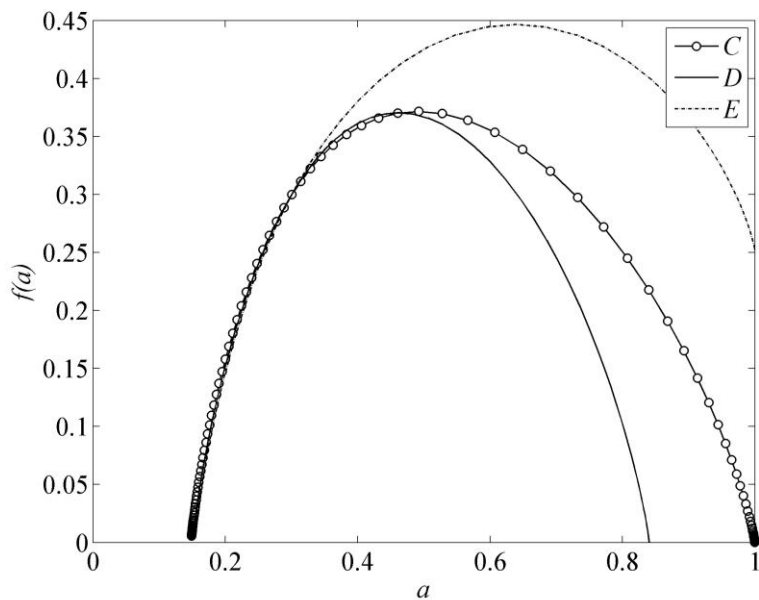


Рис. 4.7. Мультифрактальные спектры для гипотетических сообществ *C*, *D* и *E*

Основные выводы о разнообразии и доминировании в рассмотренных гипотетических сообществах, полученные посредством мультифрактального анализа, можно сделать и при использовании традиционных индексов (табл. 4.1). Так, например, сообщества *A* и *B* резко отличаются по разнообразию и по выравненности, о чем свидетельствуют индексы Шеннона, Симпсона, Пиелу.

Показатели видового разнообразия модельных сообществ

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

Особого обсуждения в данном случае заслуживает поведение доли редких видов h Животовского, поскольку это практически единственный индекс, специально созданный для анализа редких видов, тогда как другие традиционные индексы не придают этой группе значения, хотя о роли редких видов в структуре сообщества говорит и правило экологической неаддитивности А.П. Левича (1980). В сообществах *A* и *B* доля редких видов одинакова. Сообщества *C* и *D* содержат по одному относительно редкому виду, однако в сообществе *D* этот вид менее редок, поэтому показатель h больше в сообществе *C*. Сообщество же *E* включает 3 редких вида и, соответственно, доля здесь еще больше. Таким образом, результаты мультифрактального анализа приведенных гипотетических сообществ находятся в полном соответствии с результатами анализа с использованием традиционных экологических индексов. Преимущество же мультифрактального спектра заключается в том, что он объединяет информацию о разных аспектах разнообразия (традиционно получаемую через множество различных индексов) и представляет собой наглядную графическую иллюстрацию.

Резюмируем биоэкологическую интерпретацию мультифрактального спектра. Следует сразу отметить, что при таком подходе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью. Так, например, можно выделить подмножество доминирующих видов, подмножество субдоминантов и т.д. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать видовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также

можно интерпретировать как скорость убывания доли вида (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки. Левая и правая ветви мультифрактального спектра отражают присутствие в сообществе доминантов и редких видов соответственно. Таким образом, ширину 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 стягивается 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. Однако в этом нет непреодолимого противоречия. Дело в том, что различные индексы разнообразия придают разное значение видам с отличающейся представленностью. Так, например, известно, что основной вклад в индекс разнообразия Симпсона вносят широко представленные виды. Поэтому различные индексы разнообразия действительно в большей степени характеризуют отдельные группы видов с определенной представленностью. Для получения же полной информации о структуре сообщества необходимо рассмотрение всего спектра индексов. Таковую возможность и предоставляет мультифрактальный анализ.

4.4. Соотношение мультифрактального и рангового описания структуры сообщества

В заключение этой главы остановимся на важном вопросе о соотношении мультифрактального описания видового разнообразия с традиционным подходом, основанным на ранговых распределениях. Исторически математические модели распределений обилий и частот видов (ранговые и частотные распределения) предлагались и применялись как для адекватного описания эмпирических распределений, так и с целью использования параметров этих моделей в качестве показателей для описания структуры сообщества. Частотные распределения, по сравнению с ранговыми, дают более интегральное отражение видовой структуры. Форма частотных распределений определяется соотношением частот редких видов и видов средней численности, в итоге доминантные виды формируют «хвосты» распределений и оказывают незначительную роль при аналитической оценке параметров распределений. Напротив, форма и параметры ранговых распределений, непосредственно отражающих видовую структуру сообщества, сильно зависят от соотношения немногих обильных видов, подверженных воздействию неопределенного числа случайных факторов (Песенко, 1982).

Ранг – это уровень в иерархически организованном множестве элементов. Ранговые распределения используют при анализе сложных многокомпонентных систем самой различной природы: социальных систем (табеля о рангах),

систем живых организмов (классы, отряды, семейства, виды), техноценозов (номенклатура изделий). Ранги упорядочены значениями натурального ряда и определяют разбиение системы на компоненты, характеризующиеся определенным статусом (доходом, распространенностью, стоимостью, потреблением электроэнергии и т.п.). Каждому рангу отвечает определенная численность его представителей, что позволяет говорить о представленности того или иного ранга как функции соответствующего ему статуса. В любой системе существуют компоненты, сравнительно немногочисленные, но обладающие, в определенном смысле, высоким статусом, и сравнительно многочисленные компоненты с низким статусом, причем по мере понижения статуса число разных компонентов с этим статусом увеличивается. В главе 1 упоминались подобные квазигиперболические зависимости, применяемые в различных научных дисциплинах.

В экологии для описания структуры сообщества также традиционно применяется целый ряд теоретических ранговых распределений: экспоненциальное, гиперболическое, дзета-модель, модель «разломанного стержня» и др. (Левич, 1980; Песенко, 1982). Напомним, что каноническая модель рангового распределения представляет собой формальную зависимость численности вида от его ранга, а параметры моделей представляют собой показатели видового разнообразия (Левич, 1980). Нас интересуют, прежде всего, различные параметризации ранговых распределений, т.е. их формальные модели. По мнению признанного эксперта в этой области А.П. Левича, «...при существующей точности оценки численности организмов в группах сообщества: 1) нет смысла применять более чем однопараметрические модели распределений и 2) различные однопараметрические модели эквивалентны в пределах имеющейся точности измерений численностей»³.

Возьмем для определенности гиперболическую модель

$$n_i = \frac{n_1}{i^\beta},$$

где n_1 – численность наиболее обильного вида, i – ранг, а параметр β варьирует от бесконечности при «супердоминировании» до 0 при полной выравненности.

Принципиально важной при использовании фрактального анализа видового разнообразия является возможность изменения объема выборки, представляющей исследуемое сообщество. Поэтому для проведения желаемого сопоставления фрактального описания видового разнообразия с традиционным подходом, основанным на ранговых распределениях, мы должны иметь дело с целым семейством распределений с фиксированным параметром β , но с переменным n_1 . При этом расчет полной численности модельного сообщества осуществляется по следующей очевидной формуле:

$$N = \sum_i n_i = \sum_i \left[\frac{n_1}{i^\beta} \right],$$

³ А.П. Левич, из переписки с Д.Б. Гелашвили.

где квадратные скобки означают взятие целой части числа. Ясно, что в сумму дадут вклад только члены с ненулевой целой частью. Именно количество таких рангов (i) и будет соответствовать обнаруженному числу видов S . Примеры модельных ранговых распределений показаны на рис. 4.8–4.11. На рис. 4.8 и 4.9, соответственно в нормальных и билогарифмических координатах, представлены ранговые распределения при фиксированном значении β и различных n_1 .

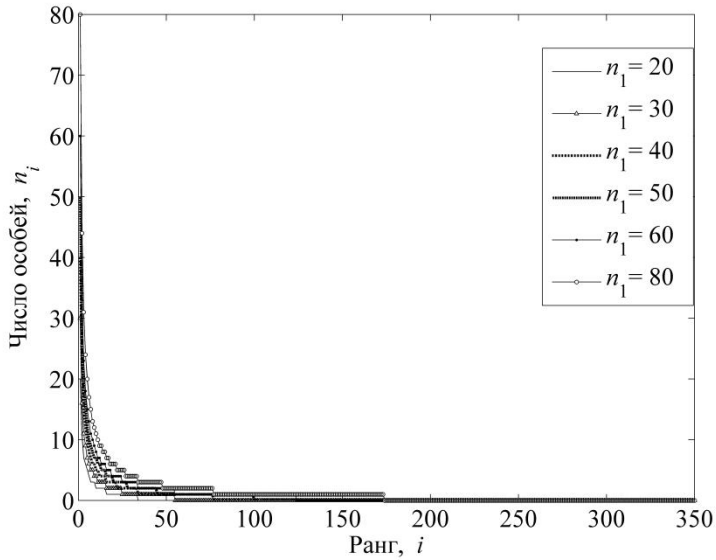


Рис. 4.8. Ранговые распределения в нормальных координатах при фиксированном значении $\beta = 0.85$

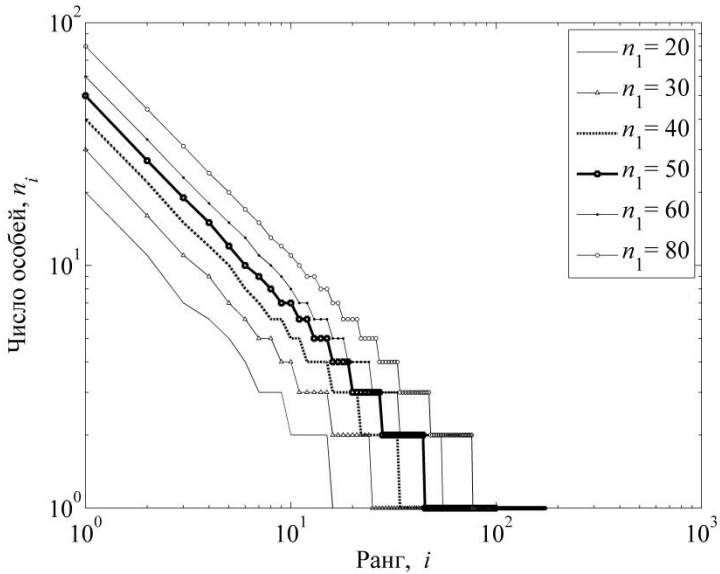


Рис. 4.9. Ранговые распределения в билогарифмических координатах при фиксированном значении $\beta = 0.85$

На рис. 4.10 и 4.11 (также в нормальных и билогарифмических координатах) представлены ранговые распределения при фиксированном значении n_1 и различных β .

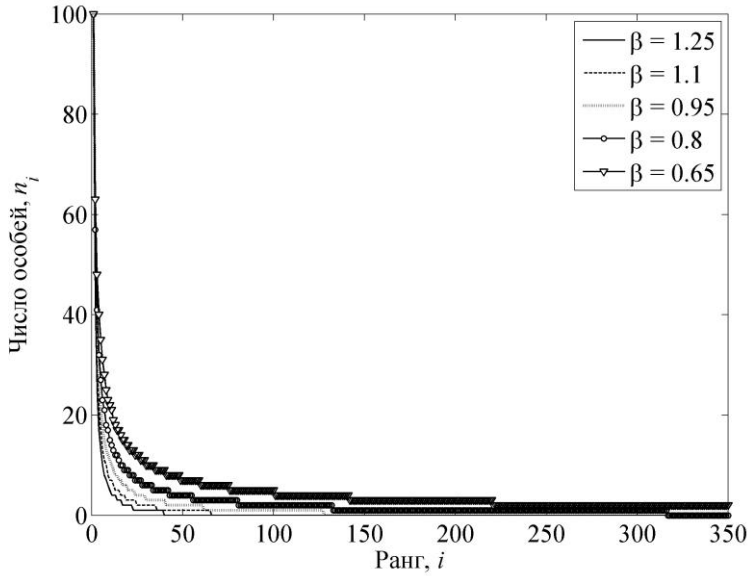


Рис. 4.10. Ранговые распределения в нормальных координатах при фиксированном значении $n_1 = 100$

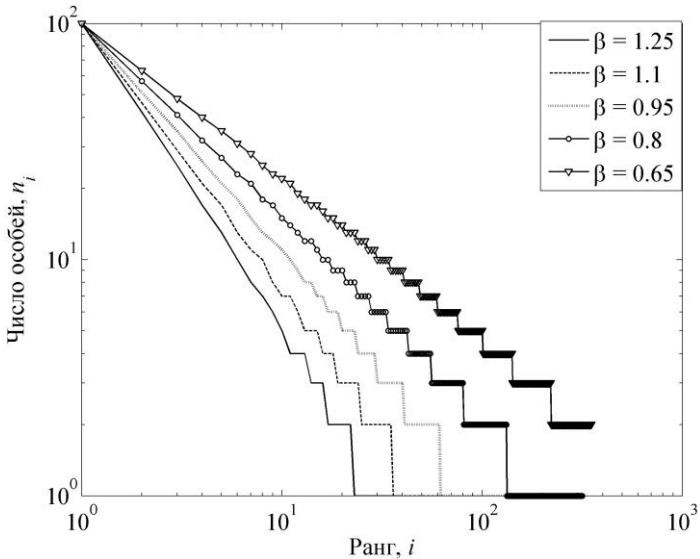


Рис. 4.11. Ранговые распределения в билогарифмических координатах при фиксированном значении $n_1 = 100$

Построим теперь зависимость $S(N)$. Результат для различных β представлен на рис. 4.12.

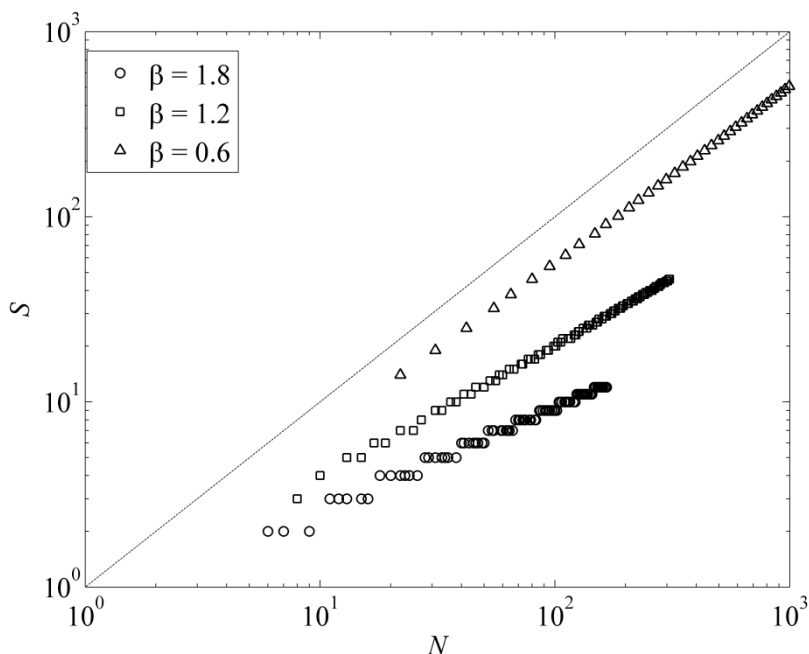


Рис. 4.12. Зависимость числа видов от численности модельного сообщества с гиперболическим ранговым распределением с различными показателями β (в билогарифмических координатах)

Видно, что гиперболическая модель вполне соответствует гипотезе Маргалефа

$$S = N^k.$$

Причем показатель Маргалефа k стремится к единице при уменьшении показателя β до нуля (полная выравненность в музейной экспозиции) и, наоборот, $k \rightarrow 0$ при $\beta \rightarrow \infty$ (супердоминирование).

Поведение моментов, рассчитанных по видам с ненулевой представленностью, показано на рис. 4.13 и 4.14. Рис. 4.13 демонстрирует эффекты, связанные с ограничением количества обнаруженных видов (S). Видно, что кажущееся «насыщение» в поведении моментов обусловлено искусственным ограничением видового реестра.

Исследователь может встретиться на практике и с другой аномалией в поведении моментов. Ее иллюстрирует рис. 4.14, на котором поведение ненулевых моментов показано при различных β .

Видно, что при больших значениях $\beta = 1.7$ (супердоминирование) основной вклад в значение соответствующего момента M_q вносит один вид (доминант). Таким образом, при малом объеме выборки ($N < 10^1$) значение моментов не меняется. При увеличении объема выборки ($N > 10^1$) в условиях супердоминирования скейлинг M_q существенно отличается от линейного. Напротив, при уменьшении β (выравнивании), что эквивалентно возрастанию

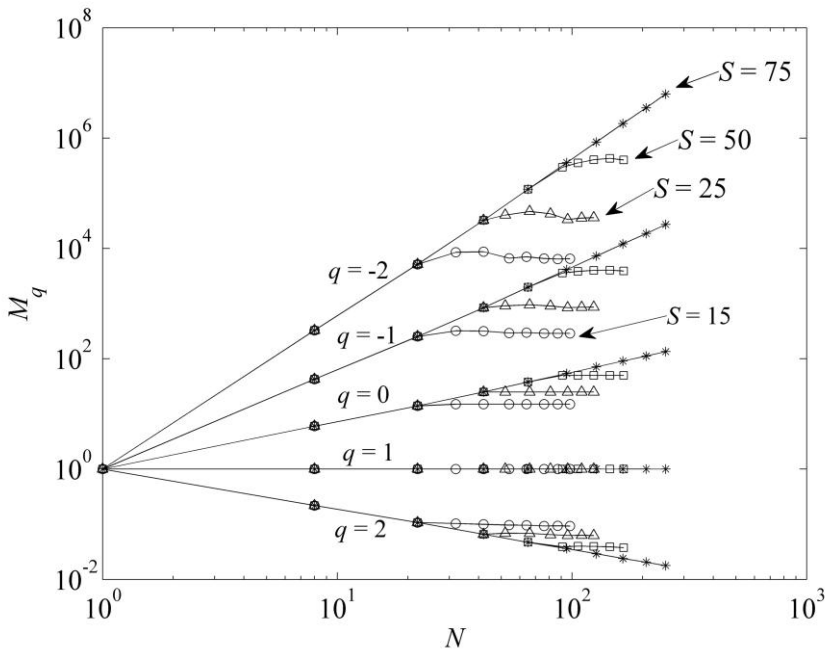


Рис. 4.13. Эффекты, связанные с ограничением количества рангов (уменьшением видового богатства)

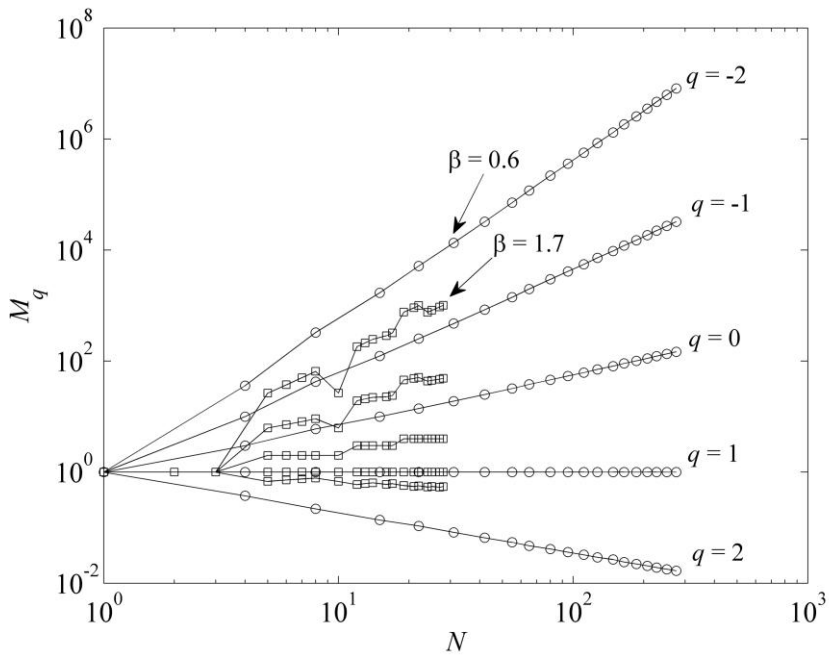


Рис. 4.14. Эффекты, связанные с сильно выраженным доминированием

видового богатства, скейлинг M_q отвечает критерию линейности, что позволяет перейти к мультифрактальному анализу.

Используя семейство ранговых распределений с фиксированным β , можно построить и мультифрактальное описание модельного сообщества. Соответствующие спектры представлены на рис. 4.15.

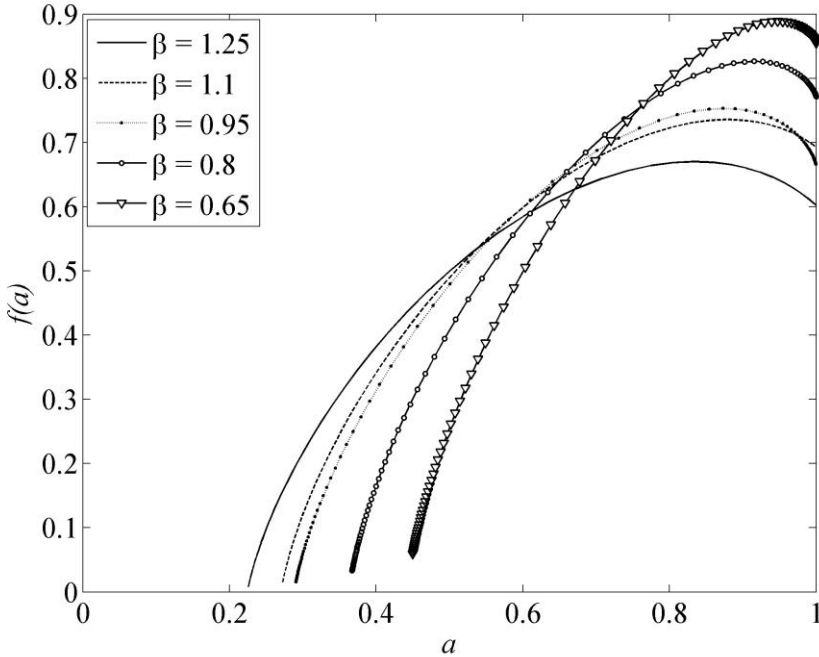


Рис. 4.15. Мультифрактальные спектры, соответствующие различным показателям рангового распределения

Резюме

Материалы, представленные в настоящей главе, дают теоретическое обоснование мультифрактальности, или сложного скейлинга в структуре сообщества. Ключевым моментом является теоретическое предсказание потери мультифрактальности в структуре сообщества при выравнивании представленностей отдельных видов – переходу к однородной (гомогенной) и, следовательно, более простой монофрактальной структуре. Такие простые, или монофрактальные объекты являются однородными в том смысле, что их скейлинговые характеристики остаются неизменными в любом диапазоне масштабов. Как было показано, монофрактал является математическим образом только видового богатства. Переход к монофрактальности имеет вполне внятную, но идеализированную экологическую интерпретацию, поскольку является частным случаем и имеет место только при равнопредставленности видов. Однако

природа тщательно избегает подобной коллизии, о чем прямо говорил Маргалеф: «...в природе существует множество видов, но *всеобщим законом* (курсив – авт.) является неравенство их численностей» (Маргалеф, 1992, с. 141) и экспериментально показал Одум (1975)⁴. Следовательно, имманентной характеристикой видовой структуры сообщества как сложной системы является ее гетерогенность в смысле Маргалефа – необходимое условие для выявления мультифрактальных, или самоподобных свойств сообщества и описания его как неоднородного фрактального объекта, т.е. объекта, который можно разделить на части, каждая из которых обладает собственными свойствами самоподобия.

Техника применения мультифрактального анализа для описания структуры реальных сообществ является самостоятельной задачей и будет рассмотрена в последующих главах. Здесь же подчеркнем важность вопроса о соотношении мультифрактального описания видového разнообразия с традиционным подходом, основанным на ранговых распределениях.

Очевидно, что ранговые и частотные распределения, так же как и мультифрактальный спектр, являются, по существу, графическими представлениями геометрического образа видовой структуры сообщества.

Однако *изображение* видовой структуры сообщества с помощью ранговых распределений возможно уже при выполнении единственного условия: $S \geq 2$, причем соотношение численностей видов сообщества не имеет принципиального значения.

В то же время, если для исследуемого сообщества выполняется степенной скейлинг моментов при каждом фиксированном q , то получаемый мультифрактальный спектр представляет собой не только *обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества*, но и является интегрирующим инструментом измерения разнообразия с помощью обобщенных фрактальных размерностей. Последние представляют собой канонические индексы разнообразия, нормированные на логарифм общей численности сообщества. Подчеркнем, что если выравненность сообщества не лимитирует возможность построения рангового распределения, то это обстоятельство, т.е. равнопредставленность составляющих сообщество видов, является «приговором» для мультифрактальности его структуры – она разрушается.

Подробнее см. в главе 1.

Глава 5

Техника фрактального анализа структуры сообщества

Правильная постановка вопроса свидетельствует о некотором знакомстве с предметом.

Ф. Бэкон

Наука движется толчками, в зависимости от успехов, делаемых методикой. С каждым шагом методики вперед мы как бы поднимаемся ступенью выше, с которой открывается нам более широкий горизонт с невидимыми раньше предметами.

И.П. Павлов

5.1. Общие замечания

Ключевым моментом фрактального анализа является изучение свойств объекта в разных масштабах. Применительно к биологическому сообществу это означает анализ поведения моментов распределения видов M_q при изменении масштаба (изучение скейлинга). В ходе анализа исследователь имеет дело с частотами распределения особей по видам $p_i = n_i/N$, где n_i – число особей i -го вида, N – суммарное число особей, а i пробегает значения от единицы до полного числа видов S , обнаруженных в выборке. В данном контексте выборкой может являться и единичная проба.

Вектор $p = (p_1, p_2, \dots, p_S)$ называется вектором относительной представленности видов. Принципиальное решение задачи о масштабно-инвариантных свойствах сообщества предполагает постепенное увеличение объема выборки из изучаемого сообщества с периодической фиксацией набора представленностей видов. Проще всего задача такого рода решается для сообщества прикрепленных организмов (растения, макробентос), когда можно начать с некой стартовой точки и фиксировать положение всех встреченных организмов. Тогда, варьируя площадь (и, соответственно, – масштаб), можно сформировать необходимые для изучения скейлинга выборки. Однако на практике такая ситуация тотального пробоотбора по площади встречается крайне редко (авторам известно менее десятка наборов данных, пригодных для такого анализа). Конкретные варианты алгоритмов формирования выборок будут рассмотрены в разделе 5.2.3.

В случае невозможности точной фиксации пространственной привязки отобранных организмов возможна организация единовременного¹ отбора

¹ Время отбора проб должно быть меньше характерного времени перестройки структуры сообщества.

большого числа проб в одном месте. Тогда, объединяя обработанные пробы в выборки, можно менять масштаб и изучать скейлинг.

В реальных же условиях типичный набор данных о структуре того или иного сообщества бывает представлен набором проб, отобранных на нескольких пробных площадях (станциях) с некоторой периодичностью в течение определенного времени (например, в течение сезона). Далее под пробой мы будем понимать представительную минимальную единицу обработанного материала, чаще всего характеризующую списком видов и соответствующими им значениями численностей. Выборка – это совокупность нескольких проб. В этом случае для проведения мультифрактального анализа необходимо соблюдение следующих условий: 1) предполагается, что все участвующие в анализе пробы относятся к одному сообществу; 2) все пробы отобраны и обработаны по единой методике; 3) в соответствии с законом композиции сложных систем (Урманцев, 1988), в распоряжении исследователя должно иметься правило, по которому пробы объединяются в выборки. Заметим, что если второе и третье условия не вызывают особых сомнений, то проблема идентификация сообщества, вернее его границ (что синонимично идентификации границ экосистемы), была и остается предметом сдержанного скептицизма (Маргалеф, 1992; Пшеницына и др., 1993). Сложившаяся практика по умолчанию сводит определение границ сообщества к границам его экосистемы. Такое решение вопроса – своеобразная «замена переменных» – правомочно в случае четко выраженных границ почвенно-растительного покрова, либо геоморфологических границ. Более проблематичным является установление границ в водной среде (например, вдоль морских фронтов или в текучих водах), что требует определенных математических ухищрений. Упомянем в этой связи работы Г.В. Шургановой и В.В. Черепенникова по разработке метода выделения границ пресноводных зоопланктоценозов равнинных водохранилищ на основе многомерного векторного анализа (Шурганова, Черепенников, 2011). Наконец, следует отметить, что Маргалеф (1992) подчеркивал фрактальную природу складчатости экологических границ, рассмотренную нами в главе 9.

5.2. Методические вопросы пробоотбора

Рассмотрим подробнее алгоритмы объединения проб в выборки, что во многом определяет успех процедуры анализа скейлинга. Остановимся на двух наиболее распространенных вариантах: иерархического объединения проб и формирования выборок для площадных данных.

5.2.1. Иерархическое объединение проб. В качестве примера обратимся к анализу гидробиологических данных. Известно, что определение количества и распределения станций по акватории является нетривиальной задачей и должно соответствовать особенностям морфологии водоема, а также учитывать характер котловины, глубину, изрезанность берегов, расчлененность и

т.д. (Руководство по гидробиологическому..., 1992). Как правило, при кадастровых и регулярных исследованиях водоемов станции располагаются таким образом, чтобы охватить все зоны водоема, при этом в каждой зоне необходимо иметь не менее трех станций. В малых водоемах, площадью зеркала менее 100 га, можно ограничиться 4–5 станциями, тогда как на водоемах площадью более 100 га сетка станций должна охватывать литораль, крупные заливы, обособленные плесы. Сроки взятия проб гидробионтов тесно связаны, во-первых, с периодичностью в жизни водоема, во-вторых, с конкретными целями исследования и в каждом отдельном случае могут существенно различаться. Количество станций может быть уменьшено или увеличено в зависимости от степени неоднородности водоема и при выполнении специальных исследований. Так, при детальном изучении гидробиоценоза водоема, проводящемся в течение вегетационного сезона, всего года или нескольких лет с целью выяснения видового состава, его распределения в пространстве и во времени, выявления биоценологических группировок и т.д., необходимо выбрать точки для постоянных станций, на которых будут производиться периодические сборы гидробионтов. При выборе таких точек следует учитывать результаты единовременного обследования водоема и наметить по 1–2 станции на каждом характерном биотопе.

В случае фрактального анализа гидробиоценоза исследователь также оперирует пробами, отобранными на разных станциях водного объекта в определенный момент времени (или в течение фиксированного времени). Исходными данными для анализа служат численности (либо биомасса) видов в каждой пробе, на основе которых рассчитывается вектор относительных представленностей. При наличии нескольких независимых проб можно получить выборку большего размера (для данной станции), осуществляя суммирование особей по каждому виду и заново рассчитывая вектор относительных представленностей. Далее объединяют пробы внутри кластеров станций (например, по зонам водоема) и, наконец, в тотальной объединенной выборке.

Очевидно, что рассмотренная процедура применима и для наземных сообществ. В этом случае обычно применяют метод пробных площадок, используя деревянную или металлическую квадратную рамку (при учете насекомых более сложную конструкцию – биоценометр), чаще всего площадью от 0.25 до 1 м². Основным требованием является случайное расположение рамок на территории обследуемого участка. Для этого можно предварительно созданную карту-схему участка разбить сеткой на пронумерованные квадраты, а затем с помощью генератора случайных чисел определить номера квадратов, в которых будут заложены пробные площадки. Возможно расположение пробных площадок внутри однородного биотопа в шахматном порядке (Крамаренко, 2006). Набор данных о численности особей в пределах всех пробных площадок, проанализированных в данный момент времени в данном биотопе, представляет собой выборку. В свою очередь, выборки могут быть сгруппированы по биотопам, с последующим финальным объединением в тотальную (объединенную) выборку.

В итоге такой иерархической процедуры можно получить 4 уровня объединения проб (рис. 5.1):

- 1) отдельные пробы;

- 2) выборки проб (внутри станций, биотопов);
- 3) кластеры выборок (по станциям, биотопам);
- 4) объединенная выборка.

Такое правило (схему) объединения проб будем называть иерархическим.

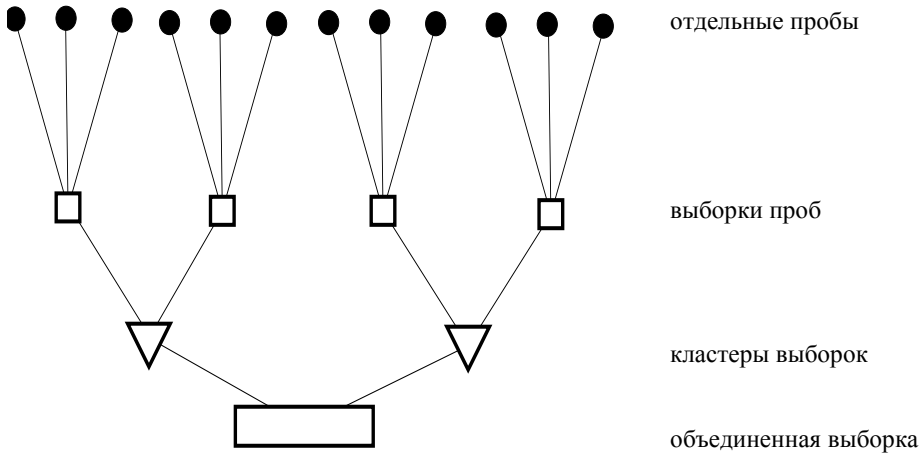


Рис. 5.1. Схема иерархического объединения проб

Если в границах исследуемой территории численность организмов невелика, а сама территория имеет довольно большую площадь, то вместо площадок квадратной формы используют трансекты (ленточные трансекты). Ленточная трансекта, по сути, та же пробная площадка (но большей площади), одна сторона которой намного больше другой. Трансекта представляет собой прямоугольник шириной от 0.5 до нескольких метров и длиной до нескольких сотен метров (или нескольких километров), в зависимости от размеров исследуемой территории. Параметры трансекты диктуются естественными границами местообитания, спецификой исследуемой группы организмов (например, их размером и численностью), необходимостью получения репрезентативного материала. Поэтому на одной трансекте рекомендуется закладка не менее 25 пробных площадок (Пшеницына и др., 1993). Методика определения количества особей, которые оказываются в пределах трансект, и методы расчета оценки их численности те же, что и для пробных площадок квадратной формы и небольших размеров. Таким образом, пробы, отобранные с помощью трансект, представляют собой некоторую пространственно организованную последовательность, ее временным аналогом может служить серия проб, отобранных на одной станции в течение определенного промежутка времени.

В этом случае объединение проб можно производить по две (первую со второй, вторую с третьей...), по три (с первой по третью, со второй по четвертую...) и так далее вплоть до тотального объединения всех проб. Такой вариант иерархического объединения проб можно назвать линейным объединением.

Поскольку вопрос о формировании иерархически организованных выборок остается дискуссионным (Azovsky, 2011), подчеркнем, что в наших разработках под площадью всегда подразумевается общая площадь тотальной выборки, без сэмпинга и пустот между пробами.

5.2.2. Алгоритмы формирования выборок для площадных данных.

В случае анализа пространственной структуры исходные данные имеют строгую геометрическую привязку, и объединение можно проводить согласно критерию геометрической близости, тем более что изучается зависимость моментов M_q от площади.

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

Для изучения фрактальных аспектов пространственной структуры исследования чаще всего проводятся на участках квадратной формы, последовательно разбиваемых на подучастки по схеме 2×2 . Общее количество квадратов нижнего уровня кратно степеням двойки (8×8 , 16×16 и т.п.). Для таких наборов данных «естественной» схемой анализа является рассмотрение каждого уровня в иерархии разбиения общей площади (см. рис. 6.34): общая площадь A_0 , четыре квадрата площадью $A_1 = A_0/4$, 16 квадратов площадью $A_2 = A_0/16$ и т.д.

Если же данные представлены в координатном виде, то можно выбирать внутри обследованной площади пробные точки и фиксировать видовое богатство при увеличении радиуса окружности с центром в данной точке. Данные по разным пробным точкам также усредняются.

5.3. Меры масштаба

Описанные схемы объединения выборок позволяют получить своего рода «срезы» структуры сообщества в разных масштабах, что необходимо для проведения корректного фрактального анализа. Прежде чем перейти к описанию непосредственных процедур анализа, необходимо обсудить еще один важный момент, связанный с определением меры масштаба. Этот момент является принципиальным, поскольку суть фрактального анализа заключается в изучении скейлинга характеристик видовой структуры сообщества, и определение количественной меры масштаба оказывает непосредственное влияние на результаты анализа.

Напомним, что определение суммарной численности (биомассы) пробы является обязательным атрибутом фрактального анализа, тогда как сама *суммарная численность (биомасса) выступает мерой масштаба*.

Однако практически задача количественного учета организмов при проведении экологических исследований, как отмечалось выше, реализуется в процедуре применения различных вариантов пробоотбора и методов оценки численности. Как правило, когда речь идет о количественной оценке численности особей, разделяют *абсолютную* и *относительную* численности. Результаты непосредственных наблюдений регистрируются, прежде всего, в форме первичных *абсолютных* величин численности. При оценке *относительной* численности различают *плотность* – численность, рассчитанную на единицу

пространства, и *обилие*, когда число особей соотносят со стандартной единицей учета (не площадной), например: экз./сбор, экз./ч., экз./ловушку и т.д.

Для разных вариантов пробоотбора можно предложить различные меры масштаба. Наиболее распространены две меры:

- количество проб в выборке (или просто – размер выборки),
- общее число зафиксированных в пробах особей, либо их суммарная биомасса.

Размер выборки как меры масштаба применим в тех случаях, когда все пробы предполагаются стандартными. К таковым традиционно относят исследования макрозообентоса с применением дночерпателя Экмана-Берджа, изучение сообществ мелких млекопитающих с использованием ловушко-линий, наконец, сбор насекомых сачком с фиксированным числом взмахов и т.п. Однако возможность стандартизации пробоотбора всегда условна. Например, эффективность дночерпателя зависит от стабильности работы закрывающего механизма, а также от угла уклона донной поверхности. Другой пример. Кошение энтомологическим сачком широко используется для быстрой, хотя и огрубленной оценки обилия насекомых травяного, реже древесно-кустарничкового яруса. При проведении кошения важно стандартизовать методику: проводить кошение сачками одного диаметра и ручками одинаковой длины. К сожалению, несмотря на простоту этого метода, результаты обычно очень разнородны, в частности из-за того, что различные группы насекомых улавливаются неодинаково. Например, саранчевые, которые вообще не долавливаются при кошении, во время ночных укусов попадают очень хорошо. Это связано с их поведенческими особенностями – ночью они часто забираются на травинки и замирают. Обычно укусы выполняются сериями, например 10 серий по 10 взмахов, но при попытках статистической интерпретации результатов нужно помнить о возможной неоднородности исследуемого участка. Очевидно, что «метрологические» характеристики кошения сачком являются неудовлетворительными. Именно поэтому в последние годы в энтомологии активно используются ловушки Малеза, которые позволяют эффективно отлавливать многие группы насекомых, в том числе дневных бабочек, наездников и др.

Таким образом, если есть основания полагать неоднородность проб, то для ее учета целесообразно ввести меру масштаба для каждой пробы. В первом приближении такой адекватной мерой можно считать количество отобранного материала – *суммарное число особей, либо их суммарную биомассу*. Тем не менее, окончательное суждение о применимости тех или иных вариантов выбора меры выборочного усиления остается экспертным и зависит от конкретной ситуации.

5.4. Техника мультифрактального анализа

Необходимыми элементами для проведения фрактального анализа структуры сообщества являются:

- набор элементарных проб, для каждой из которых определен список видов и вектор их относительных представленностей,

- правило их объединения для получения выборок, характеризующих различные масштабы,
- количественная мера масштаба (будем обозначать ее N , даже если используется не число отобранных особей), которую можно сопоставить каждой из выборок.

На начальном этапе (будем считать его нулевым) для каждой из выборок, включая единичные пробы, рассчитывается набор моментов M_q согласно выражению (4.5). В общем случае порядок моментов q варьирует в диапазоне $-\infty \leq q \leq \infty$. На практике обычно используется фиксированный набор q , например от -3 до 3 с шагом 0.1 .

Первый и ключевой этап мультифрактального анализа заключается в качественной и количественной оценке скейлинга моментов M_q . Принципиальным для фрактального анализа является наличие степенной зависимости M_q от N . Фрактальный объект обладает степенным скейлингом, т.е. степенная зависимость числа структурных элементов (в монофрактальном случае) от масштаба является выражением самоподобия. Отклонения от степенной зависимости свидетельствуют о нефрактальном характере объекта и нарушении самоподобия. Предположение о наличии степенного скейлинга моментов как положительных, так и отрицательных порядков, то есть, по сути, о наличии у сообщества мультифрактальной структуры мы называем мультифрактальной гипотезой.

На практике анализ скейлинговых показателей проводят не в натуральных, а в билогарифмических координатах, то есть непосредственно анализируется зависимость $\log M_q$ от $\log N$. В билогарифмических координатах степенная зависимость обращается в линейную, что значительно упрощает процедуру анализа, поскольку для выявления свойства самоподобия, проявляющегося в виде степенного закона, необходимо просто убедиться в линейности зависимости $\log M_q$ от $\log N$.

Простая в своей постановке задача установления линейности связи между двумя переменными оборачивается на практике значительными трудностями, не имеющими строго корректного решения. Дело в том, что для применения статистического инструментария регрессионного анализа необходимо выполнение ряда требований, одним из которых является взаимная независимость данных внутри изучаемой совокупности, то есть любая пара (M_q, N) должна быть независима от любой другой. В нашем случае, когда алгоритм увеличения масштаба базируется на объединении единичных проб в составные выборки верхних иерархических уровней, свойство взаимной независимости данных неизбежно теряется. Описанная проблема не является специфичной для анализа структуры биологических сообществ и даже для фрактального анализа как такового. Скорее это характерная особенность любого мультимасштабного анализа эмпирических данных, когда целое анализируется вместе со своими частями в ходе одной аналитической процедуры. Добавим сюда следующие известные требования к переменным, входящим в уравнение регрессии (Гланц, 1999; Дрейпер, Смит, 2007): линейная зависимость среднего значения отклика от предикторов; нормальное распределение остатков; равенство дисперсий откликов при всех значениях предикторов (го-

москедастичность). Трудности выполнения всех требований канонического регрессионного анализа в прикладных, особенно биоэкологических исследованиях известны. Кроме того, напомним, что мы имеем дело с природными фракталами – *квазифракталами*, которые отличаются неполнотой и неточностью повторений структуры от математических фракталов.

Тем не менее, осознавая связанные с применением статистического инструментария ограничения, мы предлагаем использовать для выявления свойства самоподобия видовой структуры биологического сообщества два критерия: так называемый критерий криволинейности и информационный критерий Акаике. Оба критерия основаны на том, что подбирается несколько функциональных форм зависимости и выбирается наилучшая. В частности, можно подбирать полином n -й степени. Очевидно, что полином более высокой степени будет заведомо лучше аппроксимировать зависимость по сравнению с полиномом меньшей степени. Суть вопроса в том, насколько велико это улучшение.

Критерий криволинейности чисто статистический: он оценивает значимость коэффициента регрессии при квадратичном члене (Sokal, Rohlf, 1995; Verntson, Stall, 1997). Значимость коэффициента свидетельствует о статистически значимом отличии квадратичного коэффициента от нуля, то есть фактически о нелинейном характере связи. Отсутствие значимости не дает оснований предполагать отклонение от линейности.

Информационный критерий Акаике применяется для выбора оптимальной в смысле сложности модели из нескольких альтернатив. Существует несколько его модификаций (Burnham, Anderson, 2002), из которых для наших целей наиболее подходит так называемый критерий второго порядка или критерий Акаике для малых выборок:

$$AIC = \ln \frac{RSS}{n} + \frac{n+k}{n-k-2},$$

где n – объем анализируемых данных (в нашем случае – число пар (M_q, N)), k – число параметров модели, а RSS – сумма квадратов отклонений от предсказываемых моделью значений. AIC рассчитывается для каждой из моделей, лучшей признается модель с минимальным значением информационного критерия Акаике. При расчете AIC для регрессионных моделей необходимо помнить, что число параметров k модели включает также и свободный член, то есть для линейной модели $k = 2$, для квадратичной $k = 3$.

Для упрощения описания введем дополнительный показатель

$$\Delta = AIC_q - AIC_{lin},$$

представляющий собой разность между значениями критерия Акаике для квадратичной модели (AIC_q) и для линейной модели (AIC_{lin}). Если Δ имеет положительное значение, линейную модель можно считать адекватной, если же Δ меньше нуля, следует констатировать наличие нелинейности.

Вследствие описанных выше проблем с корректностью применения строгих статистических процедур к данным, не являющимся взаимно независимыми, мы считаем целесообразным применять критерий криволинейности и

информационный критерий Акаике в совокупности и отвергать предположение о линейности зависимости $\log M_q$ от $\log N$ только в случае «срабатывания» обоих критериев.

Подытожим вышеописанные процедуры в виде следующего практического алгоритма верификации мультифрактальной гипотезы:

1. Логарифмирование M_q и N для всех участвующих в анализе выборок.
2. Подбор линейной и квадратичной моделей зависимости $\log M_q$ от $\log N$ средствами регрессионного анализа.
3. Расчет показателей статистической значимости коэффициентов при квадратичном члене (p -значений) для каждого q .
4. Расчет сумм квадратов отклонений RSS для линейной и квадратичной моделей.
5. Расчет AIC_q , AIC_{lin} и Δ для каждого q .
6. Если для некоторого диапазона q одновременно выполняются следующие условия: $p < 0.05$ (критерий криволинейности) и $\Delta < 0$ (критерий Акаике), то мультифрактальная гипотеза отклоняется; в противном случае мультифрактальную гипотезу можно считать обоснованной, а объект исследования – обладающим мультифрактальной структурой.

Пункты 2–4 могут быть выполнены практически в любом статистическом программном пакете.

Проиллюстрируем особенности вышеописанной процедуры верификации мультифрактальной гипотезы для модельного примера с диапазоном значений q от -3 до $+3$ (рис. 5.2–5.4). На рис. 5.2 представлены графики зависимости $\log M_q$ от $\log N$ для 4-х значений q : -1 , 0 , 2 , 3 . Хорошо видно, что для $q \leq 0$ (рис. 5.2а,б) зависимость имеет линейный характер, тогда как для $q > 0$ (рис. 5.2в, г) линейность нарушается.

Результаты статистического анализа линейной и квадратичной моделей зависимости $\log M_q$ от $\log N$ средствами регрессионного анализа путем расчета показателей значимости коэффициентов при квадратичном члене (p -значений) для каждого q показаны на рис. 5.3. Пунктиром на графике отмечен уровень значимости $p = 0.05$. Для $q < 0.3$ значения коэффициента регрессии при квадратичном члене статистически значимо не отличаются от нуля ($p > 0.05$), что свидетельствует о линейном характере связи. Напротив, для $q \geq 0.3$ значения $p < 0.05$ указывает на наличие нелинейности.

Графики на рис. 5.4а,б представляют собой иллюстрацию верификации мультифрактальной гипотезы с применением критерия Акаике. При $q \leq 0$ значения критерия Акаике для линейной модели меньше таковых для квадратичной модели (рис. 5.4а), при этом ΔAIC больше нуля (рис. 5.4б). При $q > 0$ картина обратная.

Таким образом, результаты статистического анализа с помощью критерия криволинейности и критерия Акаике свидетельствуют, что степенной скейлинг – линейность зависимости $\log M_q$ от $\log N$ – имеет место только для отрицательных значений q и нарушается для положительных. Следовательно, данное модельное сообщество не отвечает критерию самоподобия на всем исследованном диапазоне значений q и мультифрактальная гипотеза должна быть отклонена (пункт 6 алгоритма).

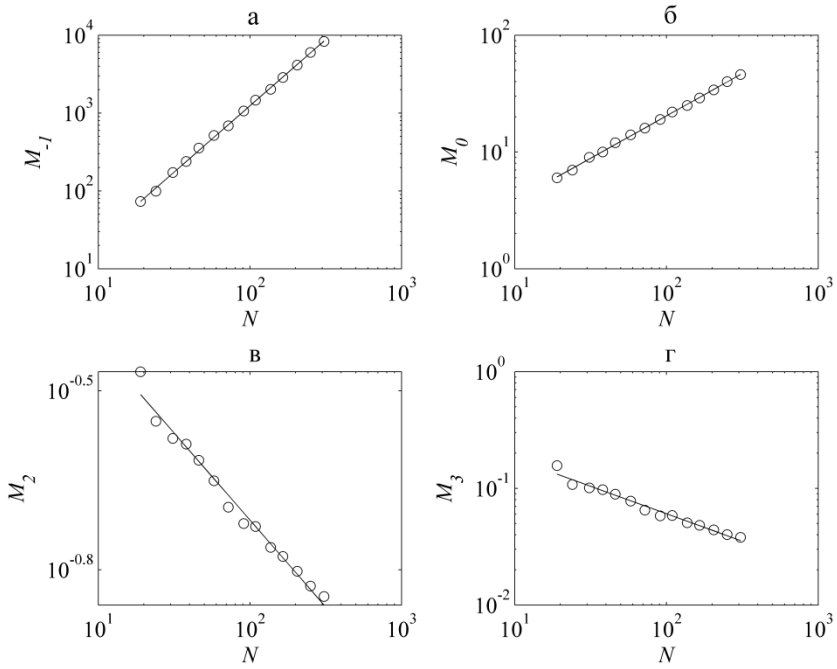


Рис. 5.2. Зависимость $\log M_q$ от $\log N$ при различных значениях q :
 а – $q = -1$; б – $q = 0$; в – $q = 2$; г – $q = 3$

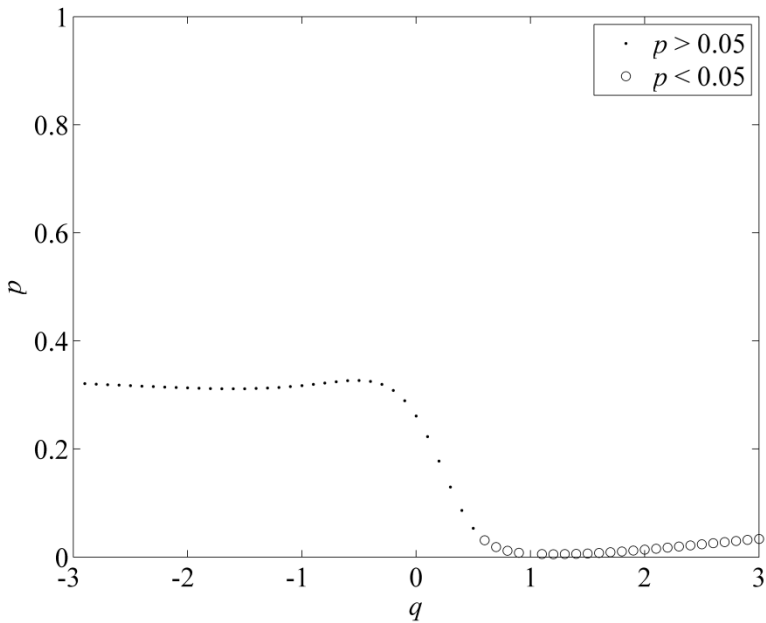


Рис. 5.3. Критерий криволинейности: показатели статистической значимости (p) коэффициентов при квадратичном члене для каждого q

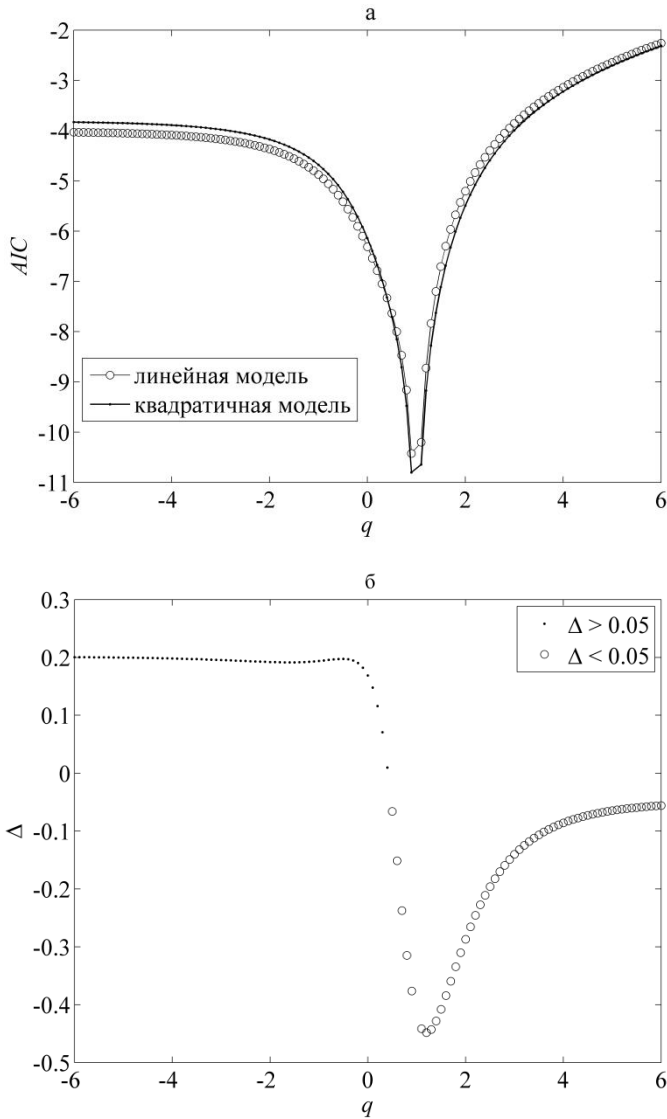


Рис. 5.4. Поведение критерия Акаике при разных q : а – сравнение линейной и квадратичной моделей, б – разность между значениями критерия Акаике для квадратичной (AIC_q) и линейной (AIC_{lin}) моделей

Если проведенные процедуры верификации мультифрактальной гипотезы не обнаружили отклонений от степенного скейлинга, можно переходить к следующему этапу анализа – построению функции $\tau(q)$. Показатели τ описывают скорость изменения соответствующего момента (M_q) при увеличении масштаба (N). В билогарифмических координатах показатель степени обращается в линейный коэффициент регрессии, то есть наклон линейной зависимости, и определяется стандартным методом наименьших квадратов при под-

боре линейной модели. Фактически на предыдущем этапе анализа все эти показатели уже рассчитаны, остается только построить график функции $\tau(q)$.

Сама по себе кривая графика $\tau(q)$ интерпретируемой смысловой нагрузки не несет и носит скорее вспомогательный характер, однако ее можно использовать для диагностики мультифрактальности в противовес монофрактальности. Для монофрактала отсутствует разница в поведении слабо и сильно заселенных областей, соответственно характер скейлинга моментов положительных и отрицательных порядков определяется исключительно q , вследствие чего обсуждаемый график представляет собой прямую линию. Для мультифрактала же упомянутый контраст присутствует и график функции $\tau(q)$ имеет вид характерной вогнутой кривой.

Скейлинговые показатели τ в технике мультифрактального анализа используются в двух целях. Во-первых, на их основе вычисляются обобщенные размерности D_q ²:

$$D_q = \frac{\tau(q)}{1 - q}.$$

Во-вторых, преобразование Лежандра функции $\tau(q)$ позволяет получить финальный продукт мультифрактального анализа – функцию мультифрактального спектра $f(a)$ или просто мультифрактальный спектр. Показатели a в преобразовании Лежандра рассчитываются как угол наклона функции $\tau(q)$, для чего могут быть использованы методы численного дифференцирования (см., например, Амосов и др., 1994).

Простейшая формула численного дифференцирования в общем виде выглядит следующим образом:

$$f'(x) = \frac{f(x+h) - f(x-h)}{2h},$$

где $f(x)$ – значение дифференцируемой функции f в точке x , h – шаг, с которым вычисляются значения функции. Для крайних точек диапазона используются формулы

$$f'(x_{\min}) = \frac{-3 \cdot f(x_{\min}) + 4 \cdot f(x_{\min} + h) - f(x_{\min} + 2h)}{2h},$$

$$f'(x_{\max}) = \frac{f(x_{\max} - 2h) - 4 \cdot f(x_{\max} - h) + 3 \cdot f(x_{\max})}{2h}.$$

Применительно к нашему случаю вычисления мультифрактального спектра через преобразование Лежандра

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

² С помощью приведенной формулы нельзя непосредственно получить значение размерности D_1 , вывод которой приведен в главе 4. Графически значение этой размерности определяется как наклон зависимости индекса Шеннона H от $\log N$.

можно записать

$$a(q) = \frac{\tau(q+h) - \tau(q-h)}{2h},$$

$$a(q_{\min}) = \frac{-3 \cdot \tau(q_{\min}) + 4 \cdot \tau(q_{\min} + h) - \tau(q_{\min} + 2h)}{2h},$$

$$a(q_{\max}) = \frac{\tau(q_{\max} - 2h) - 4 \cdot \tau(q_{\max} - h) + 3 \cdot \tau(q_{\max})}{2h}.$$

Для повышения точности вычисления можно использовать формулы более высоких порядков (Бахвалов и др., 1987; Амосов и др., 1994).

Фрактальные размерности f вычисляются на основе показателей a по простой арифметической формуле (второе равенство в преобразовании Лежандра).

Избежать погрешностей, связанных с использованием методов численного дифференцирования в преобразовании Лежандра, позволяет так называемый метод прямого вычисления функции мультифрактального спектра (Chhabra, Jensen, 1989; Chhabra et al., 1989). Этим методом можно рассчитать показатели спектра $f(q)$ и $a(q)$ непосредственно как скейлинговые наклоны и избежать промежуточного этапа в виде построения функции $\tau(q)$ и преобразования Лежандра.

При использовании метода прямого вычисления спектра внутри каждой выборки для каждого вида рассчитываются дополнительные показатели (фактически они представляют собой перенормированные относительные представленности видов):

$$\mu_i(q) = \frac{p_i^q}{\sum_{i=1}^S p_i^q}.$$

На основе показателей μ_i рассчитываются вспомогательные величины

$$\Omega_q = \sum_{i=1}^S \mu_i \cdot \log(\mu_i), \quad (5.1)$$

$$\Psi_q = \sum_{i=1}^S \mu_i \cdot \log(p_i). \quad (5.2)$$

Аналогично стандартной процедуре, затем исследуется скейлинг этих величин: строятся графики зависимостей $\log \Omega_q$ и $\log \Psi_q$ от $\log N$. Показатели сингулярности $a(q)$ вычисляются как наклоны графика зависимости $\log \Psi_q$ от $\log N$. Значения функции мультифрактального спектра $f(q)$ вычисляются как наклоны графика зависимости $\log \Omega_q$ от $\log N$ (см. рис. 5.5, 5.6).

Поскольку при данном методе построения спектра значения $a(q)$ и $f(q)$ фактически представляют собой коэффициенты уравнений регрессии, то появляется возможность определить доверительный интервал для каждого из них и, как следствие, построить доверительный интервал для самого спектра (рис. 5.7).

Стоит отметить, что в данном случае он (интервал) задается для каждой точки спектра в «двух измерениях»: по оси абсцисс и по оси ординат.

Необходимо отметить, что при использовании метода прямого вычисления спектра также необходимо тщательное исследование скейлинговых зависимостей на предмет их соответствия степенному закону. При этом необходимо применять описанные выше процедуры с использованием критерия криволинейности и информационного критерия Акаике.

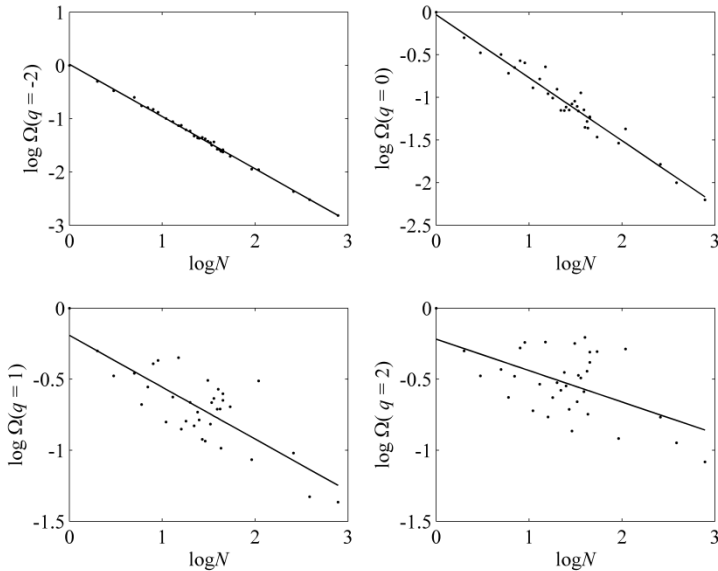


Рис. 5.5. Зависимость $\log \Omega_q$ от $\log N$ для разных q

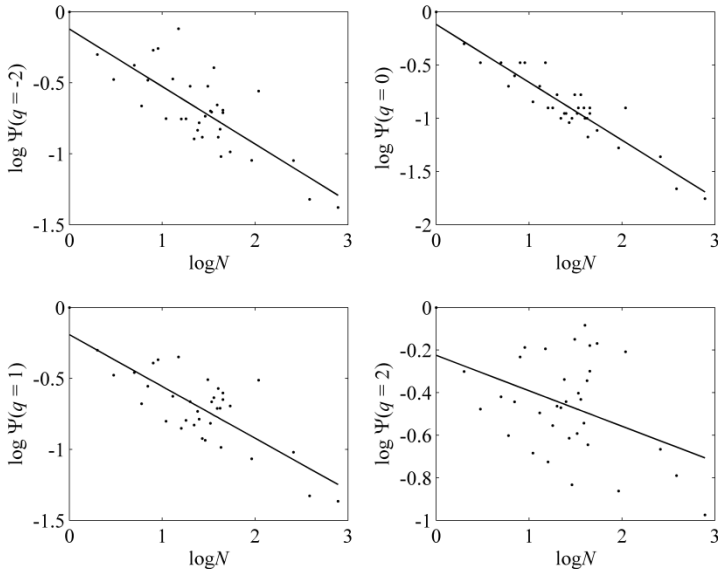


Рис. 5.6. Зависимость $\log \Psi_q$ от $\log N$ для разных q

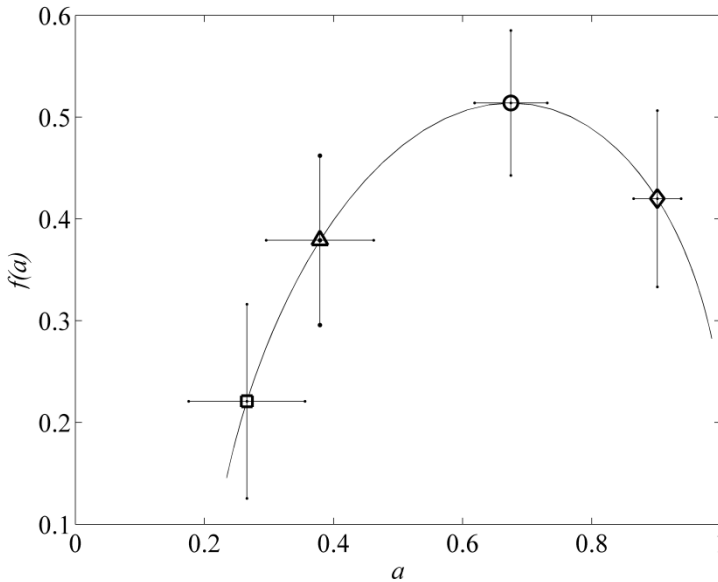


Рис. 5.7. Спектр $f(a)$. Для размерностей D_2 , D_1 , D_0 , и D_{-1} (слева направо) указаны границы доверительных интервалов по обеим осям

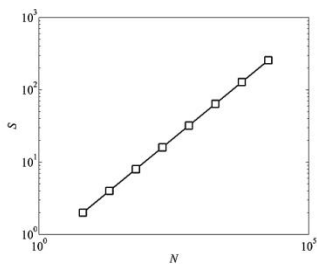
Резюме

Подведем основные итоги проведения мультифрактального анализа структуры сообщества и рассмотрим его ключевые этапы на примере модельного сообщества (рис. 5.8), сгенерированного на основе целочисленного обобщения мультипликативного процесса Безиковича (Mandelbrot, Wallis, 1969; Федер, 1991).

Итак, на *первом этапе* анализа проводится верификация монофрактальной гипотезы Маргалефа (Маргалеф, 1992), согласно которой рост видового богатства (S) сообщества при увеличении объема выборки (N) как меры выборочного усилия описывается степенной зависимостью в ортогональных координатах натуральных значений и, соответственно, линейной зависимостью в билогарифмических координатах.

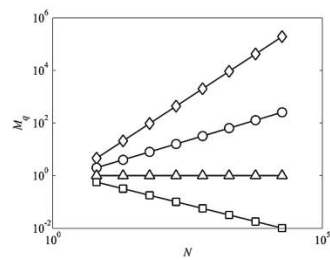
На этом этапе констатируется лишь сам факт наличия вида в выборке и ничего не говорится о распределении видов по численности или степени их доминирования. Для описания видового разнообразия сообщества на следующих этапах анализа необходим переход от анализа числа видов к анализу их относительных представленностей и, соответственно, от монофрактального анализа к мультифрактальному.

Для этого на *втором этапе* вводятся моменты распределения особей по видам (M_q) и выясняется характер их поведения при увеличении выборочного усилия N . Свидетельством соблюдения степенного скейлинга является линейный характер билогарифмических графиков изменения моментов распределения особей по видам.



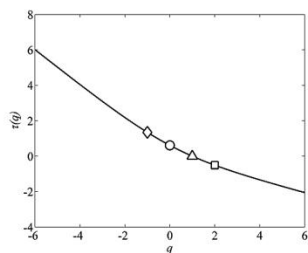
$$S = N^k \text{ или } \log S = k \log N$$

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



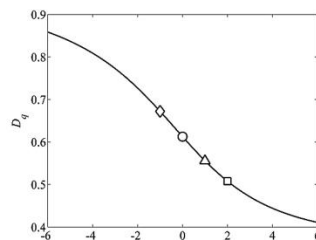
$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q \propto N^{\tau(q)}$$

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



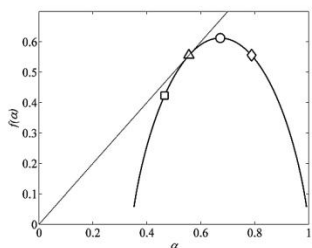
$$\tau(q) \neq k(1-q)$$

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 обобщенных размерностей Реньи (D_q) от порядка момента (q)



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

Этап 5. Мультифрактальный спектр модельного сообщества. Абсцисса – индекс сингулярности (a), ордината – значение функции мультифрактального спектра $f(a)$

Алгоритм построения модельного сообщества:
на первой итерации сообщество состоит из одной особи, принадлежащей одному виду. На последующих итерациях число особей утраивается таким образом, что численность видов, присутствовавших на предыдущей итерации, удваивается, и к ним добавляется блок новых видов, численность которых в точности совпадает с распределением численностей видов на предыдущей итерации.

Рис. 5.8. Алгоритм мультифрактального анализа модельного сообщества.

Пять критических этапов.

Условные обозначения: \circ $q = 0$; \triangleright $q = 1$; \square $q = 2$; \diamond $q = -1$

На *третьем этапе* мультифрактального анализа выявляется характер поведения функции $\tau(q)$. Напомним, что $-\infty \leq q \leq \infty$ – это порядок момента, а $\tau(q)$ описывает скорость изменения соответствующего момента (M_q) при увеличении размера выборки (N). Показатели τ определяются как наклоны графиков скейлинга соответствующих моментов M_q в билогарифмических координатах.

Для более детального анализа используется аппарат обобщенных размерностей Реньи, рассмотрение которых происходит на *четвертом этапе* анализа. Спектр обобщенных размерностей Реньи (обобщенные размерности распределения D_q) представляет собой убывающую функцию от q . Функция $D_q(q)$ является невозрастающей. Обобщенные фрактальные размерности D_q не зависят от числа видов и численности сообщества и являются своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов.

Наконец, успешное выполнение всех условий анализа позволяет перейти к завершающему *пятому этапу*, а именно – построению мультифрактального спектра с помощью преобразования Лежандра или иных алгоритмов.

Глава 6

Примеры мультифрактального анализа структуры сообществ

Первый раз случилось то, что никогда не случилось.

Софокл

Любая область нашей среды устроена таким образом, что индивиды на определенном этапе познания говорят: «Это следует проверить».

Р. Авенариус

Хорошо известно, что важной стороной научного метода, его неотъемлемой частью в любой отрасли научного знания является требование объективности, исключающее субъективное толкование эмпирических и теоретических результатов. Их независимая проверка предполагает свободный доступ к документированным исходным данным, методам исследований и их результатам. Таким образом, создаются предпосылки и условия для дополнительного и независимого подтверждения/опровержения выдвигаемой гипотезы (или теории) путем экспериментальной проверки, а также критической оценки степени адекватности (валидности) экспериментов и полученных результатов по отношению к проверяемой гипотезе (теории). Сама процедура проверки, или верификации подразумевает способ подтверждения каких-либо теоретических положений, алгоритмов, программ или процедур путем их сопоставления с эталонными или эмпирическими данными, алгоритмами, программами. Можно дать более формализованное определение верификации – как подтверждению на основе представления объективных свидетельств того, что установленные требования выполнены (ГОСТ ИСО 9000-2001).

Так, в моделировании проверка работоспособности модели (англ. *model verification*) представляет собой процесс, в ходе которого достигается некоторый достаточно высокий уровень практической уверенности исследователя, что результаты, полученные при экспериментировании с моделью, правильны. Подчеркнем, что верификация модели имеет смысл лишь для моделей существующих систем, а не планируемых, так как она во многом опирается на результаты сопоставления динамики реальной системы и ее модели. К моделированию, как и к вычислительной математике в целом со всей ее современной техникой, полностью применимы слова, сказанные Гексли по поводу математики вообще (их часто приводил академик А.Н. Крылов): «Математика

подобна мельнице: если в нее насыпать зерно, то получится мука, а если насыпать труху, то только труха и получится». Аналогичная фраза есть и в литературе по моделированию, известная как *принцип GIGO* (*Garbage In, Garbage Out* – если мусор на входе, то мусор и на выходе). Если «прогон» модели при экстремальных значениях параметров дает не интерпретируемый и нереальный результат, то необходимо строго проверить правомочность исходных предположений и допущений и модифицировать (создать новую) модель. Другие типы проверки обычно осуществляются статистическими методами и поэтому связаны с трудностями, присущими этим методам, – использованием малых выборок из-за высокой стоимости получения данных, гетерогенностью этих данных и зачастую низкой достоверностью экспериментально полученной информации.

В рассматриваемом контексте следует упомянуть философскую доктрину Поппера, выдвинутую в 1935 г. (Поппер, 2004), согласно которой фальсифицируемость (опровергаемость) теории является необходимым условием ее научности. В отличие от логических эмпиристов, следующих «принципу верификации», т.е. положительно осуществляемой проверки, Поппер предложил «принцип фальсификации», т.е. столь же реально осуществляемого опровержения. Фальсификационизм исходит из сущности объективного знания, заключающегося в том, что его нельзя никоим образом доказать. Всегда останутся возможности для опровержения самой тщательно проверенной научной гипотезы. По Попперу для признания той или иной гипотезы научной необходима сама возможность опровержения этой гипотезы, или ее фальсификации (критерий Поппера). В этом и состоит главное отличие научного знания от ненаучного: ненаучную теорию нельзя опровергнуть, для нее отсутствует механизм фальсификации. Следовательно, наличие механизмов фальсификации гипотезы является преимуществом и даже необходимым качеством научной гипотезы. Заметим, что если под критерием понимать необходимое и достаточное условие, то «критерий» Поппера представляет собой только необходимый, но не достаточный признак научной теории. Кроме того, критерий Поппера является лишь критерием отнесения теории к разряду научных, но не является критерием ее истинности или возможности ее успешного применения.

В сложившейся современной научной практике при установлении ложности научной теории критерий Поппера часто применяется не в строгой форме. В некоторых случаях теория, для которой известны противоречащие факты, т.е. формально являющаяся фальсифицированной, продолжает применяться, если подавляющее число известных фактов ее подтверждает, либо имеются иные основания для поддержания такой теории. Одной из распространенных причин такого положения является то обстоятельство, что якобы противоречащие теории факты были получены при слишком широко определенной области применения теории. Другими словами, основные положения теории были сформулированы для других условий. Несмотря на имеющуюся конструктивную критику фальсификационизма (Кун, 1975; Лакатос, 1995; Фейерабенд, 2007), он продолжает играть заметную роль в методологии научного познания. Полани (1985) отмечает, что *в любой научной работе имеются факты, которые исследователь в процедуре верификации научной теории считает*

второстепенными. К сожалению, такая субъективная избирательность является характерной чертой научного исследования, в результате чего неизбежно рождается селективный отбор эмпирических фактов. Отдавая себе в этом отчет, мы, тем не менее, стремились быть предельно честными, полностью разделяя точку зрения Рюэля (2001, с. 7): «...если наука – это изучение истины, то разве не должен человек быть столь же правдив и в отношении того, как она делается?».

Именно с учетом вышеизложенного в этой главе будет проведен анализ собственных примеров мультифрактального анализа структуры сообществ. Существующий в настоящее время аппарат математической теории фракталов (глава 2), его адаптация для мультифрактального анализа структуры сообщества (главы 4 и 5) представляют собой теоретическую базу и алгоритмический инструментарий для подтверждения или опровержения гипотезы о самоподобии структуры сообщества.

В этой главе будет рассмотрен ряд примеров мультифрактального анализа эмпирических данных о видовой структуре биологических сообществ, большинство из которых было опубликовано нами ранее. Там же можно найти необходимую фактологию и детали анализа. Ссылки на эти работы приведены в соответствующих сносках. Здесь же подробный анализ с приведением всех типов графиков, используемых в мультифрактальном анализе, будет представлен только один раз для каждого из типичных вариантов организации данных (иерархическая схема, схема линейного объединения, площадная схема с привязкой к квадратам, координатная схема). Чтобы не перегружать текст однотипными графиками (скейлинг моментов, критерий криволинейности, информационный критерий Акаике, функции $\tau(q)$ и $D_q(q)$), при изложении анализа структуры сообществ с использованием уже описанного алгоритма анализа ограничимся приведением результатов статистического анализа в табличной форме, а также демонстрацией финального продукта – мультифрактального спектра.

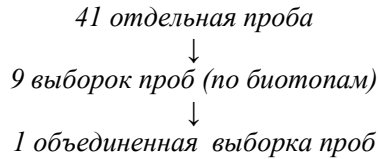
6.1. Сообщество долгоносикообразных жуков (Мордовия)

6.1.1. Экология и биология. Долгоносикообразные жуки (надсемейство *Curculionoidea* отряда *Coleoptera*) – это узкоспециализированные фитофаги, многочисленные в разных биотопах, разнородные по предпочтениям к абиотическим условиям среды, активные на протяжении сезона и в течение суток. В природных ценозах *Curculionoidea* являются многочисленной группой консументов первого порядка; ряд видов является вредителями сельского и лесного хозяйства.

6.1.2. Материалы и методы исследований. Данные любезно предоставлены И.Н. Дмитриевой (Дмитриева, 2006). Материал собран в июле 2004 г. в

национальном парке «Смольный» (Республика Мордовия). Количественные укусы энтомологическим сачком проводились в целях изучения суточной динамики обилия долгоносиков каждые 3 часа в одних и тех же точках (9 различных биотопов). Всего была отобрана 41 отдельная проба обилием от 1 до 172 особей и видовым богатством от 1 до 30 видов. Отдельные пробы объединяли в выборки по биотопам (9 выборок). Наконец, объединенная выборка проб содержала 1708 особей, принадлежащих 87 видам.

Полученные таким образом данные представляют собой стандартные пробы, укладываемые в следующую иерархическую схему:



Итого для анализа была доступна 51 выборка, для каждой из которых были рассчитаны видовое богатство S , суммарная численность N (используемая далее в качестве меры масштаба), наборы относительных представленностей $\{p_i\}$, а также моменты M_q для порядков q от -3 до $+3$ с шагом 0.1 (всего 61 момент для каждой выборки).

6.1.3. Верификация мультифрактальной гипотезы. Для применения фрактального анализа необходимо, в первую очередь, убедиться в том, что изучаемый объект обладает свойством самоподобия и является фракталом. Применительно к анализу видового разнообразия самоподобие выражается в степенном скейлинге моментов M_q . Графики скейлинга моментов M_{-1} , M_0 , $M_{1.5}$, M_3 для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный» приведены на рис. 6.1. Момент отрицательного порядка ($q = -1$) иллюстрирует характер скейлинга компоненты видовой структуры, связанной с редкими видами, моменты положительных порядков ($q = 1.5$ и $q = 3$) характеризуют компоненту, связанную с доминирующими видами. Нулевой же момент M_0 представляет собой видовое богатство S .

Для всех моментов графики имеют вид облака точек, сформированного вокруг линии тренда. Линейность тренда в билогарифмических координатах подлежит анализу с применением критерия криволинейности и информационного критерия Акаике. В соответствии с алгоритмом, описанным в главе 5, для скейлинга каждого из 61 моментов методом наименьших квадратов были подобраны линейная и квадратичная аппроксимации в билогарифмических координатах, на основе которых рассчитаны уровни статистической значимости квадратичного члена, значения информационного критерия Акаике для линейной (AIC_{lin}) и квадратичной (AIC_q) моделей, а также их разности Δ .

Уровни значимости для квадратичного члена в зависимости от порядка момента приведены на рис. 6.2. Штриховой линией на графике обозначен «критический» уровень в 5% ($p = 0.05$). Для всего диапазона моментов q статистическая значимость квадратичного члена не зафиксирована, следовательно, с помощью критерия криволинейности не обнаружено отклонений от степенного скейлинга.

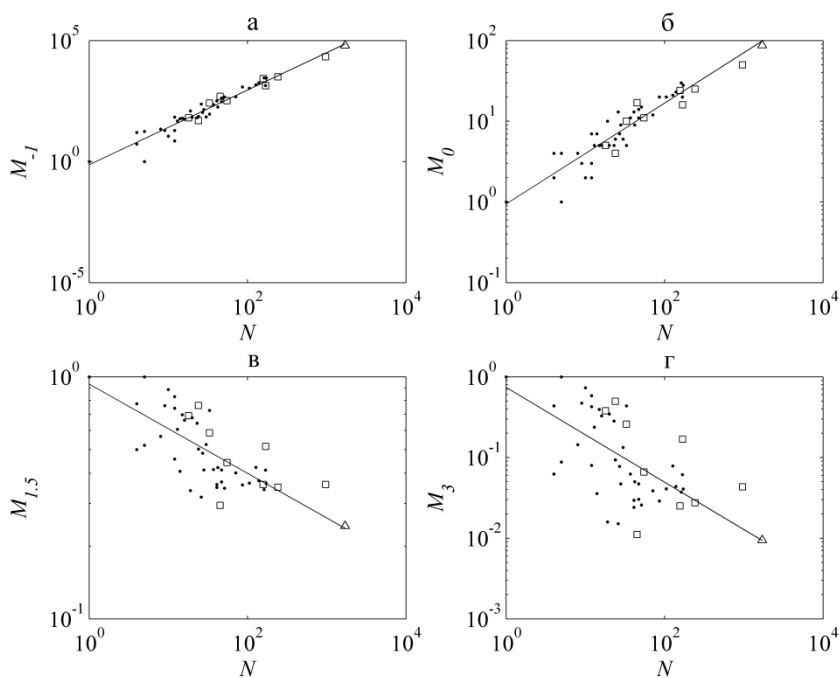


Рис. 6.1. Изменение моментов распределения особей по видам (M_q) как функция размера выборки (N) для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный» при различных q : а – $q = -1$, б – $q = 0$, в – $q = 1.5$, г – $q = 3.0$.

● – первичные пробы, ○ – выборки по биотопам, □ – объединенная выборка

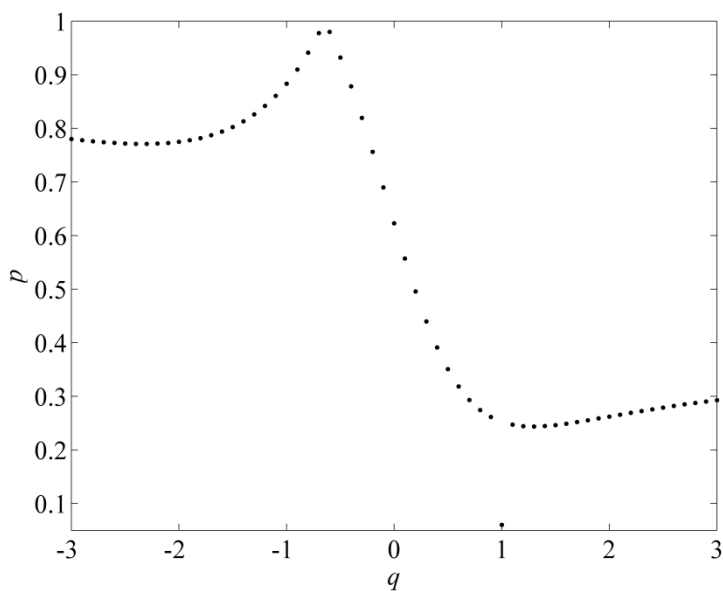


Рис. 6.2. Статистическая оценка степенного скейлинга моментов распределения особей по видам (M_q) для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный» с помощью критерия криволинейности

На рис. 6.3а приведены значения информационного критерия Акаике в зависимости от порядка момента. Численные значения критерия для моментов разных порядков систематически уменьшаются по мере приближения к точке $q = 1$.

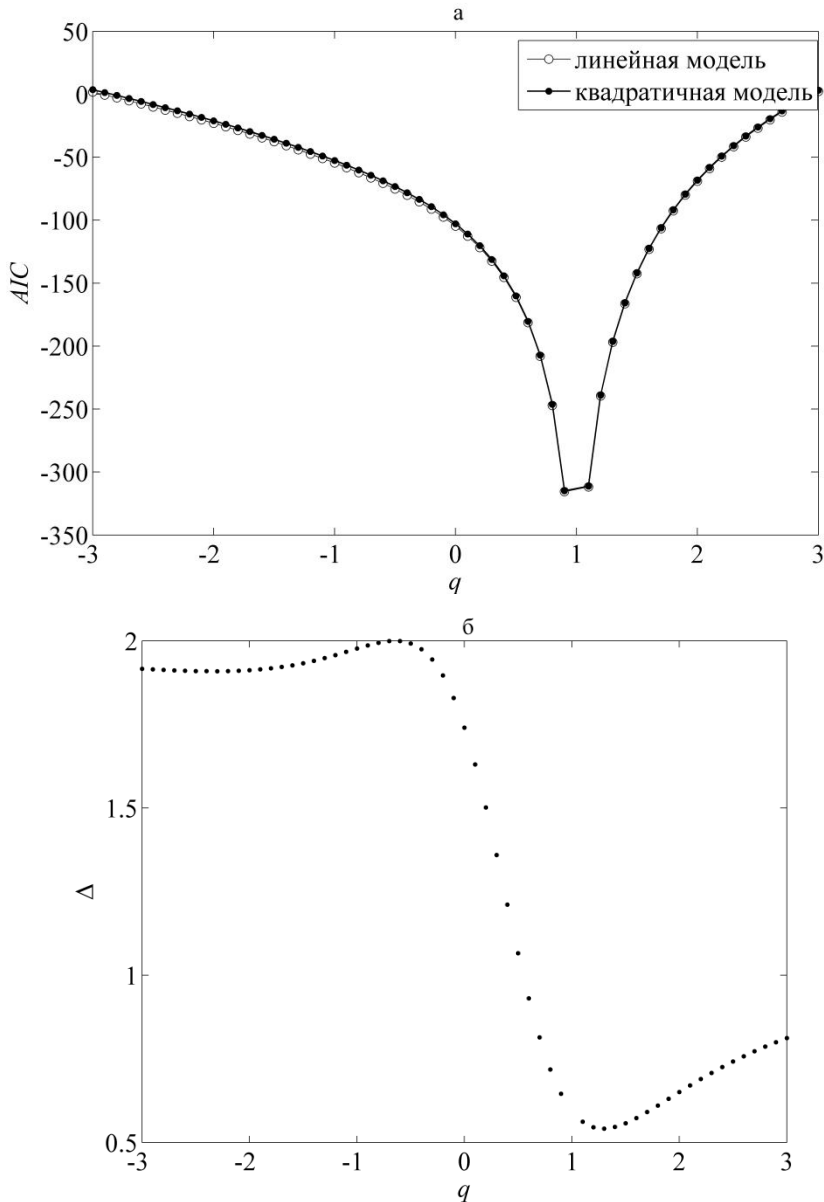


Рис. 6.3. Статистическая оценка степенного скейлинга моментов распределения особей по видам (M_q) для сообщества долгоносиков национального парка «Смо́льный» с помощью информационного критерия Акаике: а – сравнение линейной и квадратичной моделей, б – разность между значениями критерия Акаике для квадратичной (AIC_q) и линейной (AIC_{lin}) моделей

При этом разность между критериями Акаике для линейной и квадратичной моделей (рис. 6.3б) для всего диапазона q является положительной ($\Delta > 0$), что подтверждает оптимальность линейной аппроксимации согласно этому критерию. Отметим, что на графиках 6.2 и 6.3 точка, соответствующая $q = 1$, выколота, поскольку в силу условия нормировки момент M_1 всегда строго равен единице и от масштаба не зависит, соответственно анализ линейности связи не имеет смысла. В табл. 6.1 обобщены результаты статистического анализа скейлинга моментов для изучаемого сообщества долгоносиков.

Таблица 6.1

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный»

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.78	0.62	0.29
Критерий Акаике	Δ	1.92	1.74	0.81

Таким образом, ни статистический критерий криволинейности, ни информационный критерий Акаике не обнаруживают отклонений от линейного характера графиков зависимости $\log M_q$ от $\log N$, что позволяет сделать вывод о степенном скейлинге моментов распределения особей по видам и, в свою очередь, не дает оснований отклонить мультифрактальную гипотезу.

6.1.4. Построение и анализ спектров. Выявленный на предыдущем этапе мультифрактальный характер видовой структуры сообщества долгоносиков национального парка «Смольный» позволяет перейти к построению спектров. Скейлинговые показатели τ определяются как линейный коэффициент регрессии графиков скейлинга соответствующих моментов в билогарифмических координатах. График зависимости $\tau(q)$ приведен на рис. 6.4.

Зависимость имеет характерный вогнутый вид и свидетельствует о наличии контраста между скейлингом моментов отрицательных и положительных порядков, что является одним из диагностических признаков мультифрактала, отличающих его от монофрактала.

После нормировки на $(1 - q)$ зависимость $\tau(q)$ обращается в спектр обобщенных размерностей Реньи, представленный на рис. 6.5.

Мультифрактальный спектр, вычисленный преобразованием Лежандра функции $\tau(q)$, представлен на рис. 6.6.

Полученный мультифрактальный спектр полностью соответствует требованиям теории мультифракталов: не выходит за пределы $0 \div 1$ по осям координат и касается биссектрисы координатного угла в точке D_1 , имеющей смысл индекса видового разнообразия Шеннона, нормированного на логарифм численности сообщества (см. главу 4).

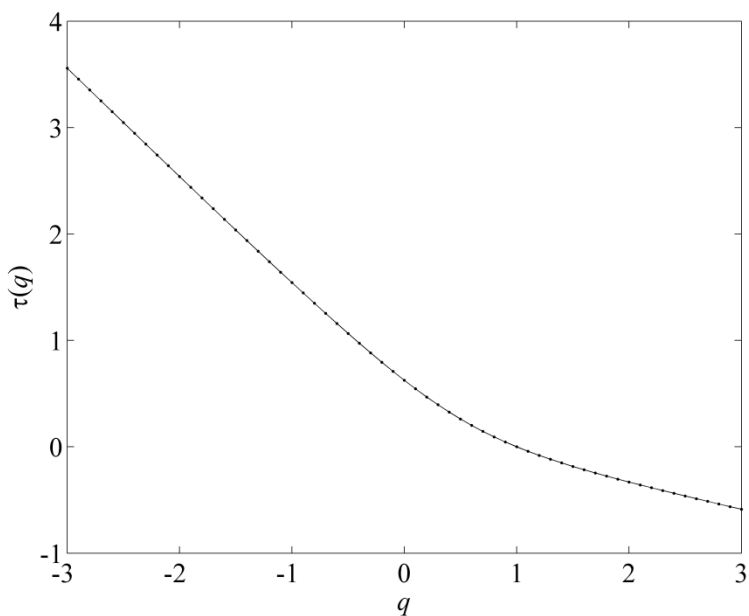


Рис. 6.4. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный»

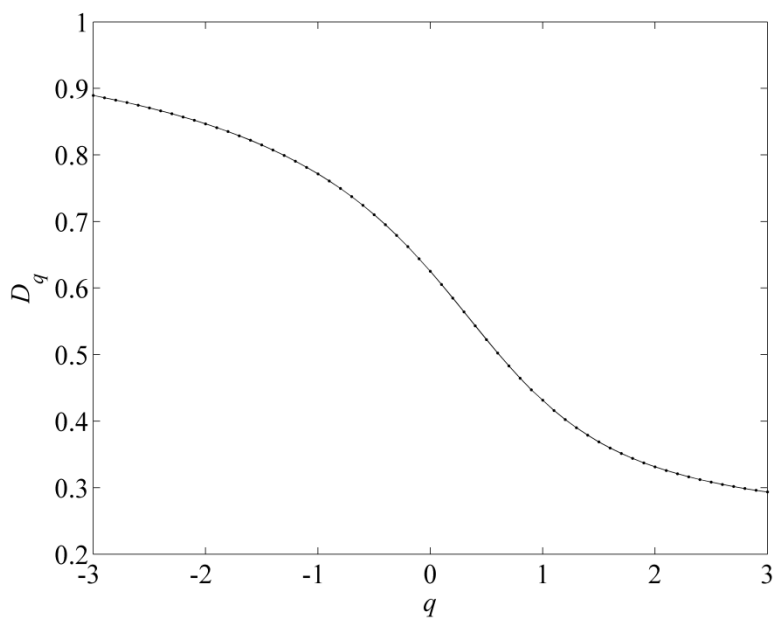


Рис. 6.5. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества долгоносиков национального парка «Смольный»

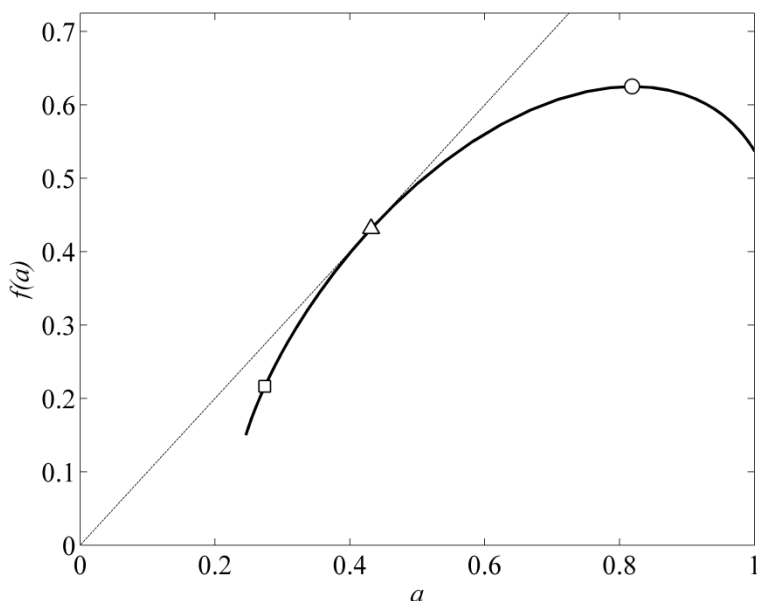


Рис. 6.6. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества долгоносиков национального парка «Смольный». Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: \circ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0); \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1); \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

Таким образом, для видовой структуры сообщества долгоносикообразных жуков (надсемейство *Curculionoidea* отряда *Coleoptera*) национального парка «Смольный» (Мордовия) мультифрактальная гипотеза может считаться верифицированной, следовательно, это сообщество обладает свойством самоподобия.

6.2. Сообщество наездников-ихневмонид (Средний Урал)¹

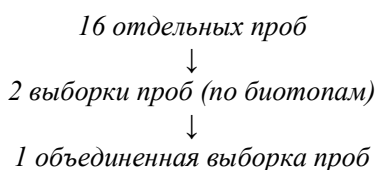
6.2.1. Экология и биология. Одной из наиболее разнообразных групп паразитических перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) являются паразитоидные наездники, насчитывающие более 100 тысяч видов. Интерес к этой группе насекомых у специалистов в области защиты растений и биоценологии постоянен уже многие десятилетия. Связано это с тем, что паразитоиды, контролируя численность других насекомых, в том числе многих вредителей лесных и сельскохозяйственных растений, являются важной частью природных энтомоценозов (Федюнин, 2008). Наездники на начальных стадиях своего

¹ Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Снегирева М.С., Солнцев Л.А., Федюнин В.А., Якимов В.Н. Фрактальная характеристика видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Среднего Урала // Докл. АН. 2010. Т. 434. № 6. С. 838–841.

жизненного цикла развиваются внутри или на поверхности особи хозяина (насекомого), питаются его органами и внутрисполостной жидкостью и, в конечном итоге, приводят к его гибели. Взрослые особи паразитоидов являются свободноживущими, могут быть хищниками (Hoffmann et al., 1993). Известно, что многие наездники при заражении насекомых вводят в тела своих жертв «вирусоподобные частицы», способствующие подавлению защитных реакций хозяина, что облегчает развитие личинки паразитоида (Webb et al., 2005; Murphy et al., 2008; Bézier et al., 2009).

6.2.2. Материалы и методы исследования. Материалом для анализа послужили данные исследования видовой структуры представителей сем. Ichneumonidae, отловленных в окрестностях Нижнего Тагила в 1998 г. (Федюнин, 2008). Учет беспозвоночных осуществлялся при помощи ловушек Малеза. В ходе сбора материала параллельно исследовались два биотопа в зеленой зоне Нижнего Тагила: участок березового леса (6 проб) и участок соснового бора (10 проб). Таким образом, всего в анализе участвовали 19 отдельных проб, сгруппированных в две выборки по биотопам, при этом объединенная выборка проб содержала 304 особи, принадлежащих 117 видам.

Полученные данные укладываются в следующую иерархическую схему:



В качестве меры масштаба использовалась суммарная численность особей в объединенной выборке.

6.2.3. Мультифрактальный анализ. Анализ скейлинга моментов M_q показал (табл. 6.2), что на всем диапазоне значений q ($-3 \div +3$) нет оснований отвергнуть гипотезу о степенном характере скейлинга: отклонения от линейности в билогарифмических координатах не обнаруживаются ни критерием криволинейности ($p > 0.05$), ни критерием Акаике ($\Delta > 0$). Таким образом, мультифрактальная гипотеза принимается.

Таблица 6.2

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.41	0.40	0.75
Критерий Акаике	Δ	1.15	1.15	1.88

Графики зависимости $\tau(q)$, спектр обобщенных размерностей Реньи и мультифрактальный спектр, свидетельствующие о выполнении требований теории мультифракталов, приведены, соответственно, на рис. 6.7–6.9.

Финальным этапом мультифрактального анализа видовой структуры сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала является построение мультифрактального спектра. Традиционный анализ видовой структуры энтомоценоза наездников показал, что при относительно невыраженном доминировании, таксоценоз характеризуется достаточно высоким видовым разнообразием, существенный вклад в которое делает представительная группа редких видов. Эти выводы согласуются с результатом мультифрактального анализа, представленным на рис. 6.9.

Таким образом, проведенный анализ видовой структуры сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала показал, что параметры полученного спектра отвечают каноническим требованиям теории фракталов, что дает основание интерпретировать анализируемое сообщество ихневмонид как мультифрактальный объект.

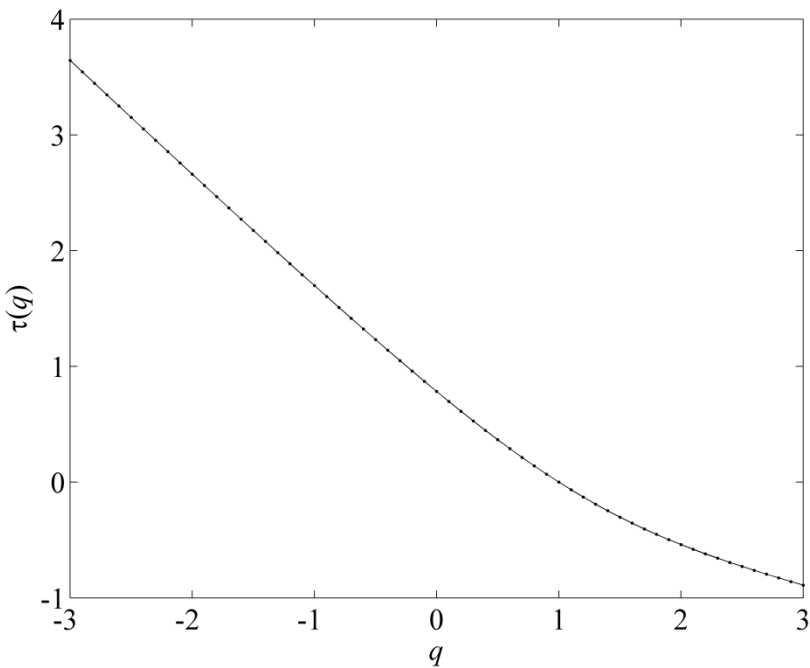


Рис. 6.7. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала

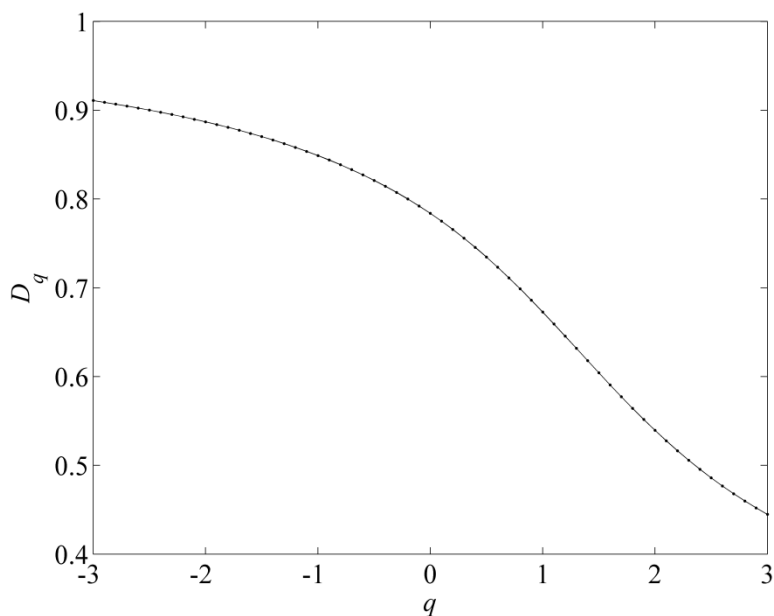


Рис. 6.8. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала

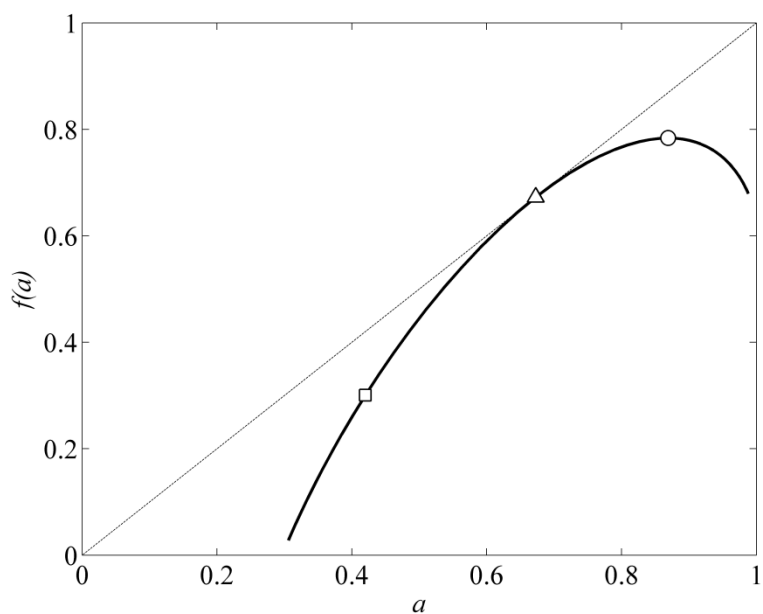


Рис. 6.9. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: \circ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0); \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1); \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

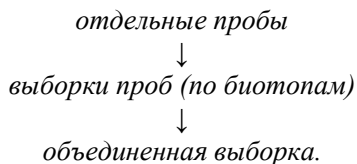
6.3. Карабидокомплексы (г. Казань)²

6.3.1. Экология и биология. Хищные жуки-жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*), регулирующие численность различных беспозвоночных, занимают одно из ведущих мест по видовому и численному обилию среди почвенной мезофауны. Необычайная экологическая пластичность представителей семейства является причиной повсеместного обилия этих жуков. Жужелицы населяют практически весь диапазон широт от холодных тундр до пустынь и тропических лесов; в горах они поднимаются до субнивального пояса и в большинстве случаев являются одним из самых характерных компонентов аднивальных экосистем (Арнольди, 1952; Desender et al., 1994; Lövei, Sunderland, 1996). Большинство видов жужелиц являются зоофагами, что представляет непосредственный интерес в плане разработки биологических методов борьбы с вредными насекомыми. Роль жужелиц в почвенном биогеоценозе трудно переоценить. Это и косвенные, опосредованные (воздействие на органическое вещество почвы, рыхление и перемешивание отдельных ее слоев, создающее определенную экологическую обстановку) и прямые влияния. Видовой состав жужелиц зависит от механических, химических свойств почв, являясь достоверным показателем их состояния. Кроме того, жужелицы могут служить индикаторами типа почвы (Гиляров, 1975; Evans, Forsythe, 1984). Изучение спектра жизненных форм жужелиц достаточно полно может отражать условия существования и служить индикатором состояния биоценозов. С увеличением нарушенности местообитаний снижается доля крупных узкоспециализированных видов и увеличивается доля более эвритопных (Гиляров, 1976; Дорофеев, 1998; Rainio, Niemelä, 2003). Для Среднего Поволжья известно 439 видов жужелиц, в том числе в Республике Татарстан – 303 вида, для большинства из которых установлен биотопический преферendum (Жеребцов, 2000).

6.3.2. Материалы и методы. Исследования проводились в г. Казани в летние сезоны с 2005 по 2007 гг. Были исследованы 75 пробных площадей в семи административных районах города. Пробные площади для выявления воздействия урбанизации на фауну карабид были расположены в трех зонах, различающихся характером и интенсивностью антропогенного пресса: промышленной, селитебной и рекреационной. Внутри каждой из этих зон были исследованы газоны, луга, скверы и парки, пригородные лесополосы и лесные формации. Сбор материала осуществлялся методом почвенных ловушек типа Барбера – Гейдемана (Гиляров, 1965), позволяющим наиболее полно выявлять видовое разнообразие и динамическую плотность герпетобионтов. При определении видового состава использовались определители Жеребцова (2000) и Исаева (2002).

² Гелашвили Д.Б., Солнцев Л.А., Якимов В.Н., Суходольская Р.А., Хабибуллина Н.Р., Иудин Д.И., Снегирева М.С. Фрактальный анализ карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани) // Поволжский экологический журнал. 2011. № 4. С. 407–420.

Мультифрактальный анализ проводился отдельно для каждого карабидо-комплекса. Принимая во внимание биотопические особенности урбанизированной территории (газоны, луга, скверы и т.д.), на которой проводились исследования, был применен иерархический метод объединения проб для каждой обследованной зоны (промышленной, селитебной и рекреационной):



Всего за период исследования в 88 пробах был учтен 1961 экземпляр жу-желиц, представленных 82 видами, в том числе:

- в рекреационной зоне: 38 проб, 780 особей;
- в селитебной зоне: 26 проб, 682 особи;
- в промышленной зоне: 24 пробы, 499 особи.

6.3.3. Мультифрактальный анализ. Статистический анализ скейлинга моментов M_q показал, что для рекреационной и промышленной зон (табл. 6.3 и 6.4) на всем диапазоне значений q ($-3 \div +3$) не обнаруживаются значимые отклонения от линейности в билогарифмических координатах ни для критерия криволинейности ($p > 0.05$), ни для критерия Акаике ($\Delta > 0$). Для селитебной зоны (табл. 6.5) отрицательное значение для критерия Акаике установлено только при $q = -3$, при этом критерий криволинейности достоверности квадратичного члена не выявляет ($p > 0.05$). Таким образом, по совокупности статистических оценок мультифрактальную гипотезу можно считать верифицированной.

Таблица 6.3

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для карабидокомплексов рекреационной зоны г. Казани**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.35	0.83	0.50
Критерий Акаике	Δ	1.05	1.95	1.52

Таблица 6.4

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для карабидокомплексов промышленной зоны г. Казани**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.90	0.45	0.89
Критерий Акаике	Δ	1.98	1.34	1.97

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для карабидокомплексов селитебной зоны г. Казани**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.06	0.25	0.27
Критерий Акаике	Δ	-1.88	0.48	0.65

Нелинейный характер графика зависимости $\tau(q)$ и убывающая функция спектра обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$, приведенные на рис. 6.10 и 6.11 соответственно, свидетельствуют о выполнении требований теории мультифракталов к анализу видовой структуры карабидокомплексов.

Итогом фрактального анализа являются мультифрактальные спектры видовой структуры карабидокомплексов рекреационной, селитебной и промышленной зон г. Казани (рис. 6.12).

На мультифрактальных спектрах сравниваемых зон хорошо видна высокая степень совпадения показателей видového разнообразия Маргалёфа (k), что не противоречит результатам и традиционного подхода. Также видно, что доминирование более выражено в рекреационной зоне, хотя традиционный анализ не позволил расставить приоритеты по этому показателю. В то же время, разнообразие редких видов заметно выше в рекреационной и селитебной зонах, чем в промышленной, что выявлено и с применением традиционных индексов. Таким образом, имеют место как совпадения в характеристиках видовой структуры, полученных традиционными методами и с помощью мультифрактального анализа, так и различия. Однако последнее не имеет фатального значения, поскольку необходимо учитывать принципиальные методологические различия, лежащие в конструировании традиционных индексов и построении мультифрактального спектра. Традиционные индексы являют собой только финальный портрет общей суммарной выборки, тогда как мультифрактальные спектры строятся на базе иерархического метода объединения проб и, следовательно, дают более детальное представление о видовом разнообразии сообщества. В рассматриваемом контексте принципиально важным является признание установленного и доказанного мультифрактальным анализом факта, что видовая структура карабидокомплексов промышленной, селитебной и рекреационной зон г. Казани отвечает критерию самоподобия, или фрактальности. Действительно, несмотря на то, что изученные карабидокомплексы различаются видовым богатством, видовым составом доминирующих видов и параметрами видového разнообразия, общим для них является структурная инвариантность, заключающаяся в ее фрактальной организации.

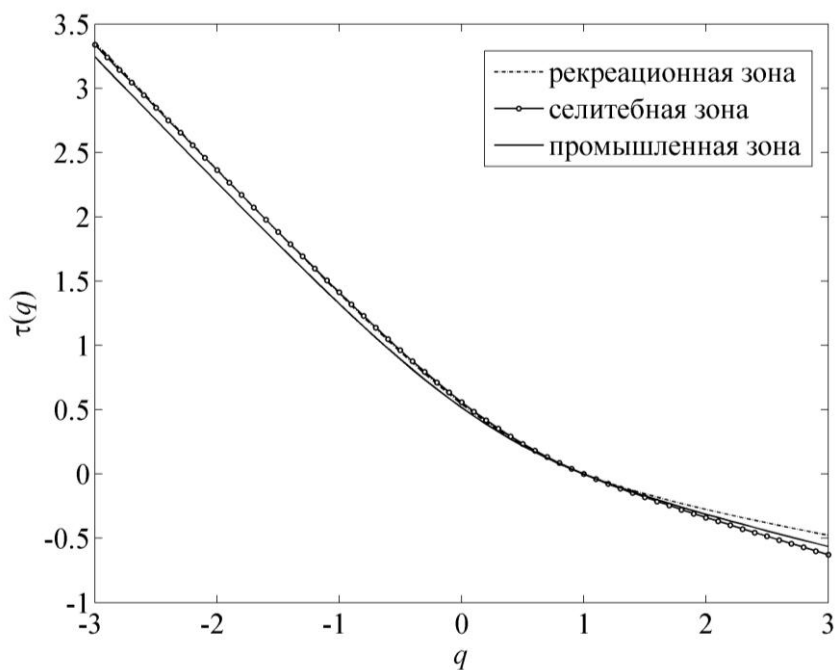


Рис. 6.10. Графики зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для карбидокомплексов г. Казани

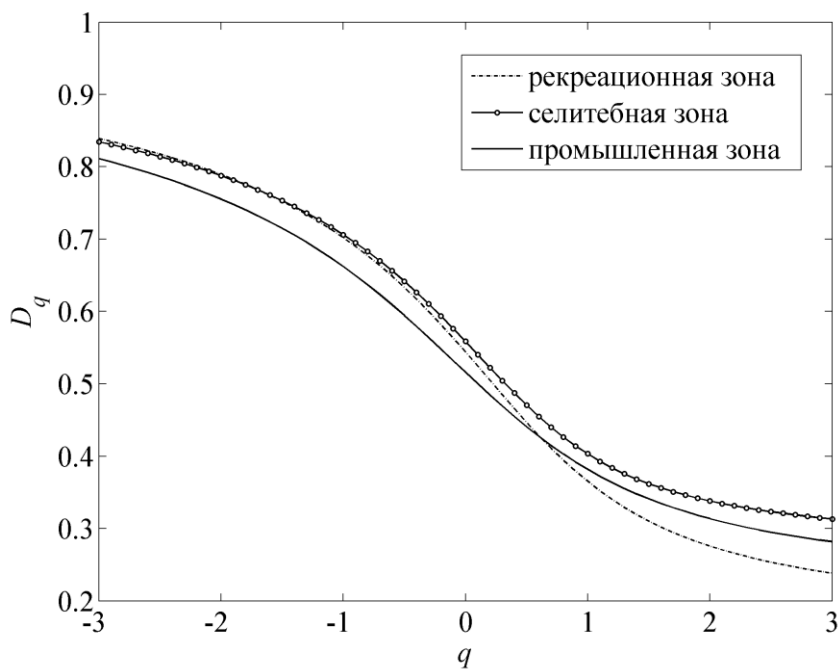


Рис. 6.11. Спектры обобщенных размерностей Реньи (D_q) для карбидокомплексов г. Казани

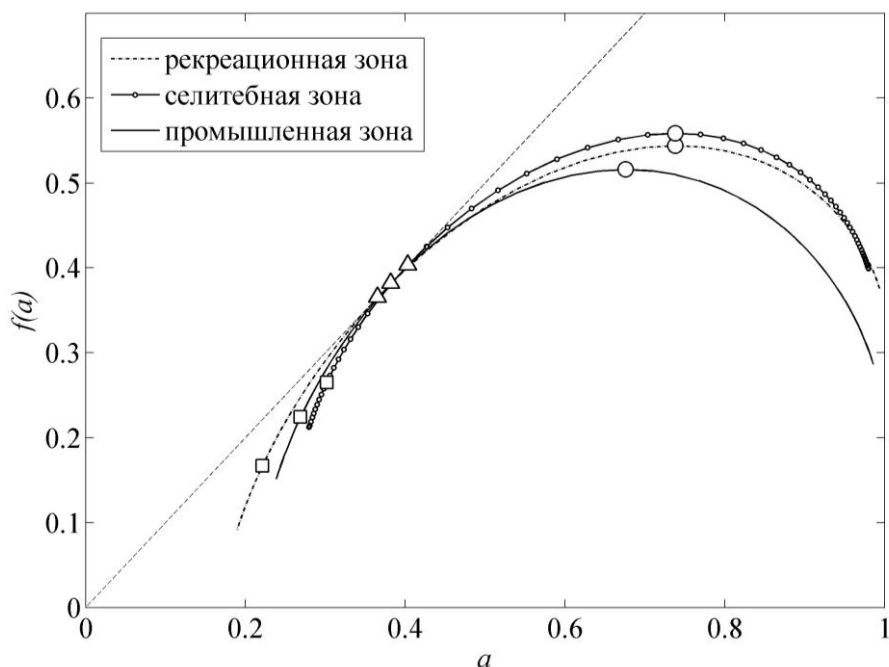


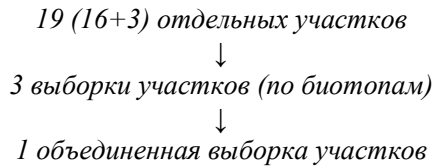
Рис. 6.12. Мультифрактальные спектры видовой структуры карабидокомплексов г. Казани. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: ○ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0); △ – видовому разнообразию по Шеннону (D_1); □ – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

6.4. Сообщества орибатидных клещей (Нижегородская область)

6.4.1. Экология и биология. Панцирные клещи – одна из наиболее крупных групп клещей, представленная в мировой фауне более чем 7000 видов, 177 семействами, объединенными в соответствии с современной систематикой в отряд *Oribatida* (=Oribatei) (Subias, 2004). Поскольку многие виды хозяйственной деятельности человека оказывают учитываемое влияние на население панцирных клещей, они применяются для биоиндикации различных видов антропогенных воздействий. В их числе химическое и радиоактивное загрязнение воздушной и почвенной среды, влияние выбросов промышленных предприятий, мелиоративная деятельность. Высокая численность орибатид и легкость сбора материала для количественных учетов во многом обуславливают их использование в качестве объекта почвенно-экологических и экологических исследований (Кривоуцкий, 1978; Мелехина, Кривоуцкий, 1999; Рябинин, Паньков, 2002; Ермилов, 2008 и др.).

6.4.2. Материалы и методы исследований. Материалом для работы послужили сборы орибатидных клещей, проведенные С.Г. Ермиловым (Ермилов, 2004) в период с 1999 по 2003 гг. на территории г. Н. Новгорода и двух сопредельных районов Нижегородской области (Балахнинского и Дальнеконстантиновского) и любезно представленные для анализа.

Исследования проводились в почвах парков, скверов, садов и лесных массивов в пределах города на 16 стационарных участках, разбитых на два «городских» биотопа. Кроме того, три участка, расположенные за пределами г. Н. Новгорода (Козинское, Лукинское и Бугровское лесничество), были объединены в один «загородный» биотоп. Сбор орибатид проводился по традиционной методике, путем взятия стандартных образцов почвы металлической рамкой объемом 125 см³. Всего с 19 участков были отобраны 2356 проб, в которых были обнаружены 11197 экземпляров орибатид, принадлежащих 127 видам. При этом на 16 участках в г. Н. Новгороде были взяты 1780 проб, из которых извлечены 4220 экземпляров орибатид. На 3 загородных участках отобраны 576 образцов почвы, в которых найдены 6977 экземпляров орибатид. Иерархическая схема объединения участков выглядит следующим образом:



6.4.3. Мультифрактальный анализ. На всем диапазоне значений q ($-3 \div +3$) статистический анализ скейлинга моментов M_q с применением критерия криволинейности и критерия Акаике не выявил значимых отклонений от линейной модели (табл. 6.6), что позволяет считать мультифрактальную гипотезу верифицированной.

Таблица 6.6

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества орибатидных клещей Нижегородской области

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.81	0.367	0.79
Критерий Акаике	Δ	1.93	1.034	1.92

Приведенные на рис. 6.13 и 6.14 графики зависимости $\tau(q)$ и убывающей функции спектра обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$, а также график мультифрактального спектра (рис. 6.15) свидетельствуют о выполнении требований теории мультифракталов к анализу видовой структуры сообщества орибатидных клещей Нижегородской области.

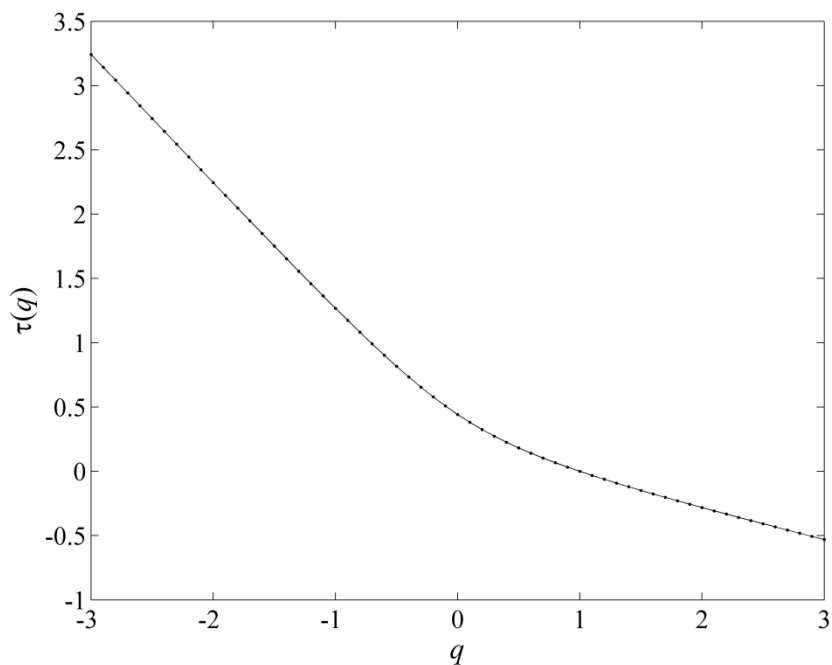


Рис. 6.13. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества орибатидных клещей Нижегородской области

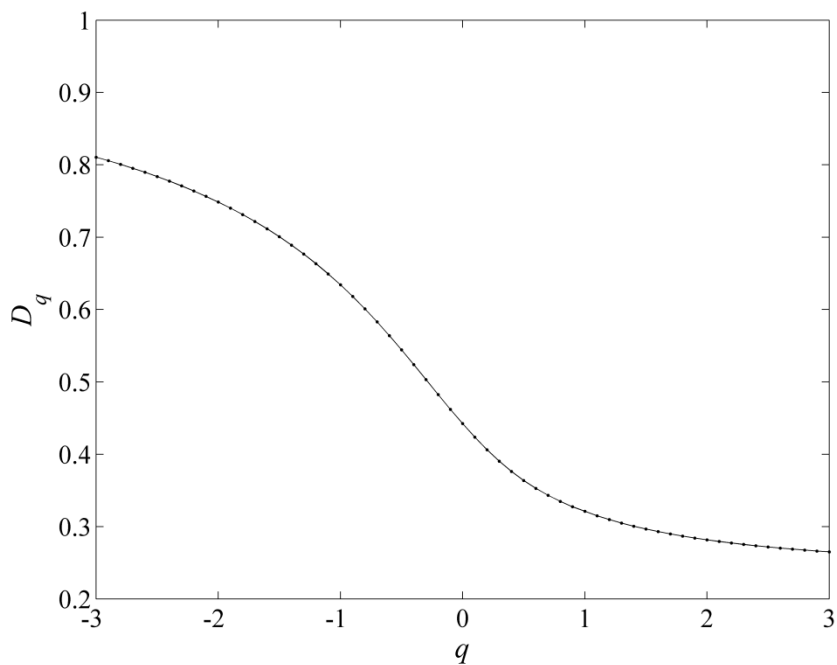


Рис. 6.14. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества орибатидных клещей Нижегородской области

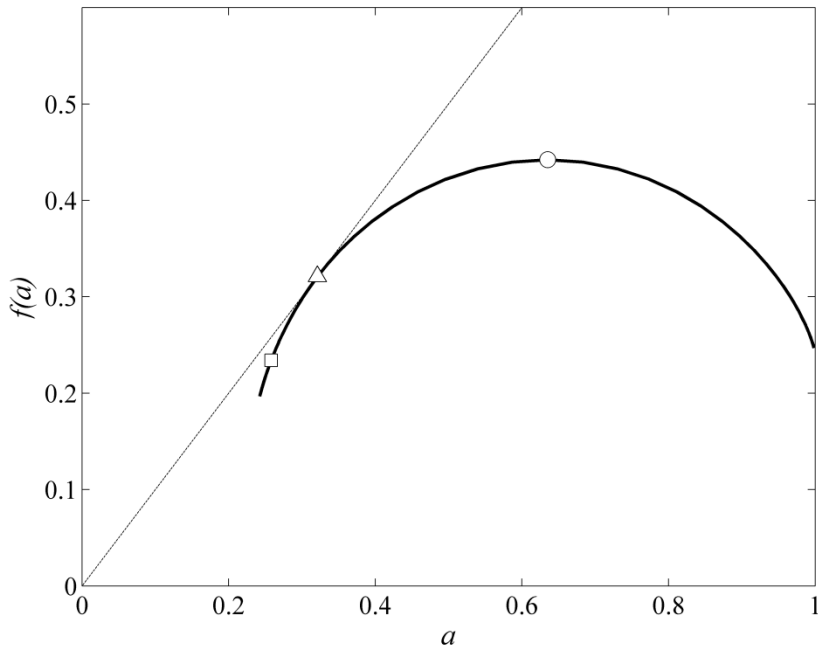


Рис. 6.15. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества орибатидных клещей Нижегородской области. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: ○ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0); △ – видовому разнообразию по Шеннону (D_1); □ – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

Полученные результаты свидетельствуют, что на территории протяженностью с севера на юг около 100 км (Балахна – Н. Новгород – Дальнее Константиново), включающей близкие по абиотическим условиям как урбанизированные, так и «загородные» участки, энтомоценоз орибатидных клещей сохраняет самоподобную структуру и может быть охарактеризован как мультифрактальный объект.

6.5. Насекомые луговых и саванновых сообществ (Миннесота, США)

6.5.1. Экология и биология. Исследовательский заповедник «Кедровая лощина» (Cedar Creek Ecosystem Science Reserve) расположен на территории штата Миннесота (США), к северу от Миннеаполиса. «Кедровая лощина» расположена на границе между лесной зоной и саванной и представляет собой мозаику из участков саванны, прерий, хвойного и широколиственного леса, оставленных сельскохозяйственных угодий, верховых и низовых болот, заливных лугов. На площади в 22 км² расположены более 900 участков, задействованных в долгосрочных экологических исследованиях.

6.5.2. Материалы и методы исследований. Данные любезно предоставлены Тилманом (Университет Миннесоты, США) и Симанном (Университет Райс, США). Исследование сообщества насекомых проводилось на луговых и саванновых участках заповедника «Кедровая лощина». Количественные укусы энтомологическим сачком осуществлялись по стандартной методике в течение сезона 1992 года на 48 участках. Каждая проба содержит насекомых, отловленных в полдень за 100 взмахов сачком диаметром 38 см при движении вдоль трансекты длиной 50 м. Сбор насекомых производился каждые 15 дней с середины мая до середины сентября. Полная база данных включает 352 пробы, в которых зафиксированы 87398 особей, принадлежащих к 750 видам.

Несмотря на то, что в данном случае можно использовать иерархическую схему объединения данных (пробы – выборки по участкам – общая выборка), нам показалось более перспективным использовать особенность этого набора данных, заключающуюся в том, что пробы отбирались практически синхронно с регулярными временными промежутками. Синхронность и регулярность отбора проб позволяют задействовать в данном случае схему линейного объединения.

Для целей мультифрактального анализа отобраны пробы с тех участков, на которых насекомые собирались в течение всего сезона. Пробы с этих участков были объединены для каждой из дат отбора. Таким образом, получены 9 исходных выборок, характеризующих структуру сообщества насекомых на конкретную дату отбора проб. Объединяя выборки за определенный период времени (то есть выборки с соседствующими датами отбора проб), можно получать «срезы», характеризующие структуру сообщества в течение этого периода. Таким образом, можно увеличивать масштаб рассмотрения вплоть до полного сезона.

В данном случае объединяемые выборки выстроены в линию не в пространстве, а во времени, что не препятствует применению схемы линейного объединения. В результате объединения получены 45 выборок: 9 за одну дату, 8 за две, 7 за три и т.д. Дальнейший алгоритм анализа аналогичен приведенным выше.

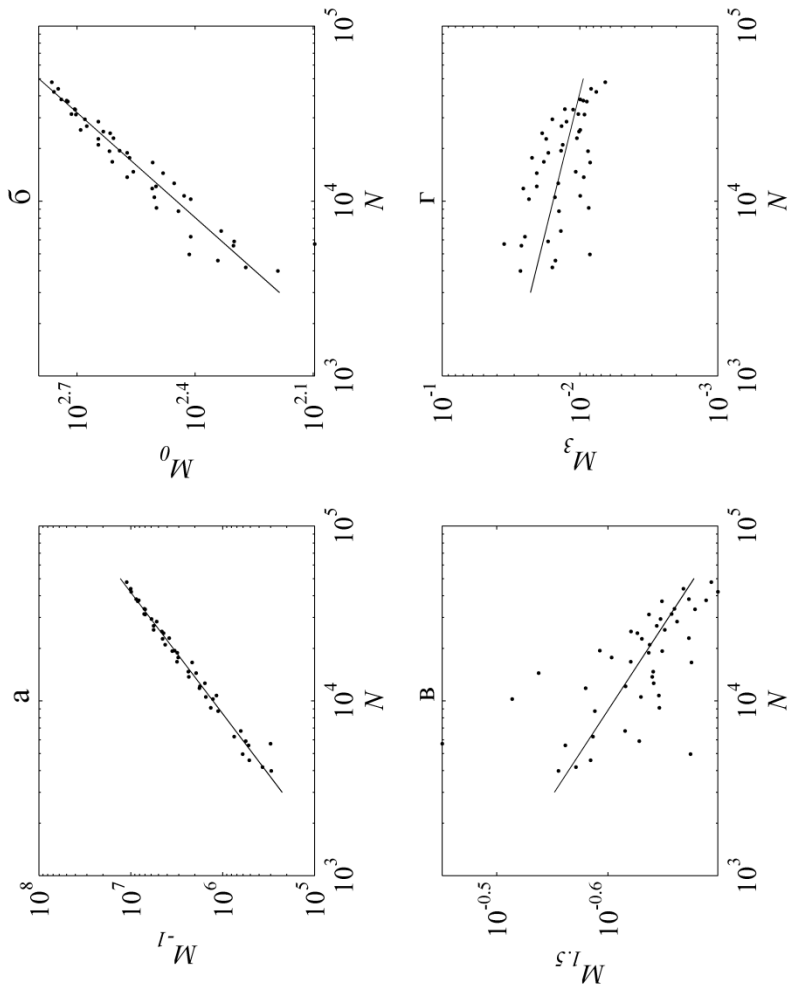


Рис. 6.16. Изменение моментов распределения особей по видам (M_q) как функция размера выборки (N) для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лошина» при различных q :
 $a - q = -1, б - q = 0, в - q = 1.5, г - q = 3.0$

6.5.3. Мультифрактальный анализ. Графики скейлинга моментов M_{-1} , M_0 , $M_{1.5}$, M_3 для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина» приведены на рис. 6.16. Облако точек для моментов формирует линейный тренд в билогарифмическом масштабе. Тенденция к нелинейности проявляется только для моментов положительных порядков на больших масштабах.

Уровни достоверности квадратичного члена в зависимости от порядка момента приведены на рис. 6.17. Штриховой линией на графике обозначен «критический» уровень в 5% ($p = 0.05$). Для всего диапазона моментов q достоверность квадратичного члена не зафиксирована. Следовательно критерий криволинейности не обнаруживает отклонений от степенного скейлинга.

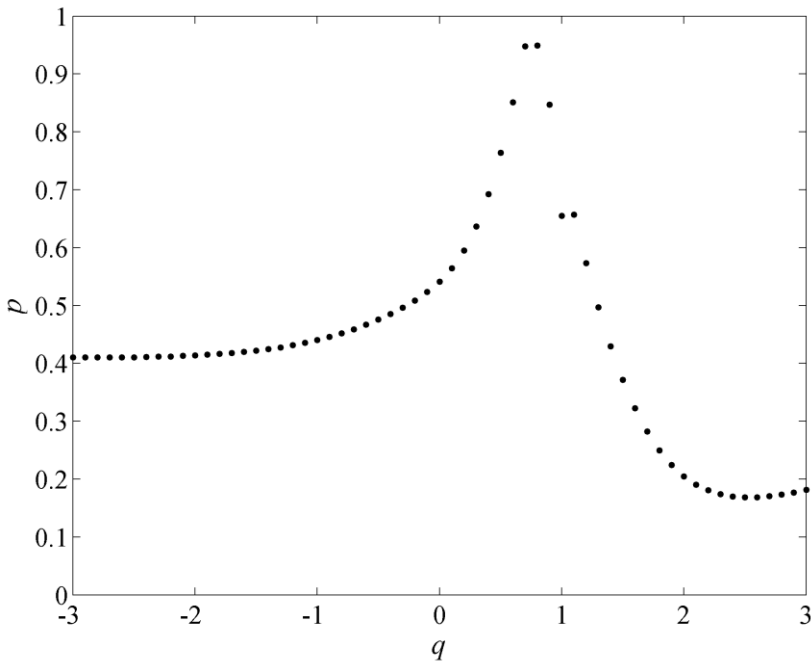


Рис. 6.17. Статистическая оценка степенного скейлинга моментов распределения особей по видам (M_q) для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина» с помощью критерия криволинейности

На рис. 6.18а приведены значения информационного критерия Акаике в зависимости от порядка момента. Разность между критериями Акаике для линейной и квадратичной моделей представлена на рис. 6.18б. Разность Δ принимает отрицательные значения только в небольшом диапазоне q (от 2.25 до 2.8). Отрицательные значения Δ свидетельствуют о том, что, в соответствии с информационным критерием Акаике, квадратичная модель аппроксимирует данные лучше линейной. Однако ввиду того, что диапазон отрицательных значений Δ невелик, а критерий криволинейности отклонений от линейности не выявил, отклонять мультифрактальную гипотезу оснований нет.

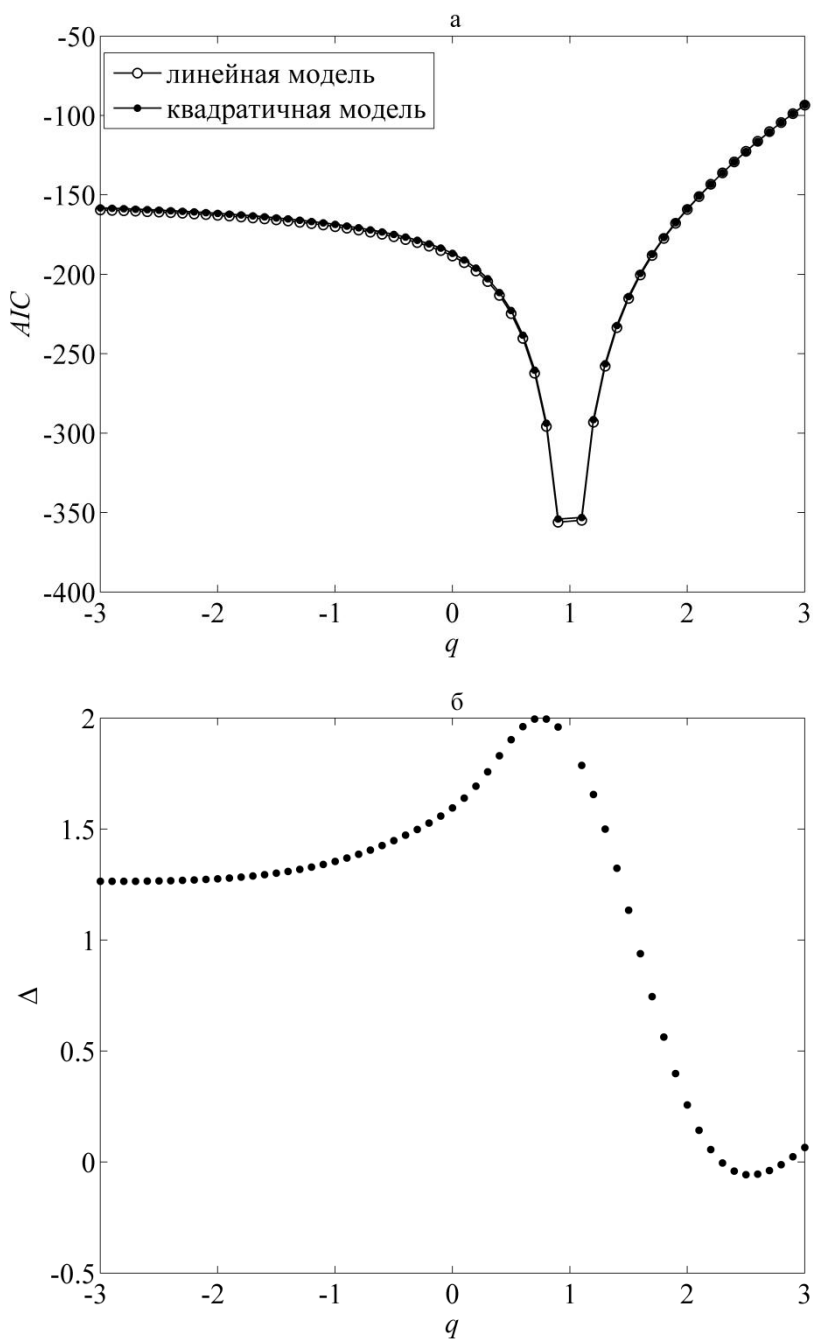


Рис. 6.18. Статистическая оценка степенного скейлинга моментов распределения особей по видам (M_q) для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина» с помощью информационного критерия Акаике: а – сравнение линейной и квадратичной моделей, б – разность между значениями критерия Акаике для квадратичной (AIC_q) и линейной (AIC_{lin}) моделей

Мультифрактальный характер видовой структуры сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина» позволяет перейти к построению спектров.

График зависимости $\tau(q)$, спектр обобщенных размерностей Реньи и мультифрактальный спектр приведены, соответственно, на рис. 6.19, 6.20 и 6.21.

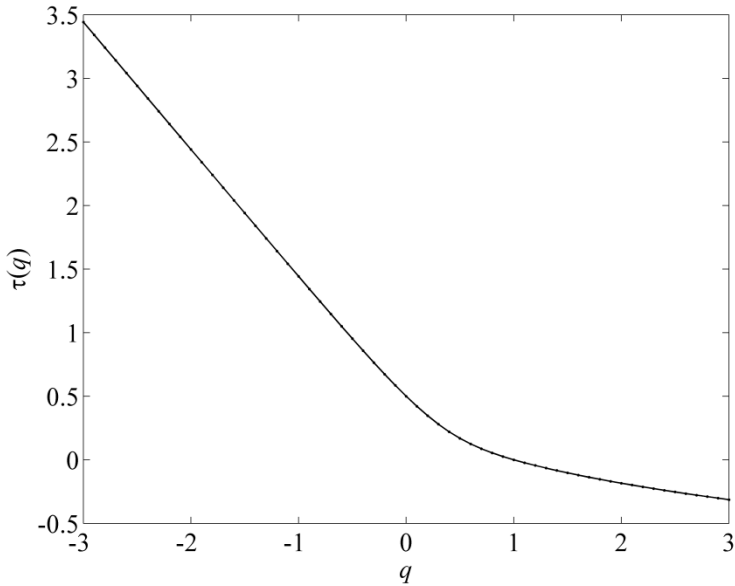


Рис. 6.19. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина»

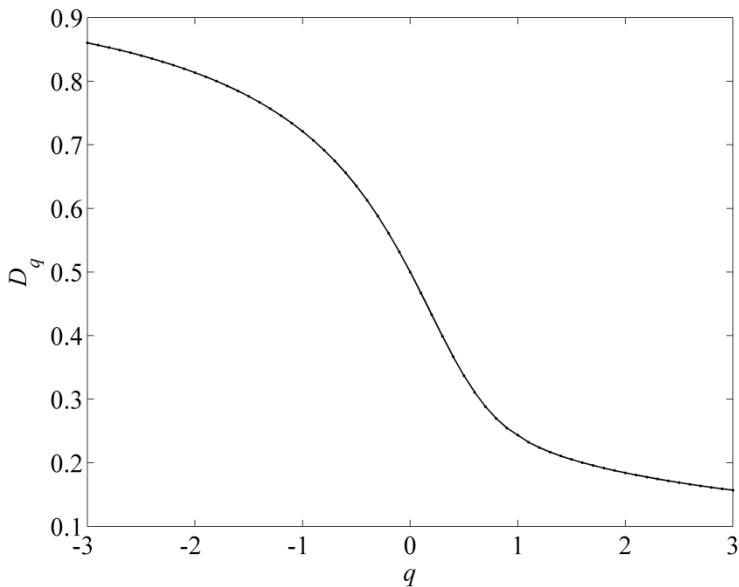


Рис. 6.20. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина»

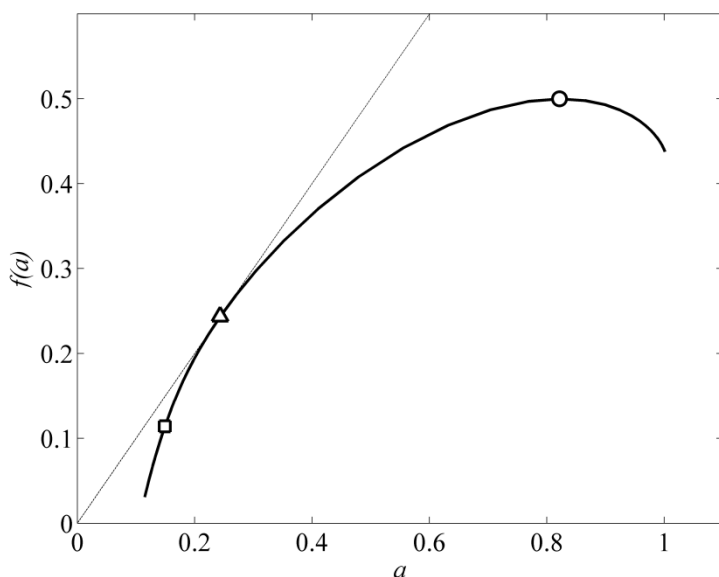


Рис. 6.21. Мультифрактальный спектр видовой структуры для сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина». Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: \circ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0), \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1), \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

Полное соответствие ключевых параметров мультифрактального анализа требованиям теории позволяет заключить, что видовая структура сообщества насекомых заповедника «Кедровая лощина» представляет собой самоподобный, или мультифрактальный объект.

6.6. Сообщества мелких млекопитающих (Нижегородская область)³

6.6.1. Экология и биология. Специфика природных условий Нижегородской области заключается в своеобразии ее ландшафтного облика. Здесь есть типично таежные массивы в северо-восточной части с преобладанием елово-пихтовых формаций, смешанные и мелколиственные леса Волжско-Керженского, Балахнинского и Приокского краев, еще сохранившиеся дубравы Приокско-Волжского края, лесостепь Пьянско-Сурского и Арзамасского краев и даже степные участки на юге области. В пределах области выделяют лесное Заволжье

³ Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И., Дмитриев А.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья // Экология. 2008. № 6. С. 456–461.

и лесостепное Предволжье (Природа..., 1978). Значимость грызунов и насекомоядных в природных сообществах достаточно велика. Являясь консументами в цепях питания, они присутствуют на трофических уровнях во всех биоценозах Нижегородской области. Немаловажен практический аспект данной группы животных – их активное участие в поддержании зоонозных инфекций. Ряд видов имеет существенное экономическое значение как вредители сельскохозяйственных культур. С другой стороны, некоторые виды мелких млекопитающих занесены в Красную книгу Нижегородской области и, соответственно, нуждаются в дополнительном изучении и охране (Пузанов и др., 2005). Суммарное обилие видов мелких млекопитающих в Предволжье выше, чем в Заволжье, что обусловлено большим разнообразием биотопов Предволжья, лучшей кормовой базой и климатическими условиями. По числу и набору видов лесное Заволжье уступает Предволжью, в котором представлены степные и лесостепные виды (большой тушканчик, серый хомячок, степная пеструшка, малая белозубка и др.), виды широколиственного комплекса (орешниковая и лесная сони, соня полчок и др.), а также смешанных лесов и сосновых боров. В большинстве случаев индексы видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья существенно не различаются.

6.6.2. Материалы и методы исследования. Исследования проводились в разных биотопах Заволжья и Предволжья для составления кадастра мелких млекопитающих в 2005–2006 гг. и ранее. Материал собирали на 3 стационарных пунктах в Заволжье и 2 стационарных пунктах в Предволжье. Кроме того, на остальной части территории осуществлялось разовое рекогносцировочное обследование как в Заволжье, так и в Предволжье. Относительный учет грызунов и насекомоядных проводился с использованием общепринятых методов (Карасева, Телицына, 1998). За весь период обследований в заволжской части были отработаны 17430 ловушко-суток, в предволжской – 12 850. В Заволжье отловлены 1007 зверьков, относящихся к 14 видам, в Предволжье – 3437 зверьков 16 видов. Видовое богатство в выловах представлено 20 видами мелких млекопитающих (табл. 6.7).

Таблица 6.7

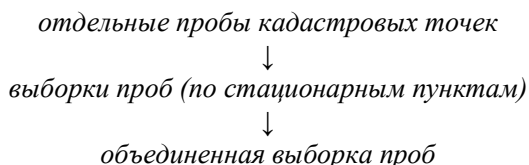
**Структура сообществ мелких млекопитающих
Нижегородского Поволжья**

Вид	Доля особей, %	
	Заволжье	Предволжье
<i>Sylvaemus uralensis</i> Pall.	25.12	26.10
<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb	39.42	32.56
<i>Sorex araneus</i> L.	22.84	16.56
<i>Apodemus agrarius</i> Pall.	1.09	1.31
<i>Sicista betulina</i> Pall.	0.10	0.00
<i>Microtus arvalis</i> Pall.	1.19	20.89
<i>Cricetus cricetus</i> L.	0.00	0.03
<i>Mus musculus</i> L.	1.49	0.29
<i>Clethrionomys mysrutilus</i> Pall.	0.20	0.00

Вид	Доля особей, %	
	Заволжье	Предволжье
<i>Sylvae musflavicollis</i> Melch.	5.26	1.69
<i>Sorex minutus</i> L.	0.20	0.03
<i>Sorex caecutiens</i> Laxm.	0.89	0.20
<i>Eliomys quercinus</i> L.	1.99	0.00
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund.	0.10	0.00
<i>Muscardinus avellanarius</i> L.	0.10	0.03
<i>Microtus oeconomus</i> Pall.	0.00	0.06
<i>Microtus agrestis</i> L.	0.00	0.15
<i>Micromys minutus</i> Pall.	0.00	0.03
<i>Neomys fodiens</i> Penn.	0.00	0.06
<i>Crocidura suaveolens</i> Pall.	0.00	0.03
Общее число особей (Σ)	1007	3437
Число ловушко-суток	17 430	12 848
Обилие на 100 ловушко-суток	5.777	26.751

Поскольку кадастровые точки сбора материала по сообществам мелких млекопитающих естественным образом группируются вокруг стационарных пунктов, то совокупность отдельных проб дает выборки проб, характеризующих кадастровые точки, объединенные по принципу географической близости. В свою очередь, объединение выборок проб даст объединенную выборку, более полно характеризующую изучаемое сообщество.

Таким образом, для каждой из природно-географических зон (Заволжье и Предволжье) иерархическая схема объединения проб может быть представлена следующим образом:



6.6.3. Мультифрактальный анализ. Поскольку при количественных учетах мелких млекопитающих традиционной мерой объема выборки является число отловленных особей на 100 ловушко-суток, в качестве меры масштаба было использовано число отработанных ловушко-суток (η).

Линейный характер билигарифмических графиков изменения моментов распределения особей по видам при росте объема выборки подтверждается результатами статистического анализа (табл. 6.8, 6.9), что свидетельствует о хорошем соблюдении степенного скейлинга для сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья. Этот факт верифицирует гипотезу о наличии мультифрактальной структуры рассматриваемых сообществ, что дает основание для перехода к мультифрактальным анализу.

Представленные на рис. 6.22 и 6.23 графики зависимости $\tau(q)$ и спектры обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$ свидетельствуют о выполнении требований теории мультифракталов к анализу видовой структуры заволжского и предволжского сообществ мелких млекопитающих.

Таблица 6.8

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества мелких млекопитающих Заволжья

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.65	0.25	0.39
Критерий Акаике	Δ	1.77	0.54	1.18

Таблица 6.9

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества мелких млекопитающих Предволжья

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.20	0.35	0.10
Критерий Акаике	Δ	0.27	1.07	-0.83

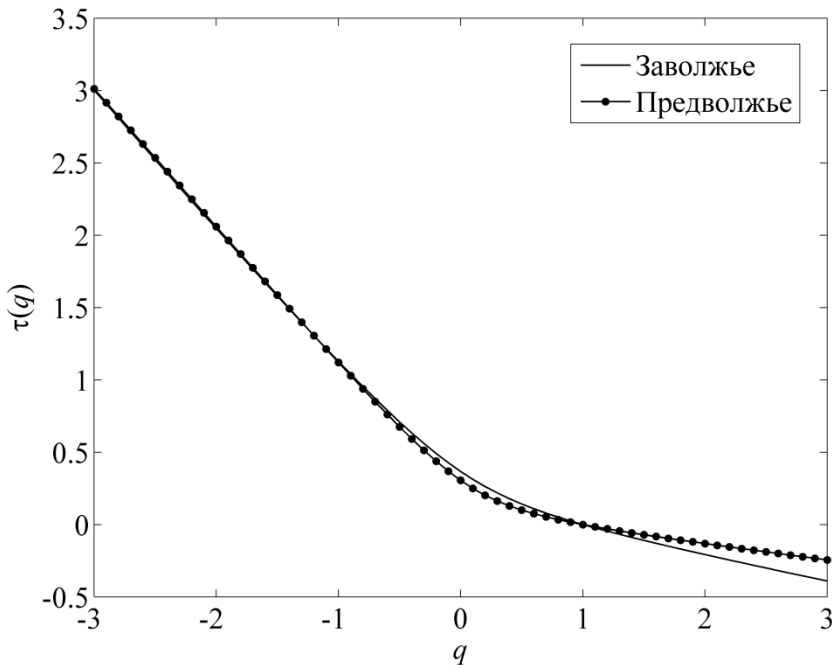


Рис. 6.22. Графики зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области

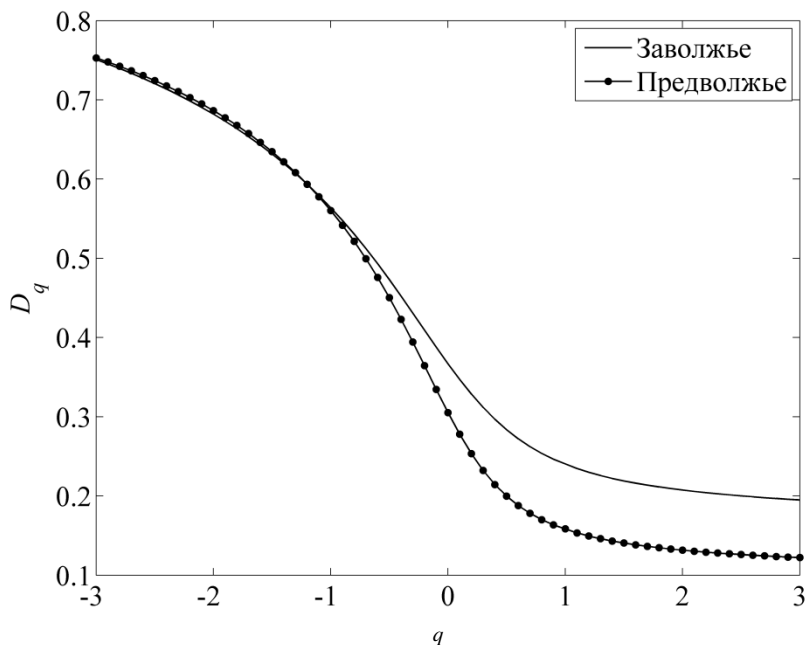


Рис. 6.23. Спектры обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области

Мультифрактальные спектры для сообществ Заволжья и Предволжья представлены на рис. 6.24. Видны заметные различия между спектрами. Центральная часть спектра заволжского сообщества лежит выше спектра предволжского сообщества, что свидетельствует о более высоком разнообразии в группах видов средней представленности (не доминанты, но и не редкие виды). Характер гетерогенности сообществ также различается. Доминирование выражено сильнее в предволжском сообществе (левая ветвь спектра ближе к началу координат). Для нисходящей ветви спектров можно отметить следующее: в обоих сообществах присутствуют крайне редкие виды (об этом свидетельствует максимальное значение индекса сингулярности « a », близкое к единице), а их разнообразие больше в сообществе Предволжья (ветвь спектра лежит выше). В целом ширина спектра больше для предволжского сообщества, соответственно выравненность распределения особей по видам здесь несколько ниже.

Сравнение параметров видовой структуры, полученных традиционными методами и с помощью мультифрактального анализа, не выявило логических противоречий. Таким образом, приведенные мультифрактальные спектры можно рассматривать как обобщенные геометрические образы видовой структуры изученных сообществ мелких млекопитающих, подтверждающие их самоподобие.

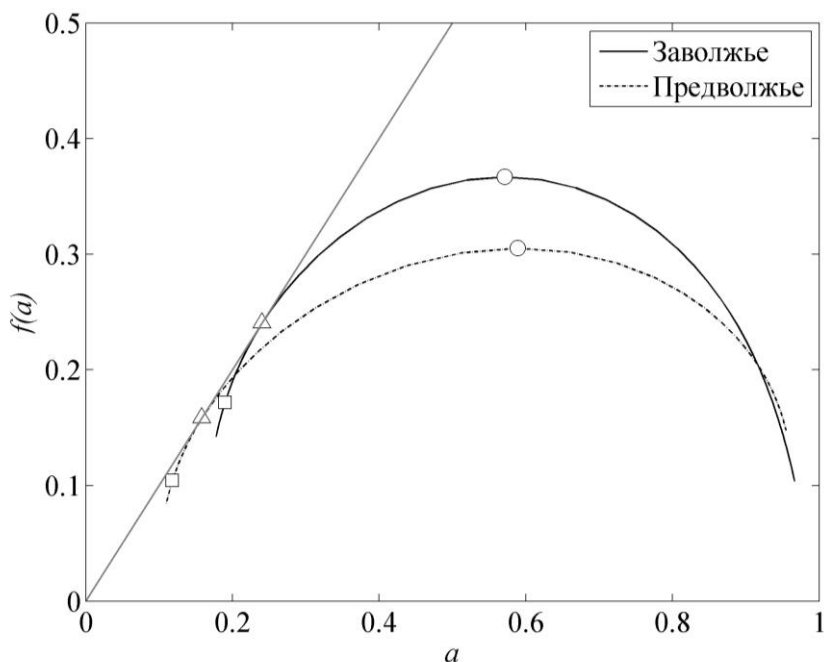


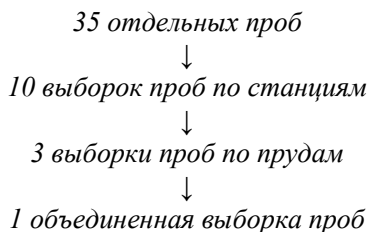
Рис. 6.24. Мультифрактальные спектры видовой структуры сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: \circ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0), \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1), \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

6.7. Зообентоценоз прудов-водохранилищ (г. Нижний Новгород)⁴

6.7.1. Экология и биология. Известно, что благодаря особенностям биологии и экологии, донные животные являются хорошими индикаторами изменений условий их существования, происходящих, в том числе, под влиянием антропогенного воздействия. Изменения количественного и качественного состава зообентоса являются показателем долговременных изменений среды. Сообщества донных организмов, стабильно локализующиеся в определенных биотопах в течение длительного времени, являются удобными объектами для наблюдения за меняющимся качеством воды на протяжении акватории водоема и представляют интегральную оценку состояния водной экосистемы.

⁴ Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Шурганова Г.В., Охапкин А.Г., Старцева Н.А., Пухнаревич Д.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Известия РАН. Серия биол. 2012. № 3. С. 327–335.

6.7.2. Материалы и методы исследований. Материалом для работы послужили сборы макрозообентоса, проведенные Д.А. Пухнаревичем (Пухнаревич, 2003). Изучение макрозообентоса проводилось на 3 прудах-водохранилищах Щелоковского хутора г. Н. Новгорода в летние сезоны 1998–2002 годов. Пробы отбирались ежемесячно на 10 станциях дночерпателем Экмана – Берджа с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$. Обработка проб осуществлялась по стандартной методике. Численность организмов определялась методом прямого счета. Всего были отобраны 35 проб, включающих 3668 экземпляров, относящихся к 59 видам. Иерархическая схема объединения проб представлена следующим образом:



6.7.3. Мультифрактальный анализ. Проверка линейности скейлинга моментов для зообентоценоза прудов-водохранилищ Щелоковского хутора подтверждает мультифрактальную гипотезу (табл. 6.10) и позволяет перейти к собственно мультифрактальному анализу.

Таблица 6.10

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для сообщества зообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.27	0.93	0.96
Критерий Акаике	Δ	0.72	1.99	1.99

О выполнении требований теории мультифракталов свидетельствуют графики зависимости $\tau(q)$ и убывающей функции спектра обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$, приведенные на рис. 6.25 и 6.26 соответственно.

График мультифрактального спектра видовой структуры зообентоценоза прудов-водохранилищ Щелоковского хутора (рис. 6.27) также соответствует каноническим требованиям теории. Обращает на себя внимание выраженность доминирования в сообществе (левая ветвь спектра находится близко от начала координат), что объясняется доминированием в сообществе *Chaoborus* sp., *Bithynia tentaculata* L., 1758 и *Tubifex tubifex* Muller, 1773.

Кроме того, значение на графике обобщенной размерности $D_0 \cong 0.5$ с точностью до знака совпадает с вычисленным значением индекса видовой разнообразия Маргалефа $k = \ln S / \ln N = \ln 59 / \ln 3668 = 0.4968$.

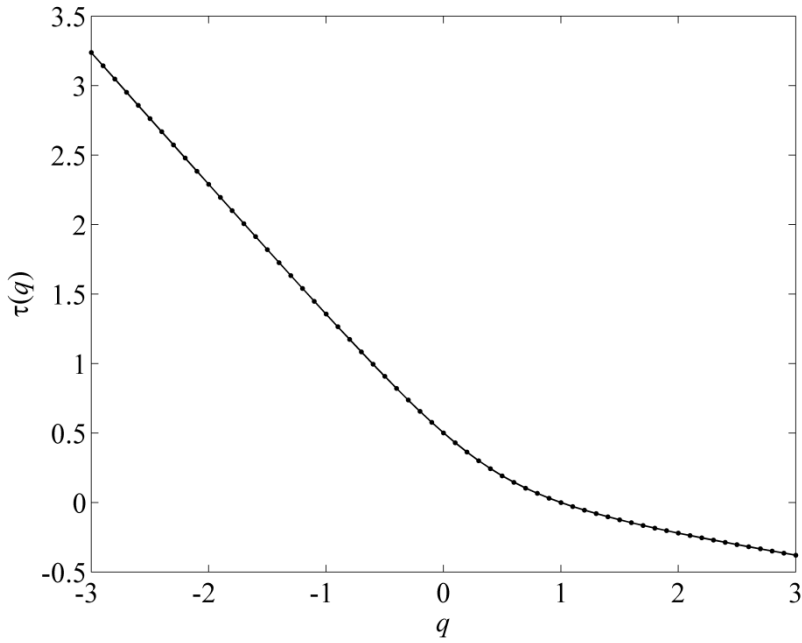


Рис. 6.25. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества зообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора г. Н. Новгорода

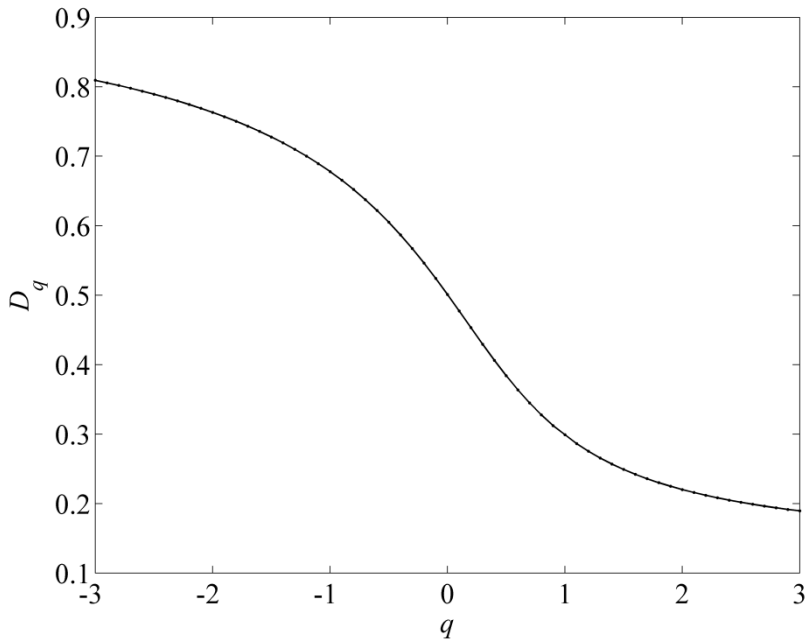


Рис. 6.26. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества зообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора г. Н. Новгорода

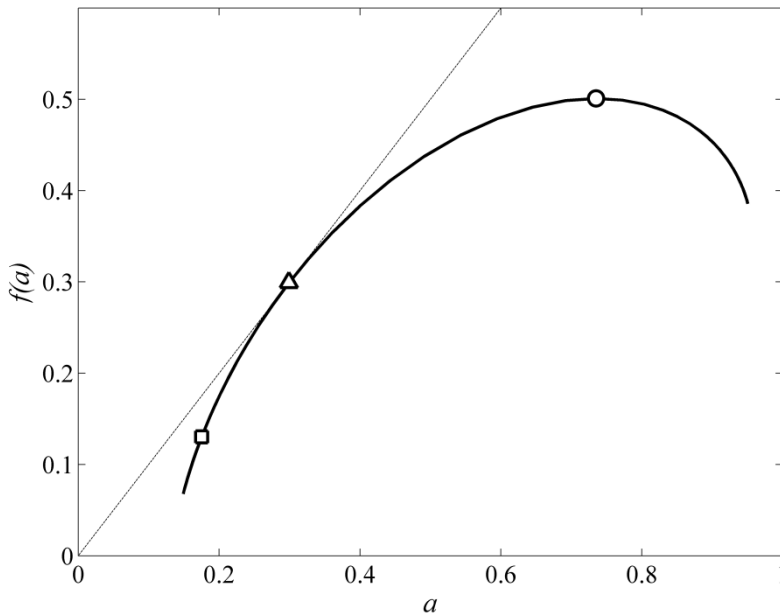


Рис. 6.27. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества зообентоса прудов-водохранилищ Щелоковского хутора г. Н. Новгорода. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: ○ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0), △ – видовому разнообразию по Шеннону (D_1), □ – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

6.8. Фитопланктоценоз городских водоемов (г. Нижний Новгород)⁵

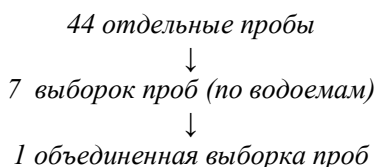
6.8.1. Экология и биология. Для оценки экологического состояния водных экосистем широко применяются альгологические показатели. Короткий жизненный цикл водорослей позволяет даже при проведении ограниченных по времени наблюдений оценить возможные неблагоприятные изменения в экосистеме водоема. Таким образом, фитопланктон является интегральным показателем совокупного воздействия факторов среды на биоту озера и первым реагирует на различные виды воздействия на экосистему путем изменения видового состава и структурно-функциональных характеристик. Изучение

⁵ Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Шурганова Г.В., Охапкин А.Г., Старцева Н.А., Пухнаревич Д.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Известия РАН. Серия биол. 2012. № 3. С. 327–335.

формализованных характеристик фитопланктонных сообществ, таких как видовое богатство, выравненность, видовое разнообразие, характер доминирования, позволяет рассмотреть с теоретических позиций ряд структурных состояний фитопланктонных сообществ в условиях естественного и трансформированного комплексов факторов среды.

6.8.2. Материалы и методы исследований. Материалом для работы послужили сборы фитопланктона, проведенные Н.А. Старцевой (Старцева, 2002).

Пробы фитопланктона отбирались на 7 малых водоемах г. Н. Новгорода с мая по октябрь 1994–2000 годов с интервалом 10 дней. Пробы отбирались батометром Рутнера с интервалом 1 м от поверхности до дна, после чего концентрировались через отечественные мембранные фильтры № 5 и № 6 с диаметром пор, соответственно, 1.5 и 2.5 мкм и фильтры «Сынпор» № 2 (диаметр пор 2.5 мкм). Подготовку проб к подсчету, определение числа клеток в единице объема воды проводили по общепринятой в альгологии методике. Всего были отобраны 44 пробы, включающие 77419 экземпляров фитопланктона, относящихся к 227 видам. Иерархическая схема объединения проб представлена следующим образом:



6.8.3. Мультифрактальный анализ. Линейность скейлинга моментов для фитопланктоценоза малых водоемов г. Н. Новгорода подтверждается статистическим анализом (табл. 6.11). Таким образом, мультифрактальную гипотезу можно считать принятой.

Таблица 6.11

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для сообщества фитопланктона малых водоемов г. Н. Новгорода

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.06	0.62	0.47
Критерий Акаике	Δ	-2.93	1.74	1.45

Поведение графиков зависимости $\tau(q)$ (рис. 6.28) и убывающей функции спектра обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$ (рис. 6.29) для анализируемых фитопланктоценозов также свидетельствует о выполнении требований теории мультифракталов.

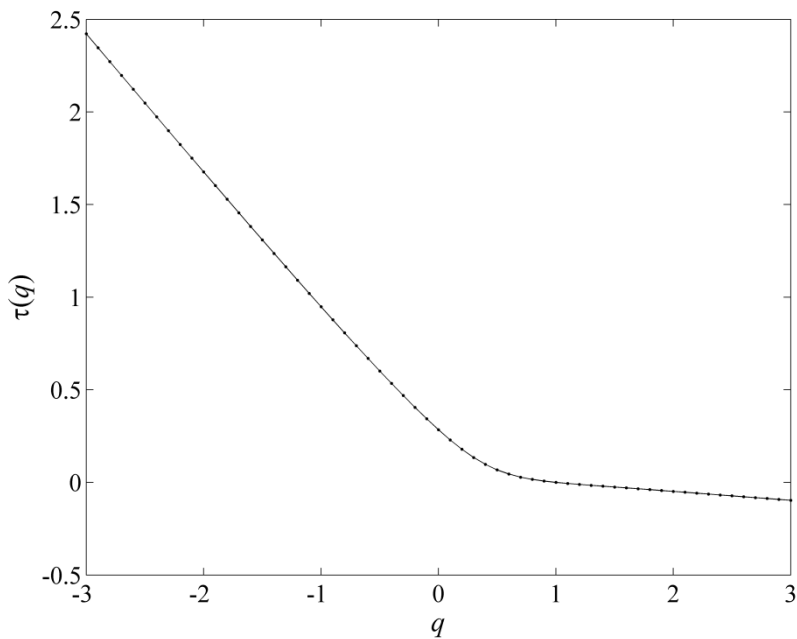


Рис. 6.28. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообщества фитопланктона малых водоемов г. Н. Новгорода

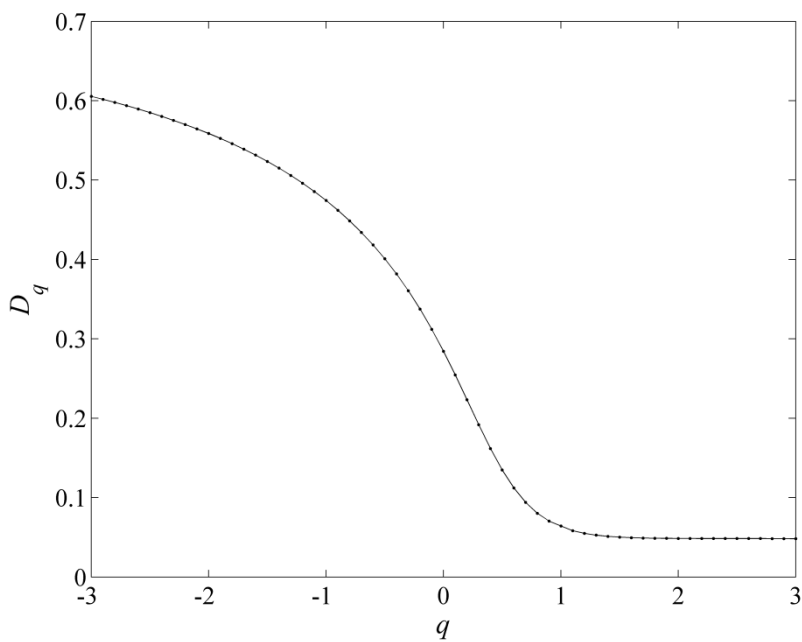


Рис. 6.29. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообщества фитопланктона малых водоемов г. Н. Новгорода

В фитопланктоценозах при относительно низком видовом разнообразии по индексу Шеннона доминировали *Stephanodiscus* sp., *Fragilaria crotonensis* Kitton, 1869; *Eudorina elegans* Ehrenberg, 1831; *Pandorina morum* (O.F. Muller) Borg, 1824. Подобное соотношение доминирования/разнообразия подтверждается и видом графика мультифрактального спектра на рис. 6.30.

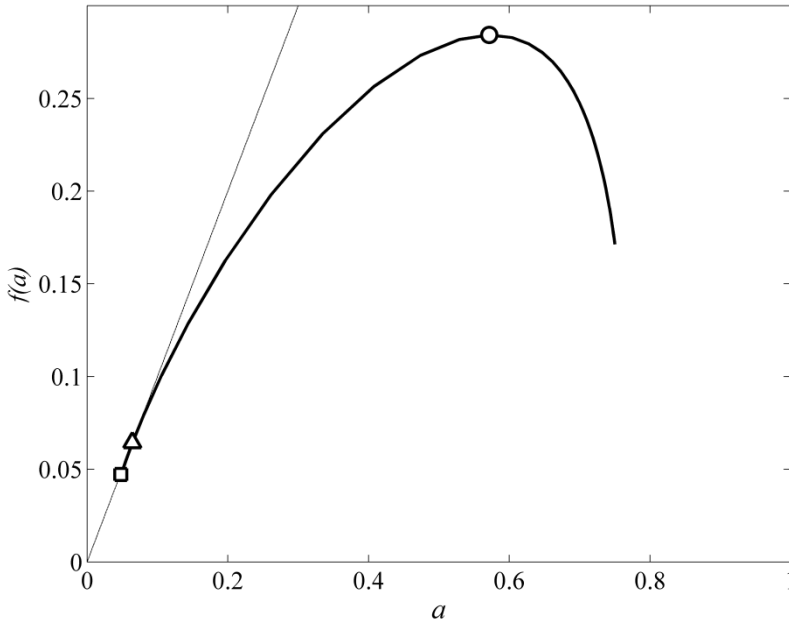


Рис. 6.30. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества фитопланктона малых водоемов г. Н. Новгорода. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих:
 ○ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0), \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1), \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

6.9. Зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища⁶

6.9.1. Экология и биология. Водохранилища характеризуются высокой динамичностью развития. При этом в случае Чебоксарского водохранилища, заполненного в 1980–1982 гг., представляется редкая возможность проследить за перестройкой речных экосистем в новые – водохранилищные и выявить их

⁶ Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Шурганова Г.В., Охапкин А.Г., Старцева Н.А., Пухнаревич Д.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Известия РАН. Серия биол. 2012. № 3. С. 327–335.

многолетнюю динамику на протяжении жизни одного поколения исследователей. Перестройки видовой структуры зоопланктона хорошо отражают различного рода воздействия как природных, так и антропогенных факторов. Анализ работ как отечественных, так и зарубежных исследователей показал, что до настоящего времени не решены вопросы континуальности и дискретности видовой структуры планктонных сообществ водохранилищ, проблемы выделения зоопланктоценозов и занимаемых ими акваторий водохранилищ, оценки динамики их пространственного размещения, определения и динамики границ биотических сообществ, скорости и направленности перестроек видовой структуры зоопланктона на разных этапах существования водохранилищ и формирования новых планктонных сообществ; не установлены причины, определяющие различия в характере пространственного размещения планктонных сообществ. Актуален также поиск решения проблемы объединения информации о разных аспектах разнообразия с использованием инструмента экспресс-диагностики видовой структуры планктонных сообществ.

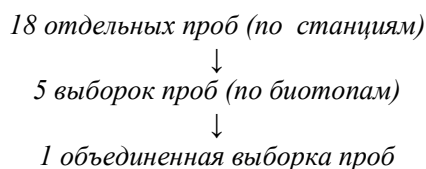
6.9.2. Материалы и методы исследований. Пробы зоопланктона отбирались на 18 постоянных станциях Чебоксарского водохранилища, расположенных в 5 участках (биотопах) водохранилища, различающихся гидрологическим режимом: право- и левобережные участки речной и озерной частей. Сбор материала осуществлялся с использованием количественной сети Джели (капроновое сито № 64) в 1979, 1981 и 1995 гг. Отбор осуществлялся путем тотальных ловов от дна до поверхности. Общий объем отобранного материала представлен в табл. 6.12.

Таблица 6.12

**Объем экспериментального материала,
использованного в мультифрактальном анализе зоопланктоценоза**

Год	Число проб	Число видов	Число экземпляров
1979	24	41	22760
1981	24	42	29469
1995	24	38	39365

Иерархическая схема объединения проб зоопланктона в Чебоксарском водохранилище для каждого года исследований может быть представлена следующим образом:



6.9.3. Мультифрактальный анализ. Статистический анализ линейности скейлинга моментов для зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища на основе проб, отобранных в 1979, 1981 и 1995 гг., с помощью критерия криволинейности и критерия Акаике подтверждает мультифрактальную гипотезу (табл. 6.13–6.15).

Таблица 6.13

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для сообщества зоопланктона (1979 г.)**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.20	0.36	0.28
Критерий Акаике	Δ	0.10	1.03	0.64

Таблица 6.14

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для сообщества зоопланктона (1981 г.)**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.98	0.53	0.87
Критерий Акаике	Δ	1.99	1.54	1.97

Таблица 6.15

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для сообщества зоопланктона (1995 г.)**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.75	0.81	0.67
Критерий Акаике	Δ	1.88	1.93	1.79

Ход графиков на рис. 6.31 и 6.32, иллюстрирующих, соответственно, зависимость $\tau(q)$ и убывающую функцию спектра обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$ для анализируемых зоопланктоценозов, также свидетельствует о выполнении требований теории мультифракталов.

Для верификации диагностических возможностей мультифрактального анализа, в первом приближении, приведем годовую динамику мультифрактальных спектров видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища за ряд лет наблюдений.

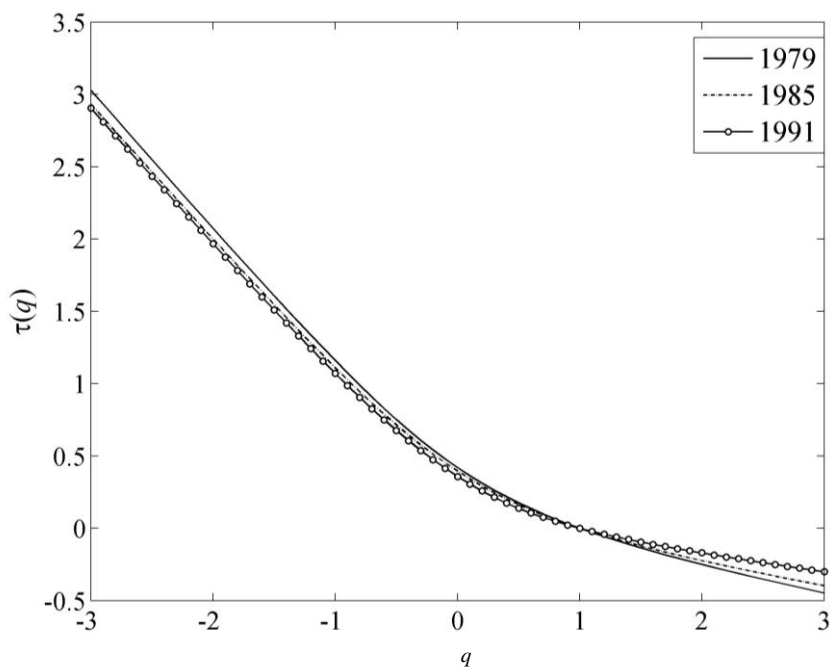


Рис. 6.31. Графики зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища

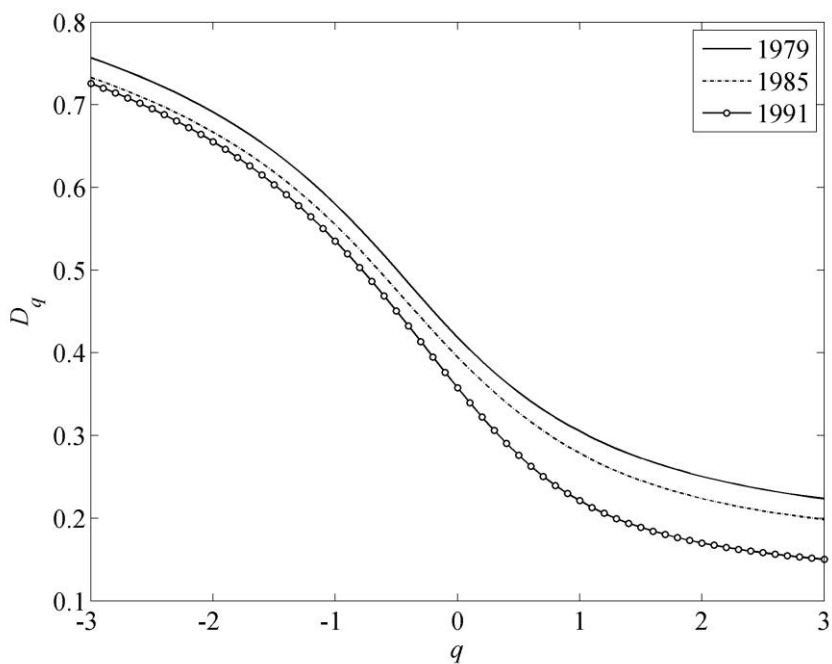


Рис. 6.32. Спектры обобщенных размерностей Реньи (D_q) для сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища

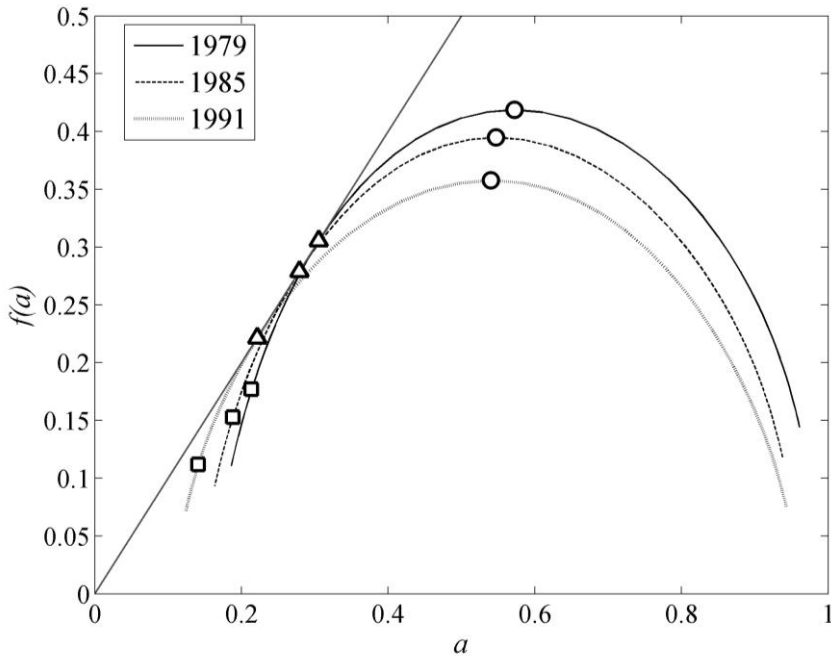


Рис. 6.33. Мультифрактальные спектры видовой структуры сообщества зоопланктона Чебоксарского водохранилища. Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих: \circ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0), \triangle – видовому разнообразию по Шеннону (D_1), \square – индексу доминирования по Симпсону (D_2)

Многолетние исследования Г.В. Шургановой (Шурганова, 2007) показали, что в последний год перед созданием Чебоксарского водохранилища (1979 г.) в зоопланктоценозе р. Волги по численности доминировала реофильная колловратка *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, субдоминанты были представлены в *B. angularis* Gosse, 1851 и *Chydorus ovalis* Kurz, 1874. Спустя 6 лет, в 1985 г. в Чебоксарском водохранилище изменилась структура доминирования: доминантом являлся веслоногий рачок *Mesocyclops oithonoides* Sars, 1863, а субдоминантами были *B. calyciflorus* Pallas, 1766 и *Daphnia galeata* Sars, 1864. В 1991 г. степень доминирования по сравнению 1985 г. увеличилась: преобладала лимнофильная колловратка *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1932, а субдоминантами являлись *B. calyciflorus* Pallas, 1766 и *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834). Таким образом, в ходе трансформации зоопланктоценоза при становлении водохранилища (с 1985 по 1991 г.) наблюдалось снижение разнообразия во всех группах видов на фоне роста доминирования, что находит отражение на графиках мультифрактальных спектров в снижении ординаты (спектр 1991 г. лежит ниже) и смещении восходящей ветви спектров влево (рис. 6.33).

6.10. Растительные сообщества дюнных понижений (Северная Франция и Бельгия)⁷

6.10.1. Экология и биология. Влажные дюнные понижения побережья северо-западной Европы представляют собой сформированные путем ветровой эрозии углубления дюнного ландшафта. Когда эрозия достигает уровня грунтовых вод, начинается процесс первичной сукцессии, в результате чего на бедной известковой почве формируется особый тип сообщества. Вследствие активно ведущихся в последние десятилетия берегоукрепительных работ, направленных на стабилизацию дюн побережья, дюнные понижения и ассоциированные с ними сообщества оказались в северо-западной Европе под угрозой исчезновения.

Сообщества дюнных понижений охраняются в четырех заповедниках, расположенных вдоль побережья Бельгии и Северной Франции.

6.10.2. Материалы и методы исследований. Исходные материалы были любезно предоставлены Б. Босуит (B. Bossuyt, Университет Гента, Бельгия).

Данные были получены в четырех заповедниках на побережье Ла-Манша. Были выбраны 14 участков понижений размером 2×2 м на примерно одной и той же сукцессионной стадии. Каждый из участков ($A_0 = 4 \text{ м}^2$) был разделен на 4 квадрата размером 1×1 м ($A_1 = 1 \text{ м}^2$), которые далее разделены на участки размером 50×50 см ($A_2 = 0.25 \text{ м}^2$) и далее – на квадраты размером 25×25 см ($A_3 = 625 \text{ см}^2$). Таким образом, каждый из 14 заложенных участков обрабатывался по вложенной схеме с четырьмя иерархическими уровнями $A_i = A_{i-1}/4$ (рис. 6.34). В каждом из наименьших квадратов (A_3) было определено проективное покрытие всех встреченных видов растений. Всего на 14 площадках зафиксированы 77 видов (от 15 до 30 видов на отдельной площадке).

В данном исследовании, в отличие от рассмотренных выше, относительная представленность видов определялась не на основе подсчета особей, а на основании проективного покрытия. При этом, поскольку суммарное проективное покрытие может быть как больше, так и меньше единицы, относительное обилие в данном случае не тождественно проективному покрытию.

Как уже указывалось, мультифрактальный анализ структуры пространственно распределенного сообщества вычислительно мало отличается от анализа структуры «точечного» сообщества: рассматриваются зависимости $M_q(A)$, выясняется скейлинг моментов с получением наклонов $\tau(q)$, на основе которых строятся спектр обобщенных размерностей Реньи $D_q(q)$ и мультифрактальный спектр $f(a)$.

При проведении мультифрактального анализа пространственной структуры растительного сообщества дюнных понижений для всех квадратов на каж-

⁷ Yakimov B.N., Bossuyt B., Iudin D.I., Gelashviliy D.B. Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // Oikos. 2008.V. 117. P. 33–39.

дом из иерархических уровней были рассчитаны относительные представленности $p_i = \mu_i / \sum \mu_i$ (где μ_i – проективные покрытия), на основе которых рассчитаны моменты M_q . При исследовании пространственной структуры «естественной» мерой масштаба является обследованная площадь, поэтому изучаются зависимости M_q от площади A . При этом используются те же инструменты анализа: критерий криволинейности и информационный критерий Акаике.

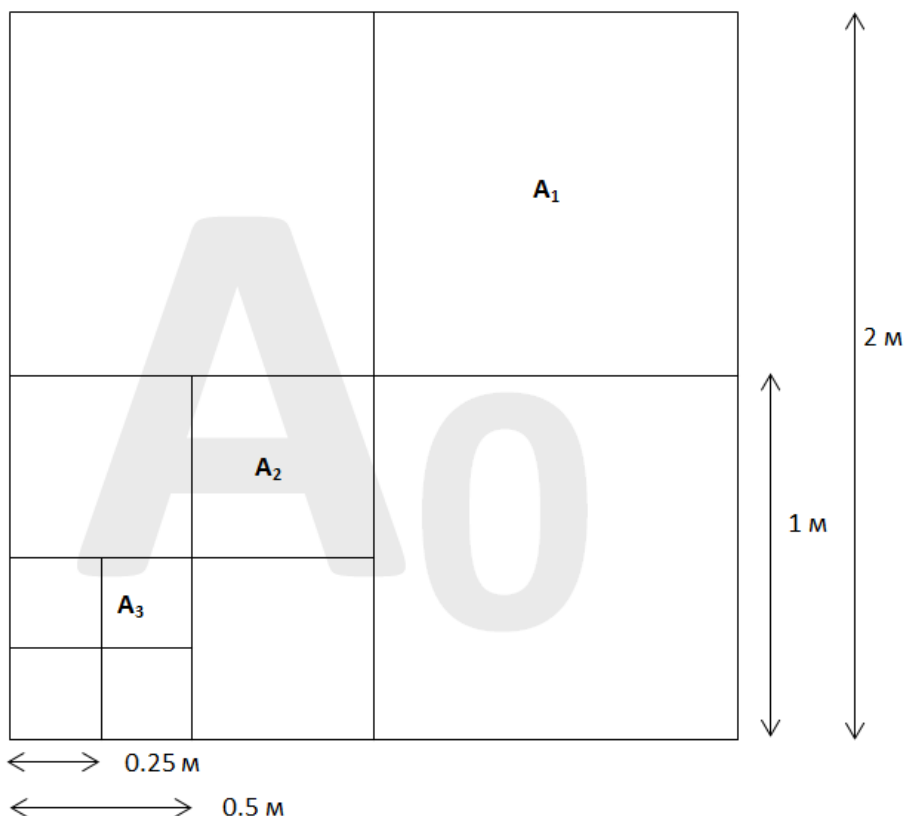


Рис. 6.34. Схема иерархической организации пробных площадей для мультифрактального анализа растительных сообществ дюнных понижений

6.10.3. Мультифрактальный анализ. Графики скейлинга моментов M_{-1} , M_0 , $M_{1.5}$, M_3 для растительного сообщества дюнных понижений приведены на рис. 6.35. В данном случае мы имеем дело с фиксированными масштабами, поэтому значения M_q сгруппированы в вертикальные столбцы. Несмотря на наблюдаемый разброс точек в этих «столбцах», тенденция к росту моментов с $q < 1$ и уменьшению моментов с $q > 1$ прослеживается довольно четко (рис. 6.35).

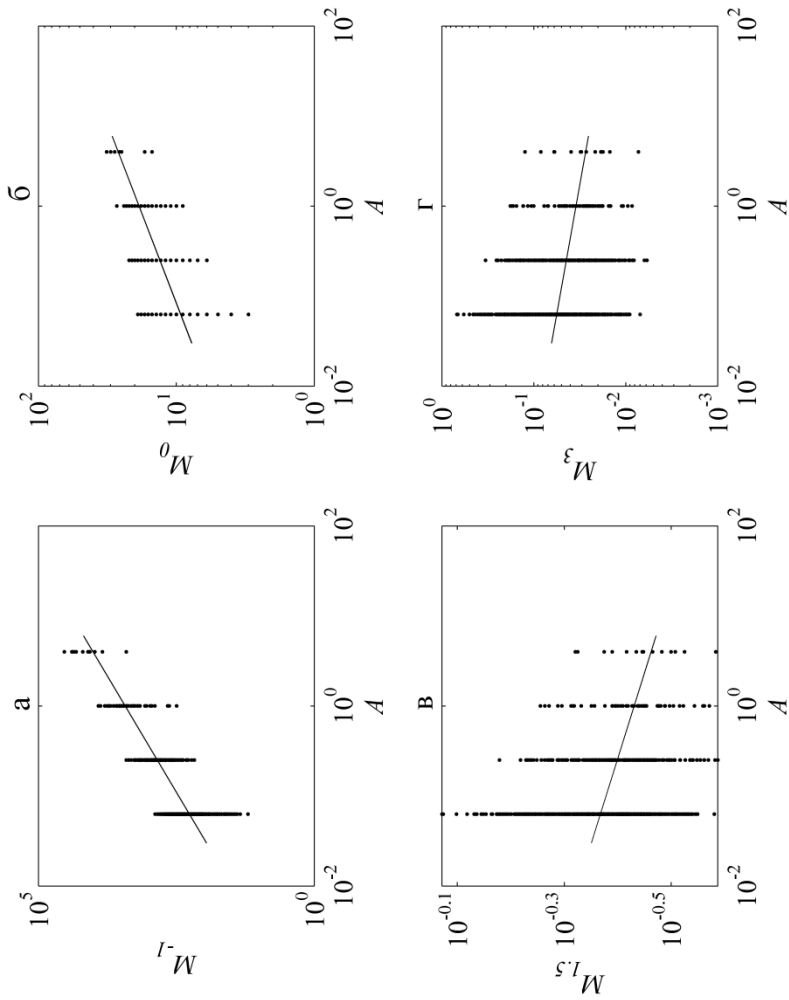


Рис. 6.35. Изменение моментов распределения относительного обилия (M_q) как функция обследованной площади (A) для растительных сообществ дюнных понижений при различных q :
 $a - q = -1, б - q = 0, в - q = 1.5, г - q = 3.0$

Результаты статистического анализа линейности связи приведены в табл. 6.16. Критерий криволинейности не обнаруживает достоверности квадратичного члена на всем диапазоне q ($p > 0.05$). Информационный критерий Акаике обнаруживает отклонения от линейности для скейлинга видового богатства только для $q = 0$. Поскольку гипотеза о линейности скейлинга моментов не подтверждается только одним критерием из двух (критерием Акаике), то в соответствии с алгоритмом, изложенным в главе 5, отклонять мультифрактальную гипотезу оснований нет.

Таблица 6.16

**Результаты статистического анализа скейлинга моментов
для растительных сообществ дюнных понижений**

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.1719	0.0965	0.3684
Критерий Акаике	Δ	0.1282	-0.7703	1.1884

Мультифрактальный характер пространственной структуры растительного сообщества дюнных понижений позволяет перейти к построению спектров.

Графики зависимости $\tau(q)$, спектр обобщенных размерностей Реньи и мультифрактальный спектр приведены, соответственно, на рис. 6.36, 6.37 и 6.38. Особенностью анализируемого набора данных является то, что он состоит из 14 отдельных статистически независимых участков, описанных по единой методике. В результате имеется возможность оценки параметров муль-

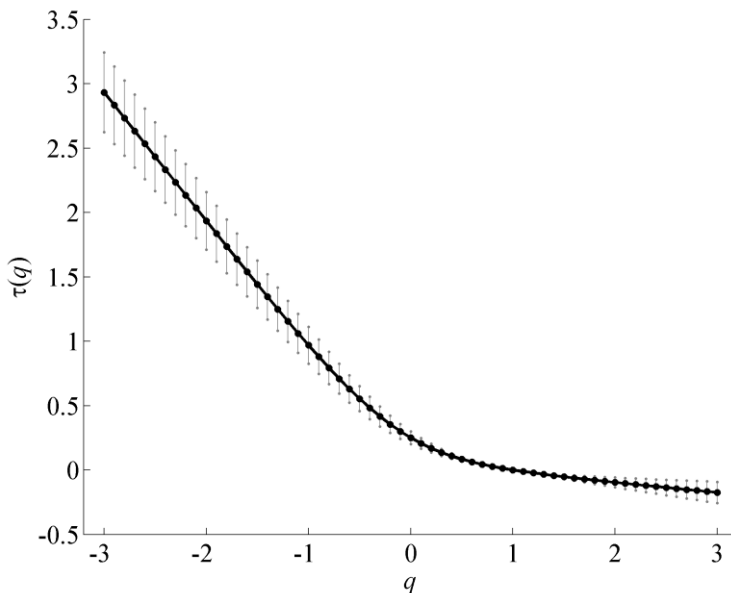


Рис. 6.36. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q (со стандартными отклонениями) для растительных сообществ дюнных понижений

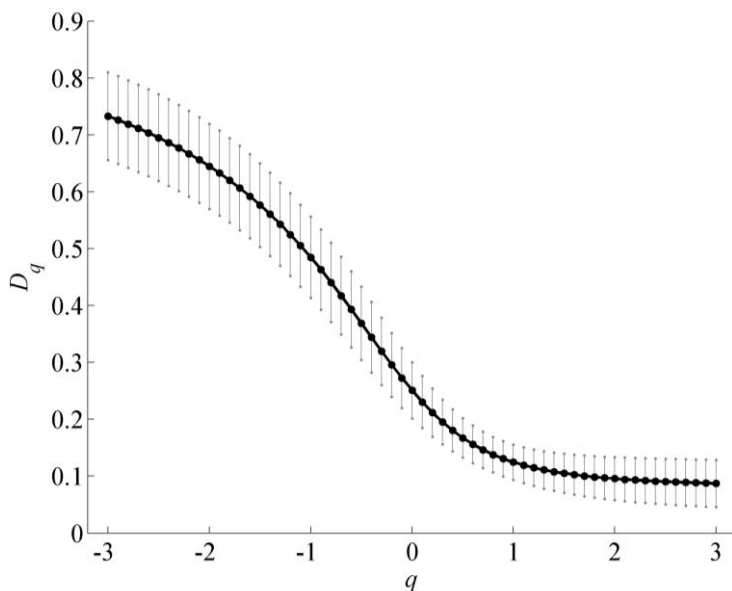


Рис. 6.37. Спектр обобщенных размерностей Реньи, D_q (со стандартными отклонениями) для растительных сообществ донных понижений

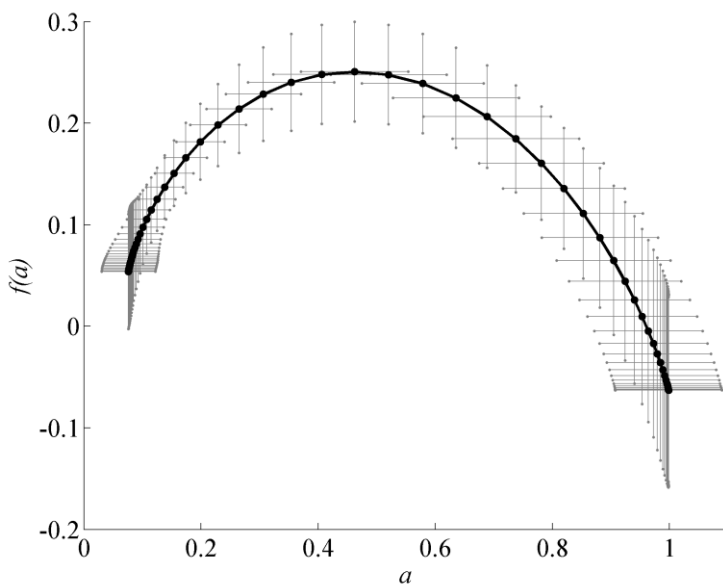


Рис. 6.38. Мультифрактальный спектр видовой структуры (со стандартными отклонениями) для растительных сообществ донных понижений

тифрактальных спектров по каждому из участков, что в итоге позволяет построить интервалы изменчивости на графиках зависимости $\tau(q)$, спектра обобщенных размерностей Реньи, а также на графике мультифрактального спектра. Мультифрактальный спектр строится путем преобразования Ле-

жандра функции $\tau(q)$, поэтому обе координаты (f и a) не задаются жестко структурой анализа, а оцениваются по эмпирическим данным, соответственно интервалы изменчивости построены в двух измерениях.

Такого рода интервалы изменчивости для мультифрактального спектра были получены впервые для анализа структуры биологического сообщества и дают представление о статистическом разбросе получаемых характеристик.

6.11. Растительные сообщества серпентинитового луга (Калифорния, США)

6.11.1. Экология и биология. Серпентинитовые почвы формируются на обнажениях ультрамафических горных пород, в частности – серпентинита, образующегося в результате изменения (серпентинизации) гипербазитов при метаморфизме магматических пород группы перидотита и пикрита, иногда также доломитов и доломитовых известняков. В США самые крупные залежи серпентинитов приурочены к береговым хребтам на западе страны.

Серпентинитовая почва характеризуется низким отношением содержания магния к кальцию, низким общим содержанием питательных веществ (азота, фосфора, калия), высокой концентрацией тяжелых металлов. Вследствие таких экстремальных почвенных условий формируется особый тип растительного сообщества, значительную часть видового состава которого составляют эндемики, отсутствующие на других типах почвы.

6.11.2. Материалы и методы исследований. Материалы были любезно предоставлены Грин (J. Green, Университет Орегона, США).

Данные были собраны в 1998 г. в заповеднике им. Дональда и Сильвии Маклафлин (Donald and Sylvia McLaughlin Natural Reserve), расположенном в штате Калифорния, в 120 км к северу от г. Сан-Франциско. Для исследования был выбран ровный участок луговой растительности на серпентинитовой почве, на котором отсутствуют корневишные травы и возможно определение числа отдельных экземпляров растений. Пробная площадка размером 8×8 м ($A_0 = 64 \text{ м}^2$) была разбита на 256 квадратов размером 0.5×0.5 м ($A_4 = 0.25 \text{ м}^2$). Для каждого квадрата было определено число растений каждого вида. Всего были обнаружены 37182 особи, принадлежащие 24 видам.

Пространственная структура растительного сообщества серпентинитового луга анализировалась по схеме, аналогичной предыдущему исследованию, с тем отличием, что здесь мы имеем данные по одному участку (а не по нескольким), в рамках которого сформировано 5 иерархических уровней (от A_0 до A_4). При этом относительные представленности видов вычислялись на основе численностей особей каждого вида, а не на основе проективных покрытий.

6.11.3. Мультифрактальный анализ. Графики скейлинга моментов M_{-1} , M_0 , $M_{1.5}$, M_3 для растительного сообщества серпентинитового луга приведены на рис. 6.39.

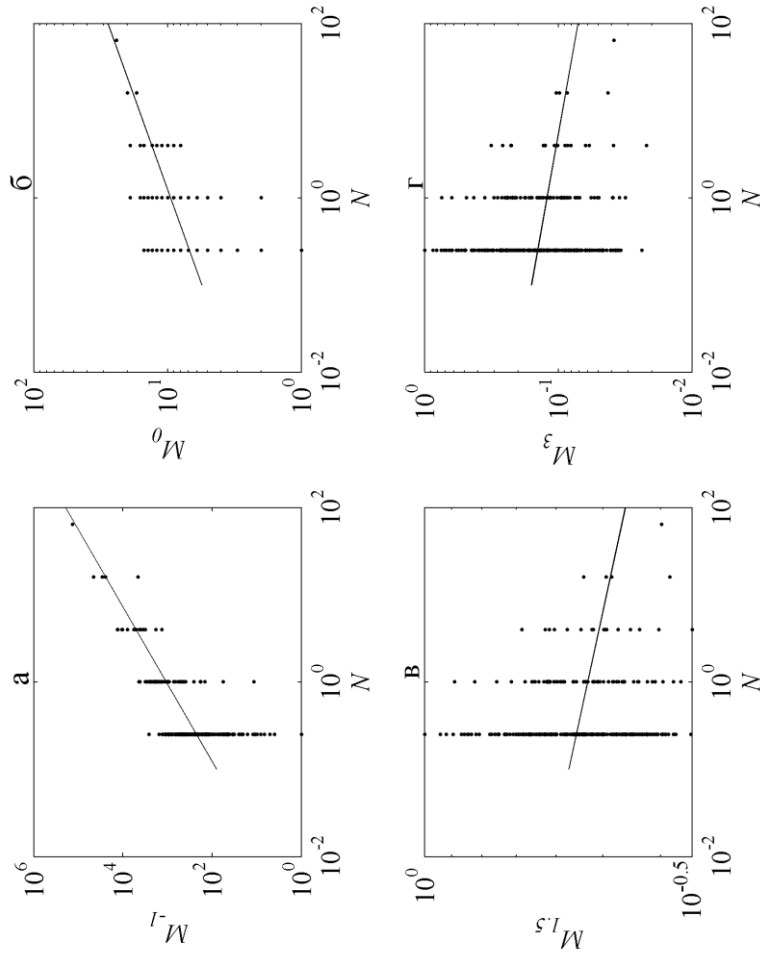


Рис. 6.39. Изменение моментов распределения особей по видам (M_q) как функция размера выборки (N) для растительного сообщества серпентинитового луга при различных q :
 а - $q = -1$, б - $q = 0$, в - $q = 1.5$, г - $q = 3.0$

Разброс значений моментов M_q с увеличением масштаба падает, однако тенденция к росту моментов с $q < 1$ и уменьшению моментов с $q > 1$ прослеживается достаточно отчетливо.

Результаты статистического анализа линейности связи приведены в табл. 6.17.

Таблица 6.17

Результаты статистического анализа скейлинга моментов для растительного сообщества серпентинитового луга

Статистический критерий	Показатель	Порядок момента, q		
		$q = -3$	$q = 0$	$q = 3$
Критерий криволинейности	p	0.23	0.12	0.19
Критерий Акаике	Δ	0.234	0.961	2.156

Ни критерий криволинейности ($p > 0.05$), ни информационный критерий Акаике не обнаруживают отклонения от линейности для всего диапазона q , что верифицирует мультифрактальный характер пространственной структуры растительного сообщества и позволяет перейти к построению спектров.

График зависимости $\tau(q)$, спектр обобщенных размерностей Реньи и мультифрактальный спектр приведены, соответственно, на рис. 6.40, 6.41 и 6.42.

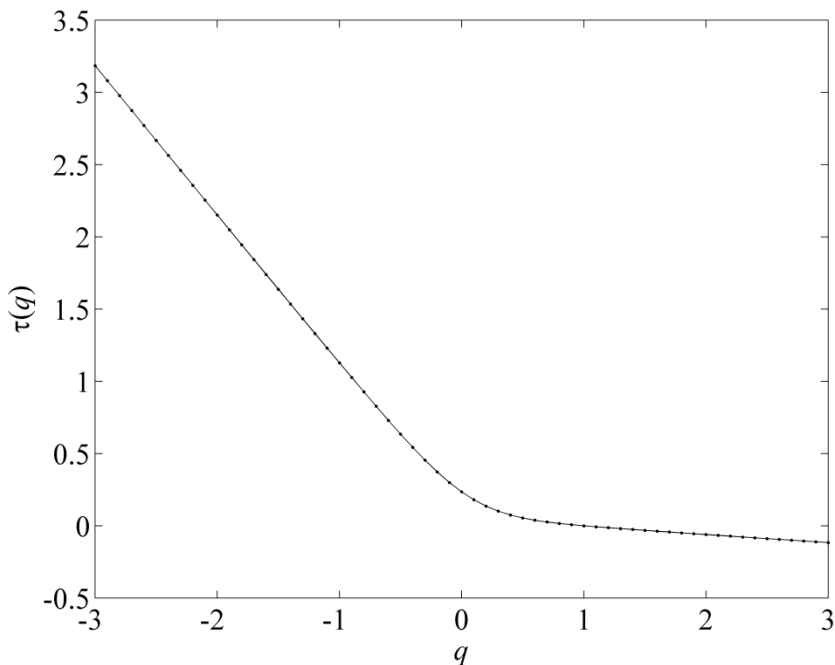


Рис. 6.40. График зависимости скейлинговых показателей τ от порядка момента q для растительного сообщества серпентинитового луга

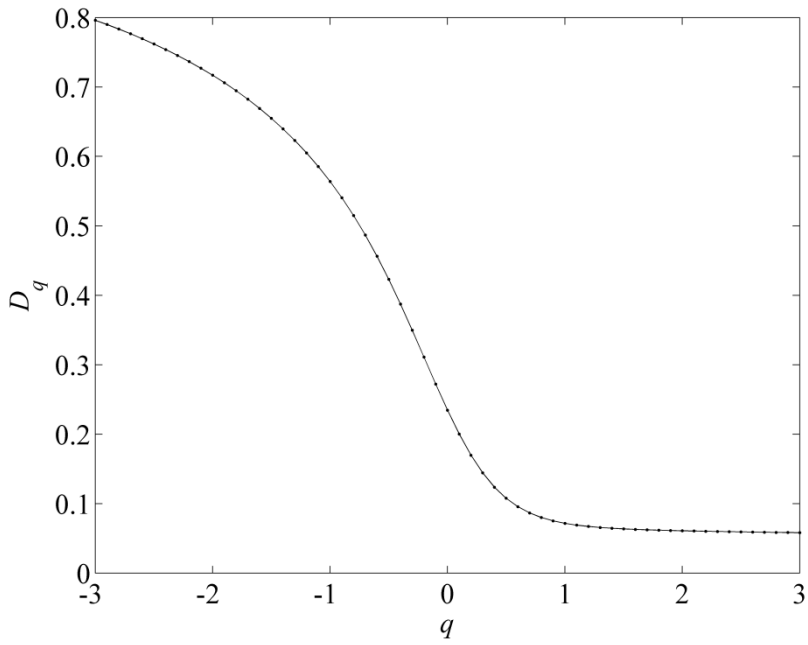


Рис. 6.41. Спектр обобщенных размерностей Реньи (D_q) для растительного сообщества серпентинитового луга

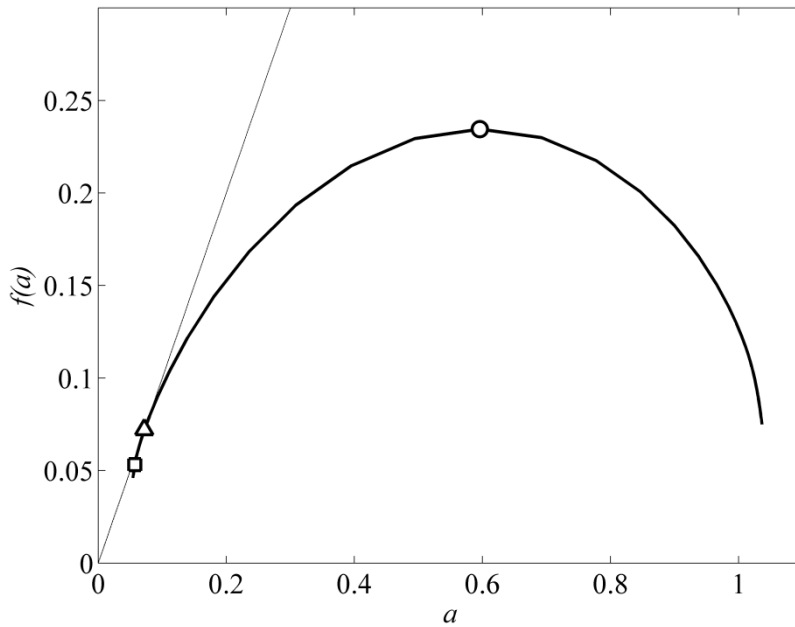


Рис. 6.42. Мультифрактальный спектр видовой структуры для растительного сообщества серпентинитового луга

Итак, фитоценоз серпентинитового луга, характерный для специфических экстремальных почвенных условий и состоящий, в значительной части, из эндемиков, отсутствующих на других типах почвы, также обладает мультифрактальной структурой.

6.12. Сообщество древесного яруса дождевого тропического леса (о. Барро-Колорадо, Панама)

6.12.1. Экология и биология. Разнообразие жизни, по-видимому, достигает максимума в широколиственных вечнозеленых дождевых тропических лесах (англ. – tropical rain forest; moist tropical forest), которые расположены на малых высотах полосой вдоль экватора (Одум, 1986). Дождевые леса встречаются в трех главных областях: 1) бассейны Амазонки и Ориноко в Южной Америке – это крупнейший сплошной лесной массив, и Центральноамериканский перешеек; 2) бассейны Конго, Нигера и Замбези в Центральной и Западной Африке и Мадагаскар; 3) области Индо-Малайская и Борнео – Новая Гвинея. Эти области расположены в экваториальных (влажный экваториальный лес), субэкваториальных и влажно-тропических районах с влажным климатом (2000–7000 мм осадков в год). В дополнение к чрезмерному выпадению осадков, влажные тропические леса характеризуются большим количеством постоянных (в противоположность мигрирующим) видов животных и огромным биоразнообразием флоры и фауны. Кондит и соавторы (Condit et al., 2000) приводят следующие данные о видовом богатстве во влажных тропических лесах древесных растений, к которым относили растения, имевшие диаметр ствола не менее 1 см на высоте груди, и не относили лианы. Так, на участке леса в 50 га в Таиланде можно встретить участки, на которых произрастает 248 видов, на Малазийском п-ове – 818 видов, на о. Борнео – 1174 вида (возможно, рекордное число на сегодняшний день), на о. Барро-Колорадо в Панамском канале встречаются 299 видов деревьев. Однако здесь же на площади 15 км² насчитывается 20 000 видов насекомых, тогда как на территории Франции их всего лишь несколько сотен (Одум, 1986). В структуре дождевого тропического леса имеется 4–5 древесных ярусов, отсутствуют кустарники, масса эпифитов, эпифаллов и лиан. Преобладают вечнозеленые деревья с крупными листьями, слабо развитой корой, почками, не защищенными почечными чешуями, в муссонных лесах – листопадные деревья. Одной из особенностей влажных тропических лесов является образование цветков, а затем плодов непосредственно на стволах и толстых ветвях (каулифлория).

Высокое биоразнообразие дождевых тропических лесов можно объяснить исходя из представления, что тропики – это либо «колыбель эволюции», либо это ее «тропический музей». Под «колыбелью эволюции» подразумевается, что в тропиках идет более интенсивное, чем в холодных зонах, видообразование. С другой стороны, если принять, что в тропиках снижена скорость выми-

рания, то это «тропический музей». Одна из последних работ (Jablonski et al., 2006) вносит некоторую ясность в эту дилемму. Количественно оценив процесс видообразования двустворчатых моллюсков, авторы пришли к выводу, что интенсивное видообразование идет именно в тропиках. В результате конкурентной борьбы и изменения климата тропические аборигены вынуждены осваивать холодные воды. Несмотря на то, что здесь вымирание происходит относительно быстро, этот процесс компенсируется притоком новых видов. Таким образом, влажные тропические леса являются одновременно и «колыбелью», и «музеем эволюции». Следует подчеркнуть, что цитируемая работа фактически подтвердила модель экваториальной помпы, постоянно перекачивающей виды из теплого пояса в холодный, которую на основе палеоботанических материалов разработал С.В. Мейен (1984). Заметим также, что еще в 1968 г. Маргалеф писал: «Очень жаль, что влажный тропический лес – наиболее сложная и совершенная модель экосистемы – не стал «родиной» экологов» (Маргалеф, 2011, с. 30).

В связи с этим, следует сказать подробнее об о. Барро-Колорадо (Barro Colorado Island, *BCI* – Панама), находящемся в фокусе интенсивных исследований влажных тропических лесов начиная с 20-х годов прошлого века и, в настоящее время, ставшим своеобразной «Меккой экологов». Озеро Гатун и о. Барро-Колорадо площадью более 1.5 тыс. га, находящийся на этом озере, расположены на половине пути между Атлантическим и Тихим океанами. Они появились в результате возведения дамбы на реке Чагрес (Rio Chagres) во время строительства Панамского канала. В 1923 г. о. Барро-Колорадо был объявлен заповедной территорией, а в 1946 г. этим заповедником стал управлять Смитсоновский институт изучения тропиков (The Smithsonian Tropical Research Institute), который основал здесь Тропическую научно-исследовательскую лабораторию.

Ситуация, о которой сожалел Маргалеф, изменилась в 1980 г., когда совместными усилиями Смитсоновского института и Принстонского университета (Princeton University) на острове была заложена пробная площадка для изучения динамики тропического леса, которая дала начало обширной программе исследований, начатой в 1982 г. Эта площадка имеет размер 500 × 1000 м (50 га) и один раз в пять лет (начиная с 1985 г.) на ней проводятся регулярные мониторинговые обследования, в ходе которых маркируются, определяются до вида и картируются все стволы, диаметр которых превышает 1 см на высоте около 1.5 м (далее данные *BCI*).

Данные по структуре дождевого тропического леса о. Барро-Колорадо предоставляются Центром исследования тропических лесов Смитсоновского института по запросу и фактически открыты для любых исследований. В результате такой прозрачности набор данных задействован в большом количестве самых разнообразных экологических исследований и стал своего рода эталоном. Особый интерес данные *BCI* представляют в контексте настоящей монографии, поскольку именно на этом примере впервые была опробована методология мультифрактального анализа пространственной структуры растительного сообщества (Borda-de-Agua et al., 2002).

6.12.2. Материалы и методы исследований. Для изучения доступны материалы шести обследований *BCI*, по каждому из которых данные представлены координатами всех зафиксированных стволов. Для каждого ствола указывается видовая принадлежность и ряд дополнительных параметров (толщина, состояние дерева).

Координатная организация исходных данных позволяет применять самые различные техники анализа (например, можно выбирать внутри обследованной площади пробные точки и фиксировать видовое богатство при увеличении радиуса окружности с центром в данной точке). Однако для упрощения описания алгоритмов и в целях сопоставления с рассмотренными в разделах 6.10 и 6.11 примерами, а также с исследованием Борда-де-Агуа и соавторов (Borda-de-Agua et al., 2002), мы выбрали традиционный алгоритм построения SAR. Площадка площадью 50 га разделяется на непересекающиеся квадратные участки разного размера, для каждого из которых определяется перечень обитающих на нем видов и их относительные представленности.

Борда-де-Агуа и соавторы (Borda-de-Agua et al., 2002) исследовали SAR в диапазоне площадей от 25 м² до 25 га и пришли к выводу, что степенная SAR соблюдается для площадей $A > 1$ га. Поэтому мультифрактальный анализ пространственной структуры растительного сообщества проводился этими авторами в диапазоне площадей от 1 до 25 га. Этот же диапазон был использован и нами. Еще одной особенностью мультифрактального анализа, проведенного этими авторами, является усреднение данных, полученных для участков одного размера. В примененных нами ранее алгоритмах анализа усреднение такого рода не использовалось, однако для этого набора данных *BCI* мы проанализируем оба варианта: с усреднением и без него.

6.12.3. Мультифрактальный анализ. На рис. 6.43 приведены скейлинговые графики моментов M_{-1} , M_0 , $M_{1.5}$, M_3 . Визуальное обследование этих графиков однозначных выводов о наличии либо отсутствии степенного скейлинга сделать не позволяет. Так, момент M_{-1} изменяется линейно, для момента M_0 (соответствующего видовому богатству) прослеживается тенденция к выгибанию, а моменты положительных порядков имеют большой разброс.

Результаты количественного статистического анализа линейности связи для билогарифмических графиков скейлинга моментов представлены на рис. 6.44–6.47, причем два первых относятся к данным с усреднением, два последних – к полным данным. Критерий криволинейности (рис. 6.44) выявляет достоверность квадратичного члена для усредненных данных практически на всем диапазоне q , что дает основание отклонить гипотезу линейной связи. Линейность подтверждается ($p > 0.05$) лишь для нескольких значений $q \approx -0.3$. Аналогичный результат дает информационный критерий Акаике (рис. 6.45). Для данных без усреднения картина немного меняется, однако для $q < -1$ и $q \approx 0$ и критерий криволинейности (рис. 6.46), и информационный критерий Акаике (рис. 6.47) также не подтверждают гипотезу линейности.

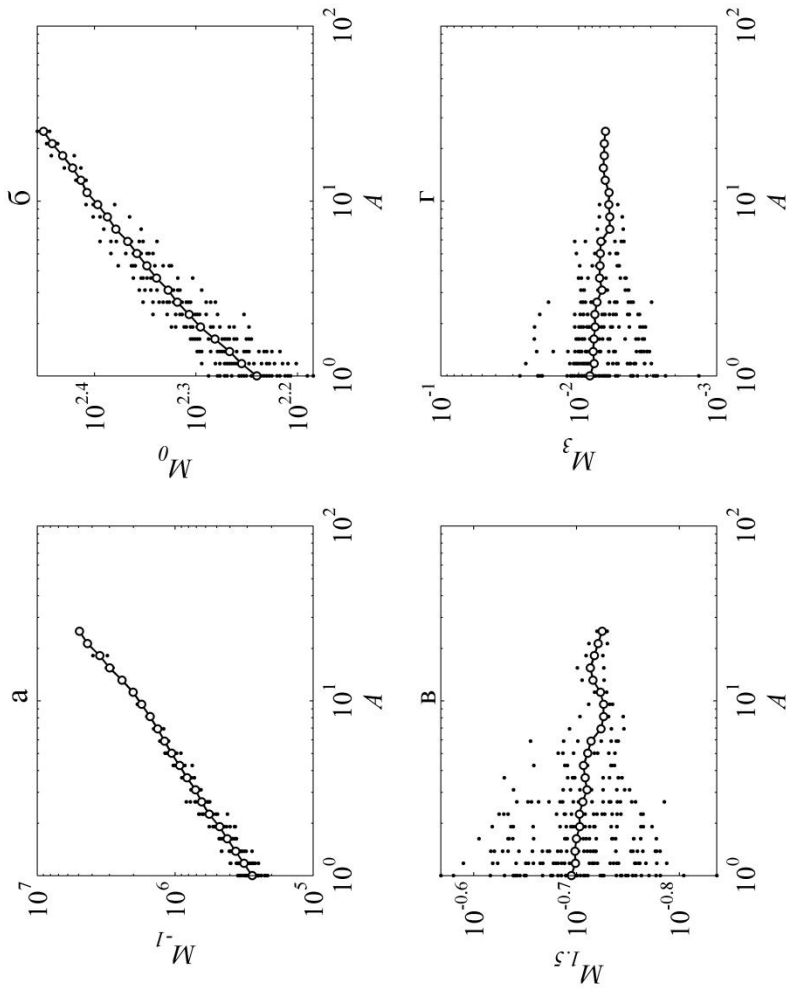


Рис. 6.43. Изменение моментов распределения деревьев по видам (M_q) как функция площади (A) для растительного сообщества о. Барро-Колорадо при различных q :
 $a - q = -1$, $б - q = 0$, $в - q = 1.5$, $г - q = 3.0$

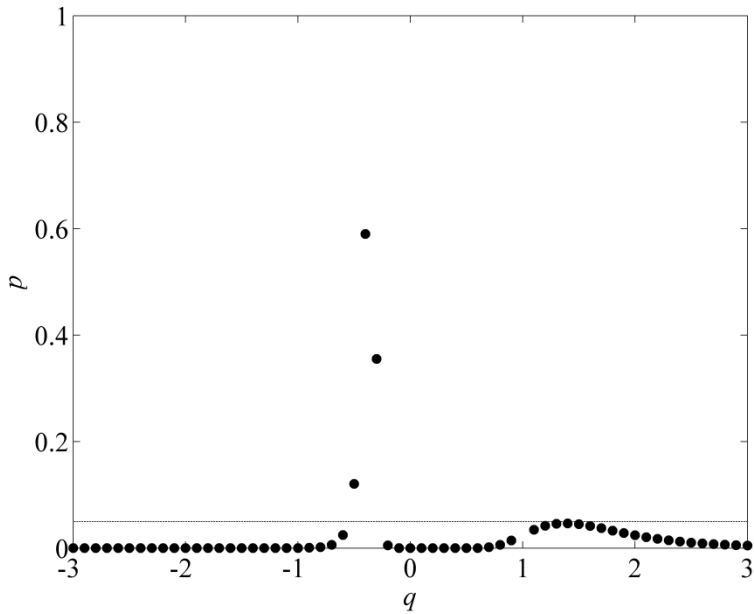


Рис. 6.44. Статистическая оценка по усредненным данным степенного скейлинга моментов распределения деревьев по видам (M_q) для растительного сообщества о. Барро-Колорадо с помощью критерия криволинейности

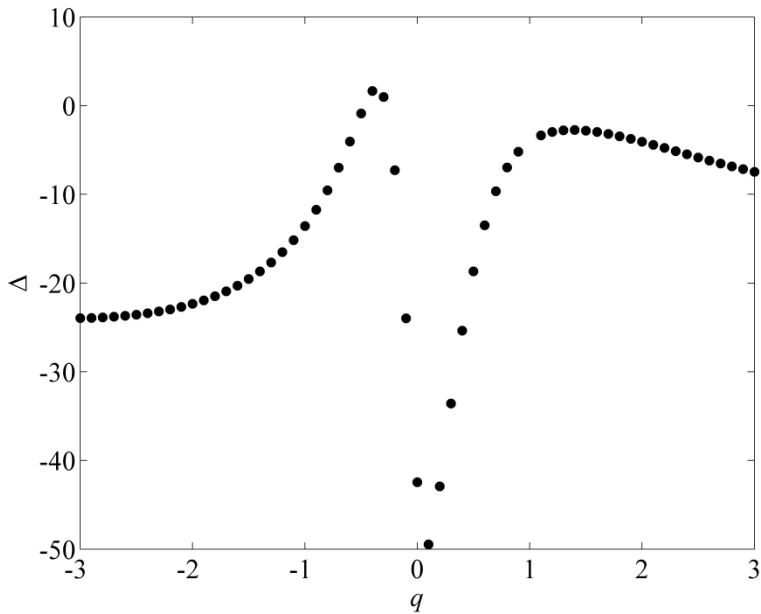


Рис. 6.45. Статистическая оценка по усредненным данным степенного скейлинга моментов распределения деревьев по видам (M_q) для растительного сообщества о. Барро-Колорадо с помощью показателя разности (Δ) между значениями критерия Акаике для квадратичной (AIC_q) и линейной (AIC_{lin}) моделей

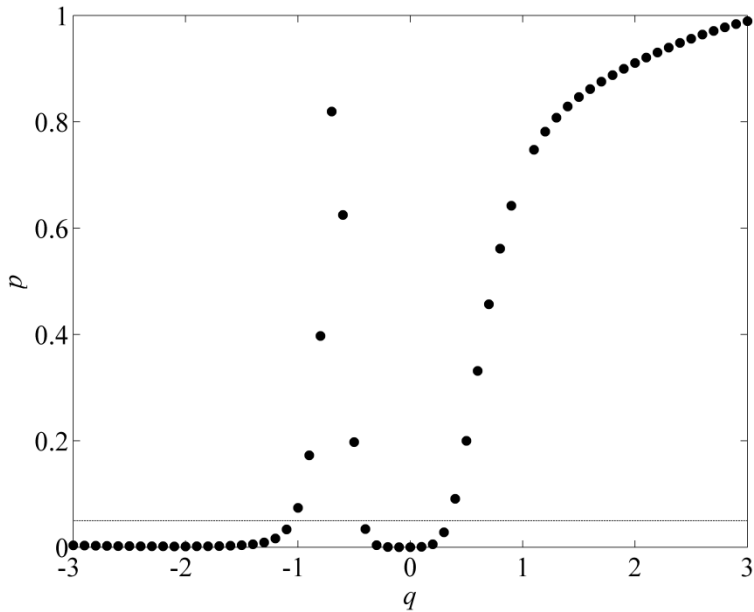


Рис. 6.46. Статистическая оценка по неусредненным данным степенного скейлинга моментов распределения деревьев по видам (M_q) для растительного сообщества о. Барро-Колорадо с помощью критерия криволинейности

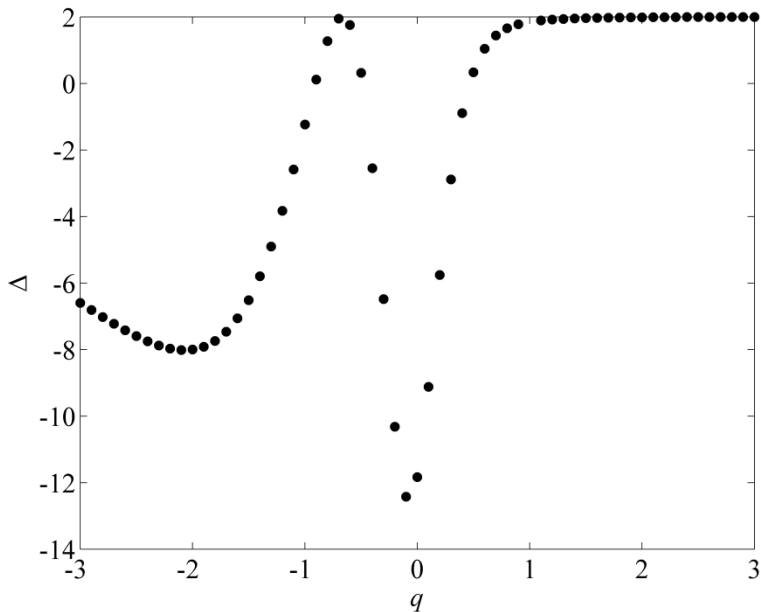


Рис. 6.47. Статистическая оценка по неусредненным данным степенного скейлинга моментов распределения деревьев по видам (M_q) для растительного сообщества о. Барро-Колорадо с помощью показателя разности (Δ) между значениями критерия Акаике для квадратичной (AIC_q) и линейной (AIC_{lin}) моделей

Таким образом, результаты количественного статистического анализа скейлинга моментов выявляют существенные отклонения от степенного скейлинга, что дает основание отклонить мультифрактальную гипотезу для пространственной структуры тропического леса *BCI* в изученном диапазоне масштабов (от 1 до 25 га). Поэтому проведение дальнейших этапов мультифрактального анализа этих данных не вполне корректно. Именно этим обстоятельством мы объясняем неудачу Борда-де-Агуа и соавторов (Borda-de-Agua et al., 2002) в получении спектров без аномалий, искажающих их канонический вид. Такое поведение спектра обобщенных размерностей можно связать с тем фактом, что мультифрактальный анализ был формально применен к сообществу, которое мультифрактальной структурой не обладает.

Борда-де-Агуа и соавторы (Borda-de-Agua et al., 2002) пренебрегли статистическим анализом линейности связи при определении скейлингового диапазона, поэтому делали свои выводы только на основании визуального обследования графика производной наклона SAR. Проведенный нами анализ демонстрирует явную недостаточность такого подхода и необходимость использования количественных статистических критериев.

Резюме

Рассмотренные экспериментальные факты и их теоретический анализ позволяют заключить, что мультифрактальный формализм является адекватным аппаратом фрактальной теории описания видовой структуры сообщества и позволяет перейти от анализа видового богатства к полному анализу разнообразия с учетом гетерогенности сообщества. Большинство традиционных индексов разнообразия логически непротиворечиво включены в каркас мультифрактального формализма, поскольку имеют тесную связь с обобщенными размерностями Реньи. Наконец, финальным «продуктом» применения мультифрактального формализма к структуре биологического сообщества является мультифрактальный спектр.

Действительно, известные факты степенной зависимости накопления видового богатства при росте выборочного усилия (размера выборки или площади исследования) в рамках фрактальной теории получают естественный математический образ в виде монофракталов: множеств, характеризующихся единственной фрактальной размерностью. Однако принципиальная неоднородность распределения представителей разных видов в выборках, характеризующих исследуемое сообщество, требует использования теории мультифракталов и, соответственно, введения спектра фрактальных размерностей. Как показано в настоящей работе, обобщенные фрактальные размерности, являющиеся инструментом мультифрактального анализа, естественным образом отражают структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. В свою очередь, индексы сингулярности мультифрактальной видовой структуры сообщества харак-

теризуют скорость уменьшения относительной численности видов с ростом размеров сообщества. Далее, удобным способом визуализации результатов мультифрактального анализа является мультифрактальный спектр, который можно расценивать как обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества, ранее не достижимый известными методами. Очевидно, что график мультифрактального спектра (спектра сингулярностей) есть геометрическое место точек, соответствующих бесконечному набору обобщенных фрактальных размерностей, включающих, в нормированном виде, интегральные показатели видовой структуры сообщества.

На теоретическую адекватность, реалистичность и диагностическую ценность мультифрактального анализа в отношении структурно-функциональной перестройки сообщества указывает и факт разрушения его мультифрактальной структуры при условии равнопредставленности видов. Этому факту полностью соответствуют классические положения современной экологии, указывающие на отсутствие выравнивания в реальных экологических сообществах (Odum, 1975), а также убывающий вид ранговых распределений в них (Левич, 1980).

Подчеркнем, что развиваемое представление о фрактальности, или самоподобии в структурной организации сообществ является не просто удобной или привлекательной математической абстракцией, а системообразующим принципом. Известно, что открытые сильно неравновесные системы часто обладают имманентной структурной универсальностью, характеризующейся пространственно-временным скейлингом в широком диапазоне масштабов, т.е. свойством самоподобия или масштабной инвариантности. Однако при применении фрактального подхода в теоретической экологии важно помнить и о его ограничениях. Наиболее принципиальное обстоятельство связано с локализацией самоподобия в определенном интервале масштабов. Это имеет отношение как к пространственной, так и видовой структуре сообщества. При этом фрактальность видовой структуры сообщества как реального статистического объекта проявляется в асимптотике большого числа видов и их суммарной численности (N). При численностях менее некоторой критической $N \approx N_{\min}$ его основное свойство – самоподобие – может нарушаться.

Мультифрактальный анализ делает первые шаги в биоэкологических исследованиях, однако полученные результаты свидетельствуют о его весомом вкладе в развитие фрактальной теории видовой структуры сообществ.

Глава 7

Фрактальный анализ таксономического разнообразия

Невозможность постигнуть божественную схему мира не может, однако, отбить у нас охоту создавать наши, человеческие схемы, хотя мы понимаем, что они – временны.

Х.Л. Борхес

Термин «разнообразие» давно и прочно утвердился в научной биологической литературе в виде устойчивых словосочетаний: «биологическое разнообразие», «видовое разнообразие», наконец, «таксономическое разнообразие». Разнообразие можно определить и как степень различия объектов в изучаемой совокупности (Булгаков, 2002). Следовательно, процедура различения биологических объектов по *несходным* признакам с одновременной группировкой по признакам *сходным* – суть единого процесса познания и упорядочивания окружающего органического мира, основы которого заложили работы К. Линнея, О. Декандоля, Ч. Дарвина и др.

Таксономическое разнообразие, в зависимости от точки зрения и «вкуса» исследователя, может быть представлено как общее число обитающих на Земле видов или просто организмов, либо как иерархия естественных групп, распознаваемых в качестве объективно существующих таксонов разного ранга (Павлинов, 2001). В свою очередь, структура и происхождение таксономического разнообразия являются предметом систематики (Емельянов, Расницын, 1991). Если структура разнообразия изучается систематикой с помощью методологического (таксономия) и лингвистического (таксономическая номенклатура) аппаратов, то его происхождение изучается эволюционной теорией и филогенетикой (Павлинов, 2005; Расницын, 2005).

По последним оценкам разнообразия эукариоты планеты в настоящее время представлены 5 (± 3) млн видов (Costello et al., 2013). Из них на долю животных приходится около 89%, на долю растений – 3.5%, на долю грибов – 7% и на долю простейших приходится 0.5% (Mora et al., 2011). Опубликованные ранее оценки видового богатства Земли в десятки миллионов видов на сегодняшний день представляются завышенными. Скорость описания новых видов составляет примерно 17 500 новых видов ежегодно. При сохранении этих темпов 2 миллиона будут описаны к 2040 году, 5 миллионов – к 2220-му. При увеличении скорости описания до 20 тыс. в год, к концу текущего столетия будут описаны 3.5 млн. видов (Costello et al., 2013).

Предложенный О. Декандолем в 1813 г. термин *таксономия* относят к разделу систематики, посвященному принципам, методам и правилам классифи-

кации. В этом случае систематика трактуется в расширенном варианте как наука о *разнообразии организмов и взаимоотношениях между ними*. Основная задача таксономии – создание рационального учения о таксономических категориях (рангах) и их соподчинении (иерархии), которое позволит построить *естественную классификацию (или систему) организмов*: ее разработка составляет предмет классической биологической систематики.

Сформулируем задачу главы как разработку подходов к описанию структуры таксономического разнообразия как фрактального объекта, с учетом накопленного нами опыта фрактального анализа видового разнообразия. Фактически речь идет о надвидовой структуре, которую можно определить как количественные распределения, связанные с высшими таксонами (Левич, 1980). Предпосылками к подобному подходу послужили работы с разной степенью подробности и аргументированности декларирующие (Пузаченко, Пузаченко, 1996; Павлинов, 1995; Поздняков, 2005) или обосновывающие (Burlando, 1990, 1993) таксономическое разнообразие с позиций фрактальной геометрии, а также работы, в которых авторы в своих теоретических построениях отталкиваются от *правила (закона) Дж. Виллиса* (Willis, 1922; Майр, 1971; Численко, 1977; Кафанов, Суханов, 1981; Филиппов, 1984; Поздняков, 2005 и др.), либо от других, более сложных математических конструкций (Song et al., 2007; Kim et al., 2007a,b; Helmus, Ives, 2012 и др.).

В этой главе будут рассмотрены несколько подходов к анализу фрактальности структуры таксономического разнообразия. «Сэмплинговый» (sampling) основан на необходимости учета динамики выборочного процесса при исследовании разнообразия и отталкивается от реальной экологической практики изучения структуры сообществ. «Топологический» базируется на абстрактном представлении результатов эволюционного процесса в виде филогенетического дерева, обладающего нетривиальной топологической структурой. Однако историческая справедливость требует начать с критического анализа правила Виллиса, его интерпретации и применения.

7.1. Правило Виллиса

В контексте таксономического разнообразия правило Виллиса связывает число таксонов и их объем: небольшое число родов представлено большим числом видов, тогда как большинство родов включают один–два вида (Willis, 1922). Пионерные исследования Виллиса надвидовой структуры фауны эндемиков Мадагаскара, Цейлона, Н. Зеландии и др. показали, что обилие видов в родах подчиняется гиперболическому распределению

$$n(i) = \text{const}/i^{1.5},$$

где i – ранг рода в ранжированном по убыванию числа видов в таксоне ряду, $n(i)$ – количество видов в этом ряду.

В нашей стране хорошо известна работа Л.Л. Численко (1977), показавшего справедливость гиперболической зависимости числа видов в роде от ранга рода для отряда гарпактицид – донных веслоногих рачков:

$$n(i) = \text{const}/i^{2.1}.$$

Правило Виллиса, в большинстве случаев, справедливо для таких таксономических категорий, как рода, отряды (порядки), тогда как для классов, типов и царств, в силу их малочисленности, подобные зависимости являются статистически некорректными. В натуральных координатах графическая зависимость между числом таксонов и их объемом изображается так называемой «вогнутой кривой систематиков». Аналогичные распределения широко применяются в лингвистике и экономике, где они обычно именуются распределением Ципфа либо Парето (Мандельброт, 2002).

Отношение специалистов к правилу Виллиса колеблется от категорического отрицания (Кафанов, Суханов, 1981) до сдержанного оптимизма с элементами фрактальной фразеологии (Поздняков, 2005). Рассмотрим эти крайние точки зрения подробней.

Критика правила Виллиса А.И. Кафановым и В.В. Сухановым (1981, с. 349) сводится к отрицанию его биологического смысла, авторы полагают: «...тот факт, что результаты таксономических исследований удовлетворительно описываются законом Ципфа, свидетельствует, по нашему мнению, что объем надвидовых таксонов главным образом определяется соображениями удобства». К такому выводу авторы приходят, отталкиваясь от основной теоретической предпосылки в своей работе: «...учитывая таксономическую и информационную равноценность видов одного рода, количество информации h , содержащейся в данном роде, с точностью до линейных преобразований может быть аппроксимировано формулой Хартли (частный случай уравнения Шеннона)

$$h = \ln N,$$

где N – число видов в роде».

Действительно, *энтропия Хартли* задает максимально возможную неопределенность в системе из N ячеек для двухбуквенного алфавита, равную N бит при равной вероятности ($p = \text{const}$) их появления. Однако, если вероятности появления символов в сообщении не одинаковы, то для вычисления средней неопределенности используется информационная энтропия Шеннона. Вряд ли можно согласиться с мнением А.И. Кафанова и В.В. Суханова (1981), что в «книге природы» встречаемость «символов»-видов одинакова. Следовательно, основной вывод авторов о субъективизме в обосновании объемов надвидовых таксонов базируется на некорректной исходной посылке.

Особо следует остановиться на работе Ю.Г. Пузаченко и А.Ю. Пузаченко (1996), в которой авторы, по-видимому первыми в отечественной литературе, в середине 90-х годов прошлого века акцентировали внимание на аспектах самоподобия в контексте биоразнообразия на примере таксономической структуры классов *Aves* и *Mammalia*. К сожалению, эту попытку удачной назвать нельзя в силу следующих причин. Во-первых, непонятно, на базе каких мультифрактальных множеств авторы развивают декларированный ими «иконোগрафический» подход. Семантика – это изучение смысла и значения конструкций формализованного языка теории. Для того чтобы говорить о мультифрактальности или хотя бы самоподобии конструкций формализованного языка, необходимо, как минимум, ввести соответствующую метрику.

Авторы, однако, предлагают читателям лишь информационную меру, вообще говоря, далекую от семантики.

Далее, отождествляя в пределе роста числа независимых реализаций два различных подхода к изучению семантики биоразнообразия – термостатистический (вольный авторский симбиоз понятий термодинамический и статистический) и иконографический, авторы допускают существенную ошибку. Дело в том, что фрактальные структуры принципиально не являются и не могут являться состояниями термодинамического равновесия рассматриваемых систем. Они являются следствием сложнейшей нелинейной динамики открытых систем, где медленно изменяющаяся внешняя энергетическая накачка уравновешена процессами быстрой внутренней диссипации (Bak et al., 1988).

Безусловно, более перспективным и продуктивным является высказанное Поздняковым (2005) предположение о фрактальности Естественной системы, понимаемой как упорядоченная совокупность таксонов. Естественная система, по мнению автора, и представляет собой биологическое разнообразие, и с этим трудно не согласиться. К сожалению, попытка автора подвести под высказанный тезис некоторое теоретическое обоснование представляется неудачной. Дело даже не в отсутствии математического базиса, а, скорее, в эклектичности рассуждений о топологических и фрактальных размерностях.

В рассматриваемом плане гораздо более продвинутыми являются работы Бурландо (Burlando, 1990, 1993). В первой из указанных работ автор приводит распределения родов по числу содержащихся в них видов для 44 списков, включающих следующие группы организмов: микроорганизмы, грибы, растения, насекомые, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие. Как и требует правило Виллиса, распределения имели гиперболический вид в натуральных координатах и линейный с отрицательными наклонами – в билогарифмических координатах. Burlando полагает, что значения (по модулю) наклонов соответствуют фрактальной размерности D таксономических групп, при этом значение размерности является индивидуальной характеристикой конкретных таксономических групп.

Аналогичные результаты были получены (Burlando, 1993) и при анализе таксономии ископаемых остатков, филогенетических систематик, а также при сравнении разных уровней таксономической иерархии: частотное распределение таксонов по числу субтаксонов описывается гиперболической кривой, тем самым подтверждая фрактальную модель.

Несмотря на широкое признание справедливости правила Виллиса, а также на то, что это правило верно отражает некоторые характеристики таксономического разнообразия, использование правила Виллиса для обоснования тезиса о фрактальности таксономического разнообразия представляется неадекватным. Во-первых, «вогнутые кривые систематиков» фиксируют лишь «статистический таксономический портрет» сообщества и не дают ответа на вопрос: как будет изменяться число родов по мере того, как в сообществе будут находиться (встречаться) новые виды? Напомним, что в рамках экстенциональной характеристики таксона, его объем фактически ограничивается лишь теми видами, которые реально известны систематику (Шаталкин, 1995). В то же время, выяснение закономерности, которой подчиняется рост числа родов при

увеличении числа видов, т.е. «динамический таксономический портрет» может оказаться полезным при анализе структурно-функциональной организации сообщества. Этот подход реализован в предлагаемом нами «сэмплинговом» описании таксономической структуры.

Во-вторых, рассмотрение лишь нижних звеньев (или какой-либо одной произвольно выбранной пары звеньев) таксономической структуры для обоснования ее фрактальности представляется совершенно недостаточным. Описание таксономической системы как единой иерархической структуры заставляет нас обратиться к теории графов, формализовано описывающей сетевидные образования. Любую таксономическую систему можно представить в виде иерархического дерева. Любое дерево, в свою очередь, можно рассматривать как связный граф без циклов. При этом любую таксономическую категорию мы будем считать вершиной графа, а линии, связывающие таксоны – ребрами. В теории графов число ребер, примыкающих к той или иной вершине, называется степенью этой вершины. Одной из важных статистических характеристик графа является распределение вершин по степеням. Это распределение имеет прямую аналогию с распределением таксонов высшего ранга по числу таксонов низшего ранга, соответствующим правилу Виллиса. Фактически, распределение родов по числу видов можно считать распределением предконцевых вершин графа по степеням, при этом степень вершины оказывается уменьшенной на единицу, однако принципиального отличия это не привносит.

Рассмотрение таксономической структуры в таком аспекте приводит к очень интересному выводу. Дело в том, что распределение вершин графа по степеням не имеет прямого отношения к фрактальности этого графа. Действительно, существует класс графов, распределение вершин по степеням в которых хорошо аппроксимируется гиперболическим распределением (степенным законом):

$$p(k) \sim k^{-\gamma}, \quad (7.1)$$

где $p(k)$ – доля вершин, имеющих степень k . Существование этого свойства показано для большого числа реальных сетей, таких как WWW (сеть html-страниц, связанных перекрестными ссылками в сети Интернет), сеть ссылок в научных публикациях, сети белковых взаимодействий в клетке и др. (Albert, Barabasi, 2002). Однако такие сети называются отнюдь не фрактальными или самоподобными, а *безмасштабными*. Представления о фрактальности сетей как их статистическом свойстве появились относительно недавно (Song et al., 2005, 2006; Goh et al., 2006) и связаны с прямым покрытием графа ячейками в полной аналогии с традиционным фрактальным анализом геометрических структур.

Таким образом, аппроксимация правила Виллиса гиперболическим распределением говорит, в лучшем случае, о безмасштабности таксономической структуры. Вопрос же о фрактальности подобных структур остается открытым и подробно освещается нами в предлагаемом «топологическом» подходе к описанию таксономического разнообразия.

7.2. «Сэмплинговый» подход к описанию таксономического разнообразия

При знакомстве с фракталами, центральной оказывается формообразующая идея самоподобия, суть которой сводится к репликации фрагмента структуры в ее целое при воспроизведении свойств целого в каждом фрагменте. Разработанные нами методологические основы фрактальной теории видовой структуры сообщества позволили адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований и для анализа фрактальной структуры таксономического разнообразия.

Ключевым элементом любого фрактального анализа является возможность оперировать масштабом. Неизменность статистических свойств исследуемого объекта при изменении масштаба его рассмотрения и есть проявление самоподобия. При изучении реальных сообществ масштаб может быть выражен либо в явном виде – как площадь обследованной территории, либо косвенно – через так называемые меры выборочного усилия (число отловленных особей, количество отработанных ловушко-суток, объем пропущенной через сеть Джеди воды и пр.). В обоих случаях речь идет о выборочном процессе (сэмплинге), в ходе которого на каждом этапе подробно отслеживаются изучаемые свойства. В экологии сообществ такими свойствами являются обнаруженные виды и их относительные численности. Фрактальность видовой структуры выражается в уже знакомой (см. главу 3) степенной зависимости между видовым богатством (S) и численностью сообщества (N , эквивалент масштаба).

В контексте таксономического разнообразия можно отказаться от фиксации вида как единственной изучаемой таксономической категории и перейти к совместному рассмотрению накопления видов и родов в ходе выборочного процесса. Тогда базовая зависимость приобретает следующий вид:

$$N_G = N_S^k; \quad k = \ln N_G / \ln N_S, \quad (7.2)$$

где N_G – число родов, N_S – число видов. Эквивалентом масштаба здесь является накопленное число видов. Показатель k можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов таксономического разнообразия (родов) меняется по степенному закону с дробным показателем k при увеличении масштаба. Этот факт указывает, что процесс роста числа родов есть процесс самоподобный, а следовательно, проявляет свойства фрактала.

Следует подчеркнуть, что рассмотренная теоретическая конструкция характеризует только один из компонентов таксономического разнообразия – число родов. Соответствующим математическим образом является монофрактал – множество, характеризующееся единственным параметром – фрактальной размерностью. В рассматриваемом примере показатель k соответствует фрактальной размерности, применяемой при описании так называемых регулярных фракталов. Вместе с тем, сама по себе фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта: множества с одинаковой фрактальной размерностью могут

иметь различную структуру. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением видов по родам анализируемой выборки, что и констатирует правило Виллиса. Для учета гетерогенности таксономического разнообразия необходим переход от анализа числа родов к анализу их относительных представленностей видами и, соответственно, от монофрактального к мультифрактальному анализу.

Детали и процедуры мультифрактального анализа подробно описаны нами в главах 2 и 4. Здесь же ограничимся необходимым минимумом сведений, адаптированных к задаче фрактального анализа таксономического разнообразия. Пусть набор $\{p_i\}$ характеризует относительные частоты распределения видов по родам $p_i = n_i/N_S$, где n_i – число видов i -ого рода, N_S – общее число видов, а i пробегает значения от единицы до полного числа родов N_G , обнаруженных в выборке. Введем моменты распределения видов по родам и выясним характер их поведения при изменении масштаба:

$$M_q = \sum_{i=1}^{N_G} p_i^q = N_S^{\tau(q)}, \quad (7.3)$$

где $-\infty \leq q \leq \infty$ – порядок момента, а показатель τ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в выражении (7.3) характеризует масштабную инвариантность фрактального объекта (скейлинг). Наконец, интегральной характеристикой мультифрактального объекта, дающей полное представление о его структуре, является мультифрактальный спектр $f(\alpha)$.

7.2.1. Мультифрактальный анализ таксономического разнообразия сосудистых растений национального парка «Самарская Лука».

Проиллюстрируем предлагаемый подход на примере анализа таксономического разнообразия сосудистых растений национального парка «Самарская Лука», расположенного в излучине Волги в ее среднем течении, общей площадью свыше 1.5 тыс. км². На Самарской Луке выявлены семь *элементарных флористических районов*, границы которых совпали с соответствующими ландшафтами (Саксонов, 2006): Жигулевский (Ж), Винновский (Вин.), Александровский (А), Переволокско-Усинский (П.-У.), Шелехметский (Ш), Волжский (Вол.), Рождественский (Р). Всего флора сосудистых растений Самарской Луки насчитывает 1302 вида, принадлежащих 505 родам (табл. 7.1).

Представленные в табл. 7.1 соотношения между числом родов и видов можно рассматривать как начальные (отдельные флористические районы) и конечный (полная флора) этапы выборочного процесса. Промежуточные этапы можно получить, объединяя флористические районы и получая, таким образом, комбинированные выборки. Комбинации составлялись исходя из сходства флористических районов (Иванова и др., 2006). Таким образом, в дополнение к 7 исходным выборкам мы получаем еще 5 дополнительных: [3; 4] [5; 7] [5; 7; 6] [2; 3; 4] [1; 2; 3; 4].

**Число родов и видов сосудистых растений
в элементарных флористических районах Самарской Луки**

Элементарный флористический район	Число родов	Число видов
Жигулевский (Ж)	366	815
Винновский (Вин.)	357	778
Александровский (А)	358	744
Переволоцко-Усинский (П.-У.)	323	654
Шелехметский (Ш)	240	460
Рождественский (Р)	355	731
Волжский (Вол.)	276	531
Самарская Лука в целом	505	1302

Рассмотрим результаты применения правила Виллиса к анализу таксономического разнообразия флоры Самарской Луки. Зависимость между числом таксонов и их объемом удовлетворительно описывается степенной функцией, график которой имеет вид, соответственно, «вогнутой кривой систематиков» в обычных координатах (рис. 7.1а) и прямой линии в билогарифмических координатах (рис. 7.1б), подтверждая справедливость правила Виллиса.

В табл. 7.2 приведен фрагмент исходной матрицы данных, необходимой для фрактального анализа. Для каждой из 12 выборок известно видовое богатство (масштаб), а также вектор относительных представленностей родов $\{p_i\}$. На их основе для $-6 \leq q \leq 6$ рассчитываются моменты M_q . Характер изменения моментов разных порядков при росте видового богатства представлен на рис. 7.2.

Линейность билогарифмических графиков изменения моментов (рис. 7.2) свидетельствует о хорошем соблюдении степенного скейлинга (7.3), что является теоретическим условием применимости мультифрактального анализа. Отметим, что моменты отрицательных порядков растут, положительных – уменьшаются. Момент M_0 фактически представляет собой число родов N_G и его скейлинг иллюстрирует соотношение (7.3). Значения наклонов графиков $M_q(N_S)$ составляют вектор $\tau(q)$.

На рис. 7.3 представлены мультифрактальные спектры таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки при разных «начальных условиях» таксономического разнообразия.

При применении мультифрактального формализма к анализу таксономического разнообразия на уровне родов («родовое разнообразие») совокупность таксонов родового ранга рассматривается нами как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности видов, относящихся к родам со сходной представленностью, или объемом. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать родовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует относительную представленность (долю) родов того или иного подмножества. Наличие на графике спектра точек, ле-

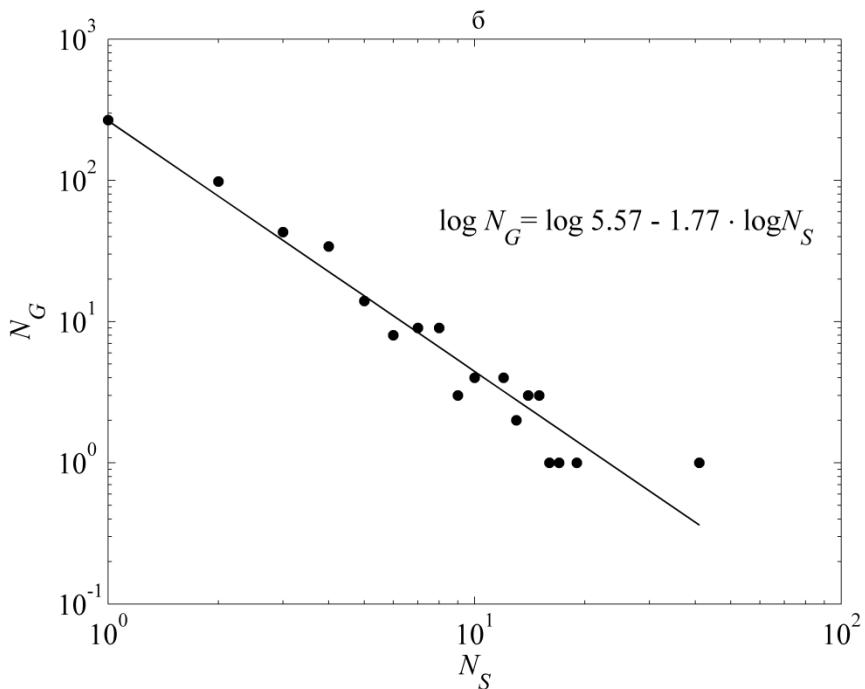
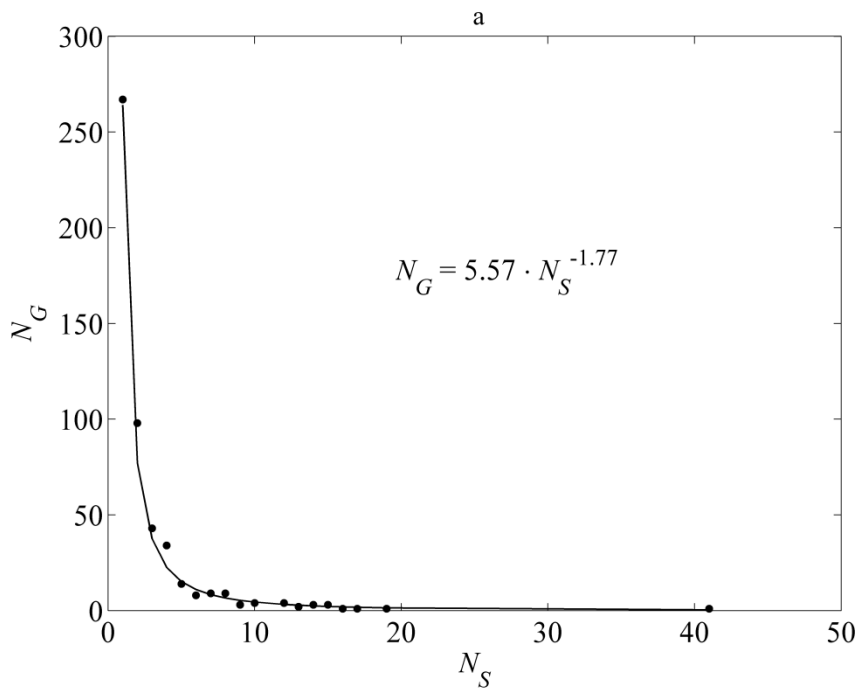


Рис. 7.1. Зависимость числа родов (N_G) сосудистых растений Самарской Луки от числа содержащихся в них видов (N_S) в натуральных (а) и билогарифмических (б) координатах

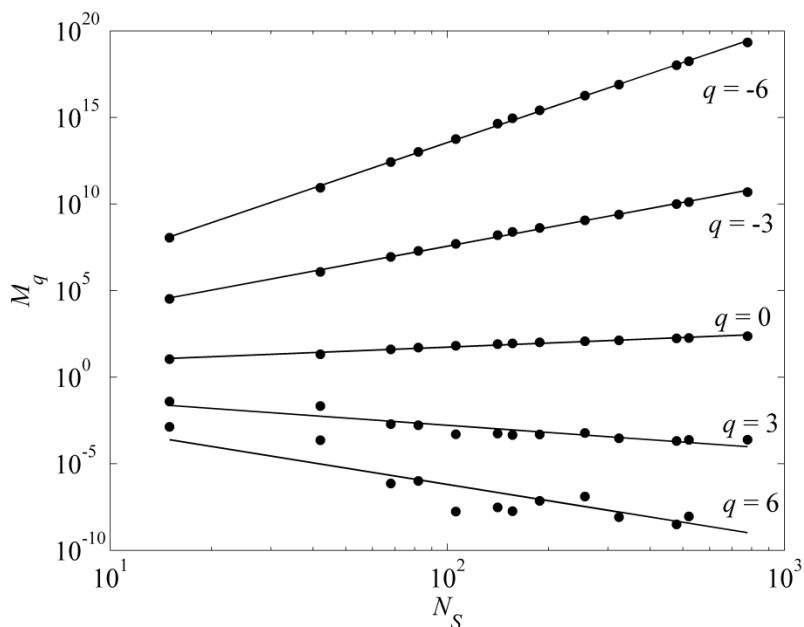


Рис. 7.2. График поведения моментов M_q при росте числа видов

жащих по оси «а» близко к нулю, означает присутствие в изучаемой таксономической совокупности «доминантов» (родов с наибольшей видовой представленностью), причем чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование. Наличие точек, лежащих по оси «а» близко к единице, означает присутствие в изучаемой таксономической совокупности родов с малой видовой представленностью (по аналогии с редкими видами). Площадь под кривой спектра можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выравниваемости видов в сообществе: чем она больше, тем меньше выравниваемость, и наоборот.

Кривая «1» (рис. 7.3) представляет собой мультифрактальный спектр родовой структуры естественного растительного сообщества Самарской Луки. Видно, что восходящая левая ветвь спектра лежит довольно далеко от начала координат по оси «а». Это свидетельствует об очень низком доминировании. Действительно, наиболее представленный на Самарской Луке род *Carex* включает лишь 41 вид, что составляет только 3% общего видового богатства. Разнообразие в группе «доминирующих» родов также невелико (всего 16 родов представлены более чем 10 видами), на что указывает низко расположенная левая ветвь спектра. Напротив, нисходящая правая ветвь спектра расположена очень высоко, что говорит о высоком разнообразии в группе малопредставленных родов (18% общего видового богатства составляют одновидовые рода).

Выясним, как будет изменяться вид мультифрактального спектра при изменении «начальных условий» таксономического разнообразия. Для этого проведем следующую операцию: для всех родов, число видов в которых

Таблица 7.2

Данные по распределению видов по выборкам

№ п/п	Род	Номера элементарных флористических районов*, составивших выборку							Номера элементарных флористических районов, вошедших в дополнительные выборки				Объединенная выборка (общее число видов)	
		1	2	3	4	5	6	7	...	[5; 7]	...	[1; 2; 3; 4]		...
1	<i>Equisetum</i>	3	1	0	0	1	0	0	...	1	...	[1; 2; 3; 4]	...	[1; 2; 3; 4; 5; 6; 7]
2	<i>Hippochaete</i>	2	0	0	0	0	0	0	...	0	...	2	...	2
3	<i>Asplenium</i>	0	0	0	1	0	0	1	...	1	...	1	...	2
4	<i>Botrychium</i>	0	0	0	0	1	0	0	...	1	...	0	...	1
5	<i>Dryopteris</i>	1	1	1	0	0	0	0	...	1	...	3	...	3
6	<i>Polystichum</i>	0	0	0	0	0	0	1	...	1	...	0	...	1
...
500	<i>Parietaria</i>	0	0	0	0	0	0	1	...	1	...	0	...	1
501	<i>Urtica</i>	0	3	0	0	0	0	1	...	1	...	3	...	4
502	<i>Valeriana</i>	0	2	0	0	1	0	0	...	1	...	2	...	3
503	<i>Viburnum</i>	0	1	0	0	0	0	0	...	0	...	1	...	1
504	<i>Viola</i>	0	5	0	0	2	1	3	...	6	...	5	...	11
505	<i>Parthenocissus</i>	0	1	1	0	0	0	0	...	0	...	2	...	2
Число видов в пробе		63	502	246	28	143	100	112	...	565	...	983	...	1302

* 1 – Жигулевский район; 2 – Винновский район; 3 – Александровский район; 4 – Переволокско-Усинский район; 5 – Шелехметьевский район; 6 – Рождественский район; 7 – Волжский район.

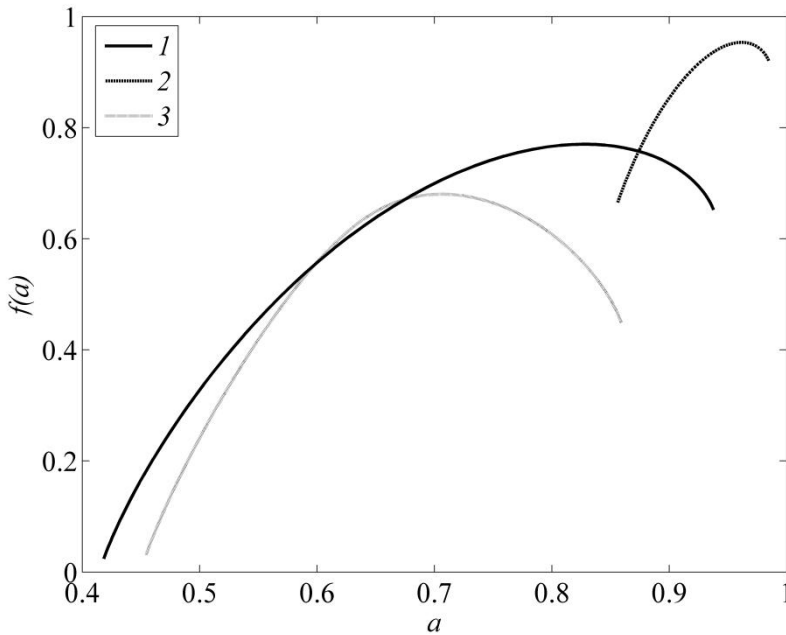


Рис. 7.3. Мультифрактальные спектры таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки

больше 2, заменим число содержащихся в них видов на произвольное число в интервале от 1 до 4. Таким образом, произойдет увеличение общей выравненности сообщества и исчезнут рода с много большим, чем у основной массы, числом видов. На графике спектров (рис. 7.3) этому случаю соответствует спектр «2». При этом левая ветвь спектра сокращается и поднимается вверх. Можно показать, что дальнейшее увеличение выравненности приведет к вырождению спектра в точку. Выравненность в выборке увеличилась в силу того, что теперь диапазон значений числа видов в роде находится в интервале $[1 \div 4]$, тогда как в исходной выборке интервал составлял $[1 \div 41]$. На увеличение выравненности в сообществе спектр реагирует уменьшением площади под кривой.

Проведем обратную операцию: для всех родов, число видов в которых меньше или равно 2, заменим число содержащихся в них видов на произвольное число от 1 до 5. Тем самым мы «увеличиваем» разнообразие в сообществе, частично «избавляясь» от одно- и двувидовых родов. На графике спектров этому случаю соответствует спектр «3». Спектр реагирует на такое изменение структуры удлинением правой ветви, соответствующей родам, содержащим малое число видов: чем она выше, тем большее количество таких родов содержится в сообществе. Площадь под кривой сократилась, но, в отличие от предыдущего случая, увеличение выравненности произошло за счет устранения «перекоса» в сторону одно- и двувидовых родов.

Таким образом, можно сказать, что закономерности, выявленные нами ранее для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества (главы 3 и 5), в известной мере сохраняются и для родовой структуры. Другими словами, в пространстве $\{p_i\}$, характеризующих относительные частоты распределения видов по родам, мультифрактальный спектр представляет собой обобщенный геометрический образ родовой структуры таксономического разнообразия.

7.2.2. Мультифрактальный анализ таксономического разнообразия отряда *Rodentia* на территории Европы в неогене. Продолжим анализ фрактальной структуры таксономического разнообразия на примере отр. *Rodentia* в неогене на территории Европы. В настоящее время применение фрактальной геометрии для описания эволюционного процесса развивается по нескольким направлениям. Первое связано с анализом временных рядов, в первую очередь – палеонтологической летописи (Newman, 1996; Sole et al., 1998; Kirchner, Weil, 1998; Nottale et al., 2000; Plotnick, 2001), второе – с описанием эволюционного древа как фрактального объекта (Green, 1991; Crawford, Young, 1990; Yu et al., 2003).

Бурландо (Burlando, 1993), анализируя таксономию ископаемых остатков, филогенетических систематик и сравнивая разные уровни таксономической иерархии, показал, что частотное распределение таксонов по числу субтаксонов описывается гиперболической кривой, тем самым подтверждая фрактальную модель.

Мультифрактальному анализу были подвергнуты данные по числу родов и количеству содержащихся в них видов представителей отр. *Rodentia* в неогене на территории Европы (от 30° до 60° с. ш. и от 3° з. д. до 45° в. д.) (рис. 7.4). Материалом исследования послужила выборка из базы данных «Neogene of the Old World Database of Fossil Mammals» (NOW, Университет Хельсинки, <http://www.helsinki.fi/science/now/index.html>). Ядро базы – две взаимосвязанные таблицы: таблица точек отбора и списки видов, найденных в этих точках. Для каждого вида приведено его таксономическое положение (до уровня отряда), возраст отложений. Возраст находок варьирует от раннего миоцена до плиоцена (примерно от 24 до 5 млн лет назад). Таким образом, можно сделать запрос по встречаемости видов определенного таксона на заданном участке территории в заданный временной интервал. Для целей исследования были сформированы матрицы для территории Европы. Каждая матрица содержала данные по 5-ти временным интервалам: ранний миоцен (24–15 млн лет назад), средний миоцен (15–11 млн лет назад); ранне-поздний миоцен (11–8 млн лет назад); поздний миоцен (8–5 млн лет назад); плиоцен (5–2 млн лет назад). Деление было выбрано в соответствии с работой Фортели с соавторами (Fortelius et al., 2002), в которой показано, что эти интервалы адекватно отражают отдельные паттерны, наблюдавшиеся на территории Европы в течение неогена.

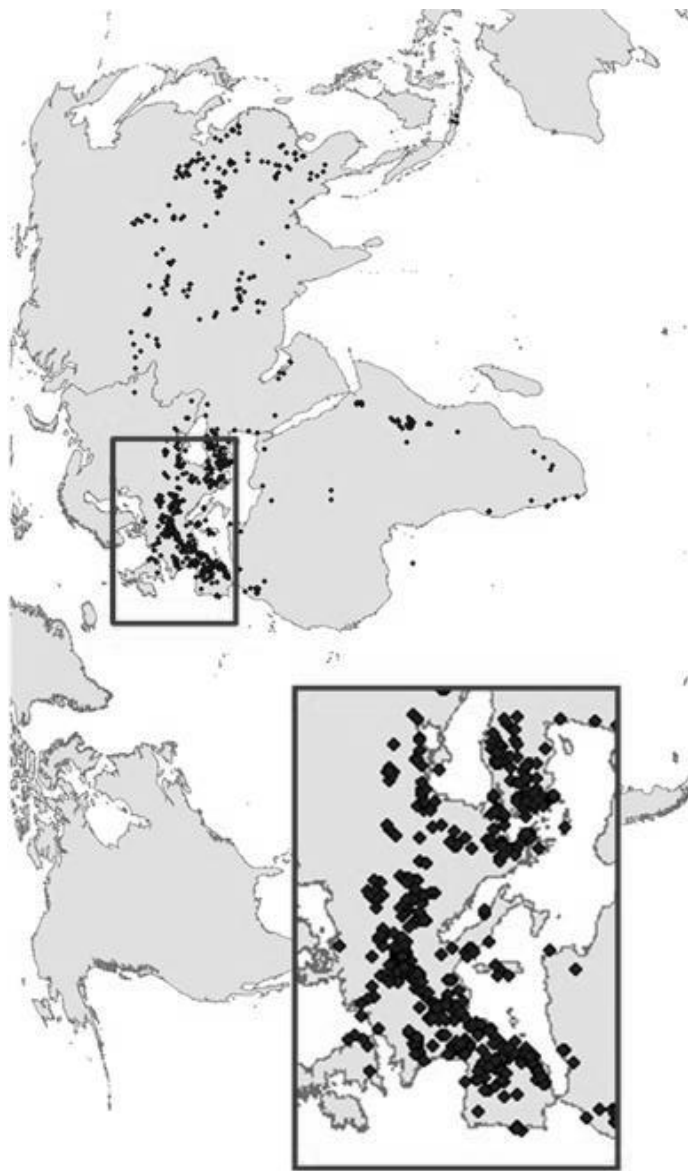


Рис. 7.4. Точки нахождения остатков грызунов (отр. *Rodentia*) на территории Евразии (по NOW)

Датировки приведены по Стейнингеру с соавторами (Steininger et al., 1996). Для каждого временного интервала были сформированы матрицы, где в столбцах расположены точки нахождения останков, строки содержат названия родов, а значения в ячейках – число видов данного рода, найденного в данной точке отбора. Таким образом, мы получаем полный аналог матрицы встречаемости, которая используется при анализе видового разнообразия.

Рост общего числа родов при увеличении числа найденных видов хорошо аппроксимируется степенным законом (рис. 7.5) с уравнением:

$$G = aS^b, \quad G = 4.68S^{0.6},$$

где G – число родов, S – число видов, $a = 4.68 \pm 0.208$, $b = 0.60 \pm 0.001$ (95% доверительный интервал), $R^2 = 0.9952$.

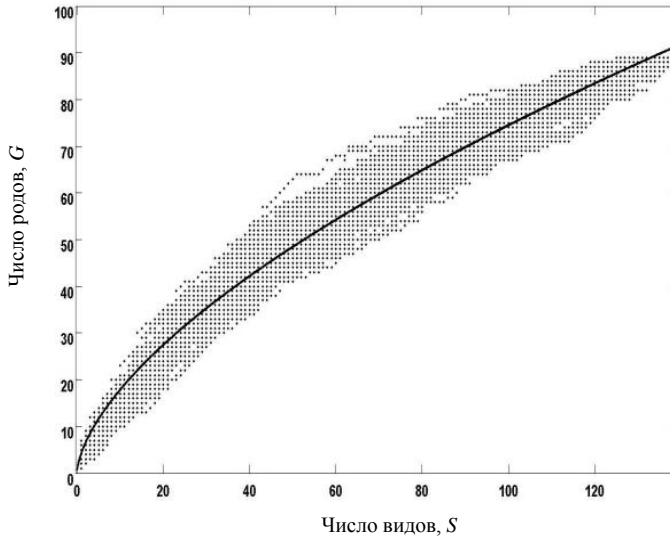


Рис. 7.5. Таксономическое разнообразие отр. *Rodentia* на территории Европы в неогене: зависимость числа родов (G) от числа найденных видов (S)

Для случая роста числа семейств при росте числа найденных видов зависимость принимает вид:

$$F = aS^b, \quad F = 2.78S^{0.38},$$

где F – число семейств, S – число видов, $a = 2.78 \pm 0.103$, $b = 0.38 \pm 0.008$ (95% доверительный интервал), $R^2 = 0.9902$.

Таким образом, монофрактальную гипотезу можно считать верифицированной.

Следующий этап – проверка выполнения мультифрактальной гипотезы. Линейность характера билогарифмических графиков изменения моментов распределения видов по родам при росте объема выборки свидетельствует о хорошем соблюдении степенного скейлинга (рис. 7.6а), что является теоретическим условием применимости мультифрактального анализа.

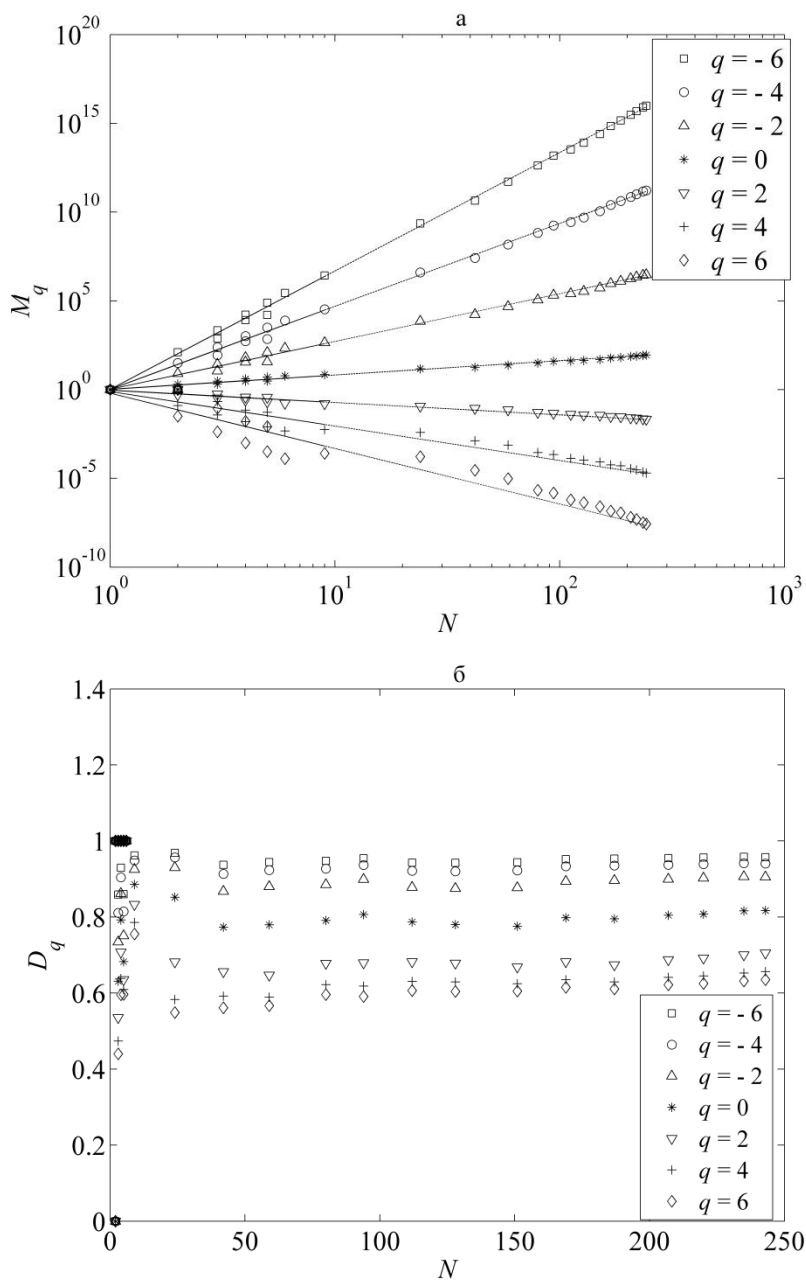


Рис. 7.6. Графики изменения моментов распределения (M_q) родов по видам как функция объема выборки (а) и изменения обобщенных фрактальных размерностей (D_q) при увеличении объема выборки (б) (ранний миоцен)

Условием самоподобия также является отсутствие зависимости размерностей Реньи (D_q) от размера выборки (рис. 7.6б). Таким образом, исследуемый материал отвечает всем условиям применения мультифрактального анализа.

На рис. 7.7 приведены мультифрактальные спектры таксономического разнообразия отр. *Rodentia*, полученные для разных эпох неогена. Интерпретация результатов проведенного анализа полностью аналогична вышеприведенному для сосудистых растений Самарской Луки и свидетельствует, что таксономическое разнообразие отр. *Rodentia* в Европе в неогене обладает свойствами мультифрактала. Причем мультифрактальные свойства таксономического разнообразия отр. *Rodentia* сохраняются на протяжении всех исследованных эпох неогена (рис. 7.7).

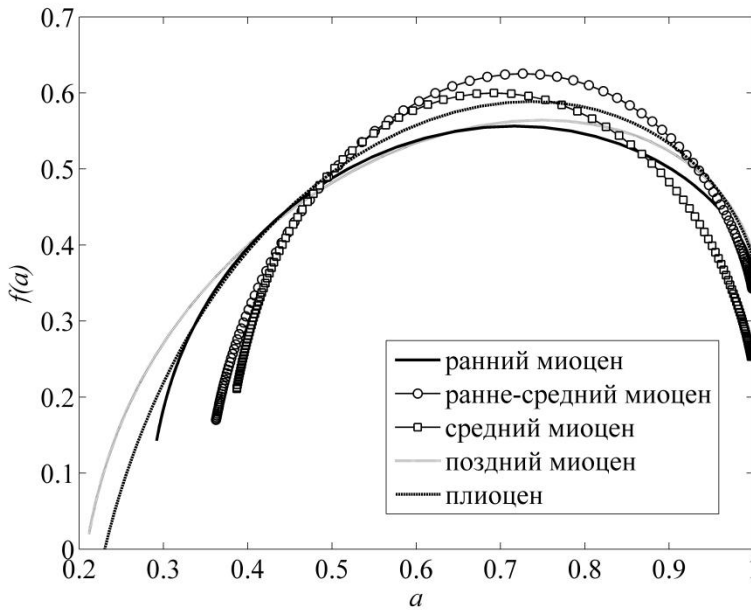


Рис. 7.7. Таксономическое разнообразие отр. *Rodentia* на территории Европы в неогене: мультифрактальные спектры для различных эпох неогена

В то же время сравнительный анализ мультифрактальных спектров (рис. 7.7) дает возможность охарактеризовать изменения таксономического разнообразия отр. *Rodentia* в Европе в неогене. Так, в раннем, ранне-среднем и среднем миоцене таксономическое разнообразие практически не менялось. Изменения произошли в позднем миоцене и плиоцене, когда в некоторых родах число видов стало много большим, чем в остальных (на графике спектров это характеризуется удлинением и приближением к началу координат левой ветви спектра). Это предположение подтверждается данными по динамике таксономического разнообразия (Agusti et al., 1999). Так, в структуре соотношения родов в позднем миоцене и плиоцене до 40% от общего числа видов составляли виды родов *Apodemus* и *Muscardinus*. Причиной такой динамики, согласно работам Ремюра (Reumer, 1999), Маридета (Maridet, 2007), Михелса (Micheelsa, 2007), мог послужить тот факт, что на протяжении неогена шло постепенное увеличение засушливости климата, что могло предопределить

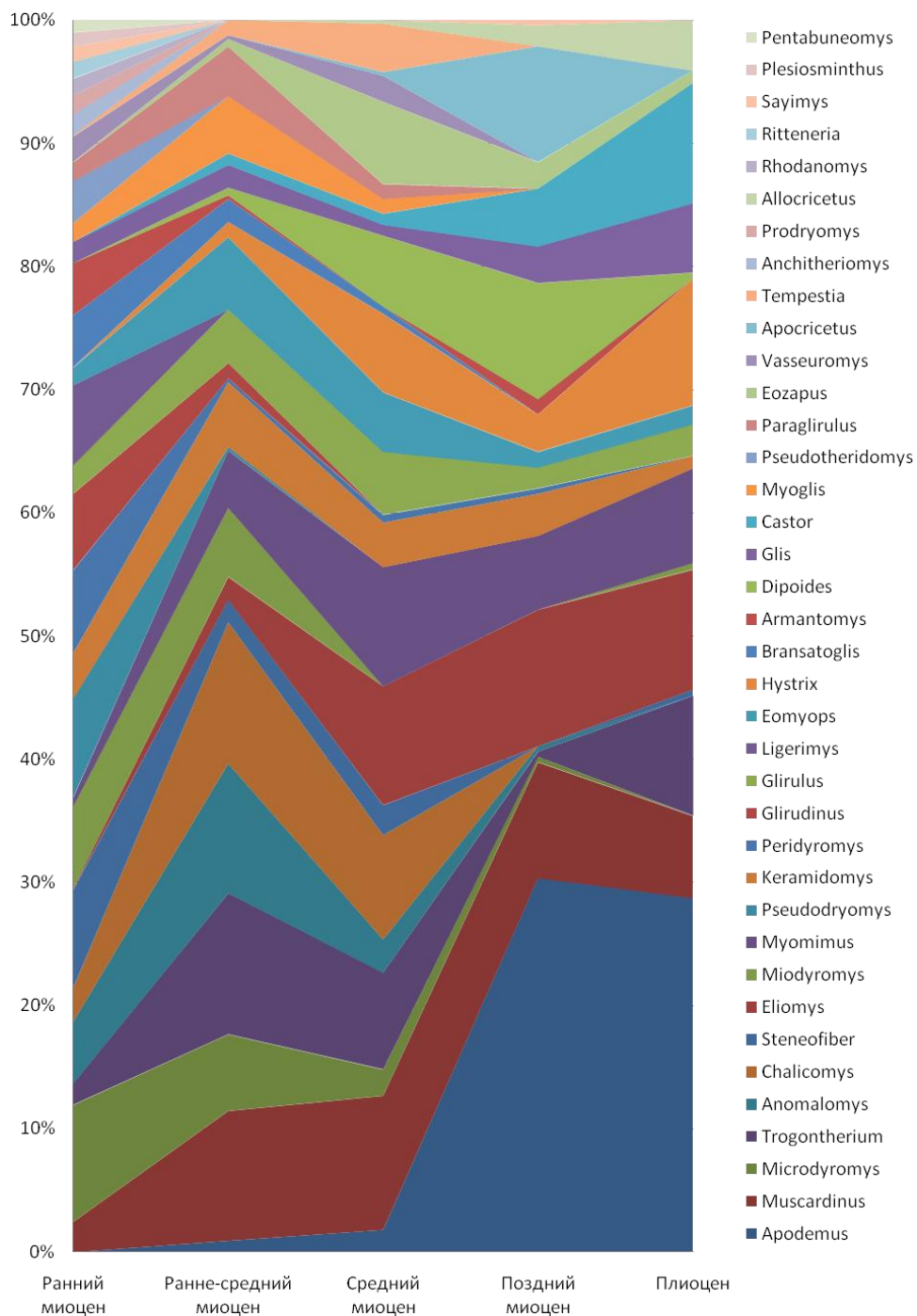


Рис. 7.8. Динамика соотношений числа видов в родах отр. *Rodentia* (представлены все рода) в Европе в неогене

изменение в видовом и, как следствие, в таксономическом составе отр. *Rodentia*. При этом правые ветви спектров не различаются, позволяя сделать предположение о большом количестве родов с малым числом видов. Такое предположение подтверждается, если проанализировать динамику представленности всех родов (рис. 7.8). Диаграмма организована следующим образом. По оси абсцисс отложены 5 временных этапов. Для каждого из них были подсчитаны общее число видов и доля каждого рода (отношение числа видов в роде к общему числу видов). Разные роды представлены полосами разного цвета. Чем шире полоса – тем больше доля данного рода. Стоит учитывать, что для всех указанных в диаграмме родов имеет место присутствие на всех 5 временных этапах. При этом ширина полосы может быть соразмерна с физическим разрешением диаграммы при печати, т.е. не всегда будет отражена на диаграмме. В нижней части диаграммы расположены более обильные (по числу видов) рода. В верхней части – менее обильные. Как видно из диаграммы, высокая степень разнообразия родов с малым числом видов (а именно они дают основной вклад в правую ветвь спектра) сохраняется на протяжении всего неогена (большое число маловидовых родов на диаграмме отражается в виде серии полос, соответствующих разным родам, если смотреть диаграмму сверху вниз). В то же время на участке диаграммы, соответствующем позднему миоцену и плиоцену, наблюдается рост доли родов *Apodemus* и *Muscardinus* (до уже указанных выше 40% от общего числа).

Итак, в рамках фрактальной методологии на примере отр. *Rodentia* в неогене показано, что структура таксономического разнообразия инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. Следовательно, получено еще одно доказательство применения принципа самоподобия для описания таксономического разнообразия. Мы полагаем, что вне зависимости от того, как идет процесс образования новых родов во времени (на эволюционном масштабе), на любом временном срезе таксономическое разнообразие может иметь самоподобный, или фрактальный характер. Полученные результаты дают основание предположить, что таксономическое разнообразие, как реплика естественного разнообразия фрактально организованного органического мира, также обладает фрактальной структурой.

7.3. «Топологический» подход к описанию таксономического разнообразия

Представление о таксономическом разнообразии как структурированной системе таксонов разного ранга легко может быть формализовано в виде графа или дерева, отражающего связи между родительскими и дочерними таксонами. Топологическая структура этого графа может быть исследована с позиций фрактальной геометрии.

Фрактальный анализ топологической структуры графа основывается на покрытии графа ячейками разного размера и подсчете необходимого для по-

крытия количества ячеек (Song et al., 2005). Фрактальному графу соответствует степенная зависимость между размером ячейки l_B и необходимым для полного покрытия графа числом ячеек N_B :

$$N_B \sim l_B^{-d_B}, \quad (7.4)$$

где d_B – фрактальная размерность графа. Легко видеть, что такое определение фрактальности графа полностью соответствует традиционной для фрактальной геометрии процедуре определения размерности объекта методом подсчета ячеек (Mandelbrot, 1982; Федер, 1991). Самый нетривиальный момент в применении этого метода к сложноструктурированным графам – определение того, что же считать элементарной ячейкой покрытия. На данный момент существуют два варианта решения этого вопроса. Первый исходно был предложен Сонгом с соавторами (Song et al., 2005). В их методе ячейкой линейного размера l_B считается кластер связанных вершин, такой, что максимальное расстояние (расстояние на графе определяется как минимальная длина пути между вершинами) между любой парой вершин кластера строго меньше l_B . Весь граф последовательно покрывается ячейками соответствующего размера, и фрактальная размерность определяется исходя из соотношения (7.4). Непосредственная алгоритмическая реализация такого подхода основана на построении дуального графа и его раскрашивании, что связано с определенными вычислительными трудностями (Song et al., 2007).

Альтернативный подход был предложен группой южнокорейских исследователей (Kim et al., 2007a,b). В их варианте покрытия графа используется следующая процедура:

- 1) случайным образом выбирается вершина графа;
- 2) осуществляется поиск графа в глубину от выбранной вершины на расстояние l_B ;
- 3) в новую ячейку помещаются выбранные вершины, на текущий момент не принадлежащие ни одной ячейке; если таковых не окажется (все выбранные вершины уже распределены по ячейкам) – ничего не происходит;
- 4) повторяются шаги (1) – (3) до тех пор, пока все вершины графа не окажутся распределены по ячейкам.

Описанный алгоритм использует нестандартное определение ячейки, поскольку в этом варианте ячейка может представлять собой группу не связанных непосредственно друг с другом вершин (например в случае, когда выбранная на шаге (1) вершина уже принадлежит какой-либо ячейке). Однако, как показали специальные исследования (Kim et al., 2007b; Song et al., 2007), такая процедура хотя и завышает оценку минимально необходимого для покрытия числа ячеек N_B , но не привносит отклонений при оценке размерности d_B . В целом, эта процедура ведет к аналогичным результатам по сравнению с методом Сонга с соавторами (Song et al., 2007), но гораздо проще реализуется алгоритмически. Поэтому в нашей работе используется именно этот второй метод.

Следует отметить, что при фрактальном анализе графов неприменимы интуитивные представления обычной евклидовой геометрии. Отдельный узел может быть связан с большей частью узлов графа, а не только с несколькими ближайшими. Само понятие расстояния на графе имеет совсем иной смысл. Результатом особой метрики графа становится отсутствие эквивалентности

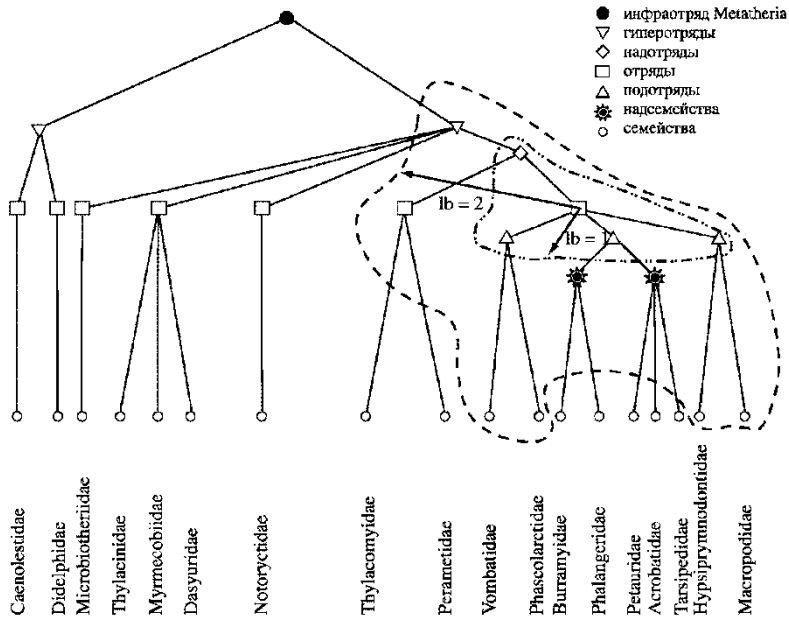
между такими понятиями, как самоподобие, фрактальность и безмасштабность. Более того – эти понятия можно считать взаимно независимыми: граф может быть безмасштабным, но не фрактальным, фрактальным, но не самоподобным, и так далее (Song et al., 2005; Kim et al., 2008).

Таким образом, на графах работают совсем иные «правила игры», нежели в обычном евклидовом пространстве. Значения размерности графа несопоставимы напрямую с обычными топологическими размерностями привычных объектов. Так, полученное значение фрактальной размерности (Song et al., 2005) для сети белковых взаимодействий в клетке $d_B = 2.3$ никоим образом не означает, что изученный граф представляет собой нечто среднее между плоским и заполняющим объем объектом. Сильно связанные графы могут иметь довольно «экзотические» значения размерности, например, оценка размерности для социальной сети актеров составила $d_B = 6.3$.

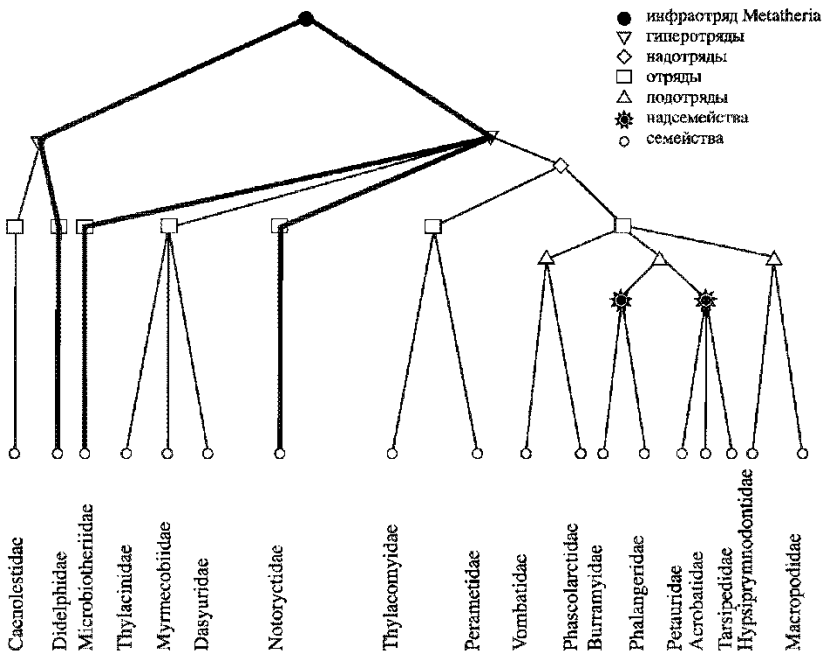
Акцентируем еще раз изложенные особенности топологии графов на примере участка анализируемого ниже систематического дерева млекопитающих. Рисунок 7.9а иллюстрирует принцип покрытия графа ячейками разного размера (l_b). На рис. 7.9б в виде двумерного дерева представлен фрагмент систематики сумчатых (до семейств включительно). При попытке анализа этого рисунка с использованием обычных евклидовых представлений может показаться, что семейства *Didelphidae* и *Microbiotheriidae* расположены близко, а семейства *Microbiotheriidae* и *Notoryctidae* – относительно далеко. Однако в реальности с учетом топологической структуры дерева расстояния между упомянутыми парами семейств составляют 6 и 4 соответственно.

Необходимо напомнить, что порядок размещения таксонов на дендрограммах принципиального значения не имеет и определяется соображениями, прямо со структурой дерева не связанными. То есть любой набор субтаксонов можно тасовать в произвольном порядке. При этом вид иллюстрации может существенно изменяться, но на топологической структуре (в данном случае – системе отношений предок/потомок) это никак не сказывается. Именно поэтому нет смысла оперировать обычными евклидовыми категориями применительно к графам и деревьям: дерево может быть изображено в двумерном пространстве, но иметь гораздо большую размерность.

В целях апробации предлагаемого подхода мы обратимся к анализу топологической структуры систематического дерева млекопитающих, заимствованного нами из фундаментальной сводки Павлинова (2003). Полная база данных насчитывает 4985 видов. Полное описание систематического древа млекопитающих включает 20 таксономических категорий. При этом если в таксономическом описании каждого вида обязательно присутствуют классические «линнеевские» таксоны (род, семейство, отряд, класс), этого нельзя сказать об остальных «промежуточных» категориях, необходимость введения которых определяется реалиями таксономического описания той или иной группы и основывается на экспертном мнении конкретных специалистов. В соответствии с изложенным, на основе исходной базы данных мы можем получить два графа: один полный, второй – «линнеевский», с проигнорированными промежуточными таксонами. Полный граф включает 7327 вершин (таксонов), «линнеевский» – 6339.



а



б

Рис. 7.9. К обоснованию «топологического» подхода при описании таксономического разнообразия (на примере двумерного дерева фрагмента систематики сумчатых): а – покрытие графа ячейками разного размера; б – расстояние между отдельными семействами на графе с учетом топологической структуры

Анализ статистических свойств топологической структуры графа систематического древа млекопитающих начнем с традиционного построения распределения родов по числу содержащихся в них видов. График этого распределения в билогарифмических координатах представлен на рис. 7.10. Видно, что это распределение вполне соответствует исходным представлениям Виллиса и хорошо аппроксимируется степенным законом.

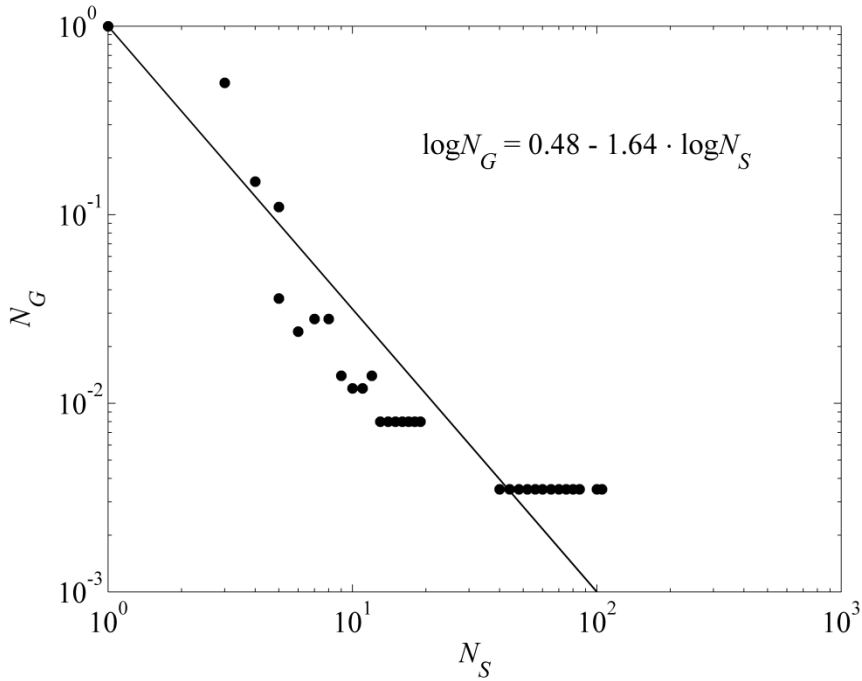


Рис. 7.10. Доля родов (N_G) класса *Mammalia* как функция числа содержащихся в них видов (N_S) в билогарифмических координатах

Рассмотрим аналогичные графики распределения вершин по степеням для полного и «линнеевского» графов филогенетического древа млекопитающих, представленные на рис. 7.11. В обоих случаях распределение хорошо соответствует степенному закону. Можно отметить, что показатель степени $\gamma = 2.4$ для полного графа больше соответствующей величины $\gamma = 2.14$ для «линнеевского», и при этом оба они больше показателя степени, описывающего распределение родов по числу видов, составляющего $\gamma = 1.64$.

Такое соотношение легко объясняется тем фактом, что общее количество объектов, распределение которых изучается, минимально в последнем случае (родов меньше, чем всех таксонов) и максимально в первом (потому что «линнеевский» граф урезан по сравнению с полным). Соответственно, общая тенденция во всех трех случаях остается неизменной, а отличия в показателе степени не имеют принципиального значения.

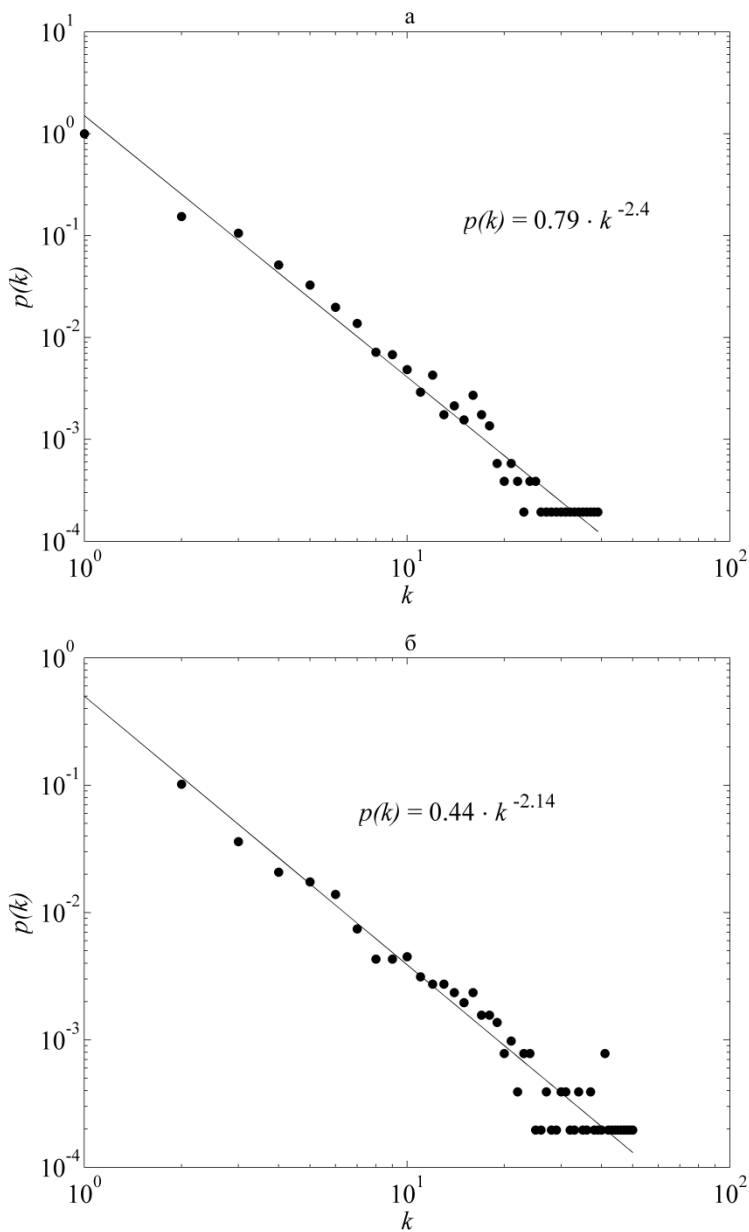


Рис. 7.11. Распределение вершин полного (а) и «линнеевского» (б) графов по степеням в билогарифмических координатах для класса *Mammalia*

Таким образом, проведенный анализ позволяет заключить, что граф систематического древа млекопитающих имеет безмасштабную структуру, что выражается в степенном характере распределения вершин графа по степеням. Та же самая тенденция проявляется и при анализе распределения родов по объему.

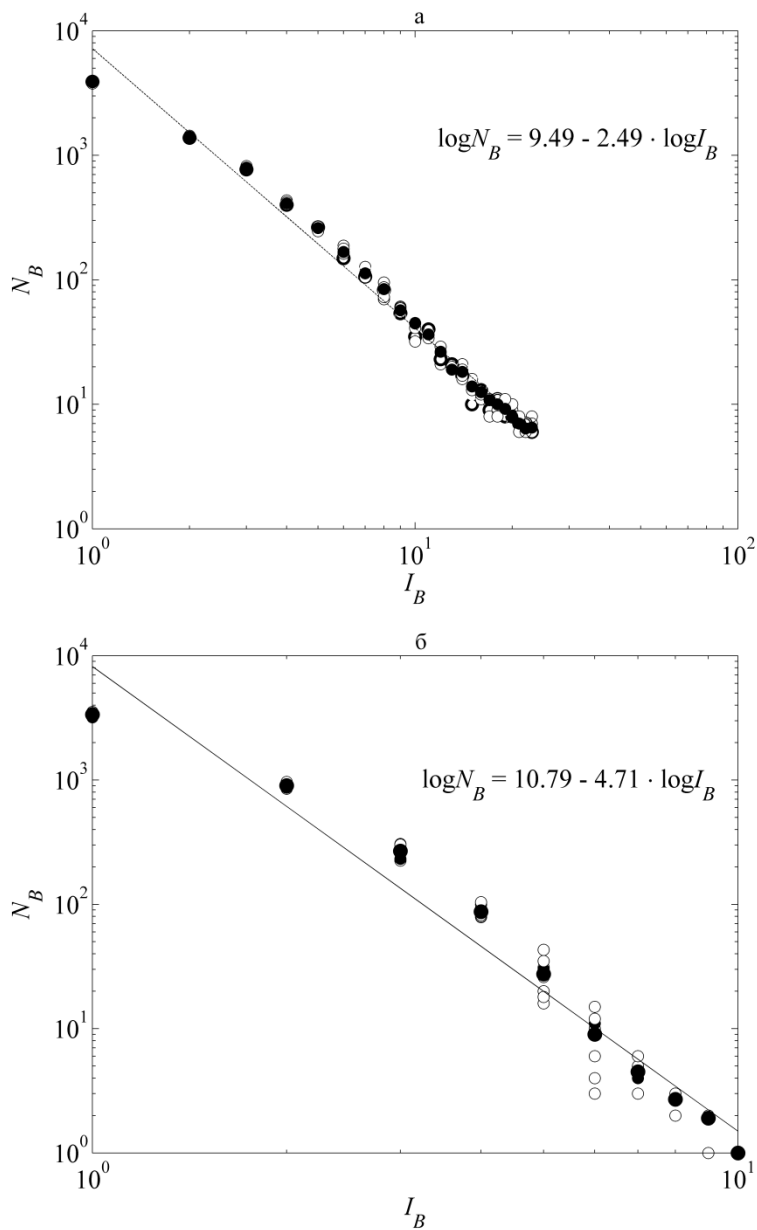


Рис. 7.12. Фрактальный анализ структуры полного (а) и «линнеевского» (б) графов для класса *Mammalia*: \circ – данные по отдельным покрытиям, \bullet – результаты усреднения по 10 покрытиям

Обратимся теперь к вопросу о фрактальности рассматриваемых графов. Поскольку задействованный нами алгоритм покрытия графа ячейками имеет стохастическую природу, для всех линейных размеров l_B покрытие было осуществлено десятикратно. Результаты анализа представлены на рис. 7.12. Кружочками на графиках обозначены результаты всех покрытий графов, точками – усредненные данные, линией – аппроксимация линейного участка методом наименьших квадратов. Видно, что на малых масштабах имеют место отклонения от степенного скейлинга, однако с ростом размера ячейки наблюдается выход к асимптотически линейному (в билогарифмических координатах) снижению необходимого для покрытия графа числа ячеек.

Полученный результат свидетельствует о топологической фрактальности графа систематического древа млекопитающих. Интересно, что фрактальность явно проявляется как в структуре полного графа, так и в урезанном «линнеевском» варианте. При этом размерность последнего ($d_B = 4.7$) оказывается почти в два раза больше размерности первого ($d_B = 2.5$). Этот факт можно связать с тем, что в силу отсутствия большого числа промежуточных таксономических категорий в «линнеевском» графе, среднее расстояние между вершинами существенно ниже, соответственно при покрытии графа необходимое количество ячеек снижается существенно быстрее.

Резюме

Как известно, в процессе познания окружающего мира любая научная дисциплина проходит три основных этапа своего развития: *описательный*, или инвентаризационный, *концептуально-теоретический* (при котором происходит выдвижение представлений о структуре и функционировании исследуемых систем) и этап *математизации* этих представлений (т.е. их формализация на наиболее точном и строгом на сегодняшний день языке математики) (Розенберг, 2005). Теоретическая биология в естественно-научном аспекте – раздел общей биологии, изучающий идеализированные (в известной степени абстрактные) биологические системы различных *уровней биологической иерархии*, связанные с ними понятия, концепции, целостные характеристики, законы. В зависимости от принадлежности биологических объектов к тому или иному уровню иерархии, методами теоретической биологии выступают методы физико-химического и (или) системного подхода с математической формализацией получаемых закономерностей. Структура теоретической биологии представляется составленной из «частных» теорий по отдельным областям биологического знания, так или иначе (например, иерархически или нет) связанными в общую систему. Задачей теоретической биологии можно определить нахождение специфических законов структурно-функциональной организации биологических систем разных уровней биологической иерархии и изменения их целостных характеристик в процессе развития с целью объяснения наблюдаемых в природе феноменов. Таким образом, иерархический принцип системной организации красной нитью проходит через все теорети-

ческие конструкции современной биологии. В свою очередь, иерархически организованные структуры имеют непосредственное отношение к вопросу о самоподобии эволюционного процесса, все активнее обсуждаемому в последние полтора десятилетия. Привлекательность фрактальной идеологии для описания эволюционного процесса можно связать с двумя ее особенностями: 1) самоподобные процессы в динамическом аспекте предполагают отсутствие характерного масштаба явления, выражающееся в том, что имеют место события всех размеров вплоть до самых крупных; применительно к эволюционному процессу эта идеология прекрасно соотносится с *концепцией прерывистого равновесия* Элдриджа и Гулда (Eldredge, Gould, 1972), завоевавшей широкое признание среди биологов; 2) фрактальная геометрия почти идеально подходит для описания иерархически организованных структур, а эволюционный процесс оставляет после себя одну из классических иерархий – эволюционное древо, в первом приближении описываемое таксономической систематикой, иерархическое начало которой заложено в трудах Карла Линнея, обосновавшего положения биномиальной номенклатуры. Именно гениальной прозорливости Линнея мы обязаны установлению иерархии таких таксономических категорий, как тип, класс, отряд, род и вид. В свою очередь, иерархия – суть объединение категорий, и в контексте таксономического разнообразия таксоны, принадлежащие одной и той же категории, имеют одинаковый ранг. А.И. Шаталкин (1995) упоминает о связанных графах в связи с рассмотрением традиционных конструкций систематики, таких как фенограммы чисерической таксономии, филограммы (градограммы) эволюционной систематики, кладограммы кладистики, однако не дает строгого количественного анализа проблемы, лишь констатируя, что таксономическая иерархия есть слепок системной иерархии. Тот факт, что по мере перехода от высшей к низшей иерархической группе степень родства между организмами, входящими в один таксон, возрастает, является достаточно общепризнанным. Наконец, в пределах одного вида все организмы очень сходны по признакам и при скрещивании дают плодовитое потомство, что и является руководящим диагностическим признаком выделения вида. Именно поэтому, по мнению ряда авторов (Поздняков, 2003, с. 62), «не имеет смысла давать типологическое описание группам особей, уже выделенным иным способом, например биологическим видам», и высказывается точка зрения, согласно которой «виды нельзя рассматривать как таксономические единицы». Следовательно, при количественном анализе взаимосвязей между таксонами разных категорий (например, в координатах «вид – род», или «вид – семейство» и т.д.), категория «вид» является инвариантом и может быть применена в качестве своеобразной «независимой переменной». Следует подчеркнуть, что фрактальная парадигма стихийно овладевает систематиками вне зависимости от их теоретических предпочтений. В качестве красноречивой иллюстрации приведем цитату из известного «Пятиязычного словаря названий животных. Амфибии и рептилии» (1988), вышедшего под редакцией В.Е. Соколова. В преамбуле авторы указывают: «Принцип построения словаря – таксономический... Отряды приводятся в том порядке, как это принято в систематике, а семейства *внутри* отрядов, рода *внутри* семейства и виды *внутри* рода...» (Ананьева и др., 1988,

с. 5, 7). Мы специально выделили курсивом слово «*внутри*», чтобы подчеркнуть полную естественность восприятия таксономической иерархии как аналога процедуры «*вложения*» объектов друг в друга, в итоге воспроизводящей самоподобную систему. Коль скоро в литературе утвердилось выражение «вогнутая кривая систематиков», почему бы в качестве образа самоподобной структуры Естественной системы не использовать «фрактальную матрешку систематиков».

В настоящее время отчетливо сформировалось несколько направлений исследований отражения эволюционного процесса в системе рецентных и ископаемых организмов. Так, В.С. Чупов (2001) предлагает наряду с палеонтологической летописью, в которой в явной форме запечатлены следы истории и закономерности развития органического мира, различать неонтологическую летопись эволюции, основанную на особенностях строения и развития ныне живущих организмов. Здесь для построения признаково-временного ряда, аналогичного палеонтологическому, применяются биохимические метки, позволяющие проанализировать характер набора апоморфных (продвинутых) признаков вдоль эволюционного ряда.

В качестве отдельного направления можно выделить попытки обосновать, вскрыть сущность эволюционного процесса на основе представлений о фрактальной природе аттракторов нелинейных динамических систем (Богатых, 2006; Чайковский, 2006). Нам такие попытки представляются не слишком аргументированными, скорее они основаны на желании видеть фракталы повсюду. Несмотря на то, что идеологические установки фрактальной геометрии имеют огромное мировоззренческое значение и формируют своего рода глобальную парадигму описания окружающего мира, нельзя забывать и о том, что в основе своей это математическая теория, обосновываемая *количественными* методами. Поэтому использование элементов фрактальной методологии в теоретических построениях необходимо предполагает предварительное подтверждение самого факта фрактальности исследуемого объекта, причем эти факты должны базироваться на количественных оценках.

Насколько нам известно, строгого обоснования самоподобия эволюционного процесса до сих пор представлено не было. В настоящей работе мы предлагаем два направления, условно названные нами «сэмплинговым» и «топологическим», которые косвенным образом могут быть использованы для достижения указанной цели. Разнообразие жизни на Земле является продуктом эволюционного процесса, поэтому в особенностях структуры таксономического разнообразия можно видеть отражение реальных свойств эволюции.

Глава 8

Фрактальный анализ временных рядов экологических данных

Во всех объектах – и внешних и внутренних – только с помощью отношения времени ум может решить, что прежде, что после, т.е. что есть причина и что есть действие.

И. Кант

8.1. Понятие временного ряда, его природа и свойства

Временным рядом называют последовательность наблюдений, упорядоченную во времени. Основной чертой, выделяющей анализ временных рядов среди других видов статистического анализа, является существенность порядка, в котором производятся наблюдения. Если во многих задачах наблюдения статистически независимы, то во временных рядах они, как правило, зависимы, и характер этой зависимости может определяться положением наблюдений в последовательности. Природа ряда и структура порождающего ряд процесса могут предопределять порядок образования последовательности.

Почти в каждой области знаний встречаются явления, которые интересно и важно изучать в их развитии и изменении во времени. В повседневной жизни могут представлять интерес, например, цены на тот или иной товар, те или иные характеристики состояния здоровья индивидуума и т.п. Все они изменяются во времени. Существуют также различные характеристики, относящиеся к целой нации и зависящие уже от совокупности характеристик отдельных индивидуумов, например экономические условия и народонаселение, которые эволюционируют и флуктуируют во времени. С течением времени изменяются деловая активность, режим протекания того или иного производственного процесса, глубина сна человека, восприятие телевизионной программы. Совокупность измерений какой-либо одной характеристики подобного рода в течение некоторого периода времени и представляет собой временной ряд. Это могут быть поквартальные данные о валовом национальном продукте, о курсе валют и т.п. К нескольким временным рядам приводит запись электрокардиограммы.

В экологии к данным, представляющим собой временные ряды, в качестве можно отнести следующие:

- Метеорологические данные (ходы температур, уровня осадков, давления и т.п.).
- Гидрологические данные (уровень стока, динамика приливов).

- Ряды динамики численности организмов.

Теоретической базой для анализа динамических рядов явилась теория случайных процессов (Колмогоров, 1941; Бартлетт, 1958; Свешников, 1968; Андерсон, 1976). Случайные процессы представляют собой семейство случайных функций $X(t)$, зависящих от одного параметра, которым в большинстве случаев является время. Современная методика статистического анализа случайных процессов построена на постулате непрерывности динамической траектории. Однако на практике для преодоления вычислительных трудностей непрерывный ряд представляется таблично в виде дискретных численных последовательностей (даже если проводилась непрерывная запись изменения явления с помощью механических или электронных приборов).

Важными характеристиками случайного процесса являются математическое ожидание и дисперсия. Математическим ожиданием процесса $X(t)$ является неслучайная функция $m_x(t)$, значение которой в момент времени t равно математическому ожиданию множества реализаций в соответствующем сечении t . Дисперсией случайного процесса является неслучайная функция $D_x(t)$, значение которой также равно дисперсии реализаций сечения в каждый момент времени t .

Временной ряд стационарен, если порождающий его механизм не меняется при сдвиге во времени, а соответствующий случайный процесс достиг статистического равновесия. Это определение не вполне точно, однако выражает существо дела. Формально стационарный временной ряд определяется как такой случайный процесс, для которого математическое ожидание, дисперсия и ковариации между отдельными членами ряда случайно варьируют вокруг постоянного, не зависящего от времени уровня (так называемая «стационарность» в широком смысле, которая только и рассматривается для временных рядов).

В центре внимания исследователей находятся обычно общие закономерности, скрытые в эмпирических данных и отражающие внутреннюю структуру явления. Трендом¹ (или тенденцией) называют неслучайную медленно меняющуюся составляющую временного ряда, на которую могут накладываться случайные колебания или сезонные эффекты. Это не вполне строгое понятие использует множество моделей и методов анализа динамики, в основе которых лежит разложение временного ряда на несколько компонент, одна из которых является в определенном смысле достаточно гладкой, отражая глобальную направленность процесса, а остальные компоненты характеризуют воздействия случайных факторов.

Во многих рядах динамики экологических систем можно наблюдать сезонные колебания под влиянием внешних факторов, действующих циклически с заранее известной периодичностью. Типичными примерами сезонности

¹ Термин предложен Чарльзом Доу (Charles H. Dow, 1851–1902), американским журналистом, первым редактором газеты «Wall Street Journal» и одним из основателей компании «Dow Jones and Co». Определение тренда, данное Доу, выглядит следующим образом: при восходящем (нисходящем) тренде, каждый последующий пик (и каждый спад) должен быть выше (ниже) предыдущего.

являются эффекты, связанные с астрономическими либо календарными причинами. Так, в ряду ежемесячных данных естественно ожидать наличие сезонных эффектов с периодом 12, в квартальных рядах – с периодом 4. В свою очередь, в информации, собираемой с интервалом 1 час, вполне могут возникнуть суточные эффекты с периодом 24. Некоторые исследователи обнаруживают многолетние циклы в компонентах биосферы разной регулярной периодичности (50, 18, 9 лет и др.) и связывают их с солнечной активностью. Существуют и другие квазипериодические зависимости значения случайной функции от предыстории (временного лага), позволяющие вычислить вероятность того, что некоторое будущее значение будет лежать в определенном интервале.

Биометрические данные часто имеют пропуски наблюдений, для восстановления которых в практике используются различные алгоритмы. Например, в известной программе расчета временных рядов «Мезозавр» для этой цели предлагается следующая оригинальная процедура. Для заполнения пропуска, относящегося к моменту t , отрезок ряда, попадающего во временной интервал $(t - q, t + q)$, аппроксимируется полиномом второго порядка. Значение параметра q принимается равным 30, причем ранее заполненные пропуски при этом не учитываются. Аппроксимация полиномом осуществляется с помощью метода наименьших квадратов с экспоненциально убывающими весами. Коэффициент убывания весов зависит от автокорреляционной структуры ряда и от длины максимально пропущенного куска и меняется в пределах от 0.5 до 1 (при наличии длинных пропусков он близок к 1). В качестве значения ряда берется значение аппроксимированного полинома в точке t . Естественно, что общее число пропусков не должно превосходить $2/3$ длины ряда. Ограничиваются также длина максимального пропуска и локальная доля пропусков.

Под выбросами обычно понимаются наблюдения, являющиеся в том или ином смысле аномальными. Для временных рядов понятие выброса учитывает представление о ряде как о сумме тренда и случайной составляющей. Соответственно, выброс – это точка, отстоящая от предполагаемой линии тренда слишком далеко. Для поиска аномально отклоняющихся значений к ряду может быть применена, например, процедура медианного сглаживания с использованием 5- или 3-точечной скользящей медианы. Затем строится ряд остатков, находится робастная оценка его дисперсии и в качестве выбросов рассматриваются точки, превысившие по модулю приблизительно 5 стандартных ошибок.

Под разрывом понимается скачкообразное изменение уровня временного ряда, т.е. выброс в ряду значений первых разностей исходного ряда. Например, одна из процедур поиска разрывов устроена следующим образом. Сначала ряд сглаживается 3-точечной скользящей медианой, чтобы отфильтровать возможные выбросы. Затем вычисляются приращения сглаженного ряда, и к ряду, составленному из приращений, применяется процедура поиска выбросов.

Очевидно, что к идентификации выбросов и разрывов в экологических рядах, характеризующихся резкими сезонными скачками, следует подходить с большой осторожностью, чтобы «не выплеснуть вместе с водой и ребенка».

8.2. Методы «классического» анализа временных рядов

Существуют две основные цели анализа временных рядов:

- определение природы ряда (описание свойств ряда и выделение адекватной модели);
- прогнозирование (предсказание будущих значений временного ряда по настоящим и прошлым значениям).

Обе эти цели требуют, чтобы модель ряда была идентифицирована и, более или менее, формально описана. Как только модель определена, с ее помощью можно интерпретировать рассматриваемые данные. Не обращая внимания на глубину понимания и справедливость теории, можно на основе полученной модели затем экстраполировать полученный временной ряд, т.е. предсказать его будущие значения.

8.2.1. Скользящее среднее. Как и большинство других видов анализа, анализ временных рядов предполагает, что данные содержат систематическую составляющую (обычно включающую несколько компонент) и случайный шум (ошибку), который затрудняет обнаружение регулярных компонент. Большинство методов исследования временных рядов включает различные способы фильтрации шума, позволяющие увидеть регулярную составляющую более отчетливо. Регулярные составляющие временных рядов принадлежат к двум классам: они являются либо трендом, либо сезонной составляющей. Тренд представляет собой общую систематическую линейную или нелинейную компоненту, которая может изменяться во времени. Сезонная составляющая – это периодически повторяющаяся компонента. Оба эти вида регулярных компонент часто присутствуют в ряде одновременно. Не существует «автоматического» способа обнаружения тренда во временном ряде. Однако если тренд является монотонным (устойчиво возрастает или устойчиво убывает), то анализировать такой ряд обычно нетрудно. Если временные ряды содержат значительную ошибку, то первым шагом выделения тренда является сглаживание. Сглаживание всегда включает некоторый способ локального усреднения данных, при котором несистематические компоненты взаимно погашают друг друга. Самый общий метод сглаживания – скользящее среднее, в котором каждый член ряда заменяется простым или взвешенным средним n соседних членов, где n – ширина «окна» (Box, Jenkins, 1976; Velleman, Hoaglin, 1981).

Проиллюстрируем вышесказанное на примере трендового анализа хода температур воздуха Нижегородской области (рис. 8.1).

Хорошо видно, что результаты трендового анализа зависят от момента начала наблюдения. Так, если избрать период 1910–1934 годы, то можно сделать довод о похолодании, в период с 1945 по 1970 – о стабильности обстановки, с 1990 по 2000 – о существенном потеплении.

Вместо среднего можно использовать медиану значений, попавших в окно. Основное преимущество медианного сглаживания, в сравнении со сглаживанием скользящим средним, состоит в том, что результаты становятся более

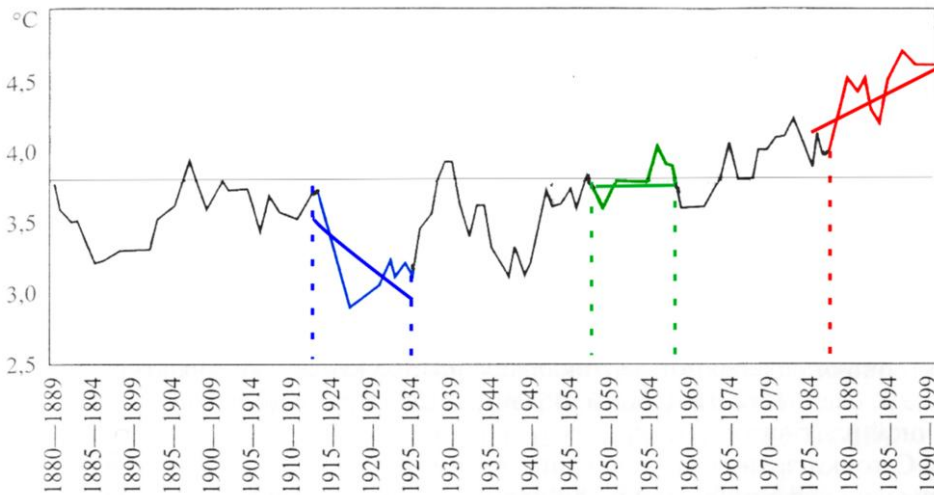


Рис. 8.1. Скользящие 10-летние средние значения векового хода годовой температуры воздуха (°C) Нижегородской области по данным Мокеевой (2005) с дополнениями

устойчивыми к выбросам (имеющимся внутри окна). Таким образом, если в исходных данных имеются выбросы (связанные, например, с ошибками измерений), то сглаживание медианой обычно приводит к более гладким или, по крайней мере, более «надежным» кривым, по сравнению со скользящим средним с тем же самым окном. Основной недостаток медианного сглаживания в том, что, при отсутствии явных выбросов, он приводит к более «зубчатым» кривым (чем сглаживание скользящим средним) и не позволяет использовать веса. Относительно реже, когда ошибка измерения очень большая, используется сглаживание методом наименьших квадратов, взвешенных относительно расстояния, или метод отрицательного экспоненциально взвешенного сглаживания. Все эти методы отфильтровывают шум и преобразуют данные в относительно гладкую кривую. Ряды с относительно небольшим количеством наблюдений и систематическим расположением точек могут быть сглажены с помощью бикубических сплайнов. Многие монотонные временные ряды можно хорошо приблизить линейной функцией. Если же имеется явная монотонная нелинейная компонента, то данные вначале следует преобразовать, чтобы устранить нелинейность. Обычно для этого используют логарифмическое, экспоненциальное или (менее часто) полиномиальное преобразование данных.

8.2.2. Автокорреляционный анализ временных рядов. Автокорреляция – статистическая взаимосвязь между случайными величинами из одного ряда, но взятыми со сдвигом, например, для случайного процесса — со сдвигом по времени.

В обработке сигналов автокорреляционная функция (АКФ) определяется интегралом

$$\psi(\tau) = \int f(t)f(t - \tau)dt$$

и показывает связь сигнала $f(t)$ с копией самого себя, смещенного на величину τ .

Определим коэффициент автокорреляции между рядами $y(t)$ и $y(t-1)$. Формулу для расчета коэффициента корреляции можно представить в виде

$$r_1 = \frac{\sum_{t=2}^n (y_t - \bar{y}_1) \cdot (y_{t-1} - \bar{y}_2)}{\sqrt{\sum_{t=2}^n (y_t - \bar{y}_1)^2 \cdot \sum_{t=2}^n (y_{t-1} - \bar{y}_2)^2}},$$

$$\bar{y}_1 = \frac{\sum_{t=2}^n y_t}{n-1}; \quad \bar{y}_2 = \frac{\sum_{t=2}^n y_{t-1}}{n-1}.$$

Здесь r_1 – коэффициент автокорреляции первого порядка, так как он определяет зависимость между соседними уровнями ряда t и $t-1$. Аналогично определяют коэффициенты автокорреляции второго и более высоких порядков (например коэффициенты второго порядка):

$$r_2 = \frac{\sum_{t=3}^n (y_t - \bar{y}_3) \cdot (y_{t-2} - \bar{y}_4)}{\sqrt{\sum_{t=3}^n (y_t - \bar{y}_3)^2 \cdot \sum_{t=2}^n (y_{t-2} - \bar{y}_4)^2}},$$

$$\bar{y}_3 = \frac{\sum_{t=3}^n y_t}{n-2}; \quad \bar{y}_4 = \frac{\sum_{t=3}^n y_{t-2}}{n-2}.$$

Сезонные составляющие временного ряда могут быть найдены с помощью коррелограммы. Корреллограмма показывает численно и графически автокорреляционную функцию (АКФ), иными словами, коэффициенты автокорреляции (и их стандартные ошибки) для последовательности лагов из определенного диапазона (например от 1 до 30). На коррелограмме обычно отмечается диапазон в размере двух стандартных ошибок на каждом лаге, однако величина автокорреляции более интересна, чем ее надежность, потому что интерес, в основном, представляют очень сильные (а, следовательно, высокозначимые) автокорреляции. Если максимальным оказался коэффициент автокорреляции первого порядка, временной ряд содержит только тенденцию (тренд).

Если максимальным оказался коэффициент автокорреляции порядка n , ряд содержит циклические колебания с периодичностью в n моментов времени.

Если ни один из коэффициентов автокорреляции не является значимым (близок к 0), можно сказать, что либо ряд не содержит тенденции и циклических колебаний, либо ряд содержит нелинейную тенденцию, для выявления которой проводят дополнительный анализ.

Другой полезный метод исследования периодичности состоит в исследовании частной автокорреляционной функции (ЧАКФ), представляющей собой углубление понятия обычной автокорреляционной функции. В ЧАКФ устраняется зависимость между промежуточными наблюдениями (наблюдениями внутри лага). Другими словами, частная автокорреляция на данном лаге аналогична обычной автокорреляции, за исключением того, что при вычислении из нее удаляется влияние автокорреляций с меньшими лагами (Box, Jenkins, 1976; McDowall et al., 1980). На лаге 1 (когда нет промежуточных элементов внутри лага) частная автокорреляция равна, очевидно, обычной автокорреляции. На самом деле, частная автокорреляция дает более «чистую» картину периодических зависимостей.

Периодическая составляющая для данного лага k может быть удалена взятием разности соответствующего порядка. Это означает, что из каждого i -го элемента ряда вычитается $(i-k)$ -й элемент. Имеются два довода в пользу таких преобразований. Во-первых, таким образом можно определить скрытые периодические составляющие ряда. Напомним, что автокорреляции на последовательных лагах зависимы. Поэтому удаление некоторых автокорреляций изменит другие автокорреляции, которые, возможно, подавляли их, и сделает некоторые другие сезонные составляющие более заметными. Во-вторых, удаление сезонных составляющих делает ряд стационарным, что необходимо для применения АРПСС (авторегрессионного проинтегрированного скользящего среднего) и других методов, например спектрального анализа. Более полный обзор существующих методов анализа временных рядов можно найти в книге Андерсона (1976) и в справочной системе пакетов статистического анализа, таких как *Statistica* и *SPSS*.

Заметим, что рассмотренные методы решают только вторую из вышепоставленных задач: предсказание будущих значений ряда. В то же время, тренд ничего не говорит о том, насколько устойчив ряд, а именно: будет ли имеющаяся тенденция (рост или спад) продолжаться в будущем или нет? Кроме того, при построении тренда большое значение имеет выбор метода построения: обычная ли средняя, скользящая средняя и т.п. Результаты, полученные разными методами, могут значительно различаться. Таким образом, традиционные методы анализа являются малоинформативными для оценки устойчивости и имеют много методологических ограничений к применению. Более перспективными в этом отношении являются фрактальные методы анализа временных рядов.

8.2.3. Спектральный анализ временных рядов. В спектральном анализе исследуются периодические модели данных. Цель анализа – разложить комплексные временные ряды с циклическими компонентами на несколько основных синусоидальных функций с определенной длиной волн. Термин спектральный – своеобразная метафора для описания природы этого анализа. Предположим, Вы изучаете луч белого солнечного света, который, на первый взгляд, кажется хаотически составленным из света с различными длинами волн. Однако, пропуская его через призму, Вы можете отделить волны разной

длины или периодов, которые составляют белый свет. Фактически, применяя этот метод, Вы можете теперь распознавать и различать разные источники света. Таким образом, распознавая существенные основные периодические компоненты, Вы узнали что-то об интересующем Вас явлении. В сущности, применение спектрального анализа к временным рядам подобно пропусканию света через призму. В результате успешного анализа можно обнаружить всего несколько повторяющихся циклов различной длины в интересующих Вас временных рядах, которые, на первый взгляд, выглядят как случайный шум.

Наиболее известный пример применения спектрального анализа – циклическая природа солнечных пятен (Shumway, 1988). Оказывается, что активность солнечных пятен имеет 11-летний цикл. Другие примеры небесных явлений, изменений погоды, колебаний в товарных ценах, экономической активности и т.д. также часто используются в литературе для демонстрации этого метода. Цель спектрального анализа – распознать сезонные колебания различной длины. Один из возможных способов сделать это – решить задачу линейной множественной регрессии, где зависимая переменная – наблюдаемый временной ряд, а независимые переменные или регрессоры – функции синусов всех возможных (дискретных) частот.

Для выявления в пределах сигнала различных по частоте компонент на сегодняшний день используются 2 основных метода.

Преобразование Фурье. Преобразование функции, превращающее ее в совокупность частотных составляющих. Преобразование Фурье – интегральное преобразование, раскладывающее исходную функцию по базисным функциям, в качестве которых выступают синусоидальные функции (или мнимые экспоненты), то есть представляющее исходную функцию в виде интеграла синусоид (мнимых экспонент) различной частоты, амплитуды и фазы. Преобразование обратимо, причем обратное преобразование имеет практически такую же форму, как и прямое преобразование. Преобразование названо по имени Жана Фурье. В основе преобразования Фурье лежит чрезвычайно простая, но исключительно плодотворная идея – почти любую периодическую функцию можно представить суммой отдельных гармонических составляющих (синусоид и косинусоид с различными амплитудами A , периодами T и, следовательно, частотами ω).

В зависимости от связи спектральной мощности (квадрата амплитуды) и частоты выделяют различные типы сигналов:

Белый шум. Сигнал с равномерной спектральной плотностью на всех частотах и дисперсией, равной бесконечности. Является стационарным случайным процессом. Другими словами, такой сигнал имеет одинаковую мощность в одинаковой полосе частот любой части диапазона. К примеру сигнал полосой в 20 Гц между 40 и 60 Гц имеет такую же мощность, что и сигнал полосой 20 Гц между 4000 и 4020 Гц. Неограниченный по частоте белый шум возможен только в теории, так как в этом случае его мощность бесконечна. На практике сигнал может быть белым шумом только в ограниченной полосе частот.

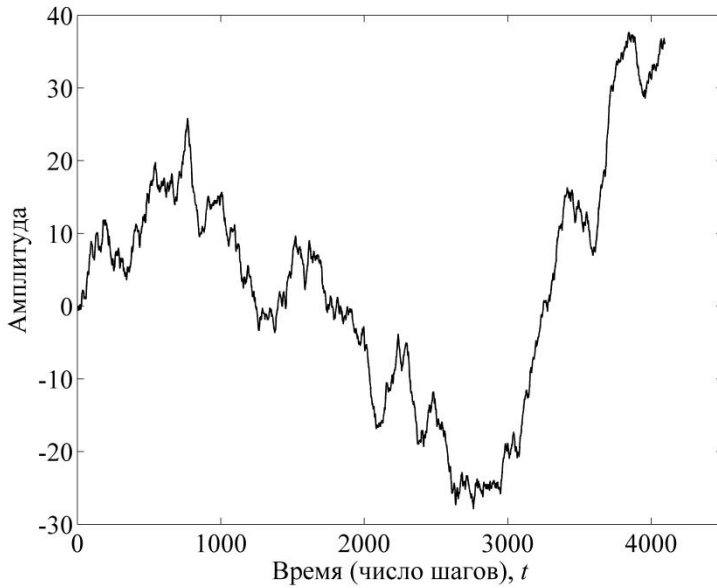


Рис. 8.2. Исходный сигнал

Розовый шум. Спектральная плотность розового шума определяется формулой $1/f$ (плотность обратно пропорциональна частоте), то есть он является равномерно убывающим в логарифмической шкале частот. Например, мощность сигнала в полосе частот между 40 и 60 Гц равна мощности в полосе между 4000 и 6000 Гц. Пример розового шума – звук пролетающего вертолета. Розовый шум обнаруживается, например, в сердечных ритмах, в графиках электрической активности мозга, в электромагнитном излучении космических тел. Иногда розовым шумом называют любой шум, спектральная плотность которого уменьшается с увеличением частоты.

Броуновский (красный) шум. Спектральная плотность красного шума пропорциональна $1/f^2$, где f — частота. Это означает, что на низких частотах шум имеет больше энергии, чем на высоких. Энергия шума падает на 6 децибел на октаву. Акустический красный шум слышится как приглушенный, в сравнении с белым или розовым шумом. Может быть получен путем интегрирования белого шума, а также с помощью алгоритма, симулирующего броуновское движение.

Метод широко используется для выявления фрактальных свойств временного ряда. В основе лежит периодограмма, получаемая с помощью быстрого преобразования Фурье. Построим периодограмму для сигнала, являющегося результатом фрактального броуновского движения (рис. 8.2). Полученную периодограмму (рис. 8.3) можно описать уравнением

$$S(f) \propto 1/f^\beta,$$

где f – частота, $S(f)$ – соответствующая ей амплитуда. β вычисляется как отрицательный тангенс угла наклона $(-\beta)$ графика $S(f)$ в бифрагмических координатах.

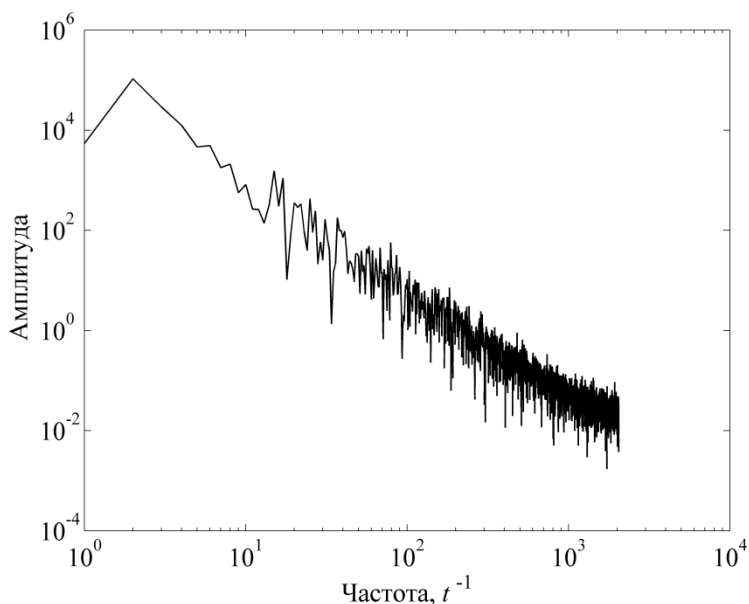


Рис. 8.3. Периодограмма (зависимость амплитуды от частоты) в билогарифмических координатах

Вейвлет-спектры. В последнее время возрос интерес к другим интегральным преобразованиям, в частности, вейвлет-преобразованию (или дискретному волновому). Оно применяется, главным образом, для анализа нестационарных сигналов и для многих задач подобного рода оказывается более эффективным, чем преобразование Фурье. Основным отличием вейвлет-преобразования является разложение данных не по синусоидам (как для преобразования Фурье), а по другим функциям, называемым вейвлет-образующими. Вейвлет-образующие функции, в противоположность бесконечно осциллирующим синусоидам, локализованы в некоторой ограниченной области своего аргумента, а вдали от нее равны нулю или ничтожно малы. Вейвлет-спектр имеет не один аргумент, а два. Помимо частоты, вторым аргументом b является место локализации вейвлет-образующей функции. Поэтому b имеет ту же размерность, что и x . Подробный разбор применения вейвлет-анализа для исследований временных рядов можно найти в следующих обзорах: И.М. Дремин и др. (2001); А.Н. Павлов, В.С. Анищенко (2007).

Стоит отметить, что спектральный анализ перекидывает «мостик» между классическими методами анализа и фрактальными. Связь между частотой и амплитудой имеет степенной характер, что, в случае дробного показателя, является математическим выражением свойства самоподобия. Кроме того, на спектральном анализе основан один из методов определения фрактальной размерности временного ряда, о чем будет сказано ниже. Также для определения фрактальной размерности используется и аппарат вейвлет-разложения (метод WTMM и его вариации) (Павлов, Анищенко, 2007).

8.3. Фрактальный анализ временных рядов

Многие эмпирические данные обладают фрактальными свойствами, анализ и моделирование которых могут быть произведены с помощью методов фрактального анализа. Одним из самых перспективных направлений фрактального анализа является изучение динамики во времени такой характеристики, как фрактальная размерность (D). Предполагается, что временной ряд на некотором интервале масштабов самоподобен и, как следствие, процессы, идущие в настоящий момент, определяются предыдущими состояниями. Причем не только непосредственно предшествующими (как в марковских цепях), но и процессами, происходившими достаточно давно относительно настоящего момента, что достаточно хорошо соответствует метафоре фрактальной копировальной машины. Эта машина действует так же, как и обыкновенная копировальная машина, обладающая возможностью уменьшать или увеличивать изображение, но отличается тем, что имеет несколько уменьшающих линз, каждая из которых может копировать вводимое в машину изображение. Линзы могут настраиваться на различную степень уменьшения, и уменьшенные изображения могут помещаться в любое место. Таким образом, изображение может перемещаться, сжиматься, отражаться, вращаться и трансформироваться произвольным образом при условии, что прямые линии на изображении остаются прямыми после преобразования.

Способ, которым изображение перемещается и сжимается, определен алгоритмом. С помощью механизма обратной связи изображение подвергается многократной обработке, в процессе которой постепенно возникает фрактальная форма. Одним из примеров фрактала, полученного при помощи такого алгоритма с обратной связью (рекурсивного алгоритма), является треугольник Серпинского, названный в честь польского математика Вацлава Серпинского, который впервые описал его в 1916 году (см. главу 2). Треугольник Серпинского обладает свойством самоподобия: каждая часть фигуры, сколь бы малой она ни была, содержит изображение, которое в увеличенном виде воспроизводит целый треугольник Серпинского.

Треугольник Серпинского строится копировальной машиной со многими редуторами следующим образом. Изображение помещается в машину, уменьшается наполовину и копируется три раза, по одной копии в каждой вершине равностороннего треугольника. В результате получается триада. При повторении описанной процедуры триада, полученная на предыдущем шаге, снова уменьшается наполовину и копируется три раза и т.д. Уже после шести копирований, или итераций, начинает проступать окончательная форма, которая называется предельным изображением, поскольку оно является окончательным результатом бесконечно повторяющегося цикла копировальной машины. Предельное изображение можно довольно быстро определить путем оценки, но его невозможно достичь в рамках самого процесса.

8.3.1. Метод Херста. Одними из первых работ, связанных с изучением свойств самоподобия применительно к временным рядам, были исследования Херста (Hurst) – британского гидролога, с 1913 г. возглавлявшего исследова-

ния в бассейне р. Нил и разработавшего предложения по многолетнему регулированию стока Нила, за что заслужил прозвище «Абу Нил – Отец Нила».

Рассмотрим суть метода Херста, или, как его еще называют, метода нормированного размаха (R/S). Метод основан на анализе размаха параметра (наибольшего и наименьшего значения на изучаемом отрезке) и среднеквадратичного отклонения (Hurst, 1965).

Пусть дана временная серия $x(t)$.

1. Временная серия делится на n неперекрывающихся интервалов равной длины.

2. Для каждого интервала считается интегрированная серия:

$$X(t, n) = \sum_{k=1}^t [x(k) - \bar{x}],$$

где \bar{x} – среднее значение для каждого интервала.

3. Рассчитывается размах R как разница между максимальным и минимальным значениями $X(t, n)$ внутри интервала:

$$R = \max_{1 \leq t \leq n} X(t, n) - \min_{1 \leq t \leq n} X(t, n).$$

4. Полученный размах R делится на стандартное отклонение S для данного интервала. Получаем значение R/S для данного интервала. Этапы 2–4 повторяются для всех интервалов при заданной длине интервала. Результаты усредняются. Получаем значение R/S для всей временной серии при заданном размере интервала.

5. Этапы 1–4 повторяются для некоего набора интервалов разной длины.

В итоге получаем функцию $\overline{R/S}(n)$.

Изучая динамику разливов Нила, Херст экспериментально показал, что

$$\overline{R/S} \propto n^H,$$

где H – показатель Херста.

Впоследствии оказалось, что многие другие природные явления хорошо описываются этим законом. Оказывается, временные последовательности измерений таких величин, как температура, сток рек, количество осадков, толщина колец деревьев или высота морских волн, можно исследовать методом нормированного размаха, или методом Херста (рис. 8.4, 8.5).

Временные последовательности, для которых H больше 0.5, относятся к классу персистентных – сохраняющих имеющуюся тенденцию. Если приращения были положительными в течение некоторого времени в прошлом, то есть происходило увеличение, то и впредь в среднем будет происходить увеличение. Таким образом, для процесса с $H > 0.5$ тенденция к увеличению в прошлом означает тенденцию к увеличению в будущем. И наоборот, тенденция к уменьшению в прошлом означает, в среднем, продолжение уменьшения в будущем. Чем больше H , тем сильнее тенденция.

При $H = 0.5$ никакой выраженной тенденции процесса не выявлено, и нет оснований считать, что она появится в будущем.

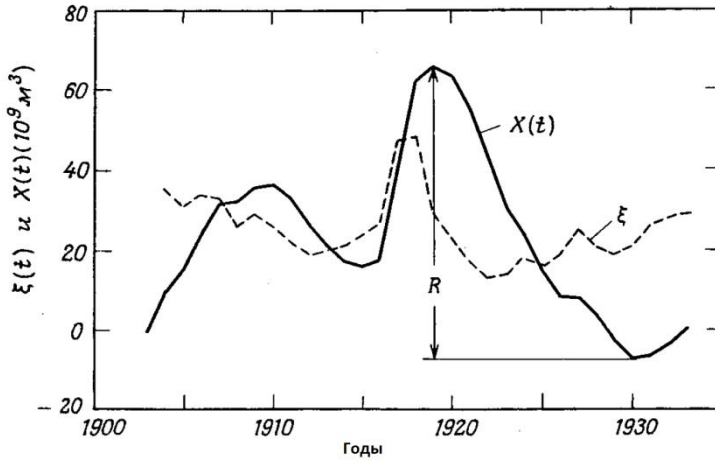


Рис. 8.4. Годовой сток озера Альберт (ξ) и накопленное отклонение ($X(t)$).
Указан размах R (по Федеру, 1991)

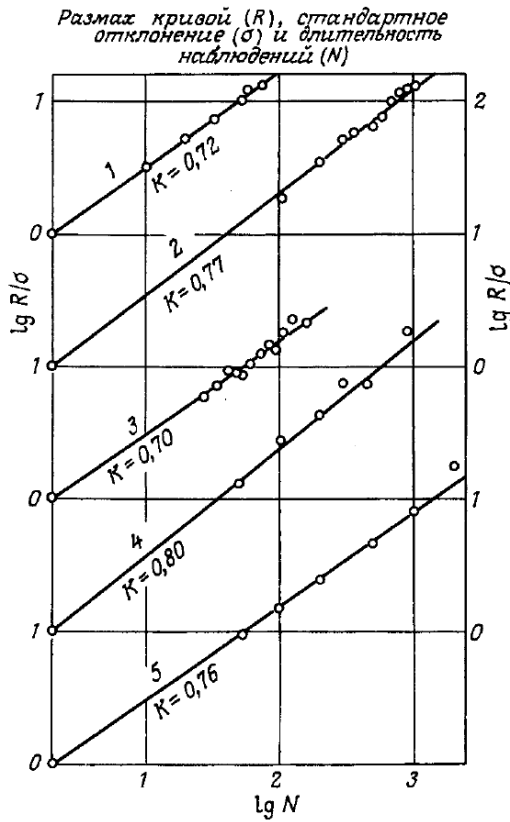


Рис. 8.5. Метод нормированного размаха для различных естественных процессов.
1 – сток реки; 2 – р. Рода; 3 – уровень осадков; 4 – кольца деревьев;
5 – отложения оз. Саки (по Федеру, 1991)

Случай $H < 0.5$ характеризуется антиперсистентностью – рост в прошлом означает уменьшение в будущем, а тенденция к уменьшению в прошлом делает вероятным увеличение в будущем. И чем меньше H , тем больше эта вероятность. В таких процессах после возрастания переменной обычно происходит ее уменьшение, а после уменьшения – возрастание. Одним из преимуществ метода размаха является малая чувствительность к длине ряда, что позволяет определять показатель H даже для коротких рядов.

В общем случае, все фрактальные временные ряды можно свести к 2-м типам: фрактальное броуновское движение (*fBm*, *fractional Brownian motion*) и фрактальный гауссовский шум (*fGn*, *fractional Gaussian noise*) (рис. 8.6). Фрактальное броуновское движение (Mandelbrot, van Ness, 1968) является разновидностью обычного броуновского движения.

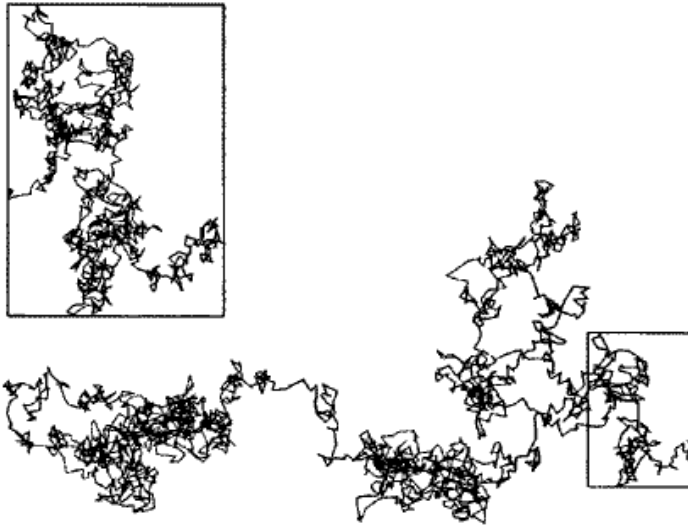


Рис. 8.6. Пример фрактального броуновского движения

Разница в том, что при обычном броуновском движении отдельные приращения некоррелированы, и каждое последующее изменение не зависит от предыдущего. В случае *fBm* приращения связаны между собой. Если корреляция положительная, то, следовательно, тренд, наблюдаемый на прошлых измерениях, сохранится и в будущем. Такой ряд называется *персистентным*. Напротив, при отрицательной корреляции растущий тренд в прошлом, скорее всего, сменится уменьшающимся трендом в будущем. Такой ряд называется *антиперсистентным*.

Математически, *fBm* можно описать следующим степенным законом:

$$\langle \Delta x^2 \rangle \propto \Delta t^{2H},$$

который показывает, что ожидаемый квадрат приращения является степенью от лага (времени, за которое это приращение наблюдается).

Вторым типом сигналов является фрактальный гауссовский шум. По сути, он является серией приращений *fBm*. Таким образом, эти два типа сигналов

взаимосвязаны: кумулятивная сумма fGn позволяет получить соответствующий fBm (рис. 8.7).

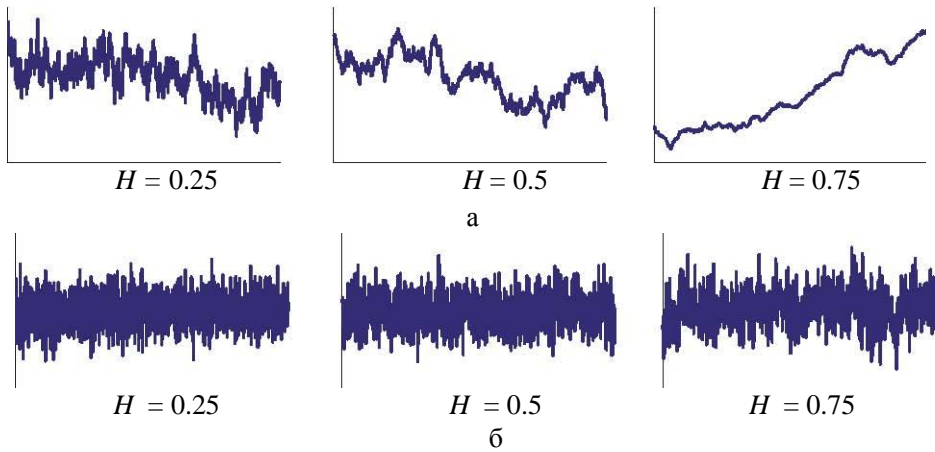


Рис. 8.7. Примеры различных фрактальных временных серий (а – fBm , б – fGn . Для каждого ряда указано значение индекса Херста)

Несмотря на такую взаимосвязь, процессы эти различны по свойствам и поэтому для каждого из них следует применять свои методы анализа. Кроме того, при анализе важным этапом становится определение природы анализируемого сигнала, т.е. относится он к семействам fBm или fGn . Также важным вопросом является длина ряда, т.е. какое количество точек (отсчетов) достаточно для адекватного анализа. Разные исследователи приводят разные значения: от $2^{15} \div 2^{17}$ (Cannon et al., 1997; Eke et al., 2000) до $2^6 \div 2^8$ (Caccia et al., 1997; Cannon et al., 1997; Pilgram, Kaplan, 1998). В работе Делигниерса с соавторами (Delignieres et al., 2006) приведен сравнительный анализ различных методов в аспекте применимости для анализа коротких (от 64 до 2048) наблюдений. Авторы показали, что даже для коротких рядов методы фрактального анализа дают адекватные результаты. В то же время, чем короче ряд, тем выше ошибка, и необходимо использовать не один, а несколько методов параллельно.

8.3.2. Другие методы фрактального анализа временных рядов

Power spectral density (PSD). Метод широко используется для выявления фрактальных свойств временного ряда. В основе лежит периодограмма, получаемая с помощью быстрого преобразования Фурье. Полученную периодограмму можно описать уравнением

$$S(f) \propto 1/f^\beta,$$

где f – частота, $S(f)$ – соответствующая ей амплитуда. β вычисляется как отрицательный тангенс угла наклона ($-\beta$) графика $S(f)$ в билиографических координатах. Согласно Эке и соавторам (Eke et al., 2002), PSD позволяет различать

сигналы fBm и fGn : fGn соответствует β от -1 до 1 , а fBm – от 1 до 3 . Соответственно

$$H = 0.5 \cdot \beta + 0.5 \text{ для } fGn$$

$$H = 0.5 \cdot \beta - 0.5 \text{ для } fBm.$$

Помимо классического PSD, существует его улучшенная версия $lowPSD_{we}$ (Fougere, 1985; Eke et al., 2000). В этом случае сначала проводится ряд подготовительных процедур. Сначала из каждого значения серии вычитается ее среднее значение. Затем каждое значение серии делится на следующую функцию:

$$W(j) = 1 - \left(\frac{2j}{N+1} - 1 \right)^2,$$

где $j = 1, 2, \dots, N$ (N – общая длина серии). После этого для всей серии проводится операция детрендинга, где в качестве тренда выступает линия, соединяющая первую и последнюю точки серии (bridged et alrending). После получения периодограммы значения β , соответствующие области высоких частот ($f > 1/8$), не учитываются при расчете угла наклона.

Detrended fluctuation analysis (DFA). Метод был предложен в работе Пенга с соавторами (Peng et al., 1993).

Пусть дана временная серия $X(i)$, где $i = 1, 2, 3, \dots, N$.

1. Рассчитывается интегрированный флуктуационный профиль как сумма отклонений от среднего значения:

$$Y(i) = \sum_{k=1}^i [x(k) - \bar{x}], \quad i = 1, 2, \dots, N.$$

2. Полученный профиль делится на N_s неперекрывающихся интервалов равной длины s каждый. В силу того, что значение N не всегда нацело делится на s , часть профиля может выпасть из анализа. Чтобы этого избежать, процедуру деления на сегменты выполняют два раза: сначала от первой точки профиля до последней, а потом наоборот – от последней точки до первой. В результате получаем $2 \cdot N_s$ отрезков.

3. Для каждого из отрезков рассчитывается локальный тренд в виде полинома выбранной степени. Степень полинома выбирается исследователем.

4. Рассчитывается дисперсия между профилем $Y(i)$ и значением тренда для данного сегмента:

$$F(s, u) = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^{i=s} \{Y((u-1)s+1) - y_u(i)\}^2,$$

где i – номер точки в сегменте размера s , u – номер сегмента, $y_u(i)$ – аппроксимация полиномом в пределах сегмента.

5. Стандартная флуктуационная функция $F_2(s)$ рассчитывается как квадратный корень из усреднения значений функции $F(s, u)$ для всех интервалов:

$$F_2(s) = \sqrt{\frac{1}{2N_s} \sum_{u=1}^{2N_s} F(s, u)}.$$

$F_2(s)$ связана с s следующим отношением:

$$F_2(s) \propto s^\alpha,$$

α – тангенс угла наклона графика функции $F_2(s)$ в билогарифмических координатах. Как и PSD, DFA позволяет различать fGn и fBm : fGn соответствует α от 0 до 1, а fBm – от 1 до 2. Соответственно:

$$H = \alpha \text{ для } fGn,$$

$$H = \alpha - 1 \text{ для } fBm.$$

Scaled windowed variance method (SWV). Метод был разработан Кэнноном и соавторами (Cannon et al., 1997). Временная серия $x(t)$ делится на неперекрывающиеся отрезки длиной n . Внутри каждого отрезка считается стандартное отклонение. Затем высчитывается среднее SD для всех отрезков данного разбиения. Процедура повторяется для всех возможных значений n . Вычисленный набор SD связан с размером отрезка n следующим соотношением:

$$\overline{SD} \propto n^H.$$

Показано (Cannon et al., 1997), что детрендинг серии (каждого интервала) позволяет улучшить точность вычисления показателя H , особенно на коротких сериях. Метод получил обозначение $bdSWV$, он хорошо работает на fBm , показывая неадекватные результаты при обработке fGn .

8.3.3. Общая схема фрактального анализа временных рядов. В заключение приведем общий алгоритм для определения фрактальной размерности временного ряда (Eke et al., 1999) (рис. 8.8).

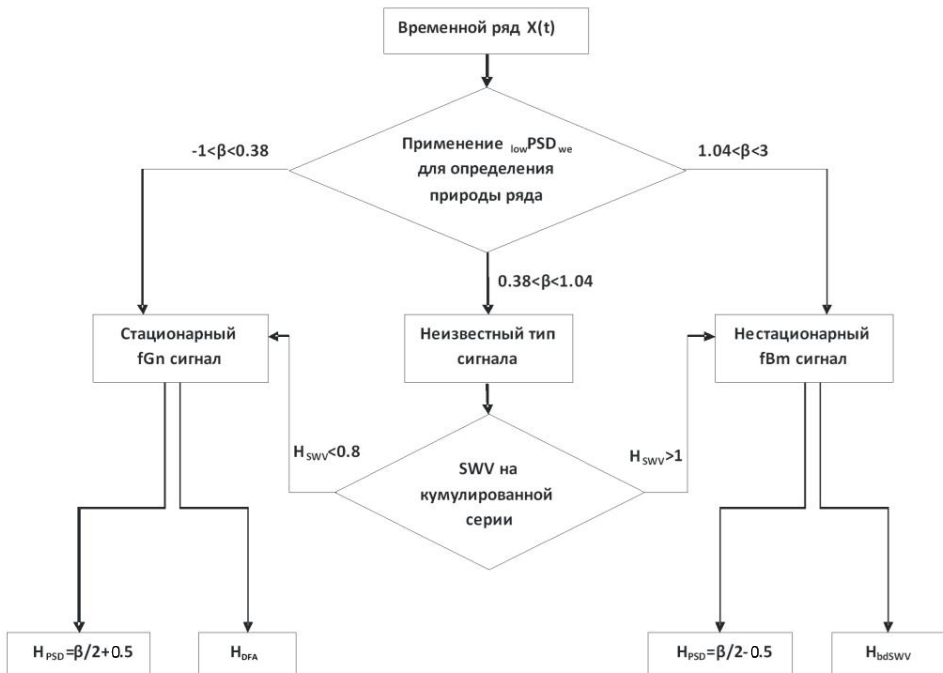


Рис. 8.8. Блок-схема определения фрактальной размерности временного ряда

На первом этапе к исследуемому сигналу применяется метод PSD. В зависимости от полученного значения β определяется тип сигнала:

1) $-1 < \beta < 0.38$, в этом случае сигнал относится к типу fGn , т.е. стационарный сигнал, относящийся к семейству фрактального Гауссовского шума.

2) $1.04 < \beta < 3$, в этом случае сигнал относится к типу fBm , т.е. нестационарный сигнал, относящийся к семейству фрактального Броуновского движения.

3) $0.38 < \beta < 1.04$, в этом случае природа сигнала неизвестна и требуется более подробное исследование природы сигнала для выявления возможности определить тип сигнала.

После определения природы сигнала выбирается адекватный метод анализа и определяется показатель H .

8.4. Мультифрактальный анализ временных рядов. Метод MF-DFA

Многие временные серии обладают не просто монофрактальной природой, и для их описания одного показателя скейлинга недостаточно. Могут существовать «точки перелома», разделяющие режимы с различными показателями скейлинга. С другой стороны, скейлинговое поведение может быть еще сложнее, и различные скейлинговые показатели будут нужны для описания различных сегментов ряда. В более сложном случае, подобное скейлинговое поведение может наблюдаться для множества вплетенных фрактальных подсерий в рамках одной временной серии. В этом случае необходим целый набор размерностей, чтобы полностью охарактеризовать временной ряд. Методов мультифрактального анализа временных рядов достаточно много. Остановимся на одном из самых распространенных – MF-DFA (*multifractal detrended fluctuation analysis*). Этот метод широко используется для выявления мультифрактальных свойств временного ряда (Oświecimka et al., 2006; Kantelhardt, 2009). Примерами его использования могут служить работы по анализу данных по эмиссии углекислого газа в атмосферу (Lima et al., 2005), по стоку речной сети (Livina et al., 2007), по скорости ветра (Kavasseri, Nagarajan, 2005).

Метод MF-DFA является обобщением метода DFA, рассмотренного выше. Первые 4 этапа аналогичны таковым для метода DFA.

5. Рассчитывается значение флуктуационной функции

$$F_q(s) = \left\{ \frac{1}{2N_s} \sum_{u=1}^{2N_s} [F(s,u)]^q \right\}^{\frac{1}{q}}.$$

В случае, когда $q = 0$, формула расчета флуктуационной функции принимает вид

$$F_0(s) = \exp \left\{ \frac{1}{4N_s} \sum_{u=1}^{2N_s} \ln [F(s,u)] \right\}.$$

Отметим, что для $q = 2$ формула принимает вид уже описанной DFA:

$$F_2(s) = \sqrt{\frac{1}{2N_s} \sum_{u=1}^{2N_s} F(s,u)}.$$

6. Процедура, описанная на этапах 1–5, повторяется для нескольких разбиений. В результате получаем зависимость значения флуктуационной функции от размера сегмента s . Как правило, значение функции растет при росте длины сегмента s . В случае, если временной ряд $X(i)$ содержит долговременные корреляции, подчиняющиеся степенному закону, то

$$F_q(s) \sim s^{h(q)},$$

где показатель $h(q)$ – генерализованная размерность Херста, а s – длина интервала разбиения временного ряда (единица масштаба). Для монофрактала $h(q) = \text{const}$. В случае мультифрактала зависимость $h(q)$ является нелинейной. Для положительных значений q участки с большими флуктуациями будут доминировать при усреднении $F_q(s)$. Для отрицательных значений q картина будет обратная. Таким образом, $h(q < 0)$ описывает скейлинговое поведение малых флуктуаций (небольших отклонений от тренда), а $h(q > 0)$ – поведение больших флуктуаций. Как правило, скейлинговое поведение малых флуктуаций имеет более высокое значение $h(q)$. Такие отклонения случаются чаще и имеют скоррелированную природу, в то время как экстремально большие отклонения случаются редко и, как правило, сопровождаются последующей флуктуацией с противоположным знаком. Для стационарных временных серий $h(q = 2) = H$ (здесь H – показатель Херста). Для нестационарных временных серий связь между обобщенной размерностью Херста и классическим индексом Херста имеет вид $H = h(q = 2) - 1$.

Для сигнала, обладающего фрактальными свойствами, $F_q(s)$ зависит от s линейно (в билогарифмическом масштабе) на всем диапазоне s . В то же время встречается ситуация, когда во временной серии присутствуют короткие корреляции. В этом случае возникают так называемые «точки перелома» в скейлинговом поведении интегрированной временной серии. На оси масштабов обозначим такую точку как s_x (рис. 8.9).

Несмотря на то, что на малых масштабах значение $H > 0.5$ (персистентный временной ряд), асимптотическое поведение (на больших временных масштабах, когда s больше s_x) будет характеризоваться $h(q) \approx \text{const}$, т.к. все корреляции затухают. Многие временные ряды, полученные в ходе натуральных экспериментов, обладают резко выраженными короткими корреляциями в дополнение к скейлинговым длинным корреляциям. Например, есть короткие корреляции в ходе погоды из-за особых условий в данной местности или же в ритме сердцебиения из-за эффекта дыхания. Возникновение кроссовера также может быть вызвано различными регуляторными механизмами на больших и малых временных масштабах. Колебания объема стока реки показывают различное скейлинговое поведение на сроках больших и меньше года. Соответственно, временной масштаб в один год является «точкой перелома» для данного ряда.

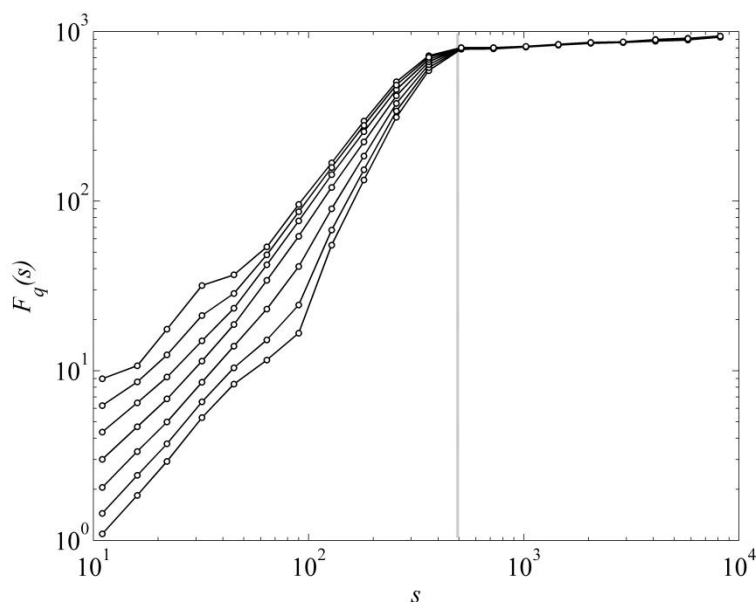


Рис. 8.9. Зависимость функции F_q от s в билиографическом масштабе для различных значений q (верхняя линия соответствует $F(q = -6)$, далее идут значения функции F_q для $q = -4, -2, 0, 2, 4, 6$). Получена при анализе данных суточного разрешения температуры для г. Кемь-Порт за период 1900–2000 гг.). Вертикальной линией отмечен кроссовер

Нестационарность также может вызвать возникновение кроссовера в скейлинговом поведении временных рядов, если она не была должным образом учтена. Строго говоря, нестационарность – это изменчивость среднего значения или стандартного отклонения (слабое нарушение стационарности), или в типе распределения значений (сильное нарушение стационарности). Нестационарности, также как и монотонные, периодические или ступенчатые тренды, возникают под воздействием внешних причин. Примером может служить влияние парникового эффекта на ход температуры или разные уровни активности при регистрации физиологических данных. Другим примером может служить чередование сегментов с сильными флуктуациями и сегментов со слабыми флуктуациями в пределах одного ряда. Такое поведение ряда вызывает кроссовер, причем его масштаб возникновения связан с длиной монотонного сегмента. Таким образом, если в скейлинговом поведении наблюдаются кроссоверы, необходимо более детальное изучение ряда с целью выявления причин возникновения кроссоверов. При этом необходимо разделять исходную серию и использовать методы, нечувствительные к монотонным (полиномиальным) трендам.

При описании временной серии тренды и флуктуации, как правило, разделяются и изучаются отдельно. Сильные тренды могут привести к ложному обнаружению долговременных корреляций, если используется только один метод обнаружения, метод не является детрендовым или результаты интерпретируются недостаточно качественно.

Стоит подчеркнуть, что кроссовер в скейлинговом поведении не должен смешиваться с мультифрактальностью. Несмотря на то, что для описания ряда нужно несколько скейлинговых показателей, они не применяются для одного и того же масштаба времени. Истинная мультифрактальность, с другой стороны, характеризуется различным скейлинговым поведением в различные моменты на всей совокупности масштабов.

Можно выделить два типа мультифрактальности временных серий. Первый – возникает из-за широкой функции вероятностного распределения (функции плотности) для значений временной серии, например распределение Леви. В этом случае мультифрактальность нельзя убрать путем перемешивания серии. Второй тип возникает из-за смещения внутри серии больших и малых флуктуаций с разной степенью коррелированности. В этом случае при перемешивании серии получаемые ряды не будут обладать мультифрактальными свойствами.

8.5. Использование различных методов анализа временных рядов в биоэкологических исследованиях

Спектральный анализ нашел применение в биологических исследованиях. В своих работах Стилл показал различия в спектральных характеристиках динамики в наземных и водных экосистемах (Steele, 1985, 1991). Дальнейшие исследования, выполненные преимущественно на насекомых, птицах и грызунах, показали «покраснение» спектров численности (Pimm, Redfearn, 1988; Williamson, Lawton, 1991; Hastings, Sugihara, 1993; Akçakaya et al., 2003; Garmendia, Salvador, 2007). При этом найдена аллометрическая связь между размерами тела и характерной размерностью динамики (Krukonis, Schaffer, 1991). Сформулирован ряд интересных гипотез, связывающих «цвет» динамического спектра популяции с механизмами ее взаимодействия с абиотической средой, межвидовыми взаимодействиями, вероятностью вымирания и т.д. (см. обзоры: Halley, 1996; Inchausti, Halley, 2003).

Отдельный блок работ посвящен изучению фрактальных свойств динамики такой характеристики популяции, как биомасса (Pascual et al., 1995; Seuront et al., 1996a; Seuront et al., 1996b; Seuront et al., 1999; Lovejoy et al., 2001). Также в работе (Seuront et al., 1999) рассмотрен эффект наличия различных наборов свойств временных рядов на разных масштабах. Следует отметить работу С.С. Иванова и Г.Е. Михайловского (Иванов, Михайловский, 1996). Авторы показали, что кривые внутригодовой динамики биомассы фитопланктона Белого моря обладают свойствами самоподобия. Для анализа этих свойств использовалась теория фракталов и мультифракталов. В результате были установлены резкие различия мультифрактальных свойств периодов «вспышек» численности фитопланктона и остальных сезонов. Кроме того, было обнаружено, что временная изменчивость в поверхностном слое лучше проявляется для больших интервалов времени, чем для малых, в то время как на глубине (10 и 25 м) наблюдается обратная картина. Это явление обнаруже-

но впервые. Все это вместе взятое указывает на нелинейный характер динамики фитопланктонных сообществ и на перспективность использования мультифрактального анализа в биоокеанологических исследованиях.

8.6. Примеры фрактального анализа временных рядов

В качестве исходных данных возьмем массивы данных суточной температуры воздуха и количества осадков на 223 метеорологических станциях на территории бывшего СССР. Первая версия данного массива данных первоначально была создана в рамках международного сотрудничества (ВНИИГМИ-МЦД, Россия; CDIAC, США) и была опубликована в CDIAC на CD-ROM (США). Первоначальная версия массива создавалась на базе перечня 223 станций на территории бывшего СССР, данные для которых публиковались в «Метеорологическом ежемесячнике СССР, часть 1 «Ежедневные данные»». В опубликованной версии массива ряды данных продлены до 2006 года (включительно), исправлены обнаруженные за время использования массива ошибки. На сервере ВНИИГМИ-МЦД доступ к массивам данных, выборка данных по интересующим пользователя станциям, их просмотр и копирование обеспечиваются специализированной технологией Аисори (<http://m.eteo.ru/tech/aisori.php>).

Использовались данные с 1900 по 2000 год. Среднее число отсчетов в каждой серии составило 34300 значений. Для всех станций был проведен MF-DFA анализ. На рис. 8.10 проиллюстрированы результаты исследований (на примере Нижнего Новгорода).

Для $s < s_x$ (масштабы в пределах 1 года) наблюдается нестационарный ($h > 1$) процесс с наличием долговременных корреляций внутри серии (рис. 8.11). Для $s > s_x$ это стационарный антиперсистентный процесс, $h(q) \approx \text{const} \approx 0.15$ (рис. 8.12).

Обоснованием мультифрактальной природы являются результаты MF-DFA перемешанной временной серии. Как было сказано выше, в случае, когда мультифрактальные свойства объясняются долговременными корреляциями, при перемешивании серии мультифрактальность должна теряться. Как показано на рис. 8.13, $h(q) \approx \text{const} \approx 0.5$.

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. Динамика температуры демонстрирует скейлинговые свойства и наличие 2-х скейлинговых режимов.
2. Наблюдаются различия между внутригодовой и межгодовой динамикой.
3. Внутригодовую динамику можно охарактеризовать как нестационарный ($h > 1$) персистентный процесс с наличием долговременных корреляций внутри серии.
4. Межгодовая динамика характеризуется как стационарный антиперсистентный процесс.

5. Мультифрактальные свойства временной серии определяются наличием долговременных корреляций внутри серии. При перемешивании серии мультифрактальные свойства исчезают.

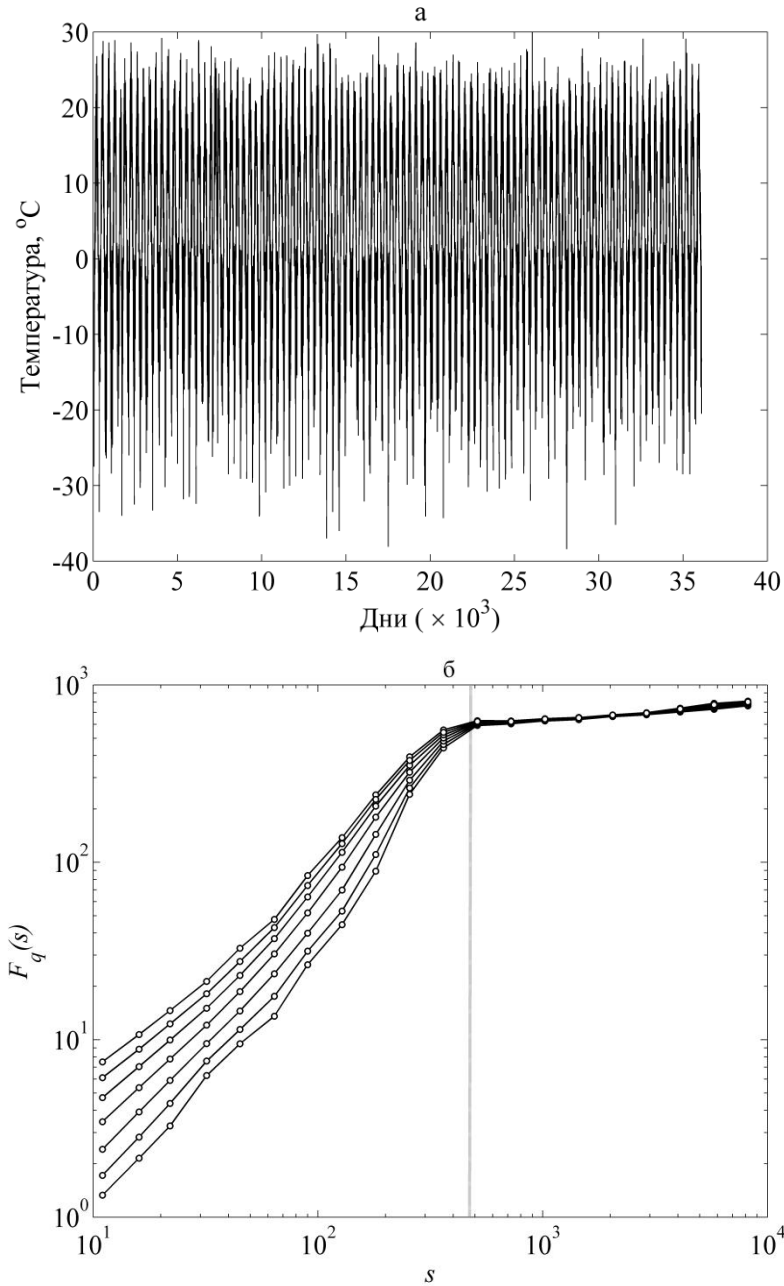


Рис. 8.10. Результаты MF-DFA-анализа для всего диапазона масштабов; а – динамика суточного хода температуры, б – зависимость флуктуационной функции $F_q(s)$ от масштаба s в билигарифмических координатах.

Обозначения аналогичны рис. 8.9

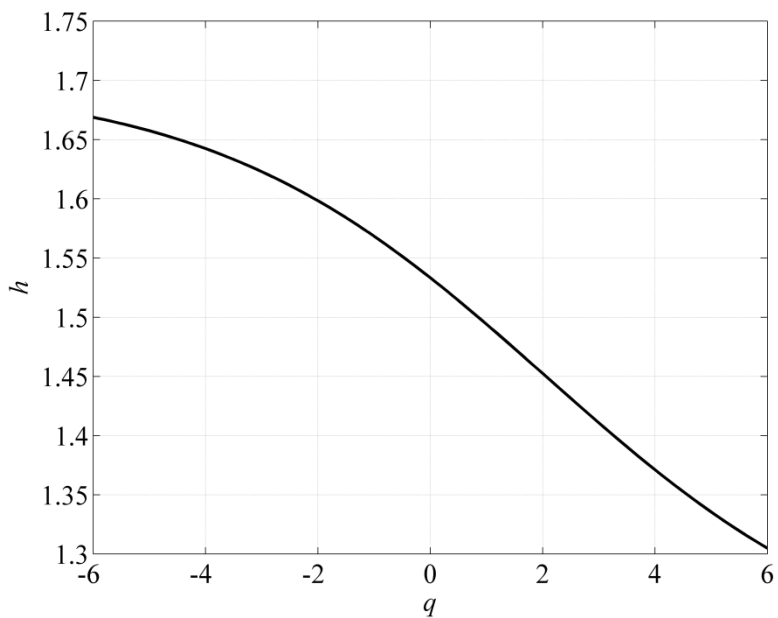


Рис. 8.11. Зависимость обобщенного показателя Херста (h) от q для $s < s_x$

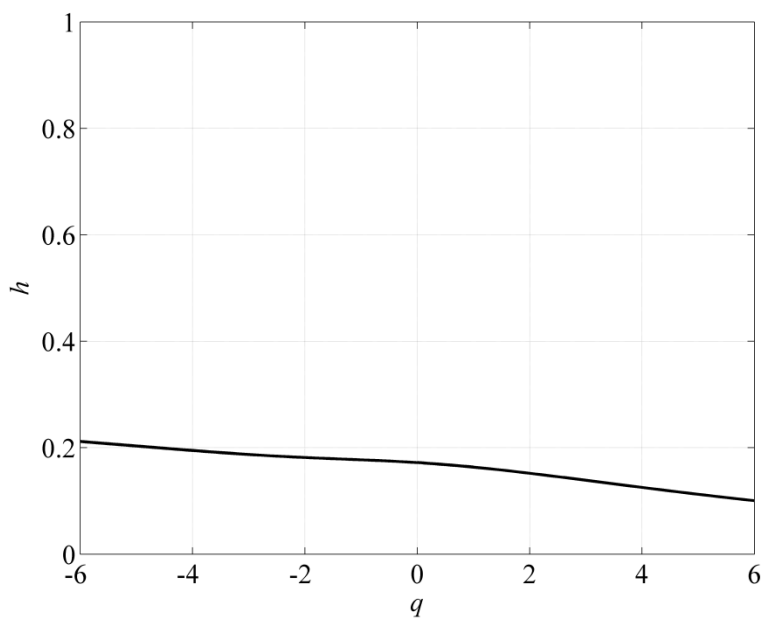


Рис. 8.12. Зависимость обобщенного показателя Херста (h) от q для $s > s_x$

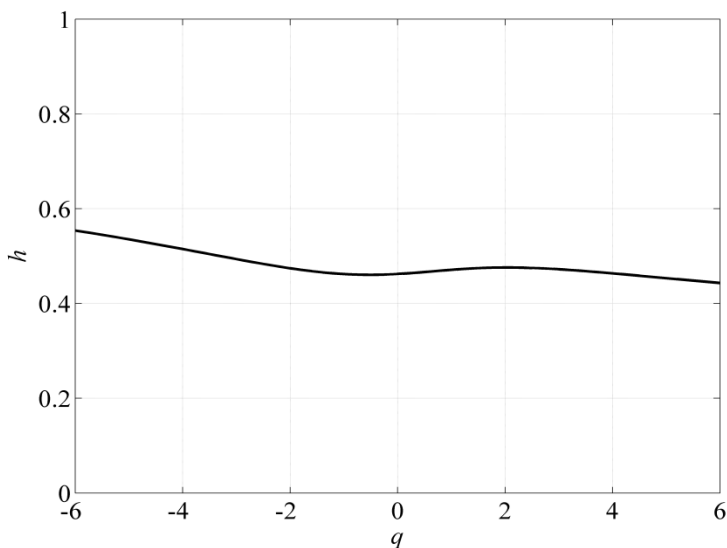


Рис. 8.13. Зависимость обобщенного показателя Херста (h) от q при перемешивании исходной серии (для всего диапазона масштабов)

Используя весь массив данных (223 точки наблюдения), можно рассчитать значения H по динамике среднегодовых температур для всей территории России и выделить зоны, сходные по уровню персистентности (рис. 8.14). Согласно полученным данным, территория Восточной Сибири и Дальнего Востока относится к зонам с персистентными климатическими процессами ($H > 0.5$), в то время как Европейская часть РФ характеризуется антиперсистентностью (рис. 8.14).

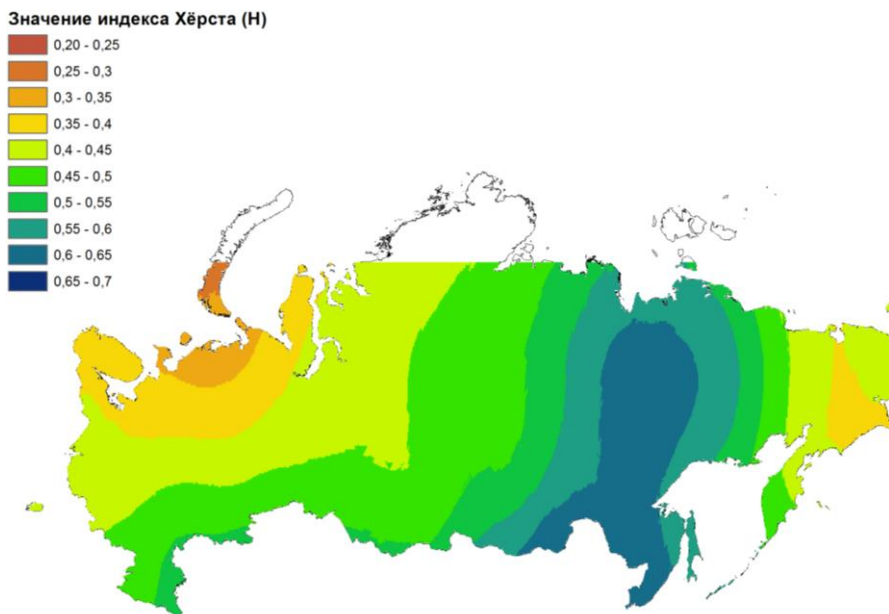


Рис. 8.14. Персистентность климатических процессов на территории РФ

Рассмотрим применение показателя Херста для анализа температурных колебаний за 100-летний период для трех контрастных регионов: Нижегородской области (характеризуется умеренно-континентальным климатом, точка наблюдения Нижний Новгород), республики Якутия-Саха (резко-континентальный климат, точка наблюдения г. Якутск) и Амурской области (умеренно-холодный влажный климат, точка наблюдения г. Николаевск-на-Амуре) (рис. 8.15).



Рис. 8.15. География точек наблюдения

Для всех трех регионов характерно наличие периода «потепления», характеризующегося положительным приростом среднемесячной температуры, и периода «похолодания», когда прирост среднемесячной температуры отрицательный (рис. 8.16, 8.17, табл. 8.1). «Холодные» периоды на графиках отмечены темным цветом. По мере продвижения с запада на восток начало «холодного» периода смещается ближе к середине года. Таким образом, детальный помесечный анализ климата подтвердил сложившееся в настоящее время представление о зимнем «потеплении» и летнем «похолодании». В связи с тем, что скорость изменения температуры в «теплый» период выше, чем скорость «похолодания», в целом за год по результатам инструментальных наблюдений имеет место повышение температуры.

Таблица 8.1

Анализ трендов векового хода январских, июльских и годовых температур воздуха в различных регионах России

Пункт наблюдения	Январские температуры (Δt , °C за 100 лет)	Июльские температуры (Δt , °C за 100 лет)	Годовые температуры (Δt , °C за 100 лет)
Нижний Новгород	2.6	-0.66	0.72
Якутск	0.1	-0.62	1.52
Николаевск-на-Амуре	2.29	0.09	0.95

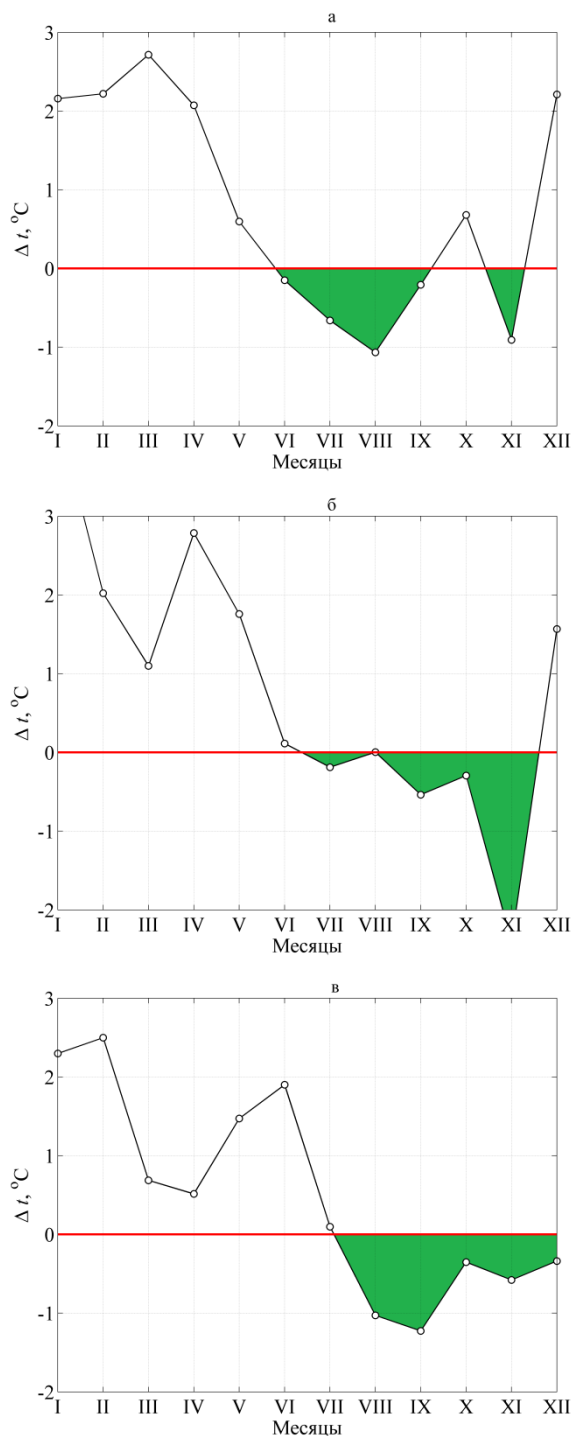


Рис. 8.16. Динамика изменения среднемесячной температуры по результатам векового хода температуры воздуха: а – Нижний Новгород, б – Якутск, в – Николаевск-на-Амуре. По оси ординат отложены значения Δt , °C за 100 лет

Вычисление показателя Хёрста позволит оценить, насколько выявленные динамики изменения температуры персистентны. На рис. 8.17 приведены результаты расчета индекса Хёрста для всех месяцев (расчет проводился для всего массива температур за каждый месяц, в среднем длина ряда составляла $30 \times 100 = 3000$ отсчетов), а на рис. 8.18 – зависимость $F_q(s)$ для января и июля. Значение индекса Хёрста по отдельным месяцам выше 0.5, что говорит о персистентности имеющейся динамики изменения температуры.

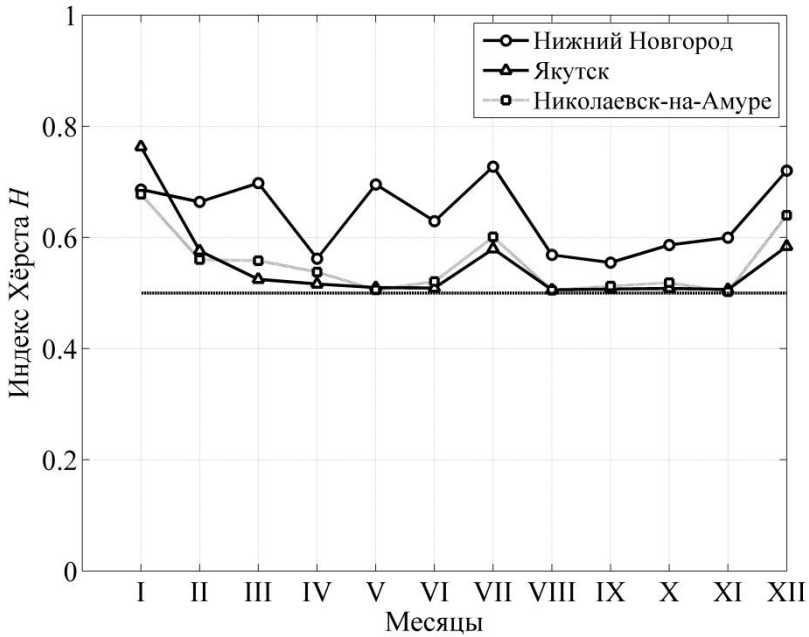


Рис. 8.17. Значение индекса Хёрста по отдельным месяцам

Таким образом, рассмотрение динамики климатических процессов с точки зрения самоподобия позволяет не только оценить тренд развития, но и определить характеристики ряда, необходимые для понимания его природы. Кроме того, знание таких характеристик открывает возможность на основе ретроспективного анализа моделировать различные сценарии развития климатической ситуации. А совместное использование результатов анализа и методов геоинформатики позволяет представить результат не только во временной динамике, но и в пространственной.

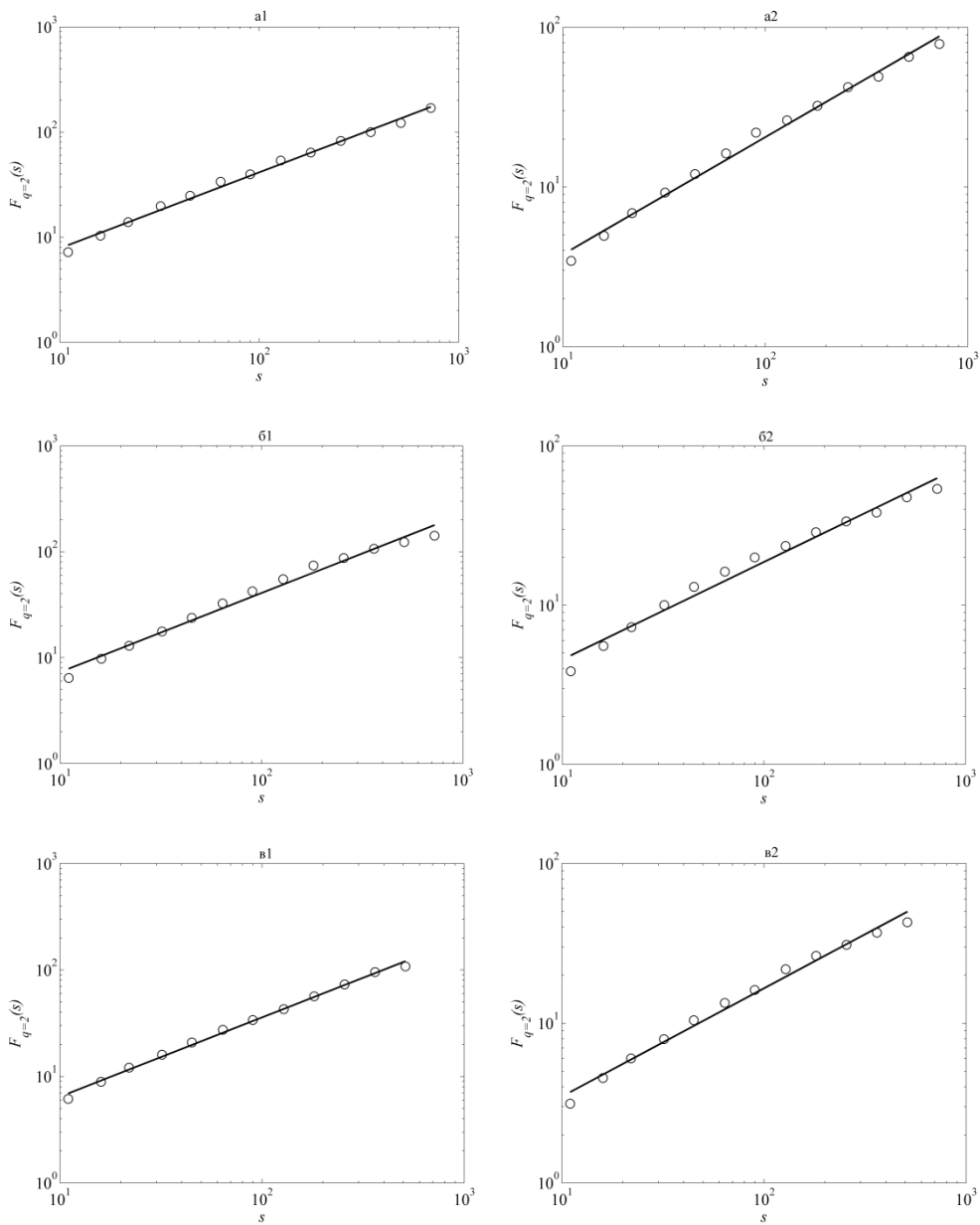


Рис. 8.18. Зависимость $F_{q=2}(s)$ от s для данных по отдельным месяцам:
 а – Нижний Новгород (1 – январь, 2 – июль);
 б – Якутск (1 – январь, 2 – июль); в – Николаевск-на-Амуре (1 – январь, 2 – июль)

Резюме

Итак, принцип самоподобия дает возможность изучать с единых методологических позиций как структуру биотического сообщества, рассматриваемого в данный момент времени через призму фрактального формализма (статический аспект), так и динамические характеристики самого сообщества и экологических факторов (например температуры и др.), представленных в виде временных рядов. Результатом является возможность всестороннего изучения сообществ живых организмов и среды их обитания с использованием универсального методологического и методического аппарата фрактального формализма.

Глава 9

Биологические и экологические аспекты теории перколяции

Предмет туманен, но может пригодиться для выяснения объема нашего невежества.

Ч. Дарвин

Первые задачи теории перколяции были сформулированы в работах Флори (Flory, 1941a,b,c, 1953) и Стокмайера (Stockmayer, 1943), исследовавших динамику образования гелей при полимеризации высокомолекулярных соединений. Однако формирование собственного математического аппарата и терминологии в исследованиях процессов перколяции принято связывать с постановкой Бродбентом и Хаммерсли (Broadbent, Hammersley, 1957; Hammersley, 1957) задачи о начальной фазе течения некоторой жидкости через случайно-неоднородную проницаемую среду. Фактически авторы поделились с читателями идеей вероятностной формализации процесса просачивания воды в перколяторе электрической кофеварки. Формируемая в результате такого процесса совокупность узлов образует кластер, размеры и структура которого тесно связаны с характеристиками пористой среды. Их построение было альтернативой классическому диффузионному описанию распространения одной физической субстанции, условно называемой *жидкостью*, в другой, условно называемой *средой*. Так возникла новая теория, названная впоследствии теорией перколяции, или протекания (от английского глагола *to percolate* – просачиваться, протекать).

Перколяция характеризует широкий класс явлений в двухфазных (многофазных) системах с контрастными физическими свойствами компонент: протекание жидкостей через пористые среды, прохождение электрического тока в композитах металл – диэлектрик, распространение фронта возбуждения в сильно неоднородных активных средах (эпидемий, лесных пожаров), передача информации через случайные каналы связи и т.п.

Если первоначально перколяция была предложена как наглядная модель неупорядоченной среды, то сегодня мы являемся свидетелями проникновения перколяционных идей в сферы интересов самых разнообразных областей научных исследований. Теория перколяции способна объяснить множество ситуаций, на первый взгляд совершенно различных: от приготовления кофе и вареных яиц (заметим, что последнее, с точки зрения биохимии, является процессом денатурации яичного альбумина) до образования отдельных галактик или их скоплений (Шредер, 2001). Не является исключением и поле био-

экологических приложений перколяции, простирающееся от проблем инвазии, в широком смысле термина, до экологической проблемы экотона. Более того, ряд классических постановок перколяционной теории настолько близко соответствуют целям этой книги, что даже укрепившиеся в литературе наименования перечисленных задач уже несут в себе биоэкологическую окраску. Яркими примерами могут служить упоминавшиеся модели лесных пожаров и задача о распространении инфекций (Hunt, 2008; Wessolek et al., 2008; Pueyo et al., 2010).

Вместе с тем, с сожалением приходится констатировать, что количество публикаций по биоэкологическим приложениям перколяции представляется на сегодняшний день более чем скромным (Иудин, 2005; Гелашвили и др., 2006; Иудин и др., 2010; He, Hubbel, 2003). Сразу подчеркнем, что эта глава не претендует на попытку полностью закрыть имеющуюся здесь информационную брешь. Нашей главной целью является пробуждение интереса к этому новому и быстро развивающемуся направлению исследований.

Отметим, что богатым спектром своих приложений в различных областях знаний теория перколяции обязана своей генетической связью с фрактальной теорией Мандельброта (Mandelbrot, 1982). В природе фрактальные структуры, как правило, оказываются стохастическими, т.е. присущее фракталам самоподобие в их внутреннем устройстве проявляется в виде универсальных вероятностных распределений и спектров. Применение фрактальной идеологии для описания видовой структуры сообществ было рассмотрено в предыдущих главах. Чрезвычайно эффективный и удивительный по своей простоте способ генерации фракталов дает теория перколяции. Поэтому можно сказать, что второе рождение перколяционной теории связано именно с фрактальным бумом конца прошлого столетия (Федер, 1991). Последнее обстоятельство коснулось и авторов этой книги, что и обусловило, в значительной мере, наш интерес к феномену перколяции.

9.1. Простейшие постановки перколяционной проблемы

9.1.1. Решеточные задачи теории перколяции. Начнем с классических постановок статической перколяции (Stauffer, 1985; Bunde, Halvin, 1995). Простейшие решеточные задачи (на треугольных, квадратных, простых кубических, гексагональных и других типах решеток) теории протекания формулируются следующим образом. Без ограничения общности рассмотрим квадратную решетку, каждый узел которой занят с вероятностью p или пуст с вероятностью $(1 - p)$. Вероятность p можно интерпретировать как долю (концентрацию) занятых узлов при случайно-однородном заполнении решетки. Пустые и занятые узлы могут отвечать самым разнообразным свойствам, которые удобно рассмотреть на примере проводников и изоляторов. Очевидно, что при малых концентрациях ($p \ll 1$) проводящие квадратики либо изолированы друг от друга, либо формируют небольшие группы – кластеры бли-

жайших соседей. Два проводящих узла принадлежат одному кластеру в том и только в том случае, когда они связаны проводящей цепочкой ближайших соседей. При $p \ll 1$ система в целом демонстрирует диэлектрические свойства, поскольку не существует длинных проводящих цепей, соединяющих противоположные стороны решетки. Наоборот, при $p \leq 1$ проводящей оказывается подавляющая доля пространства решетки. Существует некоторое критическое значение $p = p_c$, при котором происходит переход от диэлектрического состояния (при $p < p_c$) к проводящему (при $p > p_c$). Критическое значение $p = p_c$ называется порогом протекания (перколяции). Как отмечает Шредер (2001), несмотря на простое определение, установление точного значения порога перколяции для узлов на квадратной решетке является нетривиальной задачей. Массированные расчеты по методу Монте-Карло дали значение $p \approx 0.59275$, при этом количество десятичных знаков возрастет с использованием все более мощных компьютеров. Близкая к порогу ситуация отображена на рис. 9.1.

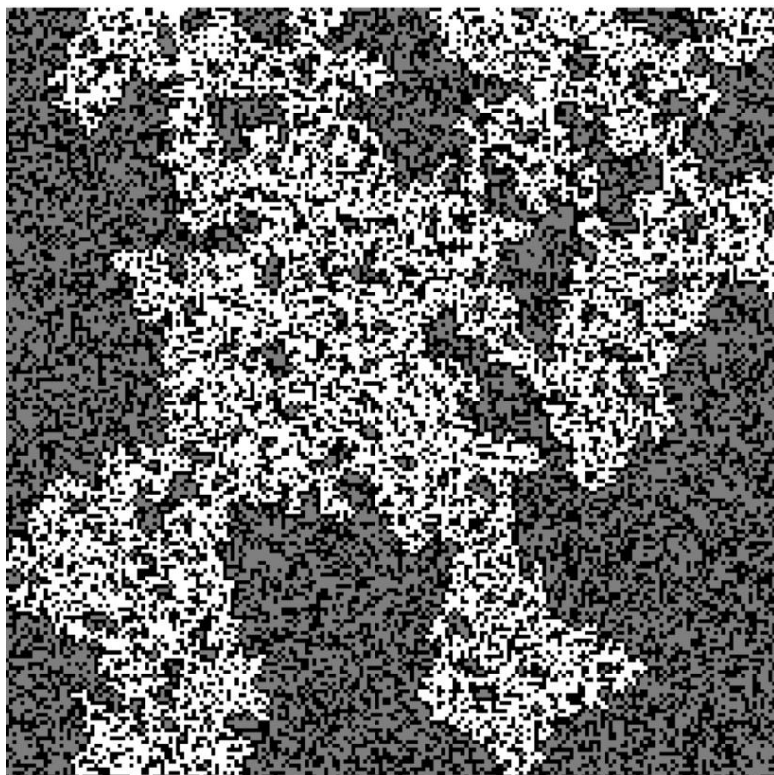


Рис. 9.1. Задача узлов на квадратной решетке 200×200 . Серые ячейки квадратной решетки соответствуют проводящим пикселям, черные – непроводящим, белые – максимальному проводящему кластеру. Концентрация проводящих пикселей составляет $p \sim 0.59$

В противоположность обычным фазовым превращениям, где смена фаз происходит при некоторой критической температуре, описанный выше перколяционный переход является геометрическим фазовым превращением. Перколяционный переход характеризуется геометрическими свойствами проводящих кластеров вблизи $p = p_c$. При $p \ll 1$ существуют только кластеры небольших размеров. По мере роста концентрации p средний размер кластеров увеличивается. При концентрации, близкой к критической, появляется кластер, связывающий противоположные стороны решетки. Такой кластер называют перколяционным. В термодинамическом пределе бесконечно протяженной решетки перколяционный кластер называют бесконечным кластером (БК) (Федер, 1991). С дальнейшим ростом концентрации доля принадлежащих перколяционному кластеру узлов (плотность перколяционного кластера) возрастает. Соответственно, средний размер конечных кластеров, не принадлежащих перколяционному кластеру, уменьшается и при $p = 1$ все узлы принадлежат, очевидно, только одному кластеру¹.

Выше мы рассмотрели формулировку задачи узлов (site percolation), когда случайно занятыми или пустыми оказывались узлы квадратной решетки. Если случайно выбирать состояние ребер решетки (например, считать ребра проводящими или непроводящими), мы придем к формулировке задачи связей (bond percolation). Две занятых (проводящих) связи принадлежат одному кластеру в том и только в том случае, когда они связаны цепочкой занятых (проводящих) связей. Критическая концентрация связей разделяет фазу конечных кластеров от фазы существования бесконечного кластера на плоской решетке.

Наконец, стоит упомянуть так называемую смешанную задачу, которую рассмотрим на примере образования полимерных гелей (Эфрос, 1982). Как известно, в процессе полимеризации находящиеся в растворе мономеры связываются друг с другом, образуя сложную трехмерную сетку, пронизывающую всю систему. В результате раствор переходит в твердообразное состояние и образуется гель, напоминающий желе, или студень. Предложенная Эфросом (1982) модель удовлетворительно описывает образование геля. Она сводится к задаче теории перколяции, где занятыми узлами являются молекулы мономера, а пустыми – молекулы растворителя. Связи между занятыми узлами осуществляются с вероятностью, зависящей от температуры. Образование бесконечного кластера из связанных занятых узлов соответствует появлению геля. Такая задача теории перколяции оказывается смешанной, поскольку случайными элементами являются и узлы, и связи.

Заметим, что процесс полимеризации, возможно, стал первой ступенью биологической эволюции: возникновением на Земле первых макромолекул

¹ Представим себе плоскую квадратную решетку, состоящую из белых и черных ячеек. Пусть концентрация черных ячеек возрастает, что со временем при достижении порога перколяции приведет к образованию черного БК. Полученный результат очень напоминает знаменитый «Черный квадрат» (правильнее «Четырехугольник») К. Малевича. Однако по некоторым свидетельствам К. Малевич не применял черной краски вообще, а использовал комбинацию наложенных на холст красок разных оттенков, которая в результате дала «полное» поглощение падающего света – черный цвет.

органических полимеров из химических мономерных молекул. Согласно известной гипотезе гиперциклов Эйгена (Эйген, Шустер, 1982), процесс возникновения живых клеток тесно связан с взаимодействием нуклеотидов, являющихся материальными носителями информации, и протеинов, служащих катализаторами химических реакций. Гипотеза Эйгена, так же как и другие модели эволюции на предбиологической ее стадии, например, предложенные В.А. Ратнером и В.В. Шаминам (1983) «сайзеры», рассматривает гипотетические процессы. Такие модели не могут быть верифицированы экспериментально, так как практически невозможно воспроизвести процесс эволюционного происхождения жизни. Перефразируя авторов «Искусственной жизни» («Artificial Life», 1989, 1992), можно сказать, что моделирование предбиологической эволюции рассматривает более общий процесс, чем реальная эволюция, так как эти модели исследуют эволюцию, какой она в принципе могла бы быть, а не только единственный вариант эволюции на Земле – какой мы предполагаем, что знаем. В этом плане подходы, основанные на теории перколяции, могут оказаться конструктивными, поскольку с помощью дифференциальных уравнений, лежащих в основе моделей гиперциклов и «сайзеров», делаются попытки объяснить локальные механизмы динамики биомолекул (например внутри коацерватов), тогда как перколяционные структуры характеризуются масштабной инвариантностью (скейлингом).

9.1.2. Перколяция как геометрический фазовый переход. Как было уже упомянуто, появление в системе бесконечного кластера связанных элементов можно рассматривать как геометрический фазовый переход: критическая концентрация $p = p_c$ отделяет фазу конечных кластеров с $p < p_c$ от фазы $p > p_c$, где уже существует БК. Таким образом, перколяционное превращение во многом напоминает обычные термодинамические фазовые переходы 2-го рода, в которых некоторая физическая величина, равная нулю с одной стороны от точки перехода, постепенно растет (от нуля) при удалении от точки перехода в другую сторону, при этом плотность изменяется непрерывно, но теплота не выделяется и не поглощается. Биологические аспекты теории фазовых переходов хорошо известны в своих приложениях в биофизике, биохимии, экологической физиологии и других дисциплинах (Овчинников, 1987; Пригожин, Кондепуди, 2002; Рубин, 2004; Шмид-Нильсен, 1982).

При перколяции концентрация p занятых узлов играет роль температуры в термических фазовых переходах. Как и в термических фазовых переходах, поведение значимых величин вблизи перехода описывается степенными законами и критическими индексами. Как уже говорилось, вблизи $p = p_c$ перколяционный переход характеризуется геометрическими свойствами проводящих кластеров, поэтому важной величиной является вероятность P_∞ того, что узел (или связь) принадлежит бесконечному кластеру. Когда $p < p_c$, существуют только конечные кластеры и $P_\infty = 0$. При $p > p_c$ P_∞ увеличивается с ростом p по степенному закону

$$P_\infty \sim (p - p_c)^\beta, \quad (9.1)$$

где β – индекс параметра порядка, а P_∞ описывает порядок в перколяционной системе и может быть определена как параметр порядка. Линейные размеры конечных кластеров ниже и выше p_c характеризуются корреляционной длиной ξ , или радиусом корреляции флуктуаций, который по своему смыслу близок со средним размером флуктуаций. Корреляционная длина характеризует расстояние, на котором флуктуации влияют друг на друга и, таким образом, оказываются зависимыми, «скоррелированными». Корреляционная длина определена как среднее расстояние между узлами одного и того же конечного кластера. С приближением к p_c ξ возрастает как

$$\xi \sim |p - p_c|^{-\nu} \quad (9.2)$$

с одинаковым показателем индекса радиуса корреляции ν ниже и выше порога.

Пусть p фиксировано, и мы имеем возможность произвольно выбирать занятые узлы. Насколько большие в среднем кластеры нам будут при этом попадаться? Введем функцию распределения кластеров по размерам n_s , определяющую среднее число кластеров, содержащих s элементов в пересчете на один занятый узел модельной решетки. Можно определить вероятность $n_s s$ того, что произвольный узел (занятый или нет) принадлежит s -кластеру, и вероятность $\sum_s n_s s$ того, что узел принадлежит какому-либо конечному кластеру. Ниже порога, когда $p < p_c$, общая удельная численность элементов s -кластеров, по определению, равна

$$\sum_s n_s s = p. \quad (9.3)$$

Выше порога, при $p > p_c$, общая удельная численность занятых узлов складывается из двух слагаемых

$$p = P_\infty + \sum_s n_s s. \quad (9.4)$$

Нормируем вероятность $n_s s$ того, что произвольный узел принадлежит s -кластеру, на вероятность $\sum_s n_s s$ того, что узел принадлежит какому-либо конечному кластеру. Результат

$$w_s = \frac{n_s s}{\sum_s n_s s} \quad (9.5)$$

есть вероятность того, что кластер, которому принадлежит произвольно выбранный нами занятый узел, содержит точно s узлов. Тогда можно определить среднее число узлов (массу) конечного кластера S как

$$S \sim \sum_s w_s s = \frac{\sum_s n_s s^2}{\sum_s n_s s}. \quad (9.6)$$

Вблизи фазового перехода среднее число узлов конечного кластера тоже расходится

$$S \sim |p - p_c|^{-\gamma}. \quad (9.7)$$

опять же с одинаковым показателем среднего числа элементов в кластере γ ниже и выше порога.

Заметим, что для получения S и ξ требуется вычисление средних по всем конечным кластерам на решетке. Показатели β , ν и γ описывают критическое поведение типичных величин, связанных с перколяционным переходом, и называются критическими индексами. Индексы эти универсальны и не зависят ни от структурных особенностей решетки (квадратная или треугольная и т.д.), ни от типа протекания (по узлам или по связям), но только от размерности пространства d – евклидовой размерности вмещающего пространства (табл. 9.1).

Таблица 9.1

Критические индексы перколяционного перехода

Индексы	Евклидова размерность вмещающего пространства		
	$d = 2$	$d = 3$	$d \geq 6$
Индекс параметра порядка, β	5/36	0.417 ± 0.003	1
Индекс радиуса корреляции, ν	4/3	0.875 ± 0.008	1/2
Среднее число элементов в кластере, γ	43/18	1.795 ± 0.005	1

Это свойство универсальности является характерной чертой фазовых переходов 2-го рода, где параметр порядка непрерывно исчезает в критической точке. Заметим, что все введенные выше величины определены в термодинамическом пределе бесконечно больших систем. В ограниченной системе P_∞ , например, не обязательно равно нулю ниже порога (Stauffer, 1985).

9.1.3. Задача окружностей. Рассмотрим теперь несколько иную перколяционную проблему, формулировка которой отличается от решеточных задач. Допустим, что на плоскости расположены окружности с одинаковым радиусом, равным R , центры которых случайно-однородно (т.е. совершенно хаотически и в среднем равномерно) распределены по плоскости. Другими словами, обе координаты центров окружностей задаются случайными числами, равномерно распределенными в интервале от нуля до L , где L – очень большая (по сравнению с R) длина, характеризующая размер рассматриваемой системы. Важная отличительная черта этой задачи состоит в том, что окружности могут сколь угодно перекрываться друг с другом.

В противоположность решеточным задачам дискретной перколяции, представленная постановка является типичным примером так называемой конти-

нуальной перколяции. Будем считать, что среднее число центров окружностей, приходящееся на единицу площади (концентрация центров окружностей), равно n . Две окружности считаются связанными друг с другом, если они имеют общие точки, т.е. являются пересекающимися. Если окружность А связана с окружностью В, а В связана с С, то А связана с С. Таким образом, далекие друг от друга окружности могут быть связаны по цепочке охватывающих окружностей (рис. 9.2).

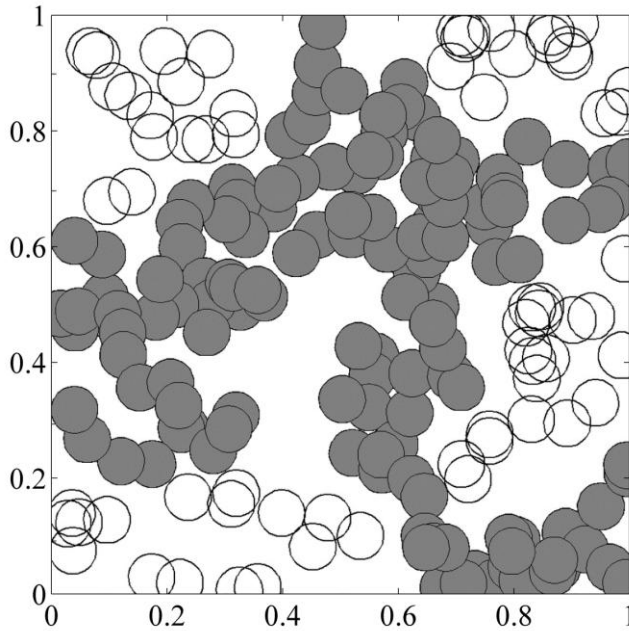


Рис. 9.2. Континуальная перколяция окружностей радиуса $R = 0.025$, случайно-однородно распределенных на единичном квадрате

Задача состоит в том, чтобы найти критическое значение концентрации n , при котором возникает протекание по связанным окружностям, т.е. возникают пути, проходящие через всю систему и состоящие из пересекающихся окружностей. Иными словами, возникает бесконечный кластер связанных друг с другом окружностей. Вообще говоря, в этой задаче введено два параметра – концентрация n и радиус R . Есть еще размер системы L , но ясно, что если система достаточно велика, критическое значение n слабо зависит от L . Между тем легко показать, что отсутствие или наличие перколяции зависит лишь от одного параметра, представляющего собой среднее число центров окружностей, находящееся внутри одной окружности. Оно равно

$$B = \pi n R^2 . \quad (9.8)$$

В том, что перколяция возникает при некотором значении параметра B и не зависит от того, чему при этом равны величины n и R по отдельности, легче всего убедиться следующим образом. Допустим, что дана плоскость с нарисованными на ней окружностями. Увеличим данную картину в несколько раз, например, с помощью проектора. Это будет преобразование подобия, меняющее n и R , но не меняющее B , поскольку среднее число центров окружностей, находящееся внутри окружности, от увеличения не меняется. Следовательно, масштабное преобразование, меняющее n и R , но не изменяющее B , не влияет на перколяцию. Если перколяция отсутствовала на исходной картине, то она отсутствует и на увеличенной, и, наоборот, если на исходной картине была перколяция по пересекающимся окружностям, то от увеличения она не исчезнет. Таким образом, отсутствие или наличие перколяции в системе зависит лишь от величины параметра B . При больших значениях этого параметра перколяция есть, а при малых значениях его – нет. Заметим, что именно двумерный случай, т.е. задача окружностей, имеет непосредственное отношение к экологии. Эта проблема возникает при рассмотрении процесса инвазии и реинвазии растительного покрова. Другой пример: моделирование целостности популяций животных, обитающих в кронах деревьев и способных перемещаться только по ним. Крона дерева – окружность, ствол – ее центр, доступное популяции пространство – кластер.

9.1.4. Градиентная перколяция. Заканчивая краткое изложение основных идей и результатов перколяционной теории, остановимся на весьма важном пространственно-неоднородном обобщении классической постановки проблемы. Предположим, что концентрация p занятых узлов на квадратной решетке линейно меняется от нуля до единицы вдоль вертикального направления (рис. 9.3).

В этом случае говорят о протекании в градиенте концентрации или о градиентной перколяции (Федер, 1991; Gouet, 1990; Gouet et al., 1989). Будем называть область решетки, занятую максимальным кластером, – сушей (белые пиксели на рис. 9.3), а область связанных пустых узлов (черные пиксели), не окруженных сушей, – морем. В свою очередь, кластеры, изолированные от суши, соответствуют островам (серые пиксели на рис. 9.3), тогда как группы связанных пустых узлов (черные пиксели), окруженных сушей, – озерам. Береговая линия – граница между морем и сушей, или экотон – в контексте градиентной перколяции называется диффузионным фронтом и имеет фрактальную структуру, которая будет подробно обсуждена в следующих разделах.

Среднее положение фронта $z = z_c$ соответствует порогу протекания: $p(z_c) = p_c$. Диффузионный фронт характеризуется средней шириной h_f и полным числом N_f принадлежащих ему узлов. Обе величины легко могут быть связаны со значением градиента концентрации вблизи $p = p_c$. На рис. 9.3 видно, что озера и острова чрезвычайно малы вдали от фронта; с другой стороны, вблизи фронта их размеры соизмеримы с шириной h_f . Острова соот-

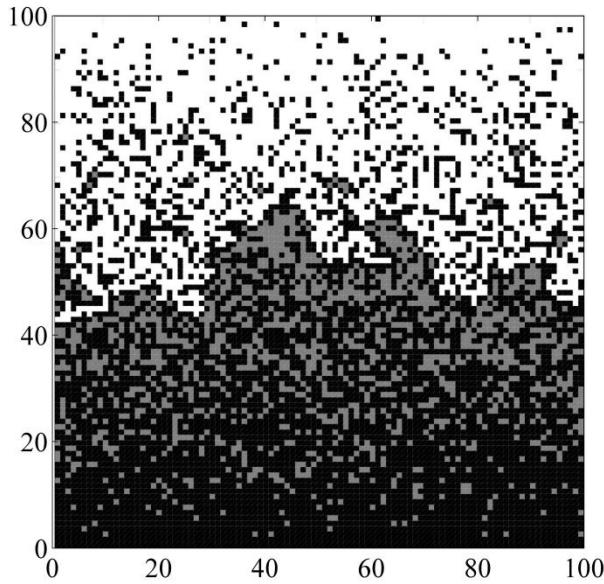


Рис. 9.3. Градиентная перколяция для случая $\nabla p = 0.01$. Концентрация p занятых узлов на квадратной решетке 100×100 линейно меняется от нуля до единицы вдоль вертикального направления. Белые пиксели соответствуют бесконечному кластеру

ветствуют конечным кластерам перколяционной системы, а озера – ограниченными дырами. По мере приближения к фронту и те и другие растут как корреляционная длина ξ в соответствии с (9.2). Однако, благодаря конечному градиенту ∇p , размеры озер и островов остаются конечными даже при $p = p_c$. Их максимальный размер не превышает ширины фронта h_f , которая является единственным характерным масштабом задачи. Таким образом, можно предположить, что

$$h_f \cong \xi(z_c \pm h_f). \quad (9.9)$$

Это предположение просто выражает наше наблюдение о том, что вблизи фронта кластеры имеют размеры, соизмеримые с шириной самого фронта. Используя (9.9) и раскладывая $p(z)$ в ряд Тейлора в окрестности $z = z_c$, обнаруживаем

$$h_f \cong |p(z_c \pm h_f) - p_c|^{-\nu} \cong \left| h_f \frac{dp}{dz}(z_c) \right|^{-\nu}, \quad (9.10)$$

что дает

$$h_f \cong \left| \frac{dp}{dz}(z_c) \right|^{-\beta_f}, \quad (9.11)$$

где

$$\beta_f = \frac{\nu}{1 + \nu}. \quad (9.12)$$

Поскольку перколяция является критическим явлением, структура фронта также обладает универсальностью – показатель β_f зависит только от размерности решетки, но не от деталей ее локального устройства (квадратная, треугольная и т.д.). Экологической иллюстрацией может служить модель «буферной популяции» Уиттекера (1980), реализующей L -стратегию выживания, когда некоторый необходимый для поддержания жизнедеятельности популяции ресурс (обеспеченность теплом, влагой и др.) изменяет свою концентрацию в пространстве, например, с изменением широты местности. В этом случае переход от заселенных популяцией местообитаний к местообитаниям, где популяция исчезает, представляет собой не резкую границу – прямую, перпендикулярную направлению градиента ресурса, а сложный флуктуационный фронт, ширина которого определяется величиной градиента концентрации ресурса. При этом следует ожидать возникновения популяционных сгущений, размеры которых можно предсказать теоретически, основываясь на положениях теории перколяции.

9.2. Структурные свойства перколяционного кластера

Тот факт, что перколяционный кластер обладает фрактальной структурой, предопределил эффективность приложений теории перколяции во многих областях знаний.

9.2.1 Фрактальная размерность перколяционного кластера. Начнем с рассмотрения бесконечного кластера (БК) на пороге перколяции $p = p_c$. Типичный пример двумерного БК показан на рис. 9.1, на котором видно, что БК содержит дыры на всех масштабах, подобно классическому фрактальному объекту – «салфетке» Серпинского. Кластер самоподобен на всех линейных масштабах, больших периода решетки и меньших размера системы, и может рассматриваться как фрактал. Фрактальная размерность d_f описывает, как в среднем меняется масса кластера M (число его элементов) внутри евклидовой сферы с ростом ее радиуса r :

$$M(r) \sim r^{d_f}. \quad (9.13)$$

Известно, что для случайных фракталов $M(r)$ представляет результат усреднения по многим различным конфигурациям БК или, что то же самое, по многим сферам с различными центрами на одном и том же БК. Выше и ниже порога средние размеры конечных кластеров описываются корреляционной длиной ξ . На пороге $p = p_c$, ξ расходится и дыры в БК обнаруживаются на всех масштабах. Выше порога ξ представляет средний характерный размер дыр в БК. Поскольку ξ конечна выше порога, то самоподобие БК простирается только на масштабы, меньшие ξ . Корреляционную длину $\xi(p)$ можно

интерпретировать как типичный масштаб самоподобия, в пределах которого БК демонстрирует фрактальные свойства. На масштабах, больших ξ , структура БК утрачивает самоподобие и становится однородной. Математически это может быть записано в виде

$$M(r) \sim \begin{cases} r^{d_f}, & r > \xi, \\ r^d, & r < \xi. \end{cases} \quad (9.14)$$

Свяжем фрактальную размерность d_f перколяционного кластера с критическими индексами β и ν . Вероятность того, что некоторый, выбранный наугад, узел внутри евклидовой сферы радиуса r принадлежит БК, определяется отношением числа узлов, принадлежащих БК, к полному числу узлов в сфере:

$$P_\infty \sim \frac{r^{d_f}}{r^d}, \quad r < \xi. \quad (9.15)$$

Последнее соотношение корректно для $r = \lambda\xi$, где λ – некоторая константа меньше 1. Подставляя $r = \lambda\xi$ в (9.15), получаем

$$P_\infty \sim \frac{\xi^{d_f}}{\xi^d}. \quad (9.16)$$

Обе части последнего соотношения являются степенными функциями от ξ . Подставляя (9.1) и (9.2) в (9.16), находим

$$d_f = d - \frac{\beta}{\nu}. \quad (9.17)$$

Таким образом, фрактальная размерность d_f перколяционного кластера на пороге перколяции не является новым независимым показателем, но выражается через уже введенные показатели β и ν . Поскольку β и ν являются универсальными индексами, d_f также является универсальной величиной, зависящей только от размерности пространства. Можно показать, что ниже порога и на пороге перколяции выражение (9.17) определяет и фрактальную размерность конечных кластеров с линейными размерами, не превышающими ξ . Ниже порога встречаются, хотя и редко, кластеры с размерами, превышающими ξ . Такие кластеры называют решеточными зверями и их фрактальная размерность меньше чем d_f (Stauffer, 1985).

9.2.2. Проблема границ экотона. В предыдущих главах мы рассмотрели проблему применения мультифрактального формализма к анализу видовой структуры биотических сообществ. Напомним, что математическая форма гипотезы Маргалефа (1992), записанная в виде уравнения

$$S = N^k, \quad (9.18)$$

где S – число видов, N – общая численность сообщества, k – индекс видо-вого разнообразия Маргалефа, является выражением идеи самоподобия (фрактальности) биотического сообщества при изменении его масштаба (скейлинга) в пространстве общих численностей. Заметим, что «скрытый» скейлинг структуры сообщества отражается и в другой известной степенной зависимости, связывающей количество трофических связей L с видовым богатством S :

$$L \sim S^u, \quad (9.19)$$

где u – константа (Brose et al., 2004). Используя выражение (9.18), трофический скейлинг можно перенести в пространство численностей сообществ

$$L \sim N^{ku}. \quad (9.20)$$

Видимым проявлением внутренней самосогласованности и структурного самоподобия сообщества может служить также степенная зависимость видо-вого богатства от площади территории

$$S = cA^z, \quad (9.21)$$

где A – площадь, занимаемая сообществом, c и z – постоянные (Джиллер, 1988). Простое сопоставление формул (9.18) и (9.21) дает следующее соотношение между общей численностью сообщества и площадью занимаемой им территории:

$$N(A) \sim A^\alpha, \quad (9.22)$$

где $\alpha = z/k$.

За кажущейся простотой приведенных выше степенных соотношений скрывается фундаментальное свойство живой природы – флуктуирование в пределах диапазона толерантности. Дело в том, что самоподобие структуры сложных природных систем (в том числе и живых) связано с критичностью их поведения (Bak, 1996; Bak, Chen, 1990). Другими словами, это означает, что система балансирует в узком диапазоне на пороге кинетических фазовых переходов.

Попробуем связать фрактальные особенности видовой структуры биотического сообщества с масштабной инвариантностью его пространственного распределения в рамках концепции перколяционного фазового перехода. Переформулируем простейшую решеточную задачу теории протекания для нашего случая. Рассмотрим следующую дискретную модель формирования пространственной структуры сообщества. Пусть в начальный момент времени особи выбранного для рассмотрения вида занимают некоторую фиксированную ячейку квадратной решетки. Будем считать, что численность вида, обусловленная его взаимодействием с другими видами и окружающей средой, флуктуирует вблизи своего стационарного значения n_i . Предположим, что на следующем шаге модельного времени представители 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 своих ближайших соседей и т.д. Таким образом, разыгрывается слу-

чайный процесс, напоминающий цепную реакцию. Очевидно, что судьба этого процесса существенным образом зависит от величины вероятности заселения ближайших ячеек – вероятности активации p . Если вероятность активации мала, то процесс захвата новых территорий очень быстро остановится, и наоборот, при $p < 1$ экспансия будет охватывать практически все ячейки, находящиеся от исходной в пределах радиуса, равного числу шагов модельного времени. При значениях p больше критического ($p = p_c$ – порог перколяции) процесс активации может уйти на любое сколь угодно большое расстояние от исходной ячейки. Для такого процесса справедливы рассуждения, приведенные в разделе 9.1.1.

Близость критического параметра p к порогу перколяции и возникающий на пороге перколяционный кластер будут служить для нас простейшей моделью толерантного поведения вида и его фрактального пространственного распределения.

Полезность развиваемого подхода обнаруживает себя при рассмотрении, например, проблемы экологических границ, или экотонов (Арманд, Кушнарера, 1989; Коломыц и др., 1993; Миркин и др., 1989; Одум, 1975; Усольцев, 2007; Weaver, Clements, 1929). Попытки количественного описания феномена экотона привели к необходимости рассмотрения переходных процессов в экосистемах, основанных на теории катастроф (Thom, Zeeman, 1975). Так, Ю.М. Свирежев (1987) указывает на необходимость поиска математических моделей, которые описывали бы скачки одних параметров при непрерывном гладком изменении других. А.Д. Арманд и Г.В. Кушнарера (1989) предложили понимать под экотонном переход экосистем через критическую точку, аналогичный происходящему в триггерной системе.

С другой стороны, известно, что экологические границы в силу «повторения определенного типа складчатости или неравномерностей в различных масштабах» имеют фрактальную структуру (Маргалев, 1992, с. 95). Такие границы, или экотоны, если они разделяют хорошо отличающиеся местообитания или сообщества, часто характеризуются тенденцией к увеличению разнообразия и плотности организмов – так называемому краевому эффекту (Одум, 1975). Количественную оценку краевого эффекта можно дать с помощью краевого индекса, предложенного в качестве меры разнообразия (Patton, 1975):

$$\alpha_{EI} = \frac{P}{2\sqrt{\pi A}}, \quad (9.23)$$

где P – полный периметр фигуры, включая внутренние границы, если таковые имеются, а A – площадь фигуры. Для регулярных фигур значение краевого индекса является характеристикой формы и не зависит от масштаба. Для круга, например, α_{EI} принимает минимально возможное значение, равное единице, для квадрата $\alpha_{EI} = 1.29$.

Совершенно иная ситуация возникает при рассмотрении нерегулярных, в частности фрактальных конфигураций. Так, вблизи порога перколяции, когда структура пространственного распределения сообщества фрактальна, пери-

метр занимаемой сообществом территории растет быстрее, чем характерный пространственный размер кластера

$$P_f \approx r^{d_h}, \quad (9.24)$$

где

$$d_h = \frac{\nu + 1}{\nu}. \quad (9.25)$$

Напомним, что ν – индекс радиуса корреляции. В двумерном случае $d_h = 7/4 > 1$. Заметим, что d_h характеризует внешний периметр кластера. Скорость роста полного периметра, учитывающего внутренние границы, описывается индексом, равным фрактальной размерности перколяционного кластера d_f

$$P_{total} = 4a \left(\frac{r}{a} \right)^{d_f}. \quad (9.26)$$

При этом площадь, занимаемая кластером, описывается выражением

$$A = a^2 \left(\frac{r}{a} \right)^{d_f}. \quad (9.27)$$

Таким образом, для перколяционного кластера справедливо выражение

$$\alpha_{El} = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \left(\frac{r}{a} \right)^{d_f/2}, \quad (9.28)$$

свидетельствующее, что краевой индекс растет с увеличением масштаба по степенному закону. Другими словами, краевой индекс является степенной функцией масштаба перколирующего экотона.

В надкритическом режиме, когда величина вероятности активации значительно превышает критическую, а характерный размер кластера существенно превышает корреляционный радиус, скорость роста периметра резко падает до классической величины: $P_f \approx r$. Поэтому далее мы будем предполагать, что значение вероятности p находится вблизи порога перколяции.

Более того, на этом пути удается связать самоподобие пространственного распределения сообщества с самоподобием его видовой структуры. Для анализа этой модельной ситуации был использован мультифрактальный подход. Действительно, введем в рассмотрение новые виды, предполагая, что они развиваются параллельно с исходным и независимо от него, но на решетках с периодами r_i , кратными периоду исходной. Последнее допущение отражает масштабный эффект, связанный с изменением типичных размеров представителей различных видов (Азовский, Чертопруд, 1997, 1998). Близость структуры пространственного распределения вида к перколяционной означает, что его численность в круге с евклидовым радиусом r меняется по степенному закону

$$N \sim \left(\frac{r}{r_i} \right)^{d_f}. \quad (9.29)$$

При этом расчет численности всего сообщества должен осуществляться по формуле

$$N = \sum_{i=1}^S \left[n_i \left(\frac{r}{r_i} \right)^{d_f} \right], \quad (9.30)$$

где n_i характеризует удельную плотность особей i -го вида на отдельной ячейке соответствующей решетки с периодом r_i , квадратные скобки означают взятие целой части числа. Мы рассмотрели случай, когда r_1 совпадает с периодом модельной решетки (размером ячейки), а набор $\{r_i\}$ формируется по формуле

$$r_i = r_1 i^\mu, \quad (9.31)$$

где μ – константа. При этом зависимость численности модельного сообщества от размера ареала имеет степенной вид с показателем $\alpha \approx 1.87$ (рис. 9.4) Анализ модели показывает, что степенные зависимости между числом видов S , численностью сообщества N и характерным пространственным размером кластера R также сохраняют свою силу. При этом фундаментальный индекс разнообразия Маргалефа для рассматриваемой модельной задачи составил $k \approx 0.37$, что соответствует максимуму представленного на рис. 9.5 мультифрактального спектра видовой структуры модельного сообщества. На рис. 9.4 и 9.5 представлена ситуация, когда $\mu = 2$. При этом были рассмотрены два варианта зависимости $n(i)$: первый, когда $n_i = 1$ для любых i , и второй, когда $n_i = S/r_i$. Любопытно, что изменение зависимости $n(i)$ практически не меняет показателей степеней в анализируемых зависимостях. Последнее обстоятельство отражает факт устойчивости перколяционной структуры пространственного распределения сообщества.

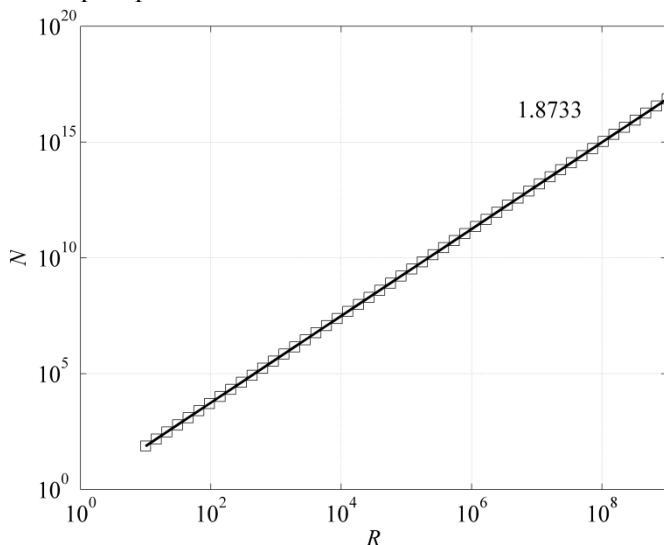


Рис. 9.4. Зависимость численности сообщества от размера ареала

Тот факт, что показатель роста численности не зависит от индекса r , связан с отсутствием корреляций в распределении отдельных видов. Учет подобных корреляционных эффектов мог бы стать предметом дальнейших исследований.

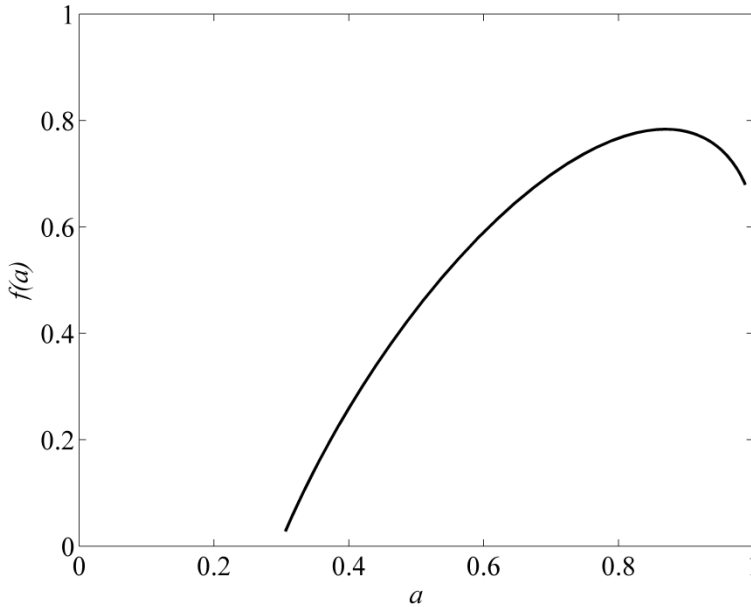


Рис. 9.5. Мультифрактальный спектр видовой структуры модельного сообщества: a – индекс сингулярности, $f(a)$ – спектр сингулярности

Таким образом, в рамках предложенной перколяционной модели удается обнаружить глубокую связь между самоподобием пространственного распределения сообщества и самоподобием его видовой структуры и дать геометрическую интерпретацию экологической проблемы границ сообщества.

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 («дыры»), которые непригодны для ее жизни, тем самым распадаясь на экологически разнородные микропопуляции, приуроченные к конкретным местообитаниям (т.е. кластерам).

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 наносящим существенный экономический ущерб. Непосредственной моделью популяционного взрыва может служить динамическая перколяция, к рассмотрению которой мы перейдем в следующем разделе.

9.3. Динамические аспекты перколяции

9.3.1. Распространение инфекции. В разделе 9.1.1 было исследовано появление перколяции при увеличении концентрации p структурных элементов, и перколяционный переход был определен как появление бесконечного кластера занятых узлов. Рассмотрим теперь динамическую модель перколяции, моделирующей распространение инфекции. Обратимся к задаче узлов. Предположим, что если в данный момент времени узел находится в активированном (возбужденном) состоянии, то в следующий (дискретный) момент времени он возвращается в исходное состояние покоя, но может при этом с вероятностью p активировать своих ближайших соседей по решетке. Активация в контексте рассматриваемой модели синонимична инфицированию. В результате разыгрывается стохастический процесс, напоминающий распространение инфекции.

Ясно, что когда вероятность передачи инфекции очень мала, число инфицированных элементов будет убывать со временем. В обратном пределе, когда вероятность передачи инфекции близка к единице, число инфицированных элементов решетки неограниченно возрастает во времени. Критическое значение вероятности передачи инфекции p_c , при котором появляется конечная вероятность роста эпидемии при единственном инфицированном в начальный момент, соответствует перколяционному порогу. Траектория распространения инфекции представляет собой перколяционный кластер. Характерное расстояние, на которое фронт развивающейся инфекции успевает уйти за время t , определяется структурными свойствами перколяционного кластера.

Как и для других задач теории перколяции, величина порога направленной перколяции существенно зависит от числа ближайших соседей для заданной решетки, т.е. от ее координационного числа z . Чем большее число элементов находится в контакте с инфицированным, тем выше вероятность распространения инфекции. Координационное число возрастает с увеличением размерности решетки. В пределе высоких координационных чисел для расчета порога протекания может быть использовано приближение среднего поля. Пусть в

фиксированный момент времени t доля элементов среды, находящихся в инфицированном состоянии, составляет q_t . Если число ближайших соседей z у каждого элемента среды велико, можно считать, что среди его соседей в момент времени t имелось zq_t инфицированных элементов. Выбранный нами элемент может быть инфицирован в следующий $(t+1)$ -й момент времени с вероятностью

$$1 - (1 - p)^{zq_t}, \quad (9.32)$$

поскольку мы предполагаем независимость передачи инфекции через ближайших соседей. Величина (9.32) дает долю элементов среды, находящихся в инфицированном состоянии в следующий $(t+1)$ -й момент времени, т.е.

$$q_{t+1} = 1 - (1 - p)^{zq_t}. \quad (9.33)$$

Выше порога перколяции величина q_t должна стремиться к отличному от нуля конечному пределу $\lim_{t \rightarrow \infty} q_t = \tilde{q}$, который дает долю инфицированных элементов в установившемся режиме, тогда как ниже порога перколяции

$$\lim_{t \rightarrow \infty} q_t = 0. \quad (9.34)$$

Исследуя точечное отображение (9.33), нетрудно показать, что его аттракторами могут быть только стационарные точки, причем потеря устойчивости стационарной точкой ($q=0$) и рождение новой устойчивой стационарной точки ($q=\tilde{q}$) происходят при прохождении вероятности p через значение p_c , удовлетворяющее условию

$$1 - p_c = \lim_{\tilde{q} \rightarrow 0} (1 - \tilde{q})^{\frac{1}{z\tilde{q}}} = \exp\left(-\frac{1}{z}\right). \quad (9.35)$$

Таким образом, порог перколяции определяется соотношением

$$p_c = 1 - \exp\left(-\frac{1}{z}\right) = \frac{1}{z} - \frac{1}{2z^2} + \dots \quad (9.36)$$

При уменьшении координационного числа приближение среднего поля теряет применимость. В этом случае становятся существенными флуктуационные эффекты. В эпидемиологии в качестве координационного числа z может выступать среднее число повседневных контактов. Поскольку z в этом случае существенно превышает единицу, то порог эпидемиологической катастрофы может быть рассчитан по формуле $p_c = 1/z$.

9.3.2. Модель лесных пожаров. В предыдущем разделе были рассмотрены примеры, в которых геометрический, по сути перколяционный переход приводил к нетривиальным эффектам в модельной системе. Вместе с тем, критический параметр, контролирующий близость системы к перколяционному переходу, оказывался там всего лишь инструментом внешней ручной настройки.

Можно привести множество других примеров, где в определенном образом приготовленных системах перколяция по одной из контрастных по свойствам компонент приводит к содержательным эффектам. Однако более интересная

ситуация возникает тогда, когда развитие и взаимопревращение компонент в двухфазной системе обусловлены динамикой самой системы. Естественно, что такие превращения возникают только в активных средах и сопровождаются подводом к системе свободной энергии и диссипацией. При этом ключевую роль начинает играть явление так называемой самоорганизованной критичности (СОК), когда система автоматически эволюционирует к состоянию динамического равновесия, близкому к порогу перколяции (Bak, 1996).

В этом разделе обратимся к анализу ситуации, когда критический параметр перколяционного перехода сам становится внутренней динамической переменной системы. Начнем с простой, но содержательной модели лесных пожаров, в которой роль перколирующих элементов играют деревья, растущие в узлах квадратной решетки. Критическим параметром геометрической части задачи здесь выступает, очевидно, плотность занятых деревьями узлов. Впервые модель лесных пожаров была предложена Баком и Ченом в 1990 году (Bak, Chen, 1990) и позднее, в 1992 году была усовершенствована Мознером и соавторами (Mozner, Drossel, Schwabl, 1992). Рассмотрим подробнее именно этот последний вариант модели. Итак, будем полагать, что динамика числа деревьев определяется следующими простыми правилами. С вероятностью ε в единицу времени деревья появляются в узлах решетки. Таким образом, рост деревьев не фиксируется в деталях, а рассматривается бинарная схема роста: с некоторого момента времени содержимое узла становится деревом, а до этого момента узел считается пустым. С вероятностью θ в единицу времени молния ударяет в узел решетки. Если узел содержит дерево, то это дерево загорается. В противном случае состояние узла не меняется. Если ближайшие соседи узла, содержащего загоревшееся дерево, содержат деревья, то с вероятностью единица эти деревья загораются на следующем шаге модельного времени. Ближайшими соседями узла мы считаем четырех его смежных соседей. На следующем шаге модельного времени узел, содержащий загоревшееся дерево, становится пустым. Перколяционные эффекты в этой задаче становятся существенными при выполнении двойного предела

$$\varepsilon \rightarrow 0, \theta/\varepsilon \rightarrow 0. \quad (9.37)$$

При этом система самостоятельно выходит на стационарный уровень заполнения деревьями $p \leq p_c$ с широким распределением кластеров по размерам. В отсутствие молний кластеры медленно растут и сливаются. С помощью редких молний незначительная часть этих кластеров выжигается, при этом свойственное статической перколяции распределение кластеров по размерам практически не изменяется. При выполнении соотношения (9.37) характерное время выгорания крупного кластера уступает характерной величине интервала между появлениями новых деревьев. Эволюция числа горящих деревьев показана на рис. 9.6а. На рис. 9.6б отражена зависимость от времени удельного числа растущих деревьев (числа растущих деревьев, отнесенного к полному числу узлов модельной решетки). Видно, что удельное число деревьев флуктуирует вблизи порогового уровня $p_c \cong 0.58$, не превышая его. Этот критический уровень определяется равновесием между процессами роста деревьев и их уничтожением при возникновении пожаров.

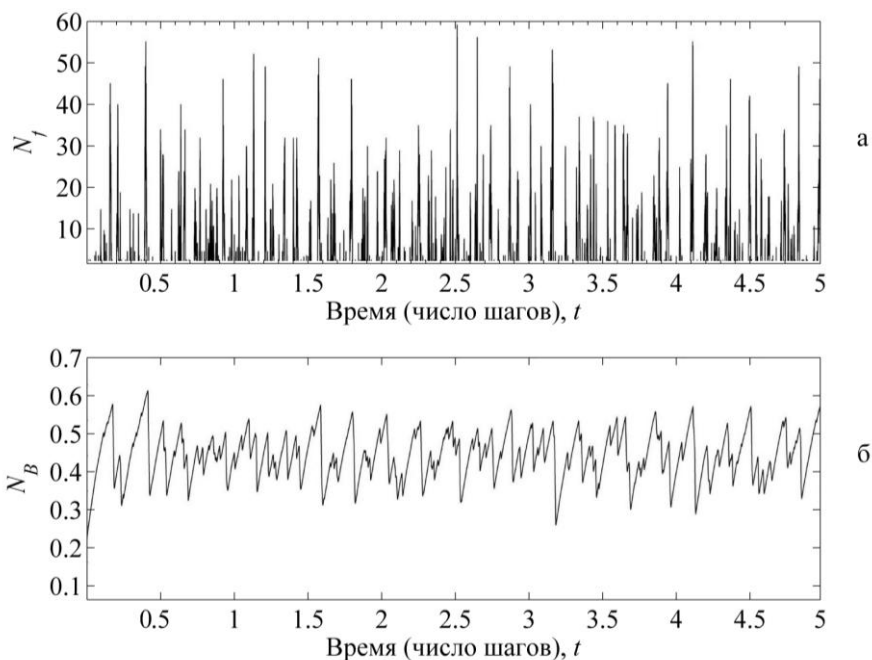


Рис. 9.6. Модельная динамика: а – эволюция числа сгоревших деревьев (N_f); б – зависимость от времени удельного числа растущих деревьев (N_B)

На рис. 9.7 частота появления пожаров, охватывающих определенное число деревьев, представлена как функция этого числа в билогарифмическом масштабе. Очевиден степенной характер зависимости, указывающий на самоподобие пространственно-временной динамики пожаров – отсутствие в широком диапазоне значений характерных размеров кластеров и характерных частот их появления. Скейлинговый режим ограничен, с одной стороны, размерами системы и временем счета, с другой – размером кластера, состоящего из единственного дерева и обратной частотой появления этих минимальных пожаров. Характерный интервал между частыми мелкими событиями составляет сотни шагов модельного времени.

Динамика рассмотренной модели примечательна в двух аспектах. Во-первых, она происходит в критическом режиме сильных флуктуаций: заранее не известно, в какой кластер, большой или маленький, попадет следующая молния. При этом сами кластеры имеют фрактальную перколяционную структуру и, следовательно, такой же структурой обладают паттерны происходящих пожаров. Другими словами, критический характер динамики – отсутствие характерных пространственно-временных масштабов – непосредственно связан здесь с фрактальностью реальных конфигураций системы. Во-вторых, мы имеем дело с самоорганизованной динамикой: при выполнении соотношений (9.37) система самостоятельно из исходного состояния с $p = 0$ выходит на уровень генерации фрактальных диссипативных структур с $p \leq p_c$.

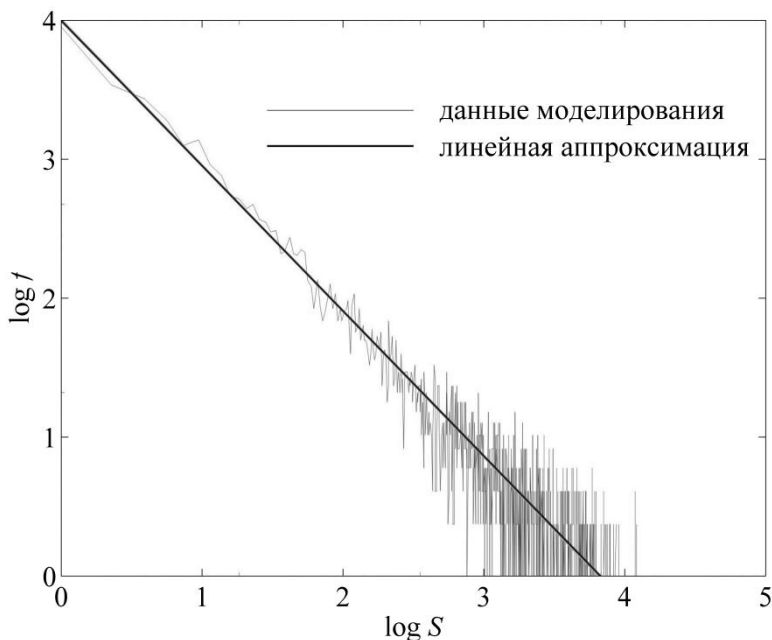


Рис. 9.7. Частота появления пожаров f как функция их размеров S в билогарифмическом масштабе

Отметим, что в работе Д.И. Иудина и соавторов (Iudin et al., 2005) рассмотрен физически более содержательный аналог модели лесных пожаров и показано, что перколяция может обеспечивать нетривиальный флуктуационный механизм подавления роста неустойчивостей в активных средах.

9.3.3. Направленная перколяция. При изменении внешних условий могут возникать анизотропные версии перколяционной проблемы. Рассмотрим, например, задачу о распространении пожара или инфекции в саду, деревья которого посажены по узлам квадратной решетки, при сильном боковом ветре. При этом вероятность передачи возмущения существенно зависит от направления. Пусть возмущение из данного узла с вероятностью p передается только трем ближайшим соседям. Так же как и в изотропном случае, рассмотренном выше, здесь существует некоторое критическое значение вероятности передачи возмущения $p = p_c$, при котором возникает возможность переноса возмущения на расстояния, сопоставимые с линейными размерами модельной системы. Критическое значение $p = p_c$ называется порогом направленной перколяции. Возникающий при этом кластер также оказывается анизотропным (рис. 9.8).

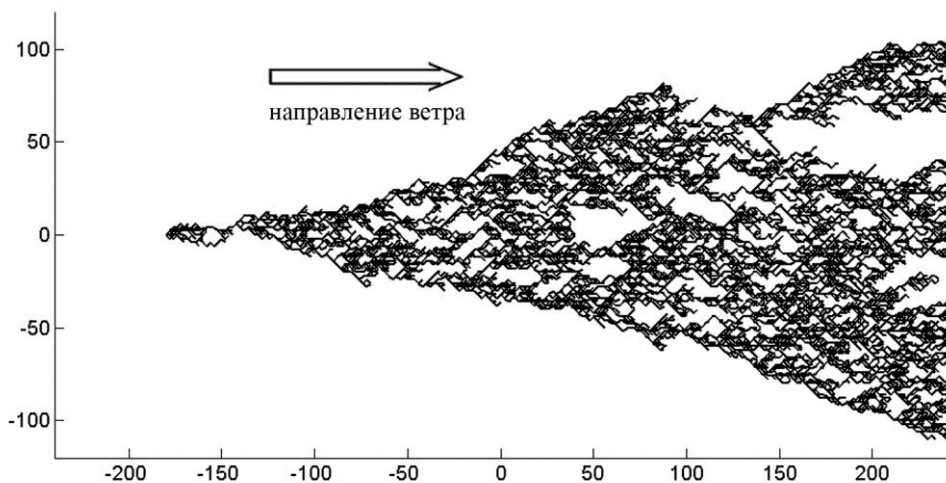


Рис. 9.8. Анизотропный перколяционный кластер развития возмущения при сильном боковом ветре на квадратной решетке 500×250

Самоподобие структуры такого кластера характеризуется уже двумя показателями – одним вдоль направления ветра и другим в поперечном направлении. Такие структуры называют самоаффинными фракталами, которые более реалистично характеризуют экологические структуры в потоковых системах.

9.3.4. Перколяция в средах с размножением, гибелью и диффузией. Важное значение геометрических флуктуаций, связанных с направленной перколяцией, очень выпукло проявляется в ряде нелинейных экологических моделей. Рассмотрим флуктуационные эффекты на примере распределенной системы со случайным размножением и гибелью ее элементов (популяции).

Известно, что сосредоточенная система со случайным размножением и гибелью описывается стохастическим дифференциальным уравнением

$$\dot{n} = -\alpha n + f(t)n, \quad (9.38)$$

в котором α – постоянная скорость гибели, а $f(t)$ – случайно меняющаяся во времени скорость размножения с заданными статистическими характеристиками. Говорят, что для системы (9.38) превышен порог взрывной неустойчивости, если средняя по ансамблю реализаций плотность популяции $\langle n(t) \rangle$ неограниченно возрастает со временем (Михайлов, Упоров, 1984).

Добавление в уравнение (9.38) диффузионного члена обобщает модель на случай распределенных систем, в которых возможны процессы гибели, размножения и миграции элементов системы. Предполагается, что скорость гибели однородна в пространстве и во времени, а размножение происходит лишь внутри определенных центров размножения, которые случайно возни-

кают во времени в случайных точках среды, но имеют одинаковую форму, интенсивность и продолжительность жизни. Соответствующей математической моделью является уравнение

$$\dot{n} = -\alpha n + f(\mathbf{r}, t)n + D\Delta n, \quad (9.39)$$

где n – плотность популяции, D – коэффициент миграции. Флуктуирующее поле $f(\mathbf{r}, t)$ задается суммой расположенных в случайных точках (\mathbf{r}_i, t_i) одинаковых импульсов $\mathbf{G}(\mathbf{r}, t)$

$$f(\mathbf{r}, t) = \sum_i \mathbf{G}(\mathbf{r} - \mathbf{r}_i; t - t_i). \quad (9.40)$$

Среднее число импульсов, приходящихся в единицу времени на единицу объема, постоянно и равно \mathbf{z} . Функция $\mathbf{G}(\mathbf{r}, t)$ имеет вид

$$\mathbf{G}(\mathbf{r}, t) = J\mathbf{Y}(\mathbf{r})\mathbf{W}(t), \quad (9.41)$$

где J характеризует интенсивность центра размножения, $\mathbf{Y}(\mathbf{r}) = 1$ при $r \leq r_0$ и $\mathbf{Y}(\mathbf{r}) = 0$ при $r > r_0$, $\mathbf{W}(t) = 1$ при $0 < t < \tau_0$ и $\mathbf{W}(t) = 0$ при $t < 0$ и $t > \tau_0$, так что r_0 и τ_0 дают, соответственно, характерный пространственный размер отдельного центра и время его жизни.

Существенным параметром задачи является безразмерная пространственно-временная концентрация центров размножения \mathbf{C} , определяемая как

$$\mathbf{C} = \mathbf{z}r_0^d \tau_0, \quad (9.42)$$

где d – размерность среды. Когда параметр \mathbf{C} мал ($\mathbf{C} \ll 1$), различные центры размножения действуют независимо друг от друга, и в случае превышения коэффициентом α (постоянной скорости гибели) средней скорости размножения $f(r, t)$ плотность популяции стремится к нулю. По мере роста \mathbf{C} различные центры размножения начинают перекрываться в пространственно-временном континууме и их взаимное влияние становится существенным (Иудин, 2005), последующие центры начинают действовать на фоне пятен населенности, оставленных предыдущими центрами. Появляются пространственно-временные цепочки центров размножения – кластеры растущей популяции, эволюционирующие на фоне практически нулевой плотности. Пространственно-временные масштабы этих кластеров расходятся при стремлении параметра \mathbf{C} к некоторому критическому значению, соответствующему порогу направленной перколяции. Характерная критическая динамика модельной системы в одномерном случае представлена на рис. 9.9, где ось времени направлена вертикально вверх. Обратим внимание читателей на близкую аналогию с направленной перколяцией, рассмотренной выше, правда роль ветра в последнем случае играет время.

При численном моделировании уравнения (9.39) в одномерном случае оно было дополнено слабой постоянной накачкой, поддерживающей плотность на уровне шума, и нелинейным диссипативным членом, обеспечивающим механизм надпорогового ограничения роста плотности

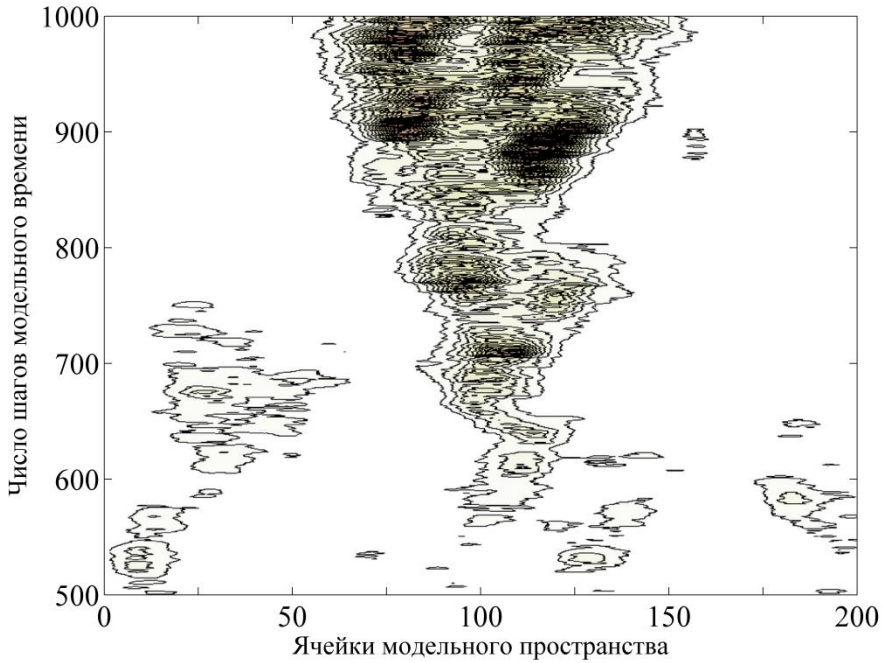


Рис. 9.9. Одномерная динамика, ось времени направлена вертикально вверх, изолинии соответствуют различным уровням населенности

$$\dot{n} = \varepsilon - \alpha n + f(\mathbf{r}, t)n + D\Delta n - \beta n^2. \quad (9.43)$$

При численном исследовании уравнения (9.39) в двумерном случае рассматривалась ситуация, когда центры размножения являются короткоживущими, т.е. $\tau_0 \ll t_0^2 / D$. В этом случае центры размножения можно считать слабыми при выполнении условия $J \ll J^*$, где $J^* = \tau_0^{-1}$ для $d = 1, 2, 3$ (Иудин, 2005). При расчете порога взрывной неустойчивости в случае центров слабой интенсивности можно воспользоваться, в качестве первого приближения, условием равенства средней по объему скорости размножения \bar{f} и скорости гибели α . Поскольку средняя скорость размножения есть

$$\bar{f} = z \int \mathbf{G}(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} dt = \mathbf{C}J, \quad (9.44)$$

где в двумерном случае $\mathbf{C} = z\pi r_0^2 \tau_0$, этот способ дает следующее значение безразмерной критической концентрации центров размножения:

$$\mathbf{C}_{cr}^{(0)} = \frac{\alpha}{J}. \quad (9.45)$$

Выражение (9.45) не учитывает корреляционных эффектов, поэтому далеко не всегда может служить разумным первым приближением к истинной величине порога взрывной неустойчивости. Корреляционные статистические

эффекты понижают порог взрыва, причем это понижение может оказаться весьма существенным. Именно флуктуации рождаемости играют конструктивную роль в популяционной динамике L -стратегов.

Резюме

Сегодня, когда растет скептицизм в отношении эффективности применения средств классического анализа, в частности интегро-дифференциальных уравнений, к исследованию биоэкологических систем, построение новых моделей, где в качестве исходных посылок используются идеи теории перколяции, представляется особенно актуальным. Дело в том, во-первых, что, подобно диссипативным структурам, перколяционные структуры также оказываются результатом фазовых превращений. Во-вторых, геометрические параметры перколяционных кластеров вблизи порога слабо зависят от деталей мелкомасштабного устройства, что делает перколяцию чрезвычайно привлекательной в прикладном аспекте. И, наконец, в-третьих, наличие контрастных по отношению к фону физических или функциональных свойств элементов перколяционных структур делает их весьма чувствительными к внешнему воздействию. Даже в слабом стороннем поле (силовом, концентрационном или информационном) экспоненциально редкое событие образования крупного перколяционного кластера способно вызвать значительные, подчас катастрофические изменения на масштабах, сопоставимых с размерами самой системы. Драматизм ситуации усиливается тем обстоятельством, что катастрофическое событие не может быть обнаружено или предсказано в приближении среднего поля. Последнее обстоятельство особенно ярко проявляется в крупномасштабных природных системах.

Глава 10

Фракталы и концепция самоорганизованной критичности: биоэкологический аспект

Мир устроен не только причудливей, чем мы думаем, но и причудливей, чем мы можем предполагать.

Дж. Б.С. Холдейн

Теория сложности не может объяснить все обо всем, но что-то обо всем может.

П. Бак

10.1. Сложные системы

К концу XX в. объективно сложившийся междисциплинарный характер научного мировоззрения потребовал «приведения к общему знаменателю», или стыковки иерархических уровней большинства естественных и ряда гуманитарных наук, которые обладают собственными концепциями и методами, но лишены универсального подхода, способного обеспечить синтез различных наук, необходимого для построения целостной картины мира. В настоящее время в качестве перспективной попытки такого синтеза на основе новых методологических подходов рассматривается теория сложных систем, или теория сложности. В числе таких подходов следует упомянуть теорию хаоса (Малинецкий, 1997; Пригожин, 2000), фрактальную геометрию (Кроновер, 2000; Мандельброт, 2002), самоорганизованную критичность (Бак, 1996), нейроинформатику (Уоссерман, 1992), квантовые алгоритмы (Китаев и др., 1999). Иногда науку о сложности называют синергетикой (она же наука о взаимодействиях), предметом которой является выявление универсальных механизмов устройства и функционирования систем различной природы (Хакен, 1980). В рассматриваемом контексте парадигма сложности является одним из «трех китов» синергетики и находится на стыке парадигмы самоорганизации и парадигмы хаоса. Другими словами, парадигма сложности направляет свое внимание на системы, существующие на границе порядка и хаоса. Ее предмет «жизнь на кромке хаоса» (Waldrop, 1993) или, по выражению С.П. Обухова, скольжение вдоль этой кромки (Obukhov, 1990). Не будет преувеличением сказать, что граница между порядком и хаосом и является предметом наук о живом. Несмотря на существующую терминологию

скую конкуренцию, все приведенные дефиниции характеризуют одно и то же – особенности организации и функционирования сложных систем.

Сложные системы, в отличие от простых, являются нелинейными, поскольку принципиально не сводятся к простой сумме своих частей. Действительно, линейную систему, в соответствии с принципом суперпозиции, можно разложить на независимые составляющие, из описания которых восстанавливается исходная система. Отсюда еще один из синонимов синергетики – нелинейная динамика (нелинейная наука).

Сложные системы, являющиеся предметом изучения теории сложности, характеризуются следующими общими свойствами (табл. 10.1).

Таблица 10.1

Свойства сложных систем

Свойство	Характеристика
Нестабильность	Сложные системы стремятся иметь много возможных мод поведения, между которыми они блуждают в результате малых изменений параметров, управляющих динамикой
Неприводимость	Сложные системы должны рассматриваться как целое и не могут быть изучены разбиением их на части, которые рассматриваются изолированно. Поведение системы определяется взаимодействием частей, но редукция системы к ее частям разрушает большинство аспектов, приносящих в систему индивидуальность
Адаптивность	Сложные системы часто состоят из множества агентов, которые принимают решения и действуют исходя из частичной информации о системе в целом и ее окружении. Эти агенты в состоянии изменять правила своего поведения на основе такой частичной информации. Сложные системы обладают способностью извлекать скрытые закономерности из неполной информации, обучаться на этих закономерностях и изменять свое поведение на основе новой поступающей информации
Эмерджентность	Сложные системы продуцируют неожиданное поведение; они продуцируют паттерны и свойства, которые невозможно предсказать на основе знания свойств их частей и взаимодействий между ними, рассматриваемых изолированно

В контексте концепции самоорганизованной критичности, вынесенной в название главы, следует упомянуть, что кроме вышеперечисленных свойств, сложные системы характеризуются *масштабной инвариантностью (скейлингом)* и *склонностью к катастрофам*.

Приведем определение, данное Одумом, согласно которому экосистема – это «...любая единица (биосистема), включающая все совместно функциони-

рующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями» (Одум, 1986, с. 24). Легко видеть, что центральный объект экологии – экологическая система – в той или иной мере обладает вышеперечисленными свойствами и является сложной системой. Итак, классическая экология постулирует, что в «реальном мире» виды организмов образуют сообщества (биоценозы), которые вместе со своей абиотической средой образуют экосистемы, рассматриваемые в рамках системного подхода. Сообщества характеризуются внутренней структурой, которая есть следствие межвидовых взаимодействий. Взаимодействия классифицируются по их эффекту для видов-участников, т.е. по тому, повышается или понижается плотность популяции взаимодействующего вида вследствие взаимодействия. Причем в рамках классической экологии внимание акцентируется, как правило, лишь на двух основных взаимодействиях – конкуренции, действующей между видами одного трофического уровня и создающей «горизонтальную» структуру сообществ, и хищничестве между видами разных трофических уровней, создающем «вертикальную» структуру. Отметим, что асимметрия «вертикальной» (трофической) структуры рассматривается как мера стабильности сообщества (Rooney et al., 2006).

В рассматриваемом контексте, об этом мы упоминали ранее (глава 1), ключевым в описании сообщества является понятие «структуры» – состояния, возникающего в результате согласованного поведения большого числа частиц (особей, популяций, видов). В свою очередь, характеристики структуры (видовая, трофическая, размерная, «вертикальная», «горизонтальная», асимметричная и др.) неизбежно требуют обращения к математическим методам и физическим аналогиям, а по существу, к нахождению *инвариантов* и соответствующих им групп преобразований. Значение принципа инвариантности для современного естествознания трудно переоценить (Вигнер, 1971). На исключительное значение инвариантов указывал М. Борн, полагавший, что идея инвариантов является ключом к рациональному понятию реальности (Борн, 1963). Действительно, именно нахождение инвариантов в каком-либо классе объектов означает выявление их структурного базиса.

Успехи физики XX века обусловили не только проникновение в биологию математических и физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное «навязывание» физического «образа мышления» при постановке и решении различных биологических задач (Розенберг, 2011). Естественно, что этот процесс оказал существенное влияние и на теоретическую биологию, которую со времени выхода в свет в 1943 г. знаковой работы Шредингера (1972) «Что такое жизнь? С точки зрения физика» до признания в начале 70-х годов равноправным системного подхода, пытались строить по образу и подобию теоретической физики. Многочисленные исследования в этом направлении наложили серьезный отпечаток на современную биологию и экологию. Обращение к «фрактальной парадигме строения природы» (Мандельброт, 2002) – естественный этап и важное направление в развитии представлений об окружающем мире и

структуре экологических сообществ в том числе. Скептики достаточно обосновано считают, что фракталы являются все же упрощенной моделью реальности, хотя и применимой к достаточно широкому, но, тем не менее, ограниченному кругу предметов и явлений, фрактальная парадигма уже сыграла и продолжает играть конструктивную роль в естествознании.

Действительно, реализация принципа самоподобия в исследовании видовой и пространственной структуры биотических сообществ позволила вскрыть фрактальную природу их организации как открытых систем, далеких от равновесия, в которых характерные времена внутренней динамики существенно уступают интервалам изменения внешних условий. Именно наличие резкого контраста между быстрыми диссипативными процессами внутри сложной системы и медленными изменениями внешней энергетической накачки является необходимым условием возникновения фрактальной динамики (Iudin et al., 2003). В настоящее время явления такого рода объединены общим наименованием систем с самоорганизованной критичностью (*self-organized criticality*) (Bak, 1996). Самоорганизованная критичность соединяет в себе два направления современной физической парадигмы – самоорганизацию и критические явления – и актуализирует новый подход к анализу сложного поведения нелинейных распределенных систем. Оказалось, что многие процессы в природе приводят к образованию *диссипативных структур* – стационарных распределений значений переменных, обладающих устойчивостью к возмущениям. Движение системы, ведущее к подобному стационарному распределению, получило название *самоорганизации*. При этом системы с большим количеством взаимодействующих элементов естественным образом эволюционируют к критическому состоянию, в котором малое событие может привести к катастрофе. Явление самоорганизованной критичности успешно использовано для объяснения динамики таких разнокачественных процессов и объектов, как землетрясения, рынки и экосистемы

10.2. Самоорганизованная критичность и скейлинг

Среди базовых понятий и математических образов, которыми оперирует парадигма самоорганизованной критичности (СОК), одно из наиболее существенных – это масштабная инвариантность (скейлинг), означающая отсутствие у процессов или объектов собственных характерных размеров, длительностей, энергий и т.п. У таких масштабно инвариантных систем нет масштаба, отвечающего за лимитирующие процессы, они устроены одинаково на разных уровнях организации. Как правило, характерные масштабы присущи простым системам, что является предпосылкой для применения традиционных методов математического моделирования.

Как уже неоднократно отмечалось, физические аналогии были и остаются удобным и поэтому распространенным объяснительным средством в экологии. Обратимся к наиболее известному примеру математической модели масштабно инвариантного явления – розовому шуму. Его спектральная плотность

(то есть плотность распределения мощности сигнала по частотам) обратно пропорциональна частоте: он является равномерным в логарифмической шкале частот. Например, мощность сигнала в полосе частот между 40 и 60 Гц равна мощности в полосе между 4000 и 6000 Гц. Спектральная плотность такого сигнала по сравнению с белым шумом затухает на 3 децибела на каждую октаву. Классическим примером реально существующего розового шума является фликкер-шум (шум мерцаний) в электронных системах, выражающийся в степенном виде спектра мощности на низких частотах

$$S(f) \sim f^{-\beta}, \quad (10.1)$$

где $\beta \sim 1$. Практически всем естественным и искусственным сложным системам свойственна степенная форма распределения энергии по частоте. Поскольку значительная часть энергии таких систем связана с очень медленными процессами, то в них возможны гигантские флуктуации. Как известно, шум мерцания указывает, что на динамику системы влияют прошлые события. Наоборот, «белый», или случайный шум означает отсутствие корреляции между текущей динамикой и прошлыми событиями.

Именно поэтому для системы с розовым шумом нельзя дать краткосрочный прогноз ее поведения, не учитывая долгосрочные тенденции. Однако долгосрочный прогноз, в свою очередь, также принципиально невозможен, поскольку вне зависимости от количества накопленной информации о поведении системы, всегда найдутся значительные флуктуации, сказывающиеся на временах, соизмеримых со временем наблюдения.

Шум мерцания широко распространен в природе: активность Солнца, излучение галактик, ток, протекающий через резистор, поток воды в реке – все это и многое другое – вездесущность шума мерцания. Бак, Чен (1991) подчеркивают, что теория самоорганизованной критичности предлагает достаточно общую интерпретацию этих разнокачественных процессов. С позиций СОК шум мерцания является суперпозицией сигналов всех амплитуд и длительностей – сигналов, возникающих, когда система, находящаяся в критическом состоянии, порождает цепные реакции всех амплитуд и длительностей.

Статистическим следствием масштабной инвариантности сложных систем является их склонность к катастрофам (Владимиров и др., 2000). Действительно, эта фундаментальная особенность сложных систем обусловлена *степенными законами распределения вероятностей*. Другими словами, статистические характеристики происходящих в них событий обыкновенно имеют плотность вероятности вида

$$p(x) \sim x^{-(1+\alpha)}, \quad (10.2)$$

показатель α обычно лежит в диапазоне от нуля до единицы. В статистическом плане катастрофы и стихийные бедствия описываются степенным распределением практически без исключений. Хорошо известны многочисленные примеры, ставшие уже хрестоматийными.

Во-первых, это уже упоминавшийся закон Рихтера–Гутенберга, связывающий зависимость количества землетрясений от их энергии. Далее, таким же распределением описывается относительная смертность в результате земле-

трясений, ураганов, наводнений и торнадо; число заболевших при эпидемиях в изолированных популяциях; площадь лесных пожаров; колебания биржевых индексов; масса снежных лавин и многое другое. Итак, степенные законы распределения представляют собой одну из отличительных черт сложности.

Напротив, для простых систем наиболее типичны *экспоненциальные* распределения – показательное

$$p(x) \sim e^{-\lambda x} \quad (10.3)$$

и нормальное (гауссовское)

$$p(x) \sim e^{-\frac{(x-m)^2}{2\sigma^2}}. \quad (10.4)$$

Показательное распределение¹ – это непрерывное распределение, моделирующее время между двумя последовательными свершениями одного и того же события, например, время между появлениями двух последовательных покупателей в магазине, телефонных разговоров по продолжительности или длительность времени безотказной работы устройства и т.д.

Если же физическая величина подвержена влиянию значительного числа независимых факторов, могущих вносить с равной погрешностью положительные и отрицательные отклонения, вне зависимости от природы этих случайных факторов, то такая величина часто подчиняется нормальному распределению. Распространенность гауссовского распределения является следствием центральной предельной теоремы, которая утверждает, что при любом распределении вероятностей этих факторов, если они не слишком отличаются друг от друга и не слишком сильно коррелированы, флуктуации имеют гауссово распределение. Гауссовское распределение вероятностей, проверенное на огромном количестве статистических фактов, утверждает: чем выше вероятность события, тем ниже его эффект, производимое им действие (неважно

¹ Надо сказать, что показательное распределение генетически связано с распределением Пуассона. Действительно, каждой системе предопределены отказы в случайные моменты времени. Предположим, что моменты отказов образуют пуассоновский поток. Последнее означает, что число отказов, попадающих в интервал $[0, t]$, подчиняется закону Пуассона с параметром

$$\Lambda(t) = \int_0^t \lambda(\tau) d\tau, \quad (10.5)$$

где $\lambda(\tau)$ – интенсивность отказов. Отсутствие отказов на интервале $[0, t]$ (*живая система*) означает, что пуассоновская случайная величина с параметром (10.5) принимает нулевое значение. Вероятность этого события есть

$$Q(t) = e^{-\Lambda} = e^{-\int_0^t \lambda(\tau) d\tau}.$$

При интенсивности отказов, не зависящей от времени (*отсутствие старения*) $\lambda(t) = \lambda = \text{const}$,

$$Q(t) = e^{-\int_0^t \lambda(\tau) d\tau}.$$

Пуассоновское распределение играет для дискретных случайных величин такую же важную роль, какую играет для непрерывных случайных величин гауссовское распределение.

положительное или отрицательное). События с низким эффектом происходят часто, а с экстремально большим эффектом – очень редко. Однако это ожидание не всегда подтверждается, что объясняется принципиальными различиями между нормальным и степенным распределениями. Как правило, при нормальном распределении можно пренебречь очень крупными, но редкими и, следовательно, маловероятными событиями.

Статистика величин, описываемых распределением (10.2), отличается тем, что крупные события, приходящиеся на хвост распределения, происходят *недостаточно редко*, чтобы ими можно было пренебречь. По этой причине степенные законы распределения называют также *распределениями с тяжелыми хвостами*.

Распределения вида (10.3) и (10.4), имеющие хвост, спадающий быстрее любой степени x , называют *компактными*, подразумевая небольшую протяженность диапазона значений, принимаемых случайной величиной со сколь угодно значимой вероятностью

Для сложных систем, состоящих из большого числа элементов, можно было бы ожидать именно гауссовой статистики. Степенное распределение нарушает это правило – согласно ему события с очень большим эффектом могут происходить достаточно часто. В сложных нелинейных системах вблизи точек кризисов гауссиана «не работает», а выполняется другое распределение вероятностей, которое известно под разными названиями «степенное распределение», или «распределение с тяжелым хвостом», а также «распределение Ципфа – Парето» или «закон 20/80» в социологии, « $1/f$ распределение» в физике, «фрактальное распределение» в синергетике и т.д.

Итак, в случае степенного распределения крупные события происходят *недостаточно редко*, и пренебрежение такими событиями чревато наступлением *катастрофических последствий*.

Если система находится вблизи положения равновесия, то ее реакция на возмущение линейно зависит от величины стимула. Поэтому для получения катастрофического отклика на приложенный стимул необходимо, чтобы его интенсивность была соизмерима с катастрофическими последствиями. Однако в нелинейных системах, характеризующихся существенной неравновесностью, т.е. склонностью к катастрофам, малые возмущения могут приводить к крупным, а подчас катастрофическим флуктуациям. Природа степенных законов распределения (а в конечном итоге и катастроф) связана с сильной взаимозависимостью происходящих событий. К возникновению степенных законов распределения вероятностей приводит «цепная реакция», т.е. лавинообразное нарастание флуктуаций с вовлечением в событие все большего количества ресурса.

10.3. Парадигма песочной кучи

Как не парадоксально может показаться неискушенному читателю, но наиболее емким и обобщающим, а главное – понятным, образом парадигмы самоорганизованной критичности является куча песка (Вак, 1996). В превосходном эссе П. Бак и К. Чен (1991) смогли объяснить суть парадигмы буквально «на пальцах» без формул, что особенно ценно для биологической аудитории.

Итак, представим себе устройство, которое медленно и равномерно – песчинка за песчинкой – насыпает песок на подложку с конечными размерами. По мере накопления песчинок они громоздятся друг на друга, образуя кучу с пологими склонами. При возрастании в каком-либо месте крутизны склона песчинки соскальзывают вниз, вызывая небольшую лавину. По мере роста кучи и увеличения крутизны склона средний размер лавин увеличивается. Более того, некоторые песчинки начинают сваливаться с края подложки. Куча перестает расти, когда среднее число добавляемых песчинок компенсируется песчинками, сваливающимися с края. *В этот момент система достигает своего критического состояния.* Критичность связана с тем, что любая падающая песчинка, в принципе, может вызвать лавину любого размера, в том числе и «катастрофического». Заметим, что большую часть времени падающие песчинки не вызывают лавин. Более того, даже самые большие лавины захватывают лишь небольшую часть песчинок в куче, поэтому даже катастрофические лавины не могут привести к значительному отклонению крутизны склона от критического значения.

Лавина является разновидностью цепной реакции, или ветвящегося процесса. Его механизм можно представить следующим образом. В результате некоторой неустойчивости на поверхности кучи одна песчинка соскальзывает вниз по склону и этим дает начало сходу лавины. Первая активная песчинка (инициатор) остановится только тогда, когда окажется в устойчивом положении; но она также может продолжить движение. Если песчинка-инициатор столкнется с другими почти неустойчивыми песчинками, то заставит их также скатываться вниз. Итак, в процессе образования лавины каждая движущаяся песчинка может либо остановиться, либо продолжать скатываться, в последнем случае она может вызвать соскальзывание других песчинок. Когда все «активные» песчинки остановятся или скатятся с кучи, процесс прекратится. Очевидно, что для измерения размеров лавины можно просто сосчитать общее число скатившихся песчинок. Если вероятность прекращения активности в среднем равна вероятности ветвления активности, то куча сохраняет постоянную высоту и крутизну. Таким образом, цепная реакция поддерживает критическое состояние.

Рассмотренная простая модель дает возможность сделать далеко идущие выводы. Если крутизна склона кучи меньше критической (субкритическое состояние), то лавины будут меньше, чем при критическом состоянии кучи. «Субкритическая» куча будет расти, пока не достигнет критического состояния. При крутизне склона больше критической (суперкритическое состояние) лавины будут значительно больше тех, что генерируются критическим состо-

янием. Такая «суперкритическая» куча будет уменьшаться, пока не перейдет в критическое состояние. Следовательно, как субкритическая, так и суперкритическая кучи *естественным образом тяготеют (эволюционируют) к критическому состоянию*. В целом критическое состояние устойчиво относительно любых малых изменений в характеристиках системы.

Песочная куча обладает двумя, на первый взгляд исключаящими друг друга, свойствами: эта система неустойчива во многих различных местах и, вместе с тем, ее критическое состояние абсолютно устойчиво. С одной стороны, конкретные свойства, такие как локальный рельеф кучи, постоянно меняются из-за лавин. С другой – статистические свойства системы, такие как распределение размеров лавин, остаются неизменными.

Наблюдатель, изучающий какую-то область кучи, может легко выявить механизмы, вызывающие падение песка, и даже предсказать, возникнут ли лавины в ближайшем будущем. Для локального наблюдателя большие лавины останутся, однако, непредсказуемыми, потому что они являются следствием эволюции кучи в целом. Независимо от локальной динамики, лавины будут неумолимо возникать с относительной частотой, которую нельзя изменить. Критичность является глобальным свойством песочной кучи.

Несмотря на то, что песок добавляется к куче с постоянной скоростью, количество песка, ссыпавшегося с кучи, значительно меняется со временем. Если нарисовать график этой величины в зависимости от времени, то мы увидим хаотический сигнал со следами всех длительностей (рассмотренный выше «шум мерцания», или «фликкер-шум», или шум $1/f$).

Ценность концепции самоорганизованной критичности для вопросов, рассматриваемых в этой книге, заключается в том, что автор концепции Пер Бак и его коллеги интерпретируют повсеместно встречающиеся в природе *фракталы как мгновенные «срезы» самоорганизованных критических процессов*. Фрактальные структуры и шум мерцания являются, соответственно, пространственными и временными «отпечатками» самоорганизованной критичности.

10.4. Перколяционный фазовый переход

Рассмотренные в главе 9 биоэкологические аспекты теории перколяции демонстрируют множество примеров, где, в определенным образом приготовленных системах, перколяция по одной из контрастных по свойствам компонент приводит к содержательным эффектам. Вместе с тем, критический параметр, контролирующий близость системы к перколяционному переходу, оказывался там всего лишь инструментом внешней ручной настройки. Более интересная ситуация возникает тогда, когда развитие и взаимопревращение компонент в многофазной системе обусловлено динамикой самой системы. Естественно, что такие превращения возникают только в активных средах и сопровождаются подводом к системе свободной энергии и диссипацией. Именно при этом ключевую роль начинает играть эффект *самоорганизован-*

ной критичности, когда система автоматически эволюционирует к состоянию динамического равновесия, близкому к порогу перколяции (Бак, 1996). Динамика перколяционных моделей примечательна, по крайней мере, в двух аспектах. Во-первых, она происходит в критическом режиме сильных флуктуаций: так, например, в модели лесных пожаров заранее не известно, в какой кластер, большой или маленький, угодит следующая молния. При этом сами кластеры имеют фрактальную перколяционную структуру и, следовательно, такой же структурой обладают паттерны происходящих пожаров. Другими словами, критический характер динамики – отсутствие характерных пространственно-временных масштабов – непосредственно связан здесь с фрактальностью реальных конфигураций системы. Во-вторых, мы имеем дело с самоорганизованной динамикой, поскольку система самостоятельно выходит на уровень генерации фрактальных диссипативных структур.

Таким образом, в системе имеется отрицательная обратная связь, удерживающая средний наклон вблизи некоторого значения, при котором концентрация минимально устойчивых элементов равна порогу перколяции, т.е. точке возникновения из них бесконечного связного кластера. При этом любое возмущение (информация) может распространяться по системе на бесконечное расстояние, и система ведет себя как *единое целое*. По этой причине, в частности, то, как проводится возмущение, т.е. куда добавляются песчинки или деревья, не оказывает влияния на статистические свойства модели.

10.5. Критичность и целостность

Концепция самоорганизованной критичности является холистической теорией, которая подразумевает, что глобальные характеристики, такие как относительное число больших и малых событий, не зависят от микроскопических механизмов (Бак, Чен, 1991). Именно поэтому глобальные характеристики системы нельзя понять, анализируя ее части по отдельности. По-видимому, концепция самоорганизованной критичности – единственная модель, или математическое описание, которое привело к холистической теории динамических систем. Развитие катастрофических событий, которые также являются важным свойством систем, характеризующихся самоорганизованной критичностью, возможно лишь при согласованном поведении различных частей системы, т.е. при наличии у нее *целостных свойств* (свойство неприводимости)². Подчеркнем, что понятие целостности подразумевает еще одно важное качество сложных систем: *грубость свойств*, под которым понимают устойчивость качественных особенностей системы по отношению к мелким модификациям ее устройства. Если целостность системы нарушается в результате

² Уместно упомянуть здесь известную притчу о слепых и слоне. Ощупывая отдельные части тела слона (ухо, хобот, ногу), слепые делали неверные выводы о слоне как целостном объекте.

незначительных флуктуаций параметров, то речь идет не о сложной системе, являющейся следствием самоорганизации.

Для системы, «скользящей вдоль кромки хаоса³», т.е. находящейся в критической точке, характерны масштабная инвариантность, чувствительность к слабым воздействиям, целостные свойства.

Факт целостности системы имеет простое математическое выражение в терминах пространственных и временных корреляций. Они определяют вероятность некоторого события – скажем, осыпания ячейки – в некоторой точке r в момент времени t при условии, что такое же событие произошло в известном месте в известное время (для определенности – в начале координат в нулевой момент).

В простых системах корреляции убывают экспоненциально, при этом элементы системы «чувствуют друг друга» и «помнят свое прошлое» лишь на конечных характерных расстояниях. Модели кучи песка, напротив, присущее степенное убывание корреляций, о котором говорят как о дальних пространственных и временных корреляциях, подразумевая отсутствие характерных длин и времен, на которых бы утрачивалась информация о происходящих рядом или предшествующих событиях.

Появление дальних корреляций является принципиальным обстоятельством, означающим, что система с локальными правилами (элементы которой способны лишь к взаимодействию со своими ближайшими соседями) демонстрирует глобальное поведение. Таким образом, у системы появляются свойства, которых не было у ее составных частей, и сложная система может возникать из простых элементов в результате самоорганизации. Ключевое слово здесь именно «самоорганизация», поскольку, как мы видели, дальние корреляции и другие описанные выше свойства сложных систем типичны для так называемых критических явлений, представителями которых служат бифуркации и фазовые переходы II рода.

10.6. Самоорганизованная критичность и биологическая эволюция

Слова Ф.Г. Добржанского (Dobzhansky, 1973): «Ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции», продолжают оставаться путеводной нитью в современной эволюционной биологии. В противовес гипотезе «универсального предка», выдвигается представление о стартовой форме в виде сообществ микроорганизмов, например цианобактериальных матов, которые и обеспечили последующее биоразнообразие (Заварзин, 2006). Очевидно, что организм, способный в одиночку замкнуть биогеохимический круговорот, столь же невозможен, как и вечный двигатель. Только уровнем сообщества, создающим условия и предпосылки для относительной замкнутости биогеохимических циклов, можно объяснить устойчивое существование биосферы.

³ Т.е. биосистемы.

Обращение к физическим аналогиям в очередной раз подтверждает ранее высказанный тезис о конструктивной роли физического «образа мышления» в современной биологии. Взгляд на эволюционный процесс с «физической точки зрения» свидетельствует, что такие базовые понятия самоорганизованной критичности, как степенная статистика, розовый шум и катастрофические события, также являются атрибутами эволюции (Владимиров и др., 2000; Подлазов, 2005; Вак, 1996 и др.). Рассмотрим некоторые факты, на которых основывается этот тезис.

Так, современные виды составляют лишь малую толику от когда-либо живших видов. При этом, согласно гипотезе «Черной королевы» Ван Валена, вероятность исчезновения вида не зависит от времени его существования. Прямых экспериментальных подтверждений гипотезы Ван Валена пока немного, поэтому недавняя работа бельгийских, швейцарских и французских биологов, проверивших эту идею на рачках-дафниях и бактериях *Pasteuria*, коэволюционировавших на протяжении 30 лет в небольшом пруду, заслуживает внимания (Decaestecker et al., 2007). Кроме того, процесс вымирания имеет выраженный прерывистый характер с длительными периодами стационарности, перемежаемыми короткими вспышками флуктуаций. Далее. Степенной закон удовлетворительно описывает распределение таксонов (систематических группа разных категорий) по времени жизни. Спектр мощности числа вымерших родов и семейств, а также их разнообразия (количества входящих в их состав таксонов следующего уровня) представляет собой розовый шум. Статистика вымирания таксонов также удовлетворительно описывается степенным законом распределения вероятности.

В настоящее время существует целая «батарея» моделей эволюции основанных на концепции самоорганизованной критичности (Вак et al., 1992; Вак, Сперрен, 1993; Solé R.V., Manrubia, 1996, 1997, 1997a).

Вак (Вак, 1996), обсуждая тему биологической эволюции, обращает внимание на необходимость холистического подхода к проблеме эволюции, как процессу и итогу «коллективного благополучия системы», включающей эволюционирующие виды и так называемый «ландшафт приспособленности»⁴, интегрирующий биотические связи внутри сообщества. Экосистема, т.е. сообщество и физическая среда, должны находиться в критической точке, разделяющей ситуации, когда, с одной стороны, вид «фиксирован» историческим процессом на каком-либо локальном максимуме ландшафта приспособленности и не имеет эволюционной перспективы, а с другой – скорость перестройки ландшафта приспособленности превышает положительные эффекты мутационного процесса, что также не способствует эволюции. Таким образом, критическая точка фактически является точкой фазового перехода между этими

⁴ Приспособленность организма можно представить в виде функции многих переменных, каждая из которых определяется состоянием некоторого гена. В пространстве всех возможных генотипов эта функция будет задавать поверхность, называемую в эволюционной теории *ландшафтом приспособленности*. Эволюцию популяции можно представить как движение по ландшафту приспособленности от долин (низкая приспособленность) к пикам (высокая приспособленность).

крайними ситуациями. Именно в этой точке медленные изменения окружающей обстановки позволяют видам эволюционировать, при этом достигнутый результат не будет элиминироваться слишком быстро меняющимся ландшафтом приспособленности.

Рассмотрим подробнее взгляды Бака с помощью схемы, приведенной на рис. 10.1. Биологический вид изображен в виде путника, движущегося по градиенту ландшафта приспособленности и стремящегося забраться как можно выше (рис. 10.1а).

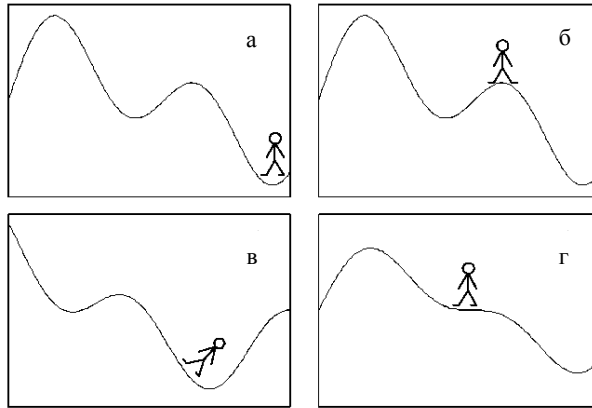


Рис. 10.1. Путешествие вида по ландшафту приспособленности (пояснения в тексте) (по Подлазову, 2005)

Возможны следующие варианты:

Вариант 1. Скорость изменения ландшафта приспособленности относительно медленная, что дает возможность виду в результате мутации достигнуть одного из локальных максимумов приспособленности, где вид вынужден задержаться на неопределенно долгое эволюционное время. Спуск в «долины приспособленности» запрещен естественным отбором (изоляция), а попадание на более высокие локальные максимумы приспособленности ограничено интенсивностью мутационного процесса⁵. Таким образом, у биологического вида нет эволюционной перспективы (рис. 10.1б).

Вариант 2. В этом случае сильны биотические связи – ландшафт приспособленности перестраивается быстрее, чем вид успевает добраться до ближайшего локального максимума (этот максимум успевает исчезнуть – ландшафт приспособленности практически «плывет под ногами»). Налицо эффект «Черной Королевы» Ван Валена, и виду подобно Алисе из Зазеркалья «приходится бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте». Несмотря на бурный характер эволюции, она также бесперспективна (рис. 10.1в).

⁵ «В горах кратчайший путь – с вершины на вершину, но для этого нужны длинные ноги» (Заратустра).

Вариант 3. Наконец, третий вариант, в котором, по мнению Вак (1996), для экосистемы остается только одна альтернатива: она должна быть помещена точно в критическую точку, которая разделяет эти две крайности, т.е. в точку фазового перехода между ними. Здесь виды могут извлекать пользу из изменения окружающей обстановки, которое позволяет им эволюционировать ко все большей и большей приспособленности, используя медленно изменяющееся окружение как камни для перехода реки. При этом достигнутый прогресс не будет уничтожаться слишком быстро меняющейся обстановкой. Итак, когда скорости мутационных процессов и изменений ландшафта приспособленности скоординированы, биологический вид имеет эволюционную перспективу, преодолевая локальные минимумы, продвигаться к все более высокой приспособленности (рис. 10.1г).

Резюме

В далеких от равновесия нелинейных системах возможно возникновение сложных целостных свойств посредством самоорганизации в критическое состояние. Идеи теории самоорганизованной критичности, являющейся ядром парадигмы сложности, уже нашли приложение в астрофизике, сейсмологии, экономике, географии, физике пленок и поверхностей, теории управления риском и ряде других областей. Анализ многочисленных самоорганизованных критических моделей показывает, что все они построены по одной и той же схеме, основанной на динамическом равновесии двух противоположенных процессов. Первый – это некий естественный путь развития элементов системы (увеличение локального наклона кучи песка), в то время как второй направлен на отбраковку – с возвращением к началу пути – тех из них, кто продвинулся по нему слишком далеко (осыпание неустойчивых ячеек). Существенно, что отбраковка излишне успешных элементов способствует развитию их соседей благодаря наличию взаимодействия между элементами (передача песчинок). Чтобы это взаимодействие могло охватить всю систему, скорость отбраковки должна быть много больше скорости развития (разделение временных масштабов релаксации и возмущения). Тогда равновесие процессов развития и отбраковки достигается в критической точке, где события едва происходят и система приобретает целостные свойства. Именно исключительная простота механизмов, лежащих в основе целостности, делает окружающий мир таким, какой он есть – полным сложных систем.

Как бы то ни было, нет никаких сомнений в дальнейшем расширении сферы применения теории самоорганизованной критичности. Будут создаваться новые модели и совершенствоваться методы их теоретического исследования. Однако никакие успехи роста «вширь» не отменяют необходимости развиваться «вглубь». Здесь пока сделано очень мало, и поле для исследований практически необъятно, что не может не внушать оптимизма.

Заключение

Мир, состоящий из чего-то единого, однородного и непрерывного, не может быть назван существующим, потому что в таком мире нет частей, а раз нет частей, то нет и целого. Существующий мир должен быть неоднородным и иметь части.

Даниил Хармс

Тонкий и точный афоризм Д. Хармса – поэта и философа, прекрасно характеризует временную и пространственную гетерогенность среды обитания, которая сегодня признается одним из важнейших свойств экосистем (Simberloff, 1980; Розенберг, Смелянский, 1997). Современная технологическая цивилизация базируется на *научной идеологии*, или *сциентизме* (англ. *science*). Эта идеология основана на вере в существование небольшого числа точно формулируемых законов природы, на основе которых все в природе предсказуемо и манипулируемо. Природа рассматривается как гигантская машина, которой можно управлять, если известен принцип ее функционирования. Ее основная догма – это вера в математизацию. Она (догма) утверждает, что все (или, по крайней мере, все существенное) в природе может быть измерено, превращено в числа или другие математические объекты, и что путем совершения над ними различных математических манипуляций можно предсказать и подчинить своей воле все явления природы и общества, и восходит к работам Г. Галилея, И. Канта, А. Пуанкаре. Именно на фоне этой идеологии происходил расцвет теоретической экологии в 20–40-е годы прошлого столетия.

А.М. Гиляров (1998) подчеркивает, что к этому времени сложилась диспропорция между накоплением эмпирического материала и слабым его осмыслением в рамках каких-либо обобщающих теорий. Потребность в такой теории была столь сильной, что экологи с готовностью ассимилировали результаты других наук, позиционируемых как «точные». В результате теоретическая основа экологии, сформулированная в 20–40-х годах XX века, представляла собой систему, в основном, дедуктивных построений, рассматривающих равновесные системы и их вероятное поведение при принятии некоторых простых допущений. Это в равной мере относится к простой логистической кривой Ферхюльста – Перла и к более сложным моделям взаимодействия популяций Лотки – Вольтерра, поскольку такая теория говорит только о принципиальной возможности, но не указывает, какая из многих возможностей фактически реализуется. Своеобразный ренессанс наблюдается в начале XXI века. В статье с провоцирующим названием «Есть ли общие законы в популяционной экологии?» П.В. Турчин (2002, с. 5) утверждает, что «...сходство между законом экспоненциального роста и законом инерции на самом деле паразитально». Действительно, оба «закона» определяют состоя-

ние системы при условии отсутствия каких-либо влияний на нее. Закон инерции говорит о том, как будет двигаться тело в отсутствие воздействия какой-либо силы. В свою очередь, экспоненциальный закон определяет характер роста (или сокращения) численности популяции при отсутствии экологических факторов, направленно воздействующих на размножение и смертность. Турчин подчеркивает, что оба закона не могут быть проверены прямым опытом. «Подобно тому, как мы не можем наблюдать тело, на которое не действуют никакие силы, мы не можем наблюдать и экспоненциально растущую популяцию (по крайней мере, сколь-либо продолжительное время). Ведь мы не можем долго поддерживать среду обитания всех организмов в стационарном состоянии... Фактически и закон Ньютона, и закон экспоненциального роста были выведены на основе умозрительных заключений, и только следствия этих законов проверяемы на эмпирическом материале» (Турчин, 2002, с. 5). Хорошо известно, что обращение к физическим аналогиям и закономерностям является распространенной практикой в экологических исследованиях. Тем не менее экологи, по мнению Турчина, и с этим трудно не согласиться, «...часто настаивают на вопросах, недостаточно продуманных или слишком запутанных, например, сколько видов должно быть в сообществе (насколько мне известно, физики тщательно избегают вопросов типа: сколько планет должно обращаться вокруг Солнца?)» (Турчин, 2002, с. 13).

В последнее время в научной методологии активизировался поиск терминов, обозначающих такое понятие как общий *шаблон* или *схему* реализации научного исследования (Шитиков и др., 2011). К таким представлениям можно отнести и латинскую *концепцию* (*conceptio* – понимание, система), и греческую *парадигму* (*παράδειγμα* – пример модель, образец). Наконец, В.Н. Тутубалин и др. (1999) продолжили этот поиск и предложили «учение о *колодках мышления*». Напомним, что «колодка», с одной стороны, – это нечто направляющее и организующее, а с другой – ограничитель излишней свободы. Приведем лишь несколько типичных примеров, характеризующих эти «метания в поисках истины».

Так, многие природные системы можно рассматривать как *самоорганизованные критические системы*. В частности предполагается, что экосистемы функционируют в состоянии устойчивого динамического равновесия на границе хаоса. Хотя скорости процессов в этих системах сбалансированы таким образом, чтобы оптимально использовать доступные ресурсы, даже незначительный дисбаланс в параметрах и скоростях может приводить на отдельных промежутках времени к хаотическому поведению и перестройке всей системы в целом или отдельных ее компонентов. Развитие этой концепции нашло свое отражение в различных математических моделях, в том числе модели нелинейной демографической динамики, представлении об экосистеме, как о «странном аттракторе» (Розенберг, 1985; Schaffer et al., 1986; Renshaw, 1991; Dennis et al., 1995; Dennis, 2002; Jørgensen et al., 1998).

Кроме того, экология имеет дело с принципиально нередуцируемыми иерархическими системами (Jørgensen et al., 1998; Алимов, 2000), где каждый элемент (функциональная единица) также представляет собой систему, которая, в свою очередь, является элементом системы более высокого уровня ор-

ганизации, *et cetèra*. Принцип иерархической организации сложных систем в целом (Флейшман, 1978, 1982; Розенберг и др., 1999) и биологических систем в частности (Allen, Starr, 1982; Rosenberg, 2006) развивается в неразрывной связи с проблемой характерных масштабов (Schneider, 2009), в пределах которых формируется структура определенного уровня. Например, А.И. Азовский (2001) проанализировал связь между характерными масштабами пространства и времени для естественных иерархических систем различной природы и показал, что имеющиеся данные хорошо аппроксимируются степенным соотношением, в котором параметром масштаба является экспонента Херста.

Наконец, согласно *теории прерывистого равновесия Элдриджа – Гулда* (Eldredge, Gould, 1972), эволюционный процесс происходит скачками, перемежающимися с длительными периодами, в которых не происходит существенных изменений. Экосистемы и сообщества, являющиеся, по сути, динамическими системами, проходят через следующие четыре характерные фазы адаптивного цикла (Carpenter et al., 2001):

- быстрого роста и активного использования ресурсов среды (*r*-фаза),
- консервации (стагнации; *K*-фаза),
- коллапса (разрушения, деструкции; *W*-фаза),
- обновления (реконструкции; *a*-фаза).

Наиболее важной особенностью этого цикла является существование относительно коротких периодов, в течение которых в системе происходят наиболее существенные изменения: *W*- и *a*-фаз. При этом исчезают и появляются новые компоненты (например виды), изменяются система связей и интегративные свойства. Более длительным периодам постепенного эволюционного развития системы соответствуют *r*- и *K*-фазы. Это позволяет провести, хотя бы в принципе, разделение переменных на быстрые и медленные и упростить тем самым модельное изучение систем, выделив характерные масштабы времен.

Эти примеры (а их перечень можно продолжить) имеют своей целью показать, что, несмотря на длинный и ветвистый путь, пройденный экологией, поиск универсальных закономерностей в организации сообществ, предпринятый А.М. Гиляровым (2010), равно как и вопрос П.В. Турчина (2002) о существовании общих законов в популяционной экологии, так же как и многие другие вопросы современной синэкологии, вновь и вновь возвращают нас к проблеме инвариантов в характеристике сообществ.

Процессы, которые лежат в основе динамики биологического разнообразия, являются комплексными и разнонаправленными. Эти процессы простираются от генетических вариаций в пределах отдельных геномов до ландшафтно-географических градиентов видов в масштабе всей Земли. Обширное количество деталей, которые были бы необходимы, чтобы описать всю эту сложность, превышают способность любого человеческого мозга, даже оснащенного современной компьютерной техникой. Как следствие, возникла необходимость найти какие-либо упрощенные способы осмыслить эту сложность, чтобы облегчить наше понимание структуры и механизмов развития экологических сообществ. Это побудило экологов к активной деятельности, связанной с изобретением новых «колодок» разной степени эфемерности. Поэтому следует согласиться с точкой зрения Halley et al. (2004), что ни одна

экологическая модель не может быть по-настоящему фрактальной, но фрактальные методы могут, тем не менее, явиться наиболее эффективным средством для описания и прогнозирования экологических моделей в различных масштабах.

Мы полагаем, что концепция самоподобия, красной нитью проходящая через всю книгу, может рассматриваться как одна из таких «колодок». Недаром о фрактальной геометрии говорят не как о «чистой» геометрической теории, а скорее как о новом взгляде на хорошо известные вещи, заставляющем по-новому воспринимать привычный «евклидовый» мир.

Формально фрактальный формализм применим только для описания объектов с бесконечным диапазоном скейлинга (самоподобным поведением в бесконечно широком диапазоне размеров). Между тем экологические системы и их компоненты, в частности сообщества, представляют собой конечные системы с ограниченным диапазоном скейлинга, что определяет интерес к ним как в плане теоретического обоснования, так и практического применения. Тем не менее, фрактальное описание структуры сообщества оказалось полностью совместимым с прокрустовым ложем теоретической синэкологии. Конструктивность фрактального подхода обусловлена методологическим единством обобщенных фрактальных размерностей и канонических показателей разнообразия. Другой важный аспект рассматриваемой проблемы связан с понятием «пангеометризма», введенным В.В. Налимовым, 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).

Действительно, как мы неоднократно отмечали, график мультифрактального спектра (спектра сингулярностей) есть геометрическое место точек, соответствующих бесконечному набору обобщенных фрактальных размерностей, включающих, в качестве нормированных эквивалентов, все известные показатели видовой структуры сообщества, заданные в пространстве p_i . Другими словами, мультифрактальный спектр является не только *обобщенным геометрическим образом* видовой структуры сообщества, но и средством ее визуализации¹. Этот результат можно рассматривать как новацию в теоретической экологии, позволившую средствами мультифрактального формализма получить геометрический образ видовой структуры сообщества, ранее не достижимый методами и средствами классической синэкологии.

Мы полагаем, что методологическое значение принципа самоподобия является руководящим для анализа видовой структуры биотических сообществ и носит системообразующий принцип. Известно, что выживание организмов достигается различными биологическими механизмами: конкуренцией, размножением, адаптациями и т.д. В сообществе виды могут вымирать поодиночке, но выживают только совместно. Можно предположить, что поддержание сообществом самоподобной (фрактальной) видовой структуры способ-

¹ Рюэль (2001, с. 59) отмечает, что «одной из самых всеобъемлющих математических идей является идея *геометризации*, что, в сущности, означает визуальное представление всех вещей как точек пространства».

ствуется на основе самоорганизации совместному выживанию популяций разных видов, поскольку соответствует нахождению сообщества в гомеостатическом диапазоне экологических параметров. Таким образом, есть основания полагать, что самоподобие, или фрактальность может служить имманентной характеристикой структуры сообщества, отражающей его адаптивные свойства как целостного эволюционного образования.

В практическом аспекте 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 экспертных оценок результатов процесса биоманипулирования природными и искусственными биосистемами. Заслуживает внимания и попытка использовать фрактальные свойства биообъектов в процедуре биоиндикации. Так, показано, что значение фрактальной размерности талломов лишайников уменьшается при увеличении степени загрязнения атмосферного воздуха в местах произрастания (Красногорская и др., 2004).

Рискуя вызвать заслуженное недовольство коллег-экологов, вновь обратимся к физическим аналогиям. Напомним, что 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. Все эти рассуждения справедливы для центрального объекта синэкологии – сообщества. Таким образом, рассмотренный мультифрактальный формализм и связанные с ним геометрические образы играют конструктивную роль в изучении структурно-функциональной организации сообществ.

К сожалению, в науке, как и в других формах жизни общества, мода играет важную, но не всегда конструктивную роль. Как правило, специализированные темы или проблемы быстро входят в моду и, на сравнительно короткий срок, привлекают внимание специалистов, из которых многие мотивированы не столько новыми идеями, сколько возможными дивидендами. Такое положение вещей отнюдь не способствует повышению качества интеллектуальной атмосферы. Все это имеет отношение и к фрактальной парадигме, поэтому покоримся судьбе в «лице» самого беспристрастного и объективного судьи – времени.

Ну, а насколько нам удалось быть убедительными в попытке применения мультифрактального анализа к структуре биологического сообщества, а также эмпирической верификации такого подхода на материале различных сообществ, и удалось ли вообще, – судить читателю.

Список литературы

- Азовский А.И. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 6. С. 451–459.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В. Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. АН. 1997. Т. 356. № 5. С. 713–715.
- 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., Бурковский И.В., Колобов М.Ю., Кучерук Н.В., Сабурова М.А., Сапожников Ф.В., Удалов А.А., Чертопруд М.В. О самоподобном характере пространственной структуры сообществ литорального макро- и микробентоса // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. С. 180–194.
- Акатов В.В. 60 лет теории динамического равновесия островной биогеографии: проблемы, тестирования, результаты полевых исследований, прикладное значение // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. С. 163–182.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Амосов А.А., Дубинский Ю.А., Копченова Н.В. Вычислительные методы для инженеров. М.: Высшая школа, 1994. 544 с.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Пятиязычный словарь названий животных. Амфибии и рептилии. Латинский – русский – английский – немецкий – французский / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Русский язык, 1988. 560 с.
- Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 756 с.
- Арманд А.Д., Кушнарера Г.В. Переход экосистем через критические состояния в пространстве // В кн.: Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. С. 75–138.
- Арнольд В.И. Геометрические методы в теории обыкновенных дифференциальных уравнений. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2000. 400 с.
- Арнольди Л.В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урал и их экологическое распределение и хозяйственное значение // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР. 1952. Т. 6. С. 11–44.
- Бак П., Чен К. Самоорганизованная критичность // В мире науки. 1991. № 3. С. 16–24.
- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-B87. 63 с.
- Бартлетт М.С. Введение в теорию случайных процессов. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1958. 384 с.

- Бахвалов Н.С., Жидков Н.П., Кобельков Г.М. Численные методы. М.: Наука, 1987. 598 с.
- Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22–38.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. В 2-х томах. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Богатых В.А. Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. С. 243–255.
- Божокин С.В., Паршин Д.А. Фракталы и мультифракталы. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 128 с.
- Борн М. Физика в жизни моего поколения. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1963. 535 с.
- Булгаков Н.Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов // Усп. соврем. биол. 2002. Т. 122. № 2. С. 115–135.
- Буховец А.Г. Системный подход и ранговые распределения в задачах классификации // Вестник Воронежского государственного университета. Серия экономика и управление. 2005. № 1. С. 130–142.
- Вернадский В.И. Философские мысли натуралиста. М.: Наука, 1988. 520 с.
- Вигнер Е. Этюды о симметрии. М.: Мир, 1971. 318 с.
- Владимиров В.А., Воробьев Ю.Л., Малинецкий Г.Г., Подлазов А.В. и др. Управление риском. Риск, устойчивое развитие, синергетика. М.: Наука, 2000. 432 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Встовский Г.В., Колмаков А.Г., Бунин И.Ж. Введение в мультифрактальную параметризацию структур материалов. М.–Ижевск: ИКИ, 2001. 116 с.
- Газале М. Гномон. От фараонов до фракталов. М.–Ижевск: ИКИ, 2002. 272 с.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжский экол. журн. 2004. № 3. С. 227–245.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. Фрактальная структура перколяционного кластера и пространственное распределение доминантных видов // Докл. АН. 2006а. Т. 408. № 4. С. 560–563.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Изв. Самарского научного центра РАН. 2006б. Т. 8. № 1. С. 70–79.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 2. С. 115–124.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Усп. соврем. биол. 2008а. Т. 128. № 1. С. 21–34.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И., Дмитриев А.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья // Экология. 2008б. № 6. С. 456–461.

- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Солнцев Л.А., Снегирева М.С., Розенберг Г.С., Евланов И.А., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих Самарской Луки // Докл. АН. 2009. Т. 427. № 5. С. 703–706.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Снегирева М.С., Солнцев Л.А., Федюнин В.А., Якимов В.Н. Фрактальная характеристика видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Среднего Урала // Докл. АН. 2010а. Т. 434. № 6. С. 838–841.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А., Саксонов С.В., Снегирева М.С. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журн. общ. биол. 2010б. Т. 71. № 2. С. 115–130.
- Гелашвили Д.Б., Солнцев Л.А., Якимов В.Н., Суходольская Р.А., Хабибуллина Н.Р., Иудин Д.И., Снегирева М.С. Фрактальный анализ видовой структуры карбидокомплексов урбанизированных территорий (на примере города Казани) // Поволжский экол. журн. 2011. № 4. С. 407–420.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Шурганова Г.В., Охупкин А.Г., Старцева Н.А., Пухнаревич Д.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 3. С. 327–335.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 190 с.
- Гиляров А.М. Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. 1998. № 3. С. 73–82.
- Гиляров А.М. Связь биоразнообразия с продуктивностью – наука и политика // Природа. 2001. № 2. С. 20–24.
- Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 386–401.
- Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.
- Гиляров М.С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 280 с.
- Гиляров М.С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 9–18.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Гроф С. За пределами мозга. М.: ИТП, 1993. 498 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Дмитриева И.Н. Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) севера лесостепи Приволжской возвышенности: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2006. 24 с.
- Дорофеев Ю.В. Динамика населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации и урбанизации // Проблемы энтомологии в России. Т. 1. СПб.: ЗИН РАН, 1998. С. 119.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Изд. дом «Вильямс», 2007. 912 с.

- Дремин И.М., Иванов О.В., Нечитайло В.А. Вейвлеты и их использование // Усп. физ. наук. 2001. Т. 171. С. 465–501.
- Емельянов А.Ф., Расницын А.П. Систематика, филогения, кладистика // Природа. 1991. № 7. С. 26–37.
- Ермилов С.Г. Особенности населения орибатидных клещей крупного промышленного центра (город Нижний Новгород): Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2004. 24 с.
- Ермилов С.Г. Итоги исследований орибатидных клещей (Acari, Oribatida) нижегородскими акарологами. Н. Новгород: Поволжье, 2008. 74 с.
- Ефремова Т.Ф. Новый словарь русского языка. Толково-словообразовательный. М.: Дрофа, Русский язык, 2000. 1233 с.
- Жеребцов А.К. Определитель жужелиц Республики Татарстан. Казань: Форт-Диалог, 2000. 74 с.
- Животовский Л.А. Показатели внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. С. 828–836.
- Жиков В.В. Фракталы // Соросовский образовательный журн. 1996. № 12. С. 109–117.
- Заварзин Г.А. Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя // В кн.: Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 97–119.
- Зельдович Я.Б., Соколов Д.Д. Фракталы, подобие, промежуточная асимптотика // Усп. физ. наук. 1985. Т. 146. № 3. С. 493–506.
- Иванов С.С., Михайловский Г.Е. Мультифрактальные свойства внутривидовой изменчивости содержания фитопланктона в Белом море // Океанология. 1996. Т. 36. С. 875–882.
- Иванова А.В., Розенберг Г.С., Саксонов С.В. Опыт количественного анализа флористического разнообразия и флористической структуры Самарской Луки // Экология. 2006. № 5. С. 332–339.
- Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (Ч. 1. Adaphaga и Muxorhaga). Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т, 2002. 71 с.
- Исаева В.В. Фрактальные и хаотические паттерны в морфологии животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение 1. 2009. С. 199–218.
- Иудин Д.И. Эффекты направленной перколяции в экологических системах со случайным размножением и распадом // Изв. Самарского научного центра РАН. 2005. Т. 1. С. 248–251.
- Иудин Д.И. Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ: Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. 40 с.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б. Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Матер. науч. конф. «Проблемы регионального экологического мониторинга». Н. Новгород, 2002. С. 49–52.
- Иудин Д.И., Копосов Е.В. Фракталы: от простого к сложному. Н. Новгород: ННГАСУ, 2012. 200 с.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389. № 2. С. 279–282.

- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А., Якимов В.Н. Биологические и экологические аспекты теории перколяции // Усп. соврем. биол. 2010. Т. 130. С. 446–460.
- Капра Ф. Дао физики. Исследование параллелей между современной физикой и мистицизмом Востока. СПб.: ОРИС, 1994. 304 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1998. 227 с.
- Касахара К. Механика землетрясений. М.: Мир, 1985. 264 с.
- Кафанов А.И., Суханов В.В. О зависимости между числом и объемом таксонов // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 3. С. 345–350.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 232 с.
- Китаев А., Шень А., Вялый М. Классические и квантовые вычисления. М.: МЦНМО, 1999. 192 с.
- Клименко В.В., Климанов В.А., Федоров М.В. История средней температуры Северного полушария за последние 11000 лет // Докл. АН. 1996. Т. 348. № 1. С. 111–114.
- Колмогоров А.Н. Интерполирование и экстраполирование стационарных случайных последовательностей // Изв. АН СССР. Серия математическая. 1941. Т. 5. № 1. С. 3–14.
- Коломыц Э.Г., Юнина В.П., Сидоренко М.В., Воротников В.П. Экосистемы хвойного леса на зональной границе: организация, устойчивость, антропогенная динамика. Н. Новгород: ИЭВБ РАН, 1993. 347 с.
- Кольцова Т.И., Лихачева Н.Е., Федоров В.Д. О количественной обработке проб фитопланктона. I. Сравнение объемов выборок при исследовании различных структурных характеристик морского фитопланктона // Биол. науки. 1979. № 6. С. 96–100.
- Коросов А.В. Принцип эмерджентности в экологии // Принципы экологии. Научный электронный журн. 2012. № 3. С. 79–86 [<http://ecopri.ru/journal/article.php?id=1481>]
- Крамаренко С.С. Математические методы в экологии: методы оценки обилия и пространственной структуры популяции // В кн.: Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. VI. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. С. 117–146.
- Красногорская Н.Н., Цвиленева Н.Ю., Миннуллина Г.Р., Журавлёва С.Е. Способ оценки степени атмосферного загрязнения с помощью лишайников. Патент RU 2260934 C1, 04.19.2004.
- Криволицкий Д.А. Панцирные клещи как индикатор почвенных условий // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. 1978. Т. 5. С. 70–134.
- Кроновер Р.М. Фракталы и хаос в динамических системах. Основы теории. М.: Постмаркет, 2000. 352 с.
- Кудрин Б.И. Мои семь отличий от Ципфа // Общая и прикладная ценология. 2007. № 4. С. 25–33.
- Кузнецов С.П. Динамический хаос (курс лекций). М.: Физматлит, 2001. 296 с.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 300 с.

- Лакатос И. Фальсификация и методология научно-исследовательских программ. М.: Медиум, 1995. 123 с.
- Ланге О. Введение в эконометрику. М.: Прогресс, 1964. 295 с.
- Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с.
- Лихачева Н.Е., Левич А.П., Кольцова Т.И. О количественной обработке проб фитопланктона. II. Ранговые распределения численности фитопланктона пролива Вилькицкого // Биол. науки. 1979. № 9. С. 102–106.
- Мазей Ю.А. О видовом богатстве сообщества как функции объема выборки // Матер. VIII Всерос. попул. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 214–215.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Малинецкий Г.Г. Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент. Введение в нелинейную динамику. М.: Наука, 1997. 255 с.
- Мальшев Л.И. Флористическое богатство СССР // В кн.: Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука, 1994. С. 34–87.
- Мандельброт Б. Теория информации и психолингвистическая теория частот слов // В кн.: Математические методы в социальных науках. М.: Прогресс, 1973. С. 316–337.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: ИКИ, 2002. 656 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 254 с.
- Маргалев Р. Перспективы в экологической теории. Тольятти: ИЭВБ РАН, Кассандра, 2011. 122 с.
- Марков А.В., Коротаев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 1. С. 1–12.
- Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 3. С. 175–194.
- Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонов И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.-Л., Вентурино Э., Мальхе Х., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Усп. физ. наук. 2002. Т. 172. № 1. С. 31–66.
- Мейен С.В. Сравнение темпов и форм эволюции высших растений в экваториальных и внеэкваториальных биотах геологического прошлого // В кн.: Макроэволюция. М.: Наука, 1984. С. 157–158.
- Мелехина Е.Н., Криволуцкий Д.А. Список видов панцирных клещей Республики Коми. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 1999. 24 с.
- Миркин Б.М. Еще раз об организмизме в фитоценологии // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 3–13.
- Миркин Б.М. Экология растительности сельскохозяйственных земель Башкирии. Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1990. 128 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 3. С. 71–137.

- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Михайлов А.С., Упоров И.В. Критические явления в средах с размножением, распадом и диффузией // Усп. физ. наук. 1984. Т. 144. № 1. С. 79–112.
- Мокеева О.Д. К вопросу об изменении климата. Вековой ход средней температуры воздуха и сумм осадков по Нижнему Новгороду // В кн.: Проблемы гидрометеорологии и мониторинга загрязнения окружающей природной среды в бассейне великих рек. СПб.: Гидрометеоиздат, 2005. С. 333–335.
- Морозов А.Д. Введение в теорию фракталов. М.–Ижевск: ИКИ, 2002. 160 с.
- Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // Биосфера. 2011. Т. 3. № 2. С. 190–207.
- Мэгаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Налимов В.В. В поисках иных смыслов. М.: Прогресс, 1993. 278 с.
- Налимов В.В. Геометризация биологических представлений: вероятностная модель эволюции // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 5. С. 437–448.
- Овчинников Ю.А. Биоорганическая химия. М.: Просвещение, 1987. 815 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю. Экология. В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Павлинов И.Я. Классификация как гипотеза: вхождение в проблему // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 4. С. 411–424.
- Павлинов И.Я. Слово о современной систематике // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. 1996. Т. 34. С. 7–54.
- Павлинов И.Я. Концепции систематики и концепции биоразнообразия: проблема взаимодействия // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 4. С. 362–366.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. 2003. Т. 46. С. 3–297.
- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: КМК, 2005. 391 с.
- Павлов А.Н., Анищенко В.С. Мультифрактальный анализ сложных сигналов // Усп. физ. наук. 2007. Т. 177. № 8. С. 859–876.
- Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. М.: Мир, 1993. 176 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
- Песин Я.Б. Теория размерности и динамические системы: современный взгляд и приложения. М.–Ижевск: ИКИ, 2002. 404 с.
- Подлазов А.В. Теория самоорганизованной критичности – наука о сложности // В кн.: Будущее прикладной математики. Лекции для молодых исследователей. М.: Эдиториал УРСС, 2005. С. 404–426.
- Поздняков А.А. Проблема индивидуальности в таксономии // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 1. С. 55–64.
- Поздняков А.А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 4. С. 326–335.
- Полани М. Личностное знание. М.: Прогресс, 1985. 344 с.
- Поппер К.Р. Предположения и опровержения: Рост научного знания. М.: АСТ, Ермак, 2004. 638 с.

- Пригожин И. Конец определенности, время, хаос и новые законы природы. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2000. 205 с.
- Пригожин И., Кондепуди Д. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур. М.: Мир, 2002. 461 с.
- Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1978. 416 с.
- Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П. Позвоночные животные Нижегородской области. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. 544 с.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 1. С. 5–43.
- Пухнаревич Д.А. Структурно-функциональная организация макрозообентоса малых водоемов урбанизированного ландшафта (на примере городов Нижний Новгород и Дзержинск): Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2003. 24 с.
- Пшеницына Л.Б., Резникова Ж.И., Сергеев М.Г. Количественные методы исследования экологии насекомых. Новосибирск: Новосибирский госуниверситет, 1993. 76 с.
- Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК, 2005. 348 с.
- Ратнер В.А., Шамин В.В. Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологической функции. Соответствие общих свойств генетических процессов и конструктивных особенностей коллективов макромолекул // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 1. С. 51–61.
- Розенберг Г.С. Странный аттрактор в модели растительного сообщества на ранней стадии сукцессии // Тез. докл. Всесоюз. шк. «Математическое моделирование в биоценологии». Петрозаводск: АН СССР, 1985. С. 199–201.
- Розенберг Г.С. Устойчивость экосистем и ее математическое описание // В кн.: Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. Уфа: БФАН СССР, 1986. С. 120–130.
- Розенберг Г.С. Анализ определений понятия «экология» // Экология. 1999. № 2. С. 89–98.
- Розенберг Г.С. О путях построения теоретической экологии // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 1. С. 14–27.
- Розенберг Г.С. Экология и физика: параллели или сети (продолжение дискуссии) // Биосфера. 2011. Т. 3. № 3. С. 296–303.
- Розенберг Г.С., Смелянский И.Э. Экологический маятник (смена парадигм в современной экологии) // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 4. С. 5–19.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. 396 с.
- Рубин А.Б. Биофизика. В 2-х томах. М.: МГУ, 2004. Т. 1. 448 с. Т. 2. 468 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Рюэль Д. Случайность и хаос. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 192 с.

- Рябинин Н.А., Паньков А.Н. Каталог панцирных клещей Дальнего Востока России. Ч. II. Континентальная часть Дальнего Востока. Владивосток–Хабаровск: Изд-во ДВО РАН, 2002. 92 с.
- Саксонов С.В. Самаролукский флористический феномен. М.: Наука, 2006. 263 с.
- Свешников А.А. Прикладные методы случайных функций. М.: Наука, 1968. 172 с.
- Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
- Смуров А.В., Полищук Л.В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статистические и динамические аспекты // М.: Изд-во МГУ, 1989. 327 с.
- Старцева Н.А. Состав и структура фитопланктона малых водоемов урбанизированного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода): Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2002. 24 с.
- Турчин П.В. Есть ли общие законы в популяционной экологии? // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 1. С. 3–14.
- Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г. Математическое моделирование в экологии (Историко-методологический анализ). М.: Языки русской культуры, 1999. 208 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Уоссерман Ф. Нейрокомпьютерная техника. М.: Мир, 1992. 240 с.
- Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложение и перспективы развития // В кн.: Система. Симметрия. Гармония. М.: Мысль, 1988. С. 38–124.
- Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.
- Федер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991. 214 с.
- Федоров В.Д. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня // В кн.: Человек и биосфера. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ, 1979. С. 17–41.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- Федюнин В.А. К динамике численности наездников-ихневмонид Висимского заповедника // Экология. 2008. № 3. С. 237–240.
- Фейерабенд П. Против метода: очерк анархистской теории познания. М.: АСТ, Хранитель, 2007. 416 с.
- Филиппов А.Э. Дискретное видообразование и закон Виллиса // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 3. С. 410–418.
- Флейшман Б.С. Системные методы в экологии // В кн.: Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа: ИБ БФАН СССР, 1978. С. 7–28.
- Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обзорение прикладной и промышленной математики. 1994. Т. 1. Вып. 6. С. 988–1008.

- Хайтун С.Д. Феномен человека на фоне универсальной эволюции. М.: Ком-Книга, 2005. 536 с.
- Хакен Г. Синергетика. М.: Мир, 1980. 406 с.
- Хакен Г. Тайны природы. Синергетика: наука о взаимодействии. М.–Ижевск: ИКИ, 2003. 320 с.
- Хаусдорф Ф. Теория множеств. М.–Л.: ОНТИ, 1937. 304 с.
- Хэйек Л.-Э.С. Анализ данных по биоразнообразию земноводных // В кн.: Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: КМК, 2003. С. 221–284.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.
- Чайковский Ю.В. Познавательные модели, плюрализм и выживание // Путь. Международный филос. журн. 1992. № 1. С. 62–108.
- Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: КМК, 2006. 712 с.
- Чертопруд М.В., Азовский А.И. Размещение макрозообентоса Беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. С. 47–63.
- Численко Л.Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 3. С. 348–358.
- Чупов В.С. Анализ отражения эволюционного процесса в системе современных организмов // Усп. соврем. биол. 2001. Т. 121. С. 241–251.
- Шаталкин А.И. Иерархии в систематике. Теоретико-множественная модель // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 3. С. 277–290.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. В 2-х кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с. Кн. 2. 337 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Абросимова Э.В. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 3. С. 256–267.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. В 2-х томах. М.: Мир, 1982. Т. 1. 416 с. Т. 2. 384 с.
- Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 528 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.
- Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2007. 40 с.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Методы выделения и идентификации сообществ гидробионтов // В кн.: Экологический мониторинг. Методы био-

- логического и физико-химического мониторинга. Ч. VII. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2011. С. 121–155.
- Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. М.: Мир, 1982. 270 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Мир, 1960. 230 с.
- Эфрос А.Л. Физика и геометрия беспорядка. М.: Наука, 1982. 176 с.
- Яблонский А.И. Математические модели в исследовании науки. М.: Наука, 1986. 352 с.
- Якимов В.Н. Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2007. 24 с.
- Якимов В.Н., Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И. Применение мультифрактального формализма для анализа видовой структуры // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 2. С. 94–99.

- Adler P.B., Lambers J., Levine J.M. A niche for neutrality // *Ecol. Letters*. 2007. V. 10. P. 95–104.
- Agustí J., Cabrera L., Garcés M., Llenas M. Mammal turnover and global climate change in the Late Miocene terrestrial record of the Vallès-Penedès Basin (NE Spain) // In: *Hominoid evolution and climate change in Europe*. V. 1: The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. P. 397–412.
- Akçakaya H.R., Halley J.M., Inchausti P. Population-level mechanisms for red-dened spectra in ecological time series // *J. Animal Ecology*. 2003. V. 72. № 4. P. 698–702.
- Alados C.L., Pueyo Y., Giner M.L., Navarro T., Escos J., Barroso F., Cabezudo B., Emlend J.M. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns // *Ecological Modelling*. 2003. V. 163. P. 1–17.
- Albert R., Barabasi A.L. Statistical mechanics of complex networks // *Rev. Mod. Phys.* 2002. V. 74. P. 47–97.
- Allen T.F.H., Starr T.B. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1982. 310 p.
- Alonso D., Etienne R.S., McKane A.J. The merits of neutral theory // *Trends Ecol. Evol.* 2006. V. 21. P. 451–457.
- Alonso D., McKane A.J. Sampling Hubbell's neutral model of biodiversity // *Ecol. Letters*. 2004. V. 7. P. 901–910.
- Anderson A.N., McBratney A.B. Soil aggregates as mass fractals // *Australian J. Soil Research*. 1995. V. 33. P. 757–772.
- Armstrong A.C. On the fractal dimensions of some transient soil properties // *J. Soil Science*. 1986. V. 37. P. 641–652.
- Arrhenius O. Species and area // *J. Ecol.* 1921. V. 9. P. 95–99.
- Arrhenius O. Statistical investigations in the constitution of plant associations // *Ecology*. 1923. V. 4. P. 68–73.
- Artificial Life* / Ed. C.G. Langton / Reading, MA: Addison–Wesley, 1989.
- Artificial Life II* / Eds. C.G. Langton, C. Taylor, J.D. Farmer, S. Rasmussen / Reading, MA: Addison–Wesley, 1992.
- Auerbach F. Das Gesetz der Bevölkerungskonzentrationen // *Peterman's Mitteilungen*. 1913. Bd. 59. S. 74–76.
- Azovsky A.I. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // *Web. Ecol.* 2000. V. 1. P. 28–34.
- Azovsky A.I. Structural complexity of species assemblages and spatial scale of community organization: A case study of marine benthos // *Ecol. Complex.* 2009. V. 6. P. 308–315.
- Azovsky A.I. Species–area and species–sampling effort relationships: disentangling the effects // *Ecography*. 2011. V. 34. P. 18–30.
- Azovsky A.I., Chertoprood M.V., Kucheruk N.V., Rybnikov P.V., Sapozhnikov F.V. Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // *Marine Biology*. 2000. V. 136. P. 581–590.
- Bak P. *How nature works: The science of self–organized criticality*. New York: Springer-Verlag, 1996. 212 p.

- Bak P., Chen K. A forest-fire model and some thoughts on turbulence // *Phys. Lett. A*. 1990. V. 147. P. 297–300.
- Bak P., Sneppen K. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution // *Phys. Rev. Lett.* 1993. V. 71. P. 4083–4086.
- Bak P., Tang C., Wiesenfeld K. Self-organized criticality // *Phys. Rev. A*. 1988. V. 38. P. 364–374.
- Bak P., Flyvbjerg H., Laurrup B. Coevolution in a rugged fitness landscape // *Phys. Rev. A*. 1992. V. 46. P. 6724–6730.
- Barnsley M. *Fractals everywhere*. Boston: Academic Press, 1988. 394 p.
- Bashan A., Bartsch R., Kantelhardt J., Havlin S. Comparison of detrending methods for fluctuation analysis // *Physica. A: Statist. mech. and its appl.* 2008. V. 387. P. 5080–5090.
- Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree // *Ecol. Letters*. 2006. V. 9. P. 569–574.
- Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic Foramenifera in deep sea sediments // *Science*. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
- Berntson G.A., Stall P. Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating the fractal dimensions of real-world structures // *Proc. R. Soc. B*. 1997. V. 264. P. 1531–1537.
- Bézier A., Annaheim M., Herbinière J., Wetterwald C., Gyapay G., Bernard-Samain S., Wincker P., Roditi I., Heller M., Belghazi M., Pfister-Wilhem R., Perriquet G., Dupuy C., Huguet E., Volkoff A.N., Lanzrein B., Drezen J.M. Polydnnaviruses of braconid wasps derive from an ancestral nudivirus // *Science*. 2009. V. 323. P. 926–930.
- Borda-de-Agua L., Hubbell S.P., McAllister M. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis // *Am. Nat.* 2002. V. 159. P. 138–155.
- Borda-de-Agua L., Borges P.A.V., Hubbell S.P., Pereira H.M. Spatial scaling of species abundance distributions // *Ecography*. 2012. V. 35. P. 549–556.
- Bossuyt B., Hermy M. Species turnover at small scales in dune slack plant communities // *Basic and Applied Ecology*. 2004. V. 5. P. 321–329.
- Box G.E.P., Jenkins G.M. *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. San Francisco: Holden-Day, 1976. 785 p.
- Boyce C.K., Brodribb T.J., Field T.S., Zwieniecki M.A. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative // *Proc. Roy. Soc. B*. 2009. V. 276. P. 1771–1776.
- Bradbury R.H., Reichelt R.E. Fractal dimension of a coral reef at ecological scales // *Marine Ecol. Progr. Ser.* 1983. V. 10. P. 169–171.
- Bradford S.C. Sources of information on specific subjects // *Engineering*. 1934. V. 26. P. 85–86.
- Bradford S.C. *Documentation*. London: Crosby Lockwood & Son, 1948. 156 p.
- Brillouin L. *Science and information theory*. New York: Academic Press, 1956. 320 p.
- Broadbent S.R., Hammersley J.M. Percolation processes. I. Crystals and mazes // *Proc. Camb. Phil. Soc.* 1957. V. 53. P. 629–641.
- Brose U., Ostling A., Harrison K., Martinez N.D. Unified spatial scaling of species and their trophic interactions // *Nature*. 2004. V. 428. P. 167–171.

- Brown J.H., Gibson A.C. Biogeography. St. Louis (USA): Mosby, 1983. 643 p.
- Browne R.A. Lakes as islands: biogeographic distributions, turnover rates, and the species composition in the lakes of central New York // *J. Biogeography*. 1981. V. 8. P. 75–83.
- Bunde A., Halvin S. Fractals and disordered systems. Berlin: Springer-Verlag, 1995a. 408 p.
- Bunde A., Halvin S. Fractals in science. Berlin: Springer-Verlag, 1995b. 298 p.
- Burlando B. The fractal dimension of taxonomic systems // *J. Theor. Biol.* 1990. V. 146. P. 99–114.
- Burlando B. The Fractal geometry of evolution // *J. Theor. Biol.* 1993. V. 163. P. 161–172.
- Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and multimodel inference: a practical-theoretic approach. New York: Springer, 2002. 488 p.
- Caccia D.C., Percival D., Cannon M.J., Raymond G., Bassingthwaigthe J.B. Analyzing exact fractal time series: Evaluating dispersal analysis and rescaled range methods // *Physic. A*. 1997. V. 246. P. 609–632.
- Caniego F.J., Espejo R., Martin M.A., San Jose F. Multifractal scaling of soil spatial variability // *Ecol. Model.* 2005. V. 182. P. 291–303.
- Caniego F.J., Ibanez J.J., Martinez F.S.J. Self-similarity of pedotaxa distributions at the planetary scale: A multifractal approach // *Geoderma*. 2006. V. 134. P. 306–317.
- Cannon M.J., Percival D.B., Caccia D.C., Raymond G.M., Bassingthwaigthe J.B. Evaluating scaled windowed variance methods for estimating the Hurst coefficient of time series // *Physica. A*. 1997. V. 241. P. 606–626.
- Carleton A.M. Methodology in climatology // *Annals, association of american geographers*. 1999. V. 89. P. 713–735.
- Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2000. V. 31. P. 343–366.
- Chesson P., Warner R.R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems // *Am. Nat.* 1981. V. 117. P. 923–943.
- Chhabra A., Jensen R.V. Direct determination of the $f(\alpha)$ singularity spectrum // *Phys. Rev. Lett.* 1989. V. 62. P. 1327–1330.
- Chhabra A.B., Meneveau C., Jensen R.V., Sreenivasan K.R. Direct determination of the $f(\alpha)$ singularity spectrum and its application to fully developed turbulence // *Phys. Rev. A*. 1989. V. 40. P. 5284–5294.
- Clark J.S. Beyond neutral science // *Trends Ecol. Evol.* 2009. V. 24. P. 8–15.
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., LaFrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Manokaran N., Sukumar R., Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species // *Science*. 2000. V. 288. P. 1414–1418.
- Connell J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // In: *Dynamics of populations / Eds. P.J. den Boer, G.R. Gradwell*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. P. 298–310.
- Connor E.F., McCoy E.D. The statistics and biological of the species – area relationship // *Am. Nat.* 1979. V. 113. P. 791–833.

- Costello M.J., May R.M., Stork N.E. Can we name Earth's species before they go extinct? // *Science*. 2013. V. 339 P. 413–416.
- Crawford J.W., Young I.M. A multiple scaled fractal tree // *J. Theor. Biol.* 1990. V. 145. P. 199–206.
- Decaestecker E., Gaba S., Raeymaekers J.A.M., Stoks R., Van Kerckhoven L., Ebert D., De Meester L. Host-parasite «Red Queen» dynamics archived in pond sediment // *Nature*. 2007. V. 450. P. 870–873.
- Delignieres D., Ramdani S., Lemoine L., Torre K., Fortes M. Fractal analyses for «short» time series: A re-assessment of classical methods // *J. Math. Psychology*. 2006. V. 50. P. 525–544.
- DeLong J.P., Okie J.G., Moses M.E., Sibly R.M., Brown J.H. Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life // *Proc. Nat. Acad. Sciences*. 2010. V. 107. P. 12941–12945.
- Dengler J. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation // *J. Biogeography*. 2009. V. 36. P. 728–744.
- Dennis B. Allee effects and stochastic populations // *Oikos*. 2002. V. 96. P. 389–401.
- Dennis B., Desharnais R., Cushing J., Costantino R. Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments // *Ecol. Monogr.* 1995. V. 65. P. 261–281.
- Desender K., Dufrière M., Loureau M., Luff M.L., Maelfait J.-P. Carabid beetles: ecology and evolution. Dordrecht: Kluwer, 1994. 345 p.
- Dewdney A.K. A general theory of the sampling process with applications to the 'veil line' // *Theor. Popul. Biol.* 1998. V. 54. P. 294–302.
- Diamond J.M., May R.M. The species-area relation for bird of the Solomon Archipelago // *Proc. Nat. Acad. Sciences*. 1976. V. 73. P. 262–266.
- Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // *The American Biology Teacher*. 1973. V. 35. P. 125–129.
- Dornelas M., Connolly S.R. Hughes T.P. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity // *Nature*. 2006. V. 440. P. 80–82.
- Drakare S., Lennon J.J., Hillebrand H. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships // *Ecol. Letters*. 2006. V. 9. P. 215–227.
- Du H., Tang M., Zhou G., Xu W., Liu E., Shi Y. Spatial scale dependence of the species diversity in Tianmu Mountain and its relationship with spatial patterns by using multifractal analysis // *Acta Ecologica Sinica*. 2007. V. 27. P. 5038–5049.
- Eke A., Hermán P. Fractal analysis of spontaneous fluctuations in human cerebral hemoglobin content and its oxygenation level recorded by NIRS // *Adv. Exp. Med. Biol.* 1999. V. 471. P. 49–55.
- Eke A., Herman P., Bassingthwaight J.B., Raymond G.M., Percival D.B., Cannon M., Balla I., Ikrényi C. Physiological time series: Distinguishing fractal noises from motions // *Pflügers Archives*. 2000. V. 439. P. 403–415.
- Eke A., Hermann P., Kocsis L., Kozak L.R. Fractal characterization of complexity in temporal physiological signals // *Physiological Measurement*. 2002. V. 23. P. R1–R38.

- Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology* / Ed. T.J.M. Schopf. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972. P. 82–115.
- Etienne R.S., Alonso D. A dispersal-limited sampling theory for species and alleles // *Ecol. Letters*. 2005. V. 8. P. 1147–1156.
- Evans M.E.G., Forsythe T.G. A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera, specially Carabidae // *J. Zool. London*. 1984. V. 202. P. 513–534.
- Falconer K.J. *Fractal geometry. Mathematical foundations and applications*. Chichester: John Wiley & Sons, 1985. 299 p.
- Falconer K.J. *The geometry of fractal sets*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 162 p.
- Flory P.J. Molecular size distribution in three dimensional polymers. I // *J. Am. Chem. Soc.* 1941a. V. 63. P. 3083–3090.
- Flory P.J. Molecular size distribution in three dimensional polymers. II // *J. Am. Chem. Soc.* 1941b. V. 63. P. 3091–3095.
- Flory P.J. Molecular size distribution in three dimensional polymers. III // *J. Am. Chem. Soc.* 1941c. V. 63. P. 3096–3010
- Flory P.J. *Principles of polymer chemistry*. Ithaca–New York: Cornell Univ. Press, 1953. 688 p.
- Fortelius M., Eronen J., Jernvall J., Liu L., Pushkina D., Rinne J., Tesakov A., Vislobokova I., Zhang Z., Zhou L. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change during 20 million years // *Evol. Ecol. Research*. 2002. V. 4. P. 1005–1016.
- Fougere P.F. On the accuracy of spectrum analysis of red noise processes using maximum entropy and periodogram methods: simulation studies and application to geophysical data // *J. Geophys. Res.* 1985. V. 90. P. 4355–4366.
- Fu R., Del Genio A.D., Rossow W.B. Influence of ocean surface conditions on atmospheric vertical thermodynamic structure and deep convection // *J. Climate*. 1994. V. 7. P. 1092–1108.
- Garmendia A., Salvador A. Fractal dimension of birds population sizes time series // *Math. Biosciences*. 2007. V. 206. P. 155–171.
- Gaston K.J. Estimating species abundance from occurrence // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 553–559.
- Gautestad A.O., Mysterud I. Are home ranges fractals? // *Landscape Ecology*. 1994. V. 9. P. 143–146.
- Gewin V. Beyond neutrality – ecology finds its niche // *PLoS Biol.* 2006. V. 4. P. e278.
- Gleason H.A. On the relation between species and area // *Ecology*. 1922. V. 3. P. 158–162.
- Goh K., Salvi G., Kahng B., Kim D. Skeleton and fractal scaling in complex networks // *Phys. Rev. Lett.* 2006. V. 96. P. 018701.
- Gorman M.L. *Island ecology*. L.: Chapman and Hall, 1979. 79 p.
- Gotelli N.J., Colwell R.K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness // *Ecol. Letters*. 2001. V. 4. P. 379–391.

- Gouet J.F. Invasion noise during drainage in porous media // *Physica. A.* 1990. V. 168. P. 581–591.
- Gouet J.F., Sapoval B., Boughaleb Y., Rosso M. Structure of noise generated on diffusion fronts // *Physica. A.* 1989. V. 157. P. 620–624.
- Gray J., Bjørgesæter A., Ugland K., Frank K. Are there differences in structure between marine and terrestrial assemblages? // *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 2006. V. 330. P. 19–26.
- Green D.M. Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny // *Trends Ecol. Evol.* 1991. V. 6. P. 333–337.
- Green J.L., Plotkin J.B. A statistical theory for sampling species abundances // *Ecol. Letters.* 2007. V. 10. P. 1037–1045.
- Green J.L., Harte J., Ostling A. Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // *Ecol. Letters.* 2003. V. 6. P. 919–928.
- Gunnarsson B. Fractal dimension of plants and body size distribution in spiders // *Functional Ecol.* 1992. V. 6. P. 636–641.
- Haeckel E. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Deszendenz-Theorie.* Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, 1866. Bd. 2. 462 s.
- Halley J.M. Ecology, evolution and 1/f-noise // *Trends Ecol. Evol.* 1996. V. 11. P. 33–37.
- Halley J.M., Hartley S., Kallimanis A.S., Kunin W.E., Lennon J.J., Sgardelis S.P. Uses and abuses of fractal methodology in ecology // *Ecol. Letters.* 2004. V. 7. P. 254–271.
- Hammersley J.M. Percolation processes. II. The connective constant // *Proc. Cambridge Philos. Soc.* 1957. V. 53. P. 642.
- Harte D. *Multifractals: theory and applications.* New York: Chapman & Hall/CRC, 2001. 248 p.
- Harte J., Kinzig A.P. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns // *Oikos.* 1997. V. 80. P. 417–427.
- Harte J., Kinzig A.P., Green J. Self-similarity in the distribution and abundance of species // *Science.* 1999. V. 284. P. 334–336.
- Harte J., Blackburn T., Ostling A. Self-similarity and the relationship between abundance and range size // *Am. Nat.* 2001. V. 157. P. 374–386.
- Hartley S., Kunin W.E., Lennon J.J., Pockock M.J.O. Coherence and discontinuity in the scaling of species' distribution patterns // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2004. V. 271. P. 81–88.
- Haslett J.R. Community structure and the fractal dimensions of mountain habitats // *J. Theor. Biol.* 1994. V. 167. P. 407–411.
- Hassel M.P. Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics // *Oikos.* 1980. V. 35. P. 150–160.
- Hastings H.M., Sugihara G. *Fractals. A user's guide for the natural sciences.* New York: Oxford University Press, 1993. 248 p.
- He F., Gaston K.J. Estimating species abundance from occurrence // *Am. Nat.* 2000. V. 156. P. 553–559.

- He F., Hubbell S.P. Percolation theory for the distribution and abundance of species // *Phys. Rev. Lett.* 2003. V. 91. P. 198103.
- Helmus M., Ives A. Phylogenetic diversity-area curves // *Ecology*. 2012. V. 93. P. S31–S43.
- Hill M.O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. 1973. V. 54. P. 427–431.
- Hillebrand H., Watermann F., Karez R., Berninger U.G. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms // *Oecologia*. 2001. V. 126. P. 114–124.
- Hoffmann M.P., Frodsham A.C. Natural enemies of vegetable insect pests. Cooperative extension. Ithaca (NY): Cornell Univ., 1993. 63 p.
- Hubbell S.P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest // *Science*. 1979. V. 203. P. 1299–1309.
- Hubbell S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton–Oxford: Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.
- Hubbell S.P., Foster R.B. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities // In: *Community Ecology* / Eds. J. Diamond, T.J. Case. New York: Harper and Row, 1986. P. 314–329.
- Hunt A. A new conceptual model for forest fires based on percolation theory // *Complexity*. 2008. V. 13. P. 12–17.
- Hurlbert S.H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // *Ecology*. 1971. V. 52. P. 577–586.
- Hurst H.E. Long-term storage: An experimental study. London: Constable, 1965. 145 p.
- Hutchinson G.R. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // *Am. Nat.* 1959. V. 93. P. 145–159.
- Inchausti P., Halley J. On the relation between temporal variability and persistence time in animal populations // *J. Animal Ecology*. 2003. V. 72. P. 899–908.
- Iudin D.I., Gelashvili D.B. Multifractality in ecological monitoring // *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res.* 2003. V. 502. P. 799–801.
- Iudin D.I., Gelashvili D.B. Multifractality and species diversity estimation // *Proc. of Intern. Symp. «Topical problems of nonlinear wave physics»*, Nizhny Novgorod: Inst. Appl. Phys., 2005. P. 32.
- Iudin D.I., Trakhtengerts V.Yu., Hayakawa M. Fractal dynamics of electric discharges in a thundercloud // *Phys. Rev.* 2003. V. E68. P. 016601.
- Jablonski D., Roy K., Valentine J.W. Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient // *Science*. 2006. V. 314. P. 102–106.
- Janzen D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests // *Am. Nat.* 1970. V. 104. P. 501–528.
- Jørgensen S.E., Mejer H., Nielsen S.N. Ecosystem as self-organizing critical systems // *Ecol. Model.* 1998. V. 111. P. 261–268.
- Kantelhardt J.W. Fractal and multifractal time series // In: *Encyclopedia of complexity and systems science* / Ed. R.A. Meyers. New York: Springer, 2009. P. 3754–3779.
- Kavasseri R.G., Nagarajan R. A multifractal description of wind speed records // *Chaos, Solitons and Fractals*. 2005. V. 24. P. 165–173.

- Keating K.A., Quinn J.F., Ivie M.A., Ivie L.L. Estimating the effectiveness of further sampling in species inventories // *Ecol. Appl.* 1998. V. 8. P. 1239–1249.
- Keeley J.E. Relating species abundance distributions to species-area curves in two Mediterranean-type shrublands // *Diversity and Distributions*. 2003. V. 9. P. 253–259.
- Kenkel N.C., Walker D.J. Fractals in the biological sciences // *Coenoses*. 1996. № 11. P. 77–100.
- Kim J., Goh K., Kahng B., Kim D. A box-covering algorithm for fractal scaling in scale-free networks // *Chaos*. 2007a. V. 17. P. 026116.
- Kim J., Goh K., Salvi G., Oh E., Kahng B., Kim D. Fractality in complex networks: Critical and supercritical skeletons // *Phys. Rev. E*. 2007b. V. 75. P. 016110.
- Kim J., Kahng B., Kim D., Goh K. Self-similarity in fractal and non-fractal networks // *J. Korean Phys. Soc.* 2008. V. 52. P. 350–356.
- Kinzig A.P., Harte J. Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions // *Ecology*. 2000. V. 81. P. 3305–3311.
- Kirchner J., Weil A. No fractals in fossil extinction statistics // *Nature*. 1998. V. 395. P. 337–338.
- Kolasa J., Rollo C.D. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary // In: *Ecological Heterogeneity* / Eds. J. Kolasa, S.T.A. Pickett. New York: Springer-Verlag, 1991. P. 1–23.
- Kolokotronis T., Savage V., Deeds E.J., Fontana W. Curvature in metabolic scaling // *Nature*. 2010. V. 464. P. 753–756.
- Kravchenko A.N., Martin M.A., Smucker A.J.M., Rivers M.L. Limitations in determining multifractal spectra from pore-solid soil aggregate images // *Vadose Zone J.* 2009. V. 8. P. 220–226.
- Krukonis G., Schaffer W.M. Population cycles in mammals and birds: does periodicity scale with body size? // *J. Theor. Biol.* 1991. V. 148. P. 469–493.
- 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.
- Kurka P., Sizling A.L., Rosindell J. Analytical evidence for scale-invariance in the shape of species abundance distributions // *Math. Biosciences*. 2010. V. 223. P. 151–159.
- Lathrop R.J., Peterson D.L. Identifying self-similarity in mountainous landscapes // *Landscape Ecology*. 1992. V. 6. P. 233–238.
- Laurie H., Perrier E. A multifractal model for spatial variation in species richness // *Ecological Complexity*. 2010. V. 7. P. 32–35.
- Laurie H., Perrier E. Beyond species area curves: application of a scale-free measure for spatial variability of species richness // *Oikos*. 2011. V. 120. P. 966–978.
- Lawton J.H. Are there general laws in ecology? // *Oikos*. 1999. V. 84. P. 177–192.
- Lennon J.J., Kunin W.E., Hartley S. Fractal species distributions do not produce power-law species-area relationships // *Oikos*. 2002. V. 97. P. 378–386.
- Lima I.B.T., Stech J.L., Mazzi E.A., Ramos F.M., Novo E.M.L.M., Rosa R.R., Barbosa C.C., Ometto J.P.H.B., Assireu A.T. Linking telemetric climatic-limnologic data and online CH₄ and CO₂ flux dynamics // In: *Global Warming*

- and Hydroelectric Reservoirs / Eds. M.A. Santos, L.P. Rosa. Rio de Janeiro: Univ. Fed. do Rio de Janeiro, 2005a. P. 67–80.
- Lima I.B.T., Stech J.L., Ramos F.M. Satellite ecohydrology and multifractals: perspectives for understanding and dealing with greenhouse gas emissions from hydroreservoirs. São José dos Campos: INPE, 2005b. 22 p.
- Livina V., Kizner Z., Braun P., Molnar T., Bunde A., Havlin S. Temporal scaling comparison of real hydrological data and model runoff records // *J. Hydrology*. 2007. V. 336. P. 186–198.
- Loehle C. Home range: A fractal approach // *Landscape Ecology*. 1990. V. 5. P. 39–52.
- Loehle C. Home ranges reconsidered // *Landscape Ecology*. 1994. V. 9. P. 147–149.
- Loehle C., Li B. Statistical properties of ecological and geologic fractals // *Ecol. Model.* 1996. V. 85. P. 271–284.
- Loehle C., Wein G. Landscape habitat diversity: a multiscale information theory approach // *Ecol. Model.* 1994. V. 73. P. 311–329.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science*. 2001. V. 294. P. 804–808.
- Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1925. 460 p.
- Lotka A. The frequency distribution of scientific productivity // *J. Wash. Acad. Sci.* 1926. V. 16. P. 317–323.
- Lövei G.L., Sunderland K.D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Ann. Rev. Entomology*. 1996. V. 41. P. 231–256.
- Lovejoy S., Currie W.J.S., Tessier Y., Claereboudt M.R., Bourget E., Roff J.C., Schertzer D. Universal multifractals and ocean patchiness: phytoplankton, physical fields and coastal heterogeneity // *J. Plankton Research*. 2001. V. 23. P. 117–141.
- MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 1957. V. 43. P. 293–295.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. *The theory of island biogeography*. New Jersey: Princeton University Press, 1967. 224 p.
- Maddux R.D. Self-similarity and the species-area relationship // *Am. Nat.* 2004. V. 163. P. 616–626.
- Mandelbrot B.B. *Fractals: form, chance and dimension*. San-Francisco: Freeman, 1977. 365 p.
- Mandelbrot B.B. *The fractal geometry of nature*. New York: Freeman, 1982. 468 p.
- Mandelbrot B.B. *Fractals* // In: *Encyclopedia of physical science and technology*. New York: Academic Press, 1987. V. 5. P. 579–593.
- Mandelbrot B.B., van Ness J.W. Fractional Brownian motions, fractional noises and applications // *SIAM Review*. 1968. V. 10. P. 422–437.
- Mandelbrot B.B., Wallis J.R. Some long-run properties of geophysical records // *Water Resources Research*. 1969. V. 5. P. 321–340.
- Margalef R. La teoria de la informacion en ecologia // *Mem. Real. Acad. Cienc. Artes Barcelona*. 1957. V. 32. P. 373–449.

- Marguerit C., Schertzer D., Schmitt F., Lovejoy S. Copepod diffusion within multifractal phytoplankton fields // *J. Mar. Syst.* 1998. V. 16. P. 69–83.
- Maridet O., Escarguel G., Costeur L., Mein P., Huguene M., Legendre S. Small Mammals (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene // *Glob. Ecol. and Biogeography.* 2007. V. 16. P. 529–544.
- Mark D.M. Fractal dimension of a coral reef at ecological scales: a discussion // *Marine Ecol. Progr. Ser.* 1984. V. 14. P. 293–294.
- Martin M.A., Pachepsky Y.A., Perfect E. Scaling, fractals and diversity in soils and ecohydrology // *Ecol. Model.* 2005a. V. 182. P. 217–220.
- Martin M.A., Rey J.-M., Taguas F.J. An entropy-based heterogeneity index for mass-size distributions in Earth science // *Ecol. Model.* 2005b. V. 182. P. 221–228.
- May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 1973. 292 p.
- May R.M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos // *J. Theor. Biol.* 1975a. V. 51. P. 511–524.
- May R.M. Patterns of species abundance and diversity // In: *Ecology of species and communities* / Eds. M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1975b. P. 81–120.
- McCann K.S. The diversity-stability debate // *Nature.* 2000. V. 405. P. 228–233.
- McDowall D., McCleary R., Meidinger E.E., Hay R.A. Interrupted time series analysis. Beverly Hills, CA: Sage Publications, 1980. 96 p.
- McGill B.J. A test of the unified neutral theory of biodiversity // *Nature.* 2003. V. 422. P. 881–885.
- McGill B.J. Towards a unification of unified theories of biodiversity // *Ecol. Letters.* 2010. V. 13. P. 627–642.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha H.K., Dornelas M., Enquist B.J., Green J.L., He F., Hurlbert A.H., Magurran A.E., Marquet P.A., Maurer B.A., Ostling A., Soykan C.U., White E.P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Letters.* 2007. V. 10. P. 995–1015.
- McIntosh R. The continuum concept of vegetation // *Bot. Rev.* 1967. V. 33. P. 130–187.
- McIntosh R. *The Background of Ecology. Concept and Theory.* L.: Cambridge Univ. Press, 1985. 383 p.
- McIntosh R. Concept and terminology of homogeneity in ecology // In: *Ecological Heterogeneity* / Eds. J. Kolasa, S.T.A. Pickett. New York: Springer-Verlag, 1991. P. 24–46.
- Melo A.S., Pereira R.A.S., Santos A.J., Shepherd G.J., Machado G., Medeiros H.F., Sawaya R.J. Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? // *Oikos.* 2003. V. 101. P. 398–410.
- Menhinick E.F. A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects // *Ecology.* 1964. V. 45. P. 859–861.
- Micheelsa A., Brucha A., Uhlh D., Utescherd T., Mosbruggera V. A Late Miocene climate model simulation with ECHAM4/ML and its quantitative validation

- with terrestrial proxy data // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2007. V. 253. P. 251–270.
- Milne B.T. The utility of fractal geometry in landscape design // *Landscape Ecol.* 1991. V. 21. P. 81–90.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. How many species are there on Earth and in the ocean? // *PLoS Biol.* 2011. V. 9. P. e1001127.
- Moreno C.E., Halffter G. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves // *J. Appl. Ecol.* 2000. V. 37. P. 149–158.
- Motomura I. A statistical treatment of associations // *Jap. J. Zool.* 1932. V. 44. P. 379–383.
- Mozner W.K., Drossel B., Schwabl F. Computer simulations of the forest-fire model // *Physica. A.* 1992. V. 190. P. 205–217.
- Mukundan R., Ong S.H., Lee P.A. Image analysis by Tchebichef moments // *IEEE Trans. Image Process.* 2001. V. 10. P. 1357–1364.
- Murphy N., Banks J.C., Whitfield J.B., Austina A.D. Phylogeny of the parasitic microgastroid subfamilies (Hymenoptera: Braconidae) based on sequence data from seven genes, with an improved time estimate of the origin of the lineage // *Mol. Phylogenet. Evolut.* 2008. V. 47. P. 378–395.
- Nagarajan R., Kavasseri R.G. Minimizing the effect of trends on detrended fluctuation analysis of long-range correlated noise // *Physica. A.* 2005. V. 354. P. 182–198.
- Newman M.E.J. Self-organized criticality, evolution, and the fossil extinction record // *Proc. Royal Soc. B.* 1996. V. 263. P. 1605–1610.
- Nottale L., Chaline J., Grou P. On the fractal structure of evolutionary trees // *Proc. Third International symposium. «Fractals in Biology and Medicine»*. Ascona, 2000. V. III. P. 247–258.
- Obukhov S.P. Self-organized criticality: Goldstone modes and their interactions // *Phys. Rev. Lett.* 1990. V. 65. P. 1395–1398.
- Odum E.H. *Ecology: The link between the natural and social sciences*. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1975. 244 p.
- Odum H.T., Pinkerton R.C. Time's speed regulator: the optimum efficiency for maximum output in physical and biological system // *Scientific American*. 1955. V. 43. P. 331–343.
- Ostling A., Harte J. A community-level fractal property produces power-law species-area relationships // *Oikos*. 2003. V. 103. P. 218–224.
- Ostling A., Harte J., Green J.L., Kinzig A.P. Self-similarity, the power law form of the species-area relationship, and a probability rule: a reply to maddux // *Am. Nat.* 2004. V. 163. P. 627–633.
- Oświęcimka A., Kwapien A., Drożdż A., Rak B. Investigating multifractality of stock market fluctuations using wavelet and detrending fluctuation methods // *Acta Phys. Polon. B.* 2005. V. 36. P. 2447–2457.
- Oswiecimka P., Kwapien J., Drozd S. Wavelet versus detrended fluctuation analysis of multifractal structures // *Phys. Rev. E.* 2006. V. 74. P. 016103.
- Pascual M., Ascoti A., Caswell H. Intermittency in the plankton: a multifractal analysis of zooplankton biomass variability // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1209–1232.

- Patil G.P., Taillie C. An overview of diversity // In: Ecological Diversity in Theory and Practice / Eds. J.F. Grassle, G.P. Patil, W.K. Smith, C. Taillie. Fairland: International Cooperative Publishing House, 1979. P. 3–27.
- Patton D.R. A diversity index for quantifying habitat «edge» // Wildl. Soc. Bull. 1975. V. 3. P. 171–173.
- Peng C.-K., Mietus J., Hausdorff J.M., Havlin S., Stanley H.E., Goldberger A.L. Long-range anticorrelations and non-Gaussian behavior of the heartbeat // Phys. Rev. Lett. 1993. V. 70. P. 1343–1346.
- Perrier E., Laurie H. Individual-based simulations of species richness maps: Testing a new multifractal approach // South African J. Science. 2008. V. 104. P. 209–215.
- Pickett S.T.A., Collins S.L., Armesto J.T. Models, mechanism and pathways of succession // Bot. Rev. 1987. V. 53. P. 335–371.
- Pielou E.C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and measure // Am. Nat. 1966. V. 100. P. 463–465.
- Pielou E.C. An introduction to mathematical ecology. New York: Wiley, 1969. 286 p.
- Pielou E.C. Ecological diversity. New York: Wiley-Interscience, 1975. 165 p.
- Pilgram B., Kaplan D.T. A comparison of estimators for 1/f noise // Physica. D: Nonlinear Phenomena. 1998. V. 114. P. 108–122.
- Pimm S.L., Redfearn A. The variability of population densities // Nature. 1988. V. 334. P. 613–614.
- Plotkin J.B., Potts M.D., Leslie N., Manokaran N., LaFrankie J., Ashton P. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests // J. Theor. Biol. 2000. V. 207. P. 81–99.
- Plotnick R.E., Sepkoski J.J.Jr. A multiplicative multifractal model for originations and extinctions // Paleobiology. 2001. V. 27. P. 126–139.
- Pounds J.A., Puschendorf R. Clouded futures // Nature. 2004. V. 427. P. 107–109.
- Preston F.W. The commonness, and rarity, of species // Ecology. 1948. V. 29. P. 254–283.
- Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I // Ecology. 1962. V. 43. P. 185–215.
- Pueyo S., Graça P.M.L.A., Barbosa R.I., Cots R., Cardona E., Fearnside P.M. Testing for criticality in ecosystem dynamics: the case of Amazonian rainforest and savanna fire // Ecol. Letters. 2010. V. 13. P. 793–802.
- Qian H., Fridley J.D., Palmer M.W. The latitudinal gradient species-area relationships for vascular plants of North America // Am. Nat. 2004. V. 170. P. 690–701.
- Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators // Biodiversity and Conservation. 2003. V. 12. P. 487–506.
- Redfearn A., Pimm S.L. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities // Ecol. Monographs. 1988. V. 58. P. 39–55.
- Renshaw E. Modelling biological populations in space and time. New York: Cambridge Univ. Press, 1991. 350 p.
- Renyi A. On measures of entropy and information // Proc. Fourth Berkeley Symp. on Mathematical Statistics and Probability. V. 1: Contributions to the Theory of

- Statistics / Ed. J. Neyman. Berkeley: Univ. of California Press, 1961. P. 547–561.
- Reumer J. Shrews (Mammalia, Insectivora, Soricidae) as paleoclimatic indicators in the European Neogene // In: The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe / Eds. J. Agusti, L. Rook, P. Andrews. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. P. 390–396.
- Ricklefs R.E. A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model // *Oikos*. 2003. V. 100. P. 185–192.
- Ricotta C. On parametric evenness measures // *J. Theor. Biol.* 2003. V. 222. P. 189–197.
- Ricotta C., Avena G.C. On the information-theoretical meaning of Hill's parametric evenness // *Acta Biotheoretica*. 2002. V. 50. P. 63–71.
- Ricotta C., Avena G.C. On the relationship between Pielous evenness and landscape dominance within the context of Hills diversity profiles // *Ecol. Indicat.* 2003. V. 2. P. 361–365.
- Rooney N., McCann K., Gellner G., Moore J.C. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature*. 2006. V. 442. P. 265–269.
- Rosenberg A. Darwinian reductionism, or how to stop worrying and love molecular biology. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2006. 272 p.
- Rosenzweig M.L. On continental steady states of species diversity // In: Ecology of species and communities / Eds. M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1975. P. 121–140.
- Rosenzweig M.L. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. 458 p.
- Rosindell J., Cornell S.J., Hubbell S.P., Etienne R.S. Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity // *Ecol. Letters*. 2010. V. 13. P. 716–727.
- Rosindell J., Hubbell S.P., Etienne R.S. The Unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten // *Trends Ecol. Evol.* 2011. V. 26. P. 340–348.
- Rousseau R., VanHecke P., Nijssen D., Bogaert J. The relationship between diversity profiles, evenness and species richness based on partial ordering // *Env. Ecol. Statistics*. 1999. V. 6. P. 211–223.
- Sanders H. Marine benthic diversity: a comparative study // *Am. Nat.* 1968. V. 102. P. 243–282.
- Schaffer W.M., Ellner S., Kot M. Effects of noise on some dynamical models in ecology // *J. Math. Biol.* 1986. V. 24. P. 479–523.
- Schneider D.C. Quantitative ecology: measurement, models, and scaling. L.–SanDiego (CA): Elsevier, 2009. 432 p.
- Seuront L. Fractals and multifractals in ecology and aquatic science. Boca Raton: CRC Press, 2010. 348 p.
- Seuront L., Spilmont N. Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns // *Physica. A*. 2002. V. 313. P. 513–539.
- Seuront L., Schmitt F., Lagadeuc Y., Schertzer D., Lovejoy S., Frontier S. Universal multifractal structure of phytoplankton biomass and temperature in the ocean // *Geophys. Res. Lett.* 1996a. V. 23. P. 3591–3594.
- Seuront L., Schmitt F., Schertzer D., Lagadeuc Y., Lovejoy S. Multifractal analysis of Eulerian and Lagrangian variability of physical and biological fields in the ocean // *J. Nonlin. Proc. Geophys.* 1996b. V. 3. P. 236–246.

- Seuront L., Schmitt F., Lagadeuc Y., Schertzer D., Lovejoy S. Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent patterns: example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters // *J. Plankton Res.* 1999. V. 21. P. 877–922.
- Shannon C.E. A mathematical theory of communication // *Bell System Technical J.* 1948. V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shumway R.H. *Applied statistical time series analysis.* Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall, 1988. 384 p.
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J. Insect species diversity, abundance and body size relationships // *Nature.* 1996. V. 380. P. 704–706.
- Simberloff D. A succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism and probabilism // *Synthese.* 1980. V. 43. P. 3–39.
- Simpson E.H. Measurement of diversity // *Nature.* 1949. V. 163. P. 688.
- Šizling A.L., Stoch D. The species-area relationship (SAR) and self-similar species distributions within finite areas // *Ecol. Letters.* 2004. V. 7. P. 60–68.
- Šizling A.L., Storch D., Reif J., Gaston K.J. Invariance in species-abundance distributions // *Theor. Ecol.* 2009a. V. 2. P. 89–103.
- Šizling A.L., Storch D., Šizlingova E., Reif J., Gaston K.J. Species abundance distribution results from a spatial analogy of central limit theorem // *Proc. Nat. Acad. Sciences.* 2009b. V. 106. P. 6691–6695.
- Snover M.L., Commito J.A. The fractal geometry of *Mytilus edulis* L. spatial distribution in a soft bottom system // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1998. V. 223. P. 53–64.
- Soberon J.M., Llorente J.B. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness // *Cons. Biol.* 1993. V. 7. P. 480–488.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry.* New York: Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Solé R.V., Manrubia S.C. Extinction and self-organized criticality in a model of large-scale evolution // *Phys. Rev. E.* 1996. V. 54. P. R42–R45.
- Solé R.V., Manrubia S.C. Criticality and unpredictability in macroevolution // *Phys. Rev. E.* 1997. V. 55. P. 4500–4507.
- Solé R., Manrubia S., Benton M., Bak P. Self-similarity of extinction statistics in the fossil record // *Nature.* 1997. V. 388. P. 764–767.
- Solé R.V., Manrubia S.C., Perez-Mercader J., Benton M., Bak P. Long-range correlations in the fossil record and the fractal nature macroevolution // *Adv. Complex System.* 1998. V. 1. P. 255–266.
- Song C., Havlin S., Makse H.A. Self-similarity of complex networks // *Nature.* 2005. V. 433. P. 392–395.
- Song C., Havlin S., Makse H.A. Origins of fractality in the growth of complex networks // *Nature Physics.* 2006. V. 2. P. 275–281.
- Song C., Gallos L.K., Havlin S., Makse H.A. How to calculate the fractal dimension of a complex network: the box covering algorithm // *J. Stat. Mech.* 2007. P. 03006.
- Stauffer D. *Introduction to Percolation Theory.* L.: Taylor & Francis, 1985. 382 p.
- Steele J.H. A comparison of terrestrial and marine ecological systems // *Nature.* 1985. V. 313. P. 355–358.
- Steele J.H. Marine functional diversity // *Bioscience.* 1991. V. 41. P. 470–474.

- Steininger M.K. Tropical secondary forest regrowth in the Amazon: age, area and change estimation with Thematic Mapper data // *Int. J. Remote Sensing*. 1996. V. 17. P. 9–27.
- Stockmayer W.H. Theory of molecular size distribution and gel formation in branched-chain polymers // *J. Chem. Phys.* 1943. V. 11. P. 45–55.
- Subías L.S. Lista do sistemático, sinonímico y bigeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (1758–2002) // *Graellsia*. 2004. V. 60. P. 3–305.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetation concepts and terms // *Ecology*. 1935. V. 16. P. 284–307.
- Taylor L.R., Kempton R.A., Woiwod I.P. Diversity statistics and the log-series model // *J. Anim. Ecol.* 1976. V. 45. P. 255–272.
- Thom R., Zeeman E.C. Catastrophe theory: Its present state and future perspectives // In: *Lecture notes in mathematics*. V. 468. *Dynamical systems* / Ed. A. Manning. Heidelberg: Springer-Verlag, 1975. P. 366–401.
- Tjørve E. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models // *J. Biogeography*. 2003. V. 30. P. 827–835.
- Tjørve E. Shapes and functions of species-area curves (II): a review of new models and parameterizations // *J. Biogeography*. 2009. V. 36. P. 1435–1445.
- Tothmeresz B. Comparison of different methods for diversity ordering // *J. Veg. Science*. 1995. V. 6. P. 283–290.
- Triantis K.A., Guilhaumon F., Whittaker R.J. The island species-area relationship: biology and statistics // *J. Biogeography*. 2012. V. 39. P. 215–231.
- Velleman P.F., Hoaglin D.C. *Applications, basics, and computing of exploratory data analysis*. Boston: Duxbury Press, 1981. 354 p.
- Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. Neutral theory and relative species abundance in ecology // *Nature*. 2003. V. 424. P. 1035–1037.
- Volkov I., Banavar J.R., Maritan A., Hubbell S.P. The stability of forest biodiversity // *Nature*. 2004. V. 427. P. 696–699.
- Volkov I., Banavar J.R., He F., Hubbell S.P., Maritan A. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests // *Nature*. 2005. V. 438. P. 658–661.
- Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs // *Nature*. 2007. V. 450. P. 45–49.
- Waldrop M.M. *Complexity: The emerging science at the edge of order and chaos*. New York: Simon & Schuster, 1993. 384 p.
- Waltho N., Kolasa J. Organization of instabilities in multispecies systems: a test of hierarchy theory // *Proc. Nat. Acad. Sciences*. 1994. V. 91. P. 1682–1685.
- Wang D., Fu B., Lu K., Xiao L., Zhang Y., Feng X. Multifractal analysis of land use pattern in space and time: A case study in the Loess Plateau of China // *Ecol. Complexity*. 2010. V. 7. P. 487–493.
- Weaver J., Clements F. *Plant ecology*. New York: McGraw-Hill, 1929. 601 p.
- Webb B.A., Strand M.R. The biology and genomes of polyDNA virus // In: *Comprehensive Molecular Insect Science* / Eds. L.I. Gilbert, K. Iatrou, S.S. Gill. Pergamon, 2005. V. 6. P. 323–360.

- Wessolek G., Schwarzel K., Greiffenhagen A., Stoffregen H. Percolation characteristics of a water-repellent sandy forest soil // *Eur. J. Soil Science*. 2008. V. 59. P. 14–23.
- Whittaker R.H. *Communities and ecosystems*. New York–L.: Macmillan, 1970. 162 p.
- Whittaker R.H., Levin S.A. The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theor. Popul. Biol.* 1977. V. 12. P. 117–139.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. Niche, habitat and ecotype // *Am. Nat.* 1973. V. 107. P. 321–338.
- Williams M.R., Lamont B.B., Henstridge J.D. Species-area functions revisited // *J. Biogeography*. 2009. V. 36. P. 1994–2004.
- Williamson M., Gaston K.J. The lognormal distribution is not an appropriate null hypothesis for the species-abundance distribution // *J. Anim. Ecol.* 2005. V. 74. P. 409–422.
- Williamson M.H., Lawton J.H. Fractal geometry of ecological habitats // In: *Habitat Structure* / Eds. S.S. Bell, E.D. McCoy, H.R. Mushinsky. L.: Chapman and Hall, 1991. P. 69–86.
- Willis J.C. *Age and area*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1922. 259 p.
- Wills C., Harms K.E., Condit R., King D., Thompson J., He F., Muller-Landau H.C., Ashton P., Losos E., Comita L., Hubbell S., LaFrankie J., Bunyavejchewin S., Dattaraja H.S., Davies S., Esufali S., Foster R., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hall P., Itoh A., John R., Kiratiprayoon S., Lao S.L. de, Massa M., Nath C., Noor M.N.S., Kassim A.R., Sukumar R., Suresh H.S., Sun I.-F., Tan S., Yamakura T., Zimmerman J. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests // *Science*. 2006. V. 311. P. 527–531.
- Wilmers C.C., Sinha S., Brede M. Examining the effects of species richness on community stability: an assembly model approach // *Oikos*. 2002. V. 99. P. 363–367.
- Witte J.-P.M., Torfs J.J.F. Scale dependency and fractal dimension of rarity // *Ecography*. 2003. V. 26. P. 60–68.
- Yakimov B.N., Bossuyt B., Iudin D.I., Gelashviliy D.B. Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // *Oikos*. 2008. V. 117. P. 33–39.
- Yu Z.-G., Anh V., Lau K.-S., Chu K.-H. The genomic tree of living organisms based on a fractal model // *Phys. Lett. A*. 2003. V. 317. P. 293–302.
- Zhang J., Guo L. Scaling behavior of weighted food webs as energy transportation networks // *J. Theor. Biol.* 2010. V. 264. P. 760–770.
- Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // *Oikos*. 2006. V. 115. P. 81–88.
- Zillio T., He F. Inferring species abundance distribution across spatial scales // *Oikos*. 2010. V. 119. P. 71–80.
- Zillio T., Banavar J.R., Green J.L., Harte J., Maritan A. Incipient criticality in ecological communities // *Proc. Nat. Acad. Sciences*. 2008. V. 105. P. 18714–18717.
- Zipf G.K. *Human behaviour and the principle of least effort*. Cambridge (Mass.): Addison-Wesley Press, 1949. 582 p.

Предметный указатель

- Автокорреляция 236
Альфа-разнообразие 37, 43
Антиперсистентность 245
Апоморфные признаки 231
Асимметрия структуры 16, 290
Ассамблея 13
Безмасштабность 208
Белый шум 239
Береговая линия 61
Бета-разнообразие 43
Биологическая эволюция 298
Биоразнообразие 25, 196, 204
Броуновское движение 59, 245
Буферная популяция Уиттекера 272
Вектор относительной значимости видов 38, 129
Верификация мультифрактальной модели 149
Видовая структура 12, 25
Видовое богатство 26
Видовые ансамбли 13
Внутренний профиль разнообразия 40
Вогнутая кривая систематиков 206
Временной ряд 232
Выборочный метод 26, 130
Выбросы во временном ряду 234
Гамма-разнообразие 43
Гауссово (нормальное) распределение 293
Генерализованная размерность Херста 250
Гиперболические распределения 15, 205
Гиперциклы Эйгена 266
Гипотеза Джанзена – Коннела 15
Гипотеза Черной королевы 299
Гипотеза Чессона – Вернера 15
Градиентная перколяция 270
Детрендинг 247
Динамический таксономический портрет 208
Диссипативные структуры 291
Дифференцирующее разнообразие 43
Евклидово пространство 51
Естественная классификация организмов 205
Задача окружностей 268
Задача связей 265
Задача смешанная 265
Задача узлов 263
Закон Гутенберга – Рихтера 15, 292
Закон Бредфорда 15
Закон (правило) Виллиса 205
Закон (правило) Парето 15
Закон (правило) Ципфа 15
Закон композиции сложных систем 130
Иконографический подход 206
Инвентаризационное разнообразие 43
Индекс Маргалефа 33
Индекс Менхеника 33
Индекс Одума 33
Индекс Пиелу 113
Индекс сингулярности 69, 116
Индекс Шеннона 34, 38
Индексы Животовского 111
Индексы Симпсона 38, 39
Информационная размерность 110
Информационная энтропия Шеннона 33, 110
Канторовское множество 49
Квазифракталы 136
Ковер Серпинского 55
Коллективная неудача 14
Колодки мышления 17, 303
Концепция (теория) прерывистого равновесия 229
Корреляционная длина 267
Корреляционная размерность 111
Краевой индекс 54, 275
Краевой эффект 275
Кривая Коха 51
Кривая Лоренца 39
Кривая накопления 34, 36
Кривая разрежения 35
Критерий информационный Акаике 136
Критерий криволинейности 136
Критическое состояние 296
Кроссовер 250
Кумуляты 34
Ландшафт приспособленности 299
Лесные пожары 262, 280
Линнеевский граф 224
Лог-нормальное распределение 35
Марковские цепи 242
Масштабная инвариантность (см. Скейлинг)
Масштабно-инвариантные системы 7, 46
Меры масштаба 133
Метод подсчета занятых ячеек (box-counting) 64

- Метод полувариограмм (semivariogram method) 65
- Метод прямого вычисления функции мультифрактального спектра 141
- Метод разделения (divider method) 65
- Метод скользящего окна (gliding box) 64
- Метод соотношения периметр – площадь 65
- Метод Херста 242
- Методы фрактального анализа временных рядов 246
- Модель Гиббса 24
- Модель гиперболическая 35
- Модель Кленча 36
- Модель Мейена 24
- Модель Ньютона 24
- Модель разломанного стержня 35
- Модель экспоненциальная 35
- Модель экспоненциально разломанного стержня 35
- Момент распределения 106
- Монофракталы 103
- Мультифракталы 66
- Мультифрактальный анализ 106
- Мультифрактальный анализ временных рядов 249
- Мультифрактальный формализм 67
- Направленная перколяция 283
- Нелинейная динамика 289
- Неоген 216
- Неонтологическая летопись 230
- Нестационарность 251
- Обобщенные размерности Реньи 41
- Обобщенные энтропии Реньи 40
- Обобщенный геометрический образ 118
- Палеонтологическая летопись 230
- Пангеометризм 305
- Парадигма песочной кучи 295
- Перколяционный (бесконечный) кластер 265
- Перколяционный переход 265
- Перколяция в средах с размножением 284
- Персистентность 243
- Плотность 133
- Показатель Липшица – Гельдера 69
- Показатель Маргалефа k 102, 104
- Показатель Херста 243
- Показательное распределение 293
- Порядок момента 68
- Правило иерархического объединения проб 132
- Правило 20/80 (см. Закон Парето)
- Правило линейного объединения проб 132
- Правило площадного объединения проб 133
- Преобразование Лежандра 115, 140
- Принцип инвариантности 290
- Принцип наименьшей затраты сил 15
- Принцип самоподобия 7
- Принцип экономии мышления 15
- Принцип эмерджентности 17
- Пространственная структура 41
- Пуассоновское распределение 293
- Размерность Минковского 63
- Размерность Хаусдорфа – Безиковича 47, 62
- Ранговые распределения 121
- Распространения инфекции 279
- Регулярные фракталы 49
- Родовое разнообразие 209
- Розовый шум 240
- Сайзеры 266
- Салфетка Серпинского 55, 57
- Самоорганизация 291
- Самоорганизованная критичность 291
- Связанный граф 230
- Семантика биоразнообразия 207
- Синергетика 289
- Системы итерируемых функций 56
- Скейлинг 45, 289
- Скользящее среднее 235
- Сложные системы 288
- Случайные процессы 233
- Сообщество 12
- Спектр сингулярностей 68, 116
- Статическая перколяция 263
- Стационарный временной ряд 233
- Степенной закон 30, 102
- Степенные распределения 292
- Стохастические фракталы 58
- Структура сообщества 11
- Субкритическое состояние 295
- Суперкритическое состояние 295
- Сциентизм 302
- Сэмплинговый подход 209
- Таксономическое разнообразие 204
- Таксономия 204
- Таксоценоз 12
- Теория катастроф 275
- Теория нейтрализма 13
- Теория перколяции 262
- Теория сложности 288
- Теория хаоса 288
- Термостатический подход 207
- Топологическая размерность 48
- Топологический подход 205
- Точечные разнообразия 37
- Тренд 233

Флуктуационная функция 247
Фрактал 7, 45
Фрактальная матрица
систематиков 230
Фрактальная размерность 46
Фрактальная размерность
перколяционного кластера 272
Фрактальное броуновское
движение 59, 245
Функции экологической
неаддитивности 36
Функция мультифрактального
спектра 68
Целостные свойства 297

Числа Хилла 41
Численность абсолютная 133
Численность относительная 133
Шум мерцаний (фликкер-шум) 292
Экологическая ниша 13
Экосистема 289
Экотон 274
Экспоненциальное распределение 293
Экстенсивная характеристика
таксона 207
Элементарный флористический
район 210
Эмерджентность 17, 289
Энтропия Хартли 208

Памяти Б. Мандельброта
«У геометрии природы фрактальное лицо»¹
(Бенуа Мандельброт – Benoît B. Mandelbrot)
20 ноября 1924 – 14 октября 2010



Фраза, вынесенная в заголовок этой мемориальной статьи, принадлежит самому Б. Мандельброту (Мандельброт, 2002, с. 16), памяти которого и посвящается.

В четверг, 14 октября 2010 г., в городе Кембридж (штат Массачусетс, США) после продолжительной и тяжелой болезни скончался выдающийся математик, создатель нового направления в геометрии – фрактальной геометрии, профессор Бенуа Мандельброт. Разработанная им теория фракталов оказала существенное влияние на разные области человеческой деятельности и знания – компьютерную графику, финансы, экологию и др. Некрологи о нем поместили такие влиятельные газеты и журналы, как New York Times и The

¹ Розенберг Г.С., Чупрунов Е.В., Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И. У геометрии природы фрактальное лицо (памяти Бенуа Мандельброта) // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2011. № 1. С. 411–417.

Atlantic (США), Telegraph и Guardian (Великобритания), Le Monde (Франция) и др.

«Если Вы знаете начало и конец, то у меня была самая обычная карьера» – говорил Мандельброт в Йельском университете на церемонии присуждения ему почетного звания Sterling² Professor of Mathematical Sciences – «Но это не была прямая линия между началом и концом. Это была очень изогнутая, фрактальная кривая» (<http://mathnotations.blogspot.com/search/label/Mandelbrot>).

Бенуа Мандельброт (фр. Benoît B. Mandelbrot³) родился 20 ноября 1924 г. в Варшаве в семье литовских евреев. Его отец был галантерейщиком, а мать – врачом. В 1936 г. вся семья, спасаясь от нацистов, эмигрировала на юг Франции (городок Тюль, Tulle), а потом перебралась и поселилась в Париже. Здесь Бенуа попал под влияние своих дядей⁴, которые и заинтересовали его математикой. При этом выяснилось, что у Бенуа великолепное пространственное воображение – даже алгебраические задачи он решал геометрическим способом. Он поступает в Политехническую школу в Париже, а сразу после войны становится студентом Сорбонны, где обучается под руководством Гастона Жулиа (Gaston M. Julia) и Пауля Леви (Paul Lévy). После окончания Сорбонны Мандельброт переезжает в США, где заканчивает Калифорнийский технологический институт. По возвращении во Францию в 1952 г. он защищает ученую степень PhD (доктора философии) по математике в Парижском университете, в 1955 г. женится на Альтетт Каган (Aliette Kagan) и переезжает в Женеву, «наездами» в Принстоне повышает свою квалификацию у Дж. фон Неймана (John von Neumann)⁵, а в 1958 г. окончательно поселяется в США, где приступает к работе в научно-исследовательском центре IBM (T.J. Watson Research Center) в Йорктауне (Yorktown Heights).

В IBM Мандельброт проработал 35 лет и 12 дней (до 1987 г.). Первоначально он занимался вопросами «чистой» математики. Потом решает задачу

² Самое высокое ученое звание в Йельском университете, присуждается с 1920 г. Джон Уильям Стерлинг (John William Sterling; 1844–1918) был адвокатом и филантропом; он завещал свое состояние Йельскому университету (\$18 млн, которые в 2003 г. «превратились» в \$180 млн). На эти средства построена библиотека, химическая лаборатория, факультеты правоведения, богословия, школа медицины и пр.

³ Он сам добавил среднюю заглавную букву, хотя она не обозначает второе имя.

⁴ Один из них был парижским математиком, членом группы, известной под общим псевдонимом «Николя Бурбаки (Bourbaki Nicolas)», которая выступала с концепцией построения математики с точки зрения принципов логики и аксиоматики теории множеств.

⁵ Интересный факт: грант Рокфеллерского фонда (A maverick's apprenticeship., 2004) по рекомендации фон Неймана был устроен У. Уивером (Warren Weaver), который с 1932 г. более 20 лет возглавлял отдел естественных наук этого Фонда и как менеджер науки способствовал поддержке наиболее талантливой молодежи. Достаточно часто информационный индекс разнообразия называют *индексом Шеннона – Уивера*, хотя в совместной работе с К. Шенноном (Claude E. Shannon) над книгой «Математическая теория связи» Уивер «отвечал» за философско-методологическое обоснование построений Шеннона (см.: Розенберг, 2010).

исследования ошибок, возникающих при передаче компьютерной информации по телефонным каналам связи компании. Анализируя природу этих, казалось бы, совершенно случайных ошибок, Мандельброт находит периоды их появления и определяет самоподобную структуру этих периодов: ошибки не появляются хаотично, а «собираются» в серии-кластеры; каждый кластер состоит из своих кластеров. Это открытие позволило не только сохранить компании огромные денежные средства на преодоление помех, но и стало первым толчком для нового, геометрического осмысления мира. Работая в IBM, Мандельброт все дальше и дальше уходит в сторону от чисто прикладных проблем компании. Он работает в области лингвистики, теории игр, экономики, аэронавтики, географии, физиологии, астрономии, физики... и не раз покидает еще неоконченные исследования ради нового, «не освоенного» им раздела науки. Так, например, еще в 1951 г. Мандельброта «слегка заинтересовала закономерность, описывающая частотность употребления слов в речи, называемая законом Ципфа, причем узнал я о ней из книжного обозрения... Упомянутое обозрение я выудил из корзины для ненужных бумаг одного «чистого» математика⁶, имея в виду разжиться легким чтением на время поездки в парижском метро. Закон Ципфа оказалось несложно объяснить, а в качестве побочного эффекта моя работа поспособствовала рождению новой дисциплины – математической лингвистики» (Мандельброт, 2002, с. 584–585). В экономике Мандельброт обнаружил, что внешне произвольные (случайные на вид) колебания цены на хлопок за большой временной интервал (более ста лет) следуют скрытому математическому порядку во времени, который не описывается стандартными кривыми; он проследил симметрию в длительных и кратковременных колебаниях цены. Это открытие оказалось неожиданностью для экономистов. Как говорить, «процесс пошел» и «я начал обращать внимание на аналогичные эмпирические закономерности в различных областях человеческой деятельности...» (Мандельброт, 2002, с. 585).

В середине 60-х годов Мандельброт задал себе вопрос: какой длины побережье Великобритании (Mandelbrot, 1967)? Оказалось, что все зависит от инструмента, с помощью которого эта длина будет измеряться. Опыт показывает, что длина береговой линии L зависит от масштаба l , которым проводятся измерения, и увеличивается с уменьшением последнего по степенному закону

$$L = \Lambda l^{\alpha}, \quad \Lambda = \text{const.}$$

Так, например, для побережья Великобритании $\alpha \approx 0.3$. Происхождение такой зависимости понятно: чем меньше масштаб мы используем, тем меньшие детали побережья будут учтены и дадут вклад в измеряемую длину. Наоборот, увеличивая масштаб, мы «спрямляем» побережье, уменьшаем тем самым его длину L . Таким образом, «понятие “длины” обычно бессмысленно для географических кривых» (Mandelbrot, 1967, p. 636).

⁶ В одном из интервью (In his own..., 1985) Мандельброт признался, что этим «чистым» математиком был его дядя.

В 1975 г.⁷, в изданной во Франции книге «Les objets fractals: forme, hasard et dimension», Мандельброт вводит в научный оборот понятие «фрактал»⁸. «Термин фрактал я образовал от латинского причастия *fractus*. Соответствующий глагол *frangere* переводится как ломать, разламывать, т.е. создавать фрагменты неправильной формы. Таким образом, разумно – и как кстати! – будет предположить, что, помимо значения «фрагментированный» (как, например, в словах фракция или рефракция), слово *fractus* должно иметь и значение «неправильный по форме»» (Мандельброт, 2002, с. 18). Иными словами, «вырезав» небольшую часть из структуры, имеющей свойства фрактальности, можно рассмотреть ее в некотором увеличении и обнаружить, что она подобна всей структуре в целом; выделив еще более мелкую часть из уже вырезанной части и увеличив ее, опять обнаружим, что и она подобна первоначальной структуре. Для идеальной фрактальной структуры такую операцию можно проделывать до бесконечности, и даже самые микроскопические частички будут подобны структуре в целом. Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого «эталонного» образа позволяет природе легко создавать сложную многомасштабную структуру. Реальные объекты имеют довольно четко ограниченный интервал масштабов, в которых они проявляют свою фрактальную природу.

«Фракталы вокруг нас повсюду, и в очертаниях гор, и в извилистой линии морского берега. Некоторые из фракталов непрерывно меняются, подобно движущимся облакам или мерцающему пламени, в то время как другие, подобно деревьям или нашим сосудистым системам, сохраняют структуру, приобретенную в процессе эволюции» (Пайтген, Рихтер, 1993, с. 7). А вот еще одна цитата из работы В.Н. Беклемишева (1964, с. 37): «...живой организм (*и экосистема*. – Авт.) не обладает постоянством материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается». Иными словами, подобно мольеровскому Журдену, экологи давно «говорят прозой» (о фракталах), не догадываясь об этом. И вновь Мандельброт (2002, с. 13): «Облака не являются сферами, горы – конусами, береговые линии нельзя изобразить с помощью окружностей, кору деревьев не назовешь гладкой, а путь молнии – прямолинейным. В более общем виде я заявляю, что многие формы Природы настолько неправильны и фрагментированы, что в сравнении с евклидовыми фигурами... Природа демонстрирует не просто более высокую степень, но совершенно иной уровень сложности». Пример фрактального множества, ставшего классическим, приведен на рис. 10.1.

В арсенале современной математики Мандельброт нашел удобную количественную меру «неидеальности объектов» – извилистости контура, морщинистости поверхности и пористости объема (ее предложили два математика –

⁷ Правда, англоязычные исследователи ведут свой «отсчет» от перевода этой работы на английский язык (Mandelbrot, 1977).

⁸ «Дайте чудовищу какое-нибудь уютное, домашнее имя, и вы удивитесь, насколько легче будет его приручить!» (Мандельброт, 2002, с. 18).

Ф. Хаусдорф (Felix Hausdorff) и А.С. Безикович), которая носит сегодня имена своих создателей (*размерность Хаусдорфа – Безиковича*; она же – *хаусдорфова размерность*). Как и любая количественная характеристика, эта размерность прошла проверку на работоспособность. В предельных случаях (применительно к идеальным объектам классической евклидовой геометрии) она давала те же численные значения, что и известная задолго до нее так называемая *топологическая размерность* (иначе говоря, была равна нулю для точки, единице – для гладкой плавной линии, двум – для «ровной» фигуры и поверхности, трем – для тела и пространства). Однако новая размерность обладала более тонкой чувствительностью ко всякого рода несовершенствам реальных объектов, позволяя различать то, что прежде было безлико и неразлично – степень «извилистости». Но самое непривычное⁹ в размерности Хаусдорфа – Безиковича состоит в том, что она может принимать не только целые, но и дробные значения. Именно для того, чтобы подчеркнуть эту способность такого рода размерностей, Мандельброт и предложил называть их *фрактальными размерностями*.

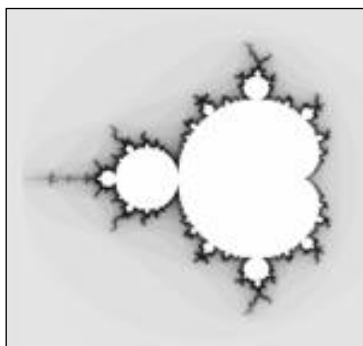


Рис. 10.1. Фрактальное множество Мандельброта¹⁰, иногда называемое его автографом

Интересно отметить, что само определение понятия «фрактал» («фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому») предоставляет пищу для системологических рассуждений. Действительно, в своей монографии Мандельброт (2002, с. 31) дает математи-

⁹ Хотя, чего тут непривычного? Любые усреднения «уходят» от изначальной целочисленности исходных значений. Например, «По данным ЦРУ США, в среднем женщины в России рожают 1.39 ребенка» (Газета «Ведомости», 22 ноября 2007 г.), или детская классика С. Маршака – стихотворение «Про одного ученика и шесть единиц»: «– Задачу задали у нас. Ее решал я целый час,/ И вышло у меня в ответе: Два землекопа и две трети».

¹⁰ Впервые множество Мандельброта было описано в 1905 г. французским специалистом в области аналитической динамики комплексных чисел П. Фату (Pierre Joseph Louis Fatou). Однако именно Мандельброт не только смог сказать, *почему это важно*, но и смог *убедить в этой важности* остальных.

чески более корректное определение: «фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа – Безиковича которого строго больше его топологической размерности». Это определение достаточно строго в математическом плане; однако именно это и является его недостатком, поскольку оно требует определения еще и понятий размерности (топологической и хаусдорфовой), к тому же оно исключает многие классы фрактальных объектов, встречающиеся в различных областях. Однако все виды математических фракталов являются абстракциями, непосредственное применение которых для описания реальных объектов возможно только с некоторыми оговорками. Математическое фрактальное множество, как это следует из его определения, должно обладать некоторыми «неестественными» свойствами (например, у него должны отсутствовать наибольший и наименьший масштабы самоподобия). С другой стороны, в любой физической структуре должен существовать конечный наименьший масштаб. Кроме того, такая структура всегда ограничена в занимаемом ею пространстве, что приводит к нарушению самоподобия вблизи границы (достаточно малая область, содержащая границу множества, не подобна области того же размера, находящейся вдали от границы). «Сила понятия фрактальной размерности по Хаусдорфу в том, что она позволяет различать категории «гладкий» и «хаотичный». Слабость же ее в том, что не удается различить категории «нерегулярный, но самоподобный» и «геометрически хаотичный». Это происходит из-за того, что определение является весьма общим, что и требуется для математики. Но для конкретной области науки общий характер этого определения оказывается чрезмерным: оно становится не только неудобным, но и совершенно неподходящим» (Мандельброт, 1993, с. 139). Иными словами, на примере определения понятия «фрактал» хорошо иллюстрируется один из важных системологических принципов – *принцип несовместимости Л. Заде* (Lotfi Ali Asker Zadeh): чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определены наши суждения о ее поведении (Розенберг и др., 1999). Поэтому для решения задачи о фрактальности, например, видовой или родовой структуры сообщества, вполне подходящим является первое (может быть, более вербальное) определение «фрактала». Можно сказать, что фрактальный объект статистически единообразен в широком диапазоне масштабов. В идеальном случае (математический фрактал) такое самоподобие приводит к тому, что фрактальный объект оказывается инвариантным относительно масштабных изменений пространства (растяжений и сжатий).

Другим важным свойством фракталов является их *иерархичность*, т.е. способность повторяться в разных масштабах пространства и времени. Существует четкий *критерий принадлежности объекта к фракталам* – объект нельзя считать фрактальным, если он не обладает свойством самоподобия, но можно – если он не иерархичен.

Кроме самоподобия и иерархичности, диагностическими признаками фрактального объекта являются (Федер, 1991; Божокин, Паршин, 2001; Шредер, 2001; Морозов, 2004):

• *Степенная зависимость* числа структурных элементов от масштаба, поскольку математическим выражением самоподобия являются степенные законы вида

$$f(x) = cx^{\alpha}.$$

- *Масштабная инвариантность (скейлинг;* от англ. *scaling* – масштабирование) – возможность воспроизводить объект при изменении масштабов.
- Строгое отличие *фрактальной размерности* (α), которая может быть как целочисленной, так и дробной (например, размерность $\alpha = 2.87$), от топологической (всегда целочисленной).

«Фракталы были чужды уютному евклидовому миру с его регулярными структурами» (Макаренко, 2002, с. 122)¹¹. Для реального природного фрактала существует некоторый минимальный масштаб длины l_{\min} , такой, что на расстояниях $l \approx l_{\min}$ его основное свойство – самоподобие – пропадает. Кроме того, на достаточно больших масштабах длин $l > l_{\max}$, где l_{\max} – характерный геометрический размер объектов, это свойство самоподобия также нарушается. Поэтому свойства природных фракталов рассматриваются лишь на масштабах l , удовлетворяющих соотношению $l_{\min} < l < l_{\max}$ (Божикин, Паршин, 2001).

Продолжим краткое жизнеописание Бенуа Мандельброта. Параллельно с работой в ИВМ, «я стал популярным в разных крупных университетах как *visiting professor*, но ни один из них не хотел видеть меня на постоянной должности в силу непредсказуемости моих (научных) интересов¹². Однажды, когда я все еще был относительно молодым, я получил от одного из ведущих американских университетов очень очаровательное предложение, от которого отказались на другой день, как только декан заинтересовался моей профессиональной деятельностью в других [смежных с математикой] областях» (*A maverick's apprenticeship.*, 2004). В это же время (в 1974 г.) Мандельброту присваивается звание Почетного сотрудника ИВМ (*IBM Fellow*)¹³, которое является

¹¹ Приведем еще одну цитату из работы Н.Г. Макаренко (2002, с. 122): «Позднее оказалось, что фракталами являются и давно известные в анализе нерегулярные функции, вызывавшие отвращение аналитиков прошлого века». Подтверждением тому служат слова из письма 1893 г. французского математика Ш. Эрмита (*Charles Hermite*) нидерландскому математику Т. Стилтгесу (*Thomas Johannes Stieltjes*), которые также приводит Н.Г. Макаренко: «С омерзением и ужасом я отверчиваюсь от этой зловердной язвы – непрерывных функций, нигде не имеющих производных...».

¹² Мандельброт приводит такую аналогию (*In his own...*, 1985): «Соревнование важно в жизни, следовательно, и в науке; но почему наука должна подражать спорту, где гонку на милоу и 1500 метров (только на 7.3% короче!) часто выигрывают разные чемпионы? И хуже того, в то время как десятиборье является олимпийской дисциплиной, «научное десятиборье», которое я, казалось, практиковал, не приветствовалось в академии».

¹³ За всю историю компании ИВМ («Голубого Гиганта») этого звания были удостоены чуть более 200 специалистов.

самым высоким знаком отличия для технических специалистов компании и признанием их выдающихся технических достижений и лидерства в таких областях, как проектирование, программирование, услуги, научная деятельность и технологии. Почетным сотрудникам предоставляются более широкие возможности, чтобы поддерживать их деятельность по разработке инноваций (Мандельброт возглавляет небольшую группу).

Только после ухода из IBM, с 1987 г. Мандельброт начал систематически преподавать на математическом факультете Йельского университета, а штатным профессором стал лишь в 1999 г., и как он сам отметил (*A maverick's apprenticeship.*, 2004): «Йельский университет, возможно, следует считать мировым рекордсменом в моем случае, т.к. в штат я был зачислен в столь преклонном возрасте» (75 лет. – Авт.). С этой должности Мандельброт ушел в 2005 г., став, как уже отмечалось выше, Sterling Professor. Среди огромного числа его наград и почетных званий следует, наверное, назвать чрезвычайно престижные премии Александра Гумбольдта (Alexander von Humboldt Prize, 1988), Вольфа по физике (Wolf Prize, 1993), Японии (Japan Prize, 2003) и др. Он был академиком Национальной академии наук США (с 1987), Американской академии искусств и наук, Академии IBM технологии, почетным членом Норвежской академии наук и литературы, почетным доктором (Honoris causa) более 15 крупнейших университетов мира, в мае 2010 г. он был удостоен Почетной ученой степени Университета Джона Хопкинса (Балтимор, Baltimore, Maryland); Мандельброт был награжден орденами и медалями многих стран (орденом Почетного легиона, Франция), медалью Президента Республики Италия, медалью Ричардсона (Lewis Fry Richardson Medal) Европейского геофизического общества и пр.

Завершить это короткое и грустное эссе хочется тремя цитатами. Первая принадлежит самому Бенуа Мандельброту (*A maverick's apprenticeship.*, 2004): «Судьба того, чтобы быть названным лучшим физиком среди математиков или лучшим математиком среди физиков, была тем, чего я всегда боялся и с чем боролся. И я не ценю похвалу своих работ в экономике всеми, кроме самих экономистов. Конечно, хорошо быть свободным от экономистов «перед фактом» цензуры и обсуждения; но я также хочу победить и «после факта», путем понимания и одобрения, по крайней мере, части их сообщества».

Президент Франции Николя Саркози (Nicolas Sarkozy), воздавая должное Бенуа Мандельброту, сказал, что у него был «сильный, самобытный склад ума, который никогда не уклонялся от нововведения и разрушения предвзятых понятий ... Его исследования, полностью развитые вне господствующих представлений, привели к развитию современной информационной теории» («*Le Figaro*», 16 октября 2010 г.).

Наконец, последняя цитата заимствована из книги Шредера (2001, с. 18–19): «Вспоминая славные имена прошлого, мы не должны забывать о нашем великом современнике, несравненном Бенуа Мандельброте... Как выяснилось, все эти годы мы жили с фрактальными артериями неподалеку от фрактальных речных систем, собирающих влагу со склонов фрактальных гор под фрактальными облаками и катящих свои воды к фрактальным берегам морей и океанов. Но как и мольерову мещанину во дворянстве, нам недоста-

вало надлежащей прозы – существительного *фрактал* и прилагательного *фрактальный*, который мы обрели благодаря Бенуа Мандельброту».

Список литературы

Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22–38.

Божокин С.В., Паршин Д.А. Фракталы и мультифракталы. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 128 с.

Макаренко Н.Г. Фракталы, аттракторы, нейронные сети и все такое // Научная сессия МИФИ-2002. IV Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика – 2002». Лекции по нейроинформатике. Часть 2. М.: МИФИ, 2002. С. 121–169.

Мандельброт Б.Б. Фракталы и возрождение теории итераций // В кн.: Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. М.: Мир, 1993. С. 131–140.

Мандельброт Б.Б. Фрактальная геометрия природы. М.–Ижевск: ИКИ, 2002. 656 с.

Морозов А.Д. Введение в теорию фракталов. М.–Ижевск: ИКИ, 2004. 160 с.

Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. М.: Мир, 1993. 176 с.

Розенберг Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СНЦ РАН, 1999. 396 с.

Федер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991. 254 с.

Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. М.–Ижевск: Ин-т компьютер. иссл., 2001. 528 с.

A maverick's apprenticeship. The Wolf Prize for Physics / Ed. D. Thouless. Singapore: World Scientific, 2004.

In his own words: BBM Interview by Anthony Barcellos // Mathematical people / Eds. D.J. Albers & G.L. Alexanderson. Boston: Birkhäuser, 1985. P. 205–225.

Mandelbrot B.B. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension // Science. 1967. V. 156. № 3775. P. 636–638.

Mandelbrot B.B. Fractals: form, chance and dimension. San Francisco (CA): W.H. Freeman and Co., 1977. 265 p.

<http://mathnotations.blogspot.com/search/label/Mandelbrot>

Памяти Р. Маргалефа
Дон Кихот Экологический¹
(Рамон Маргалеф – Ramon Margalef i López)
16 мая 1919 – 23 мая 2004



Рамон Маргалеф² родился в Барселоне в 1919 г. Его отец, Ramon Margalefi Adell, был молодым фермером, переехавшим в Барселону с родителями и другими членами семьи после того, как их виноградники в регионе Приората были погублены филлоксерой (*Dactylophaera vitifoliae*). Он устроился банковским служащим и вскоре женился на Vicenta Lopez Viu, которая также переехала в Барселону из Арагона. Кроме Рамона, у них была еще дочь Vicenta (на четыре года младше). Ребенком Рамон играл на улицах старой Барселоны, отдавая предпочтение пустырям, где можно было найти лужи воды, за жиз-

¹ Розенберг Г.С. Дон Кихот Экологический (Рамон Маргалеф [Ramon Margalef i López]; 16 мая 1919 – 23 мая 2004) // Маргалеф Р. Перспективы в экологической теории / Пер. с англ. А.Г. Розенберг, Г.С. Розенберга и Г.А. Шараева / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 97–122.

² Биографические подробности и фотографии почерпнуты из ряда материалов, размещенных в Интернете (Ramon Margalef – Wikipedia (http://en.wikipedia.org/wiki/Ramon_Margalef), Margalef website, by Francesc Peters (<http://www.icm.csic.es/bio/margalef/>); Estrada et al., 2004; Mullan, 2004; Vilalta, 2004) и литературных источниках (Ros, 1991, 2004, 2006; Herrera, 2005; Peters, 2010 и др.).

нию в которых он готов был наблюдать по нескольку дней³. Его интерес к природе подогревали воскресное посещение садов и парков Барселоны и помощь отцу в возделывании небольшого сада с фруктовыми деревьями во дворе (хобби, напомилавшее Маргалефу-старшему его ранний «земледельческий» период жизни). Рамон мог часами наблюдать за муравьями, гусеницами, жуками, собрал коллекцию бабочек, небольшой гербарий... В школе он не отличался прилежностью, хотя учеба давалась ему легко. Позже он напишет, что ему «жаль потерянного времени, (потраченного) в традиционной школе и на другие глупости (foolishnesses)» (цит. по: Ros, 2006, p. 297). Он изучал французский, немецкий и математику, и вскоре после этого заинтересовался естественной историей и биологией (особенно в водных средах). Для поддержания его интереса к наукам (после того, как убедился в том, что стезя банковского служащего Рамона не прельщает) отец нанял репетитора – эльзасца, прожившего в Аргентине А. Джеки (Alexander Jacky). Теперь Рамон мог читать произведения немецких и французских натуралистов, которые довольно много изучали фауну и флору Каталонии. Позднее он начал регулярно посещать публичные и более специализированные библиотеки в нескольких академических институтах.

Его образование было прервано 18 июля 1936 г. испанской гражданской войной, когда он (22 февраля 1938 г.) был призван в республиканскую армию. Первоначально он служил писарем, но потом был на фронте и участвовал в битве на р. Эбро (25 июня – 16 ноября 1938 г.), закончившейся сокрушительным поражением республиканцев. К концу сражения он заболел лихорадкой и был отправлен в Барселону. После победы Франко он был вынужден еще три года отдать военной службе. Потом работал посыльным в Ботаническом институте Барселоны, страховым клерком, но не прекращал своих научных исследований. Хорошо известно, что еще в 1940-х годах Маргалеф построил свой микроскоп из частей, которые он покупал на блошиных рынках. Менее известно, что он продолжал такого рода «научно-инженерную» деятельность и создал несколько других приборов и инструментов для того, чтобы автоматически получать образцы планктона, имитировать природные условия в лаборатории и автоматически обрабатывать данные своих экспериментов; эти приборы до сих пор применяются в экологии (все как в крылатой фразе про физиков: «Хороший эколог должен уметь завинчивать шурупы молотком и забивать гвозди отверткой (The good ecologist should be able to screw down screws with a hammer and to sink nails with a screwdriver)»; см.: Ros, 2006, p. 298). Еще одним доказательством высокого качества его изобретений (многие из которых в дальнейшем были усовершенствованы) служит и тот факт,

³ Как не вспомнить здесь слова биолога-эволюциониста К.Ф. Рулье (1852), который справедливо считал, что для понимания многих закономерностей организации организмов и их сообществ иногда вполне достаточно обратиться к ближайшей луже: «Приляг к лужице и изучи подробно существа – растения и животных, ее населяющие, в непосредственном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники...».

что позже правительство США дало ему, фактически, финансовый карт-бланш на их создание, что позволило коллегам называть Маргалефа «дождем по производству машин (rain-making machines)». В этот ранний период деятельности биографа Маргалефа характеризуют его как неутомимого исследователя (indefatigable researcher), способного к установлению связей между различными разделами биологии, физики, химии, математики... Было очевидно, что он явно выделяется среди своих коллег знаниями и редким умом.

Это и привлекло к нему внимание ряда крупных естествоиспытателей, проживавших в Испании, – немецкого бизнесмена и натуралиста-любителя К. Фауста (Karl Faust, 1874–1952), который поселился в Каталонии в 1898 г. и основал Ботанический сад Маримуртра (Marimurtra Botanical Gardens) в Бланес, Коста Брава (Blanes, Costa Brava); выдающегося ботаника П.Ф. Квэ (Pius Font Quer, 1888–1964); зоолога Ф. Гарсиядель Сиды (Francisco Garcíadel Cid, 1897–1965), который стал первым директором (с 1951 г. и до своей смерти) Научно-исследовательского рыбохозяйственного института (Institute for Fisheries Investigation) в Барселоне; гидробиолога, специалиста по простейшим М.М. Алзамора (Miquel Massutí Alzamora, 1902–1950) и др. Они ценили его интеллектуальный потенциал (он начал публиковать свои научные работы еще в 1943 г. (Margalef, 1943a,b,c), и именно благодаря их помощи он получил стипендию для обучения в Университете Барселоны. Его обучение было, в основном, самостоятельным – он читал все, что мог найти по биологии, геологии, физике, математике и другим областям знаний, благо библиотека университета предоставляла такую возможность. Его способность обобщать полученную «междисциплинарную информацию» позволила в 1949 г. получить степень бакалавра естественных наук (BS), а через два года защитить докторскую диссертацию по философии (PhD) на тему «Temperature and morphology of living beings» (формальным руководителем этой самостоятельной работы стал д-р Florencio Bustinza). Маргалефу было 32 года и он был автором 11 книг и брошюр и 71 статьи (Peters, 2010), из которых около 40, как сегодня сказали бы, были «ВАКовские». В это же время он начинает работу в недавно созданном рыбохозяйственном НИИ в Барселоне (этот Институт он будет полтора года возглавлять после смерти его первого директора, профессора Гарсия дель Сиды с конца 1965 по июнь 1967 г.).

После Второй мировой войны Европу наводнили американские скауты («охотники за талантами (talent scout)»); в поле зрения одного из них – Сиднея Галлера (Sidney Galler) – попал и Маргалеф. Эта встреча оказалась решающей для него – ему предоставили возможность путешествовать без ограничений по всем Соединенным Штатам и другим странам. Маргалеф воспользовался этим предложением и посетил многочисленные научно-исследовательские центры, участвовал в различных научных конгрессах. Несколько американских университетов предложили ему переехать в Соединенные Штаты вместе со своей семьей (в 1952 г. он женился на Марии Мир (María Mir Tauler), которая также была биологом⁴); в принципе, он с удовольствием готов был принять эти приглашения (по его выражению, Испания в этот период представля-

⁴ Мария Мир скончалась ровно через неделю после смерти своего мужа...

ла собой «усохшее общество» по отношению к науке). Тем не менее, по настоянию жены, которая была родом с Майорки (с большими личными связями на острове) и которая считала, что Соединенные Штаты находятся слишком далеко от ее родины, они остались в Испании. К тому же в 1953 г. родилась их первая дочь – Неус (Neus; сейчас математик и учитель средней школы в Барселоне), в 1955 г. вторая – Нури (Núria; врач в Пуигсерде (Puigcerda), в 1956 и 1958 гг. на свет появились сыновья – Рамон (Ramon; биолог и учитель средней школы в Барселоне) и Бартомеу (Bartomeu; учитель в детдоме в Анголе).

Мария была центром семьи, «маяком, который направлял лодку растущей семьи в тихом и бурном житейском море» (Peters, 2010, p. 11). Она занималась образованием детей, «семейной экономикой», общественной жизнью. Мария неоднократно говорила, что она никогда не ревнует Рамона к поглотившей его науке (многочисленные конференции и экспедиции надолго «вырывают» его из дома); биолог по образованию, она часто будет первым критиком его рукописей, а иногда и просто помощником в разборе, определении и подсчете планктонных проб (есть даже три их совместных публикации). Рамон был немного застенчивым, но веселым человеком с острым чувством юмора. Высокий (рост 185 см), с крупными чертами лица, темными волосами и глубокими синими глазами, он не подходил под стандарты внешности, распространенные в Средиземноморье. На его лице всегда была улыбка, он никогда не говори плохо о другом человеке. Рамон любил играть с детьми в строительный конструктор (Meccano (<http://en.wikipedia.org/wiki/Meccano>)), который предоставлял бесконечные возможности для создания различных устройств и механизмов; в выходные дни семья часто выезжает «на природу», и Рамон с радостью учит детей различать виды растений, животных, лишайников или геологические объекты. А по ночам он переводит иностранные книги на испанский язык или пишет научно-популярные статьи для пополнения скудного заработка естествоиспытателя.



В мае 1966 г. он приглашен для чтения лекций в Университет Чикаго, который в то время был центром экологической мысли в США. Маргалеф знакомит слушателей со своими представлениями о связи классической популяционной биологии с экосистемным подходом, теорией информации, термодинамикой и кибернетикой. Результатом этих лекций стала небольшая (всего 111 страниц) монография «Perspectives in Ecological Theory» (1968 г.), вышедшая под первым номером в новой серии «Chicago Series in Biology». Завершая рецензию на эту книгу, Э. Дивей (Deevey, 1969, p. 315) вопрошал: «И какую книгу в этой новой серии следует издать «на бис» после столь захватывающего старта?!».

В 1967 г. Маргалеф проходит по конкурсу на заведование кафедрой в Университете Барселоны и становится первым в Испании преподавателем (профессором) экологии, занимая эту должность до своей отставки в 1989 г. (после этого – он почетный профессор). Он достаточно оригинально подходил к чтению лекций, считая, что учить студентов следует рано утром (с 8 часов утра) и поздно вечером (после 20 часов), освобождая дневное время для самостоятельных экологических и гидробиологических исследований (в том числе и своих). Когда один из студентов заметил, что ему трудно «переварить» все идеи и всю информация, которую Маргалеф давал на лекциях, он пообещал подготовить учебник; вскоре появилась почти 1000-страничная «Ecología» (Margalef, 1974), которая несколько раз переиздавалась и переводилась⁵. Маргалеф обучил сотни специалистов в лаборатории, в поле и на море, читая лекции и проводя совместные исследования не только в университете Барселоны и в НИИ рыбного хозяйства, но и в других университетах и научных центрах по всему миру. С 1971 по 2001 гг. он руководил подготовкой 39 докторских диссертаций; его аспиранты подчеркивают справедливость, щедрость, энтузиазм, доброту и готовность всегда дать совет или предложить оригинальные методы для решения трудных экологических проблем. После своей отставки, он продолжает научную работу и регулярно посещает свой крошечный офис в Отделе экологии университета (даже всего за несколько недель до смерти, которая наступила в воскресенье 23 мая 2004 г.).

Маргалеф много ездил по миру; это было связано не только с необходимостью читать лекции, присутствовать на различных заседаниях и вручениях многочисленных наград, но и с тем, что в таких поездках всегда была возможность встретиться с интересными людьми, познакомиться с работой родственных лабораторий и собрать новый материал в ходе экскурсий «в природу». Его плотный научный и преподавательский график оставлял для таких поездок только летние месяцы. Его дети выросли, и Марии часто приходилось сопровождать его. Во время одной из поездок в Мельбурн Мария попала под машину и была на несколько месяцев госпитализирована в Австралии; после этого случая она стала прихрамывать, но ее нельзя было отговорить от сопровождения Рамона (точнее, они сопровождали друг друга...).

⁵ На протяжении многих лет этот учебник считается одной из лучших книг по экологии, когда-либо написанных на любом языке. Не будем забывать и еще один большой учебник очень высокого класса – «Limnología» (Margalef, 1983).

Рамон Маргалеф (автор 538 публикаций, 3/4 из которых написаны на испанском и каталонском языках; Peters, 2010) по праву занимает место в тройке самых выдающихся (наиболее цитируемых⁶ и влиятельных в биологических науках) ученых Испании, наравне с С. Рамон-и-Кахалем (Santiago Ramón y Cajal, 1852–1934; врач и гистолог, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине 1906 г.) и С. Очоа (Severo Ochoa de Albornoz, 1905–1993; биохимик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине 1959 г.). Он был отмечен большим числом наград, главными из которых можно считать:

- медаль Принца Альберта Первого (Prince Albert 1st Medal) Международного океанографического института (Париж, Франция, 1972);
- премия за работы по биологической океанографии Бедфордского Института океанографии им. А.Г. Хантсмена⁷ (Канада, 1980; первый обладатель этой премии; считается «Нобелевской премией» в области океанографии);
- премия Сантьяго Рамон-и-Кахаля (Santiago Ramón y Cajal Prize) испанского Министерства образования и науки (1984)⁸;
- медаль Науманна–Тинеманна (Naumann–Thienemann Medal) Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии (1989);
- премия Италгас⁹ (Italgas Prize) за науки об окружающей среде (Италия, 1989);
- премия им. Александра фон Гумбольдта (Германия, 1990);
- кавалер ордена Альфонса Десятого Мудрого¹⁰ (Alfonso X of Castile the Wise; Испания, 1990)
- международная премия им. Св. Франциска Ассизского (San Francesco d'Assisi) в области охраны окружающей среды (Италия, 1993);
- премия Международного экологического института (Германия, 1997);
- премия князя Монако Ренье III (Ranier III of Monaco Prize, 1998);
- золотая медаль и премия Испанского совета по научным исследованиям (Spanish Council for Research [CSIC] Gold Medal Award, 2002);
- и множество наград Каталонии, в том числе Национальная премия за природопользование автономного правительства Каталонии (2004, посмертно).

⁶ Информация для наших «чиновников от науки» (Ros, 2004, p. 229): далеко не все его статьи были опубликованы в журналах, включенных в «Science Citation Index»...

⁷ Archibald Gowanlock Huntsman (1883–1973) – пионер канадской океанографии и ихтиологии.

⁸ На эту номинацию пришло более 600 писем-поддержек со всего мира. Американский эколог Дж. Хатчинсон (George Evelyn Hutchinson) писал: «я рад узнать, что вы удостоите моего старого друга Рамона Маргалефа наградой... Рамон внес огромный вклад во все аспекты водной и общей экологии. Он является одним из очень немногих людей, кто работал в поле и кто может сказать новое слово как в теории, так и на практике, освещая одно другим...» (цит. по: Peters, 2010, p. 22).

⁹ А вот наш Газпром...

¹⁰ Альфонсо X Мудрый (1221–1284) – кастильский монарх, покровитель наук и искусств.



Рамон Маргалеф и Мария Мир на вручении *Honoris causa* в Университете Аликанте (La Universidadde Alicante, 18 мая 1999 г.)
Фото Х.М. Торрегоса (Juan Manuel Torregrosa)

Книга Рамона Маргалефа «Perspectives in Ecological Theory» (1968) и статьи «On certain unifying principles in ecology» (1963), «Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment» (1978) и «From hydrodynamic processes to structure (information) and from information to process» (1985)¹¹ стали классикой (по цитируемости), а первая из них входит в десятку самых цитируемых статей в науках о жизни XX столетия (Ros, 2006, p. 297).

Маргалеф был членом нескольких академий в Испании и за рубежом (среди них – Королевской академии наук и искусств в Барселоне [1957] и Национальной академии наук США [1984]); он был почетным членом различных научных обществ по всему миру и был удостоен званий *Honoris causa* ряда университетов: Université d'Aix-Marseille (Франция, 1973); Sarrià Chemical Institute of the University Ramon Llull, Barcelona (Испания, 1983), Université Laval, Quebec (Канада, 1987); University of Luján (Аргентина, 1994); University of Alicante (Испания, 1999).

В 2004 г. правительством Каталонии была учреждена ежегодная Премия Рамона Маргалефа по экологии (Premi Ramon Margalef d'Ecologia); размер премии – € 100 000, присуждается она за исключительную научную карьеру или открытия в области экологии и других наук об окружающей среде. В дополнение к премии лауреату вручается памятный знак, на котором изображена микроводоросль *Picarola margalefii* Cros et Estrada, 2004.

¹¹ Список публикаций Р. Маргалефа (1943–2001 гг.) можно найти по адресу: <http://www.icm.csic.es/bio/personal/fpeters/margalef/pdfs/publications.pdf> и в брошюре Ф. Петерса (Peters, 2010).



Первым лауреатом этой премии в 2005 г. стал Пол Дейтон (Paul K. Dayton, США); потом были Джон Лаутон (John Lawton, Великобритания), Гарольд Муни (Harold A. Mooney, США), Дэниел Паули (Daniel Pauly, Франция), Пол Эрлих (Paul R. Ehrlich, США), Саймон Левин (Simon A. Levin, США)...

В честь Маргалефа названы 18 видов гидробионтов, открытых с 1964 по 2009 г. (например, *Lepadella margalefi* DeRidder, 1964 [Animalia, Rotifera], *Ephemeroporus margalefi* Alonso, 1987 [Animalia, Arthropoda, Cladocera], *Alexandrium margalefi* Balech, 1994 [Protoctista, Dinoflagellata], *Ophelina margaleffi* Sarda, Gil, Taboada&Gili, 2009 [Animalia, Annelida, Polychaeta] и др.).

Испанский институт океанографии в 2009 г. назвал свое новое научно-исследовательское судно именем Рамона Маргалефа. Этот корабль (длина 46 м, стоимость вместе с оборудованием €19 млн) стал самой передовой испанской плавучей лабораторией, позволяющей проводить исследования в области морской геологии, физической океанографии, химии и биологии моря, ихтиологии и экологического мониторинга. Также его именем названо главное здание Школы биологии при Университете Барселоны (2005 г.). Ученый (социальный) совет Университета Барселоны в 2005 г. учредил премию им. Рамона Маргалефа за научные исследования студентов, а в 2009 г. – премию им. Рамона Маргалефа в области передового опыта образования.

Рамон Маргалеф, как уже отмечалось, был плодовитым автором, с хорошим знанием иностранных языков (он изучал и русский язык); на протяжении всей своей жизни Маргалеф прочел тысячи научных книг, но хорошо знал и литературу вообще, особенно классику. Из его огромного научно-литературного наследия остановимся лишь на нескольких работах и процитируем (почти без комментариев) наиболее яркие его мысли философского и общенаучного характера (последнее возможно еще и потому, что в Интернете есть интервью Р. Маргалефа профессору Ф.Т. Мэтью [Mateu, 2004], которое он дал университетскому журналу «Campus» в декабре 1985 г. при посещении Университета Марусии).

Margalef R. La teoria de la Information an ecologia //
Mem. real acad. Scens. artes Barselona. 1957. V. 32. P. 373–449.
Margalef R. Information theory in biology //
Trans. Soc. Gen. Syst. Res. 1958. V. 3. P. 36–71.

В этой статье, написанной по-испански на основе вступительной лекции Р. Маргалефа в качестве нового члена Барселонской Королевской академии наук и искусств, впервые¹² было предложено «экологическое использование» теории информации применительно к изучению видового разнообразия в экосистемах. В связи с новизной подхода, статья была оперативно переведена на английский язык и опубликована в журнале «General Systems». В то время экология была еще сравнительно молодой наукой, и ей не хватало «теоретических рамок» и стабильных парадигм, сопоставимых с другими научными направлениями.

Опираясь на работы К. Шеннона и Л. Бриллюэна по теории информации, в которых была введена энтропийная мера информации, Маргалеф предложил ныне общепринятое понятие «видовое разнообразие» [species diversity], количественно выражаемое с помощью индекса разнообразия, практически не отличающегося от энтропийной меры. Поскольку общее число видов (видовое богатство) входит в меру разнообразия, для устранения неопределенности стало необходимо различать понятия «видовое богатство» и «видовое разнообразие».

Margalef R. On certain unifying principles in ecology //
Amer. Naturalist. 1963. V. 97. № 897. P. 357–374.

Эту статью Р. Маргалефа следует рассматривать фактически как один из первых опытов использования в экологии системного подхода, попытку сформулировать некоторые общие принципы в экологии. При этом структура экосистемы («экосистемы обладают структурой в том смысле, что они состоят из различных частей или элементов, связанных друг с другом; взаимосвязи между составными элементами являются основой структуры», р. 357) рассматривается с разных сторон (биомасса, продуктивность, сукцессионные изменения, особенности пространственного размещения, влияние температуры и пр.), но основной упор сделан на параметр, который назван «зрелость экосистемы»¹³ (maturity of ecosystem; в принципе, это близко к понятию «кли-

¹² Фактически это было сделано еще раньше (Margalef, 1951).

¹³ В современных экологических словарях, «зрелость экосистемы – стабильное состояние экосистемы, характеризующееся оптимальной структурой и функционированием, максимальной биопродуктивностью и минимальной энтропией» (Реймерс, 1990, с. 193; <http://www.ecosystema.ru/07referats/slovar/08z.php>).

THE AMERICAN NATURALIST

Vol. XCVII

November-December, 1963

No. 897

ON CERTAIN UNIFYING PRINCIPLES IN ECOLOGY

R. MARGALEF

Institute for Fisheries Investigation, Barcelona, Spain

Ecologists have been reluctant to place their observations and their findings in the frame of a general theory. Present day ecology is extremely poor in unifying and ordering principles. A certain effort should be made in constructing a general frame of reference, even though some of the speculation may be dangerous or misleading. This paper presents various points of view, some perhaps original, others not so. Certain of these viewpoints have been discussed previously but separately, in other papers published or in press.

In such an enterprise, discussion with students and colleagues has been essential, and the author has profited from the experience and criticism of many people. A special sense of indebtedness is felt towards Monte Lloyd, H. T. Odum, R. MacArthur, E. P. Odum, G. E. Hutchinson, and V. Tonolli.

STRUCTURE OF THE ECOSYSTEM

Ecosystems have a structure, in the sense that they are composed of different parts or elements, and these are arranged in a definite pattern. The interrelations between the constituent elements are the basis of the

максовое сообщество»¹⁴). Предлагается (и на примерах обосновывается) два важных принципа (pp. 371 и 373):

- относительное количество энергии, необходимое для поддержания экосистемы, связано со степенью организации этой экосистемы; меньше энергии необходимо для более сложной экосистемы, и естественная сукцессия направлена в сторону уменьшения расхода энергии на единицу биомассы и на повышение организации; иными словами, имеет место тенденция к увеличению срока зрелости;

- для двух экосистем с разной зрелостью и общей границей, изменение энергетики (продуктивности) происходит по направлению к более зрелым системам, а границы движутся в противоположном потоку энергии направлении.

Еще Маргалеф обнаружил, что отношение оптической плотности ацетоновых экстрактов пигментов при длине волны 430 нм к плотности при длине волны 665 нм (D_{430}/D_{665}) дает простое отношение желтых пигментов к зеленым, которое обратно пропорционально отношению P/R в культурах и

¹⁴ Правда, и в этом сравнении Маргалеф (1992, с. 161) по-своему парадоксален: «Климакс оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне... Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетены факты и фантазии».

планктонных сообществах. Так, это отношение обычно мало для молодых культур или во время «цветения» водоемов, когда дыхание невелико ($D_{430}/D_{665} \sim$ от 1 до 2), и высоко ($D_{430}/D_{665} \sim$ от 3 до 5) в стареющих культурах или в планктонных сообществах в конце лета, когда дыхание относительно усиленное (об этом можно прочитать в книге Ю. Одума (1975, с. 84)).

Интересны рассуждения Маргалефа и о влиянии температуры на зрелость экосистем (напомним, что фактор «температуры» был «давней любовью» Маргалефа и подробно рассматривался еще в его докторской [PhD] диссертации). В частности он отмечает, что более низким температурам соответствуют и более зрелые экосистемы. Правда, здесь же ему приходится довольно искусно «изворачиваться», чтобы объяснить высокую зрелость коралловых рифов в теплых водах, привлекая для этого другие факторы (например ежегодные колебания в содержании фосфатов в омывающих эти коралловые рифы водах).

Несколько неожиданный пассаж завершает эту статью; приведем весь абзац, расположенный прямо перед «Резюме»: «Те же самые принципы можно применить и к устройству сообществ людей. Принимая в качестве критериев диверсификации практический опыт (умение) и разнообразие выполняемых работ (или сравнительный поток потенциальной энергии), можно картировать страны и континенты по их «зрелости» в экологическом смысле организации. Поток энергии идет от менее зрелых (сельских) районов в более зрелые территории (городские). Городские центры представляют собой локальные элементы, накопившие большое количество информации, «подкармливающие» ею соседние подсистемы и управляющие ими. Очень старые системы могут выжить при небольшом расходе энергии, но и как их «экологические двойники» могут сломаться в результате незначительных изменений окружающей среды. Можно иметь дело с объективно и количественно большими и сложными структурами, если человек никогда не забывает пополнять энергию как по отношению к веществу, так и к структуре [сообщества]». Это неплохой пример философского осмысления экологических принципов, осуществленный почти полвека тому назад...

**Margalef R. Perspectives in Ecological Theory.
Chicago: Univ. Chicago Press, 1968. 111 p.**

Небольшая по объему книга «Перспективы в экологической теории», основанная на четырех лекциях Р. Маргалефа в качестве *visiting professor* на зоологическом факультете в Чикагском университете (май 1966 г.), сразу определила его ведущее место среди теоретиков современной экологии (интересно отметить, что среди тех, кого Маргалеф благодарит в «Предисловии», – Дж.Э. Хатчинсон, братья Юджин и Говард Одумы, Томас Парк, Ричард Левонтин и др.). Его кредо в понимании «экологии» фактически «вынесено» как эпиграф: «Я утверждаю, что экология является исследованием систем на таком уровне, когда особи могут рассматриваться как элементы взаимодействия друг с другом, или со свободно организованной матрицей окружающей среды.

Системы на этом уровне рассмотрения называются экосистемами, и экология, несомненно, является биологией экосистем» (цит. по: Федоров, Гильманов, 1980, с. 20).

Целостный и комплексный теоретический подход Маргалефа (ему посвящена первая глава монографии «Экосистема как кибернетическая система») основан на его обширных знаниях, в первую очередь, водных экосистем. В качестве натуралиста он первоначально исследовал экосистемы, применяя весь «багаж знаний» ботаника, фитосоциолога (по Ж. Браун-Бланке [Josias Braun-Blanquet, 1884–1980]), зоолога, но позже, «устав от составления списков [видов], характеризующих различные типы экосистем» (цит. по: Ros, 2004, р. 231), сформировал более общий подход, основанный на информации о структуре экосистем и биосферы в целом, которую он считал «разноформенной крышей жизни [a multishaped cover of life], покрывающей некоторые гетерогенные пространства, которые, в свою очередь, выступают в качестве матрицы для эволюции, влияющей на саму эволюцию по принципу обратной связи».

Маргалеф был среди первых¹⁵, кто показал, что развитие экосистемы связано с фундаментальными изменениями в энергетике продуцирования (P) и дыхания (R), причем P больше (а иногда и меньше) R на ранней стадии сукцессии и $P \approx R$ при достижении климаксового состояния. Такое изменение определяется как стратегия экосистемного уровня (ecosystem-level strategy). На этом построена и оригинальная гипотеза Маргалефа об эволюции экосистем (это положение известно и как «постулат «нулевого» максимума»; Реймерс, 1990; Розенберг и др., 1999, с. 314). Она состоит в следующем.

Пусть B – удельная суммарная биомасса всех видов в сообществе, выраженная в одних и тех же единицах (например энергетических) на единицу площади или объема; P – удельная продукция сообщества, т.е. скорость образования новой биомассы этих видов, выраженная в тех же единицах в единицу времени. Тогда отношение P/B , называемое *скоростью общего энергетического круговорота экосистемы*, в процессе эволюции стремится к минимуму.



¹⁵ Одум и Пинкертон (Odum, Pinkerton, 1955), опираясь на сформулированное Лоткой (Lotka, 1925) «правило максимума энергии в биологических системах», впервые указали на то, что сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленного на поддержание системы» (Одум, 1975, с. 324). Маргалеф фактически подкрепил эти представления о биоэнергетических основах сукцессии экспериментальными данными и расширил их.

Величину V/P называют *эффективностью экосистемы в «переработке» энергии*; таким образом, в соответствии с гипотезой Маргалефа, экосистема эволюционирует к состоянию с максимальной эффективностью.

Во второй главе рассматривается экологическая сукцессия и различные варианты эксплуатации экосистем человеком. Сукцессия понимается как процесс заселения некоторого пространства организмами с тенденцией увеличения биомассы, роста сложности и разнообразия. На примере планктонных сообществ Маргалеф демонстрирует, как поверхностный планктон «эксплуатируется» более зрелыми бентосными сообществами (организмы и детрит постоянно опускаются вниз). Такая «эксплуатация» требует увеличения продуктивности, что ведет к отбору более плодовитых видов и форм и уменьшению видового разнообразия. Механизмом такой «эксплуатации» служит поток энергии через границу, разделяющую по глубине два сообщества.

Новая точка зрения на процесс сукцессии заключается в том, что сукцессия понимается эквивалентной процессу накопления информации. Начальные стадии сукцессии испытывают сильное воздействие со стороны среды и любых ее изменений; при этом избирательно уничтожаются особи разных видов. Процесс «приобретения» информации должен «подкармливаться» [feeder up] избытком продукции новых организмов. Таким образом, энергетический поток представляет собой «цену» за накопление информации. Маргалеф трезво оценивает содержательность предлагаемого подхода: «Теорию сукцессии, основанную на таких подходах, необходимо подвергнуть испытанию с точки зрения ее объяснительной и предсказательной силы» (р. 34).

Третья глава «Исследование пелагических экосистем» посвящена вопросам изучения ряда водных объектов. Особенностью пелагических экосистем, находящихся под воздействием эксплуатации и турбулентности, является их постоянное нахождение на ранних стадиях зрелости. Изучение морского планктона и первичной продукции морей привели Маргалефа к новым количественным подходам и ряду новых методов оценки планктонных популяций по толще воды. Это, прежде всего, оценка биоразнообразия с помощью информационных индексов. При этом интересно такое наблюдение Маргалефа: «Стоит отметить, что все значения разнообразия попадают в довольно узкий диапазон, верхний предел которого не превышает 4.5 бита на особь. Является ли это значение пределом эффективности при построении естественных гомеостатов? Если это так, то обоснование этого предела следует искать в соотношениях между возможностями взаимодействия и способностями к выживанию. Интересно, что алфавиты различных языков также проявляют тенденцию иметь величину асимптотического информационного содержания, приходящегося на символ приблизительно такого же порядка» (р. 60).

Одним из наиболее выдающихся вкладов в экологию стало признание важности пространственной организации фитопланктона и решающей роли вспомогательной энергии в организации такой структуры (до тех пор фитопланктон считался просто клеточной суспензией без структуры).

Последняя глава «Эволюция в рамках организации экосистемы» посвящена раскрытию еще одного важного тезиса Маргалефа – «эволюцию нельзя понять вне рамок экосистем» (р. 81). При естественном процессе сукцессии

эволюция видов «подталкивается» в направлении, которое «задает» сукцессия, в направлении увеличения зрелости. Но этот процесс – не коэволюционный, а скорее ближе к процессу «сетчатой эволюции», описанному примерно в эти же годы Уиттекером (Whittaker, 1969, 1970). С этой точки зрения, например, стабильные экосистемы, такие как тропический лес, не являются местами интенсивного видообразования, а скорее убежищами для высокоспециализированных форм. Разрушая экосистемы в ходе своего «хозяйствования», человек «загоняет» их в незрелую форму, что оказывает омолаживающее воздействие на биосферу в целом и служит предпосылкой появления новых возможностей для видообразования.

Принимая во внимание как пространство, так и роль экзосоматической энергии в структурировании биологических сообществ, подход, развитый Маргалефом, оказался приложим не только к изучению планктонных, но и других сообществ. Этот комплексный (системный) подход оказался полезным и при оценках видового разнообразия, и трофических сетей, и экологических сукцессий и пр. «Истинным предметом экологии является исследование возрастания и сохранения организации на уровне экосистемы; дань моде вынуждает уделять особое внимание некоторым вопросам кибернетики, обработки информации и передачи ее. Все они имеют отношение к спекуляциям относительно возникновения живых систем» (р. 107) – именно так завершает свою книгу автор. Эти идеи Маргалефа продемонстрировали, что как и в любой науке, экологическая теория может быть модифицирована, может эволюционно развиваться и может быть опровергнута. Все это, представленное в этой небольшой книге, явилось важным вкладом Маргалефа в создание теоретической экологии как научной дисциплины. И очень жаль, что научное сообщество у нас в стране не прислушалось к мнению В.Я. Виленкина (1971, с. 121), который в конце своей рецензии написал: «настоятельно необходимо скорейшее издание русского перевода книги Р. Маргалефа».

**Маргалеф Р. Облик биосферы /
Отв. ред. М.Е. Виноградов, Г.Е. Михайловский.
М.: Наука, 1992. 214 с.
Margalef R. Our Biosphere. Oldendorf / Luhe (Germany):
Ecol. Inst. Press, 1997. 176 p. (Ser. Excellence in Ecology, 10).**

В 1992 г.¹⁶ в издательстве «Наука» выходит книга Маргалефа «Облик биосферы»: «Р. Маргалеф передал нам в Барселоне рукопись своей новой, только что написанной работы с предложением осуществить ее первоиздание в нашей стране на русском языке. Понимая наши теперешние финансовые трудности, от гонорара он отказался. Подобных первоизданий работ иностранных ученых с мировым именем, как нам кажется, в России не так уж много. Так что в этом отношении книга «Облик биосферы» уникальна» (Ви-

¹⁶ Через пять лет в Германии выходит переработанное издание этой книги на английском языке (см.: Гиляров, 1998).

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт океанологии им. П.П. Ширшова

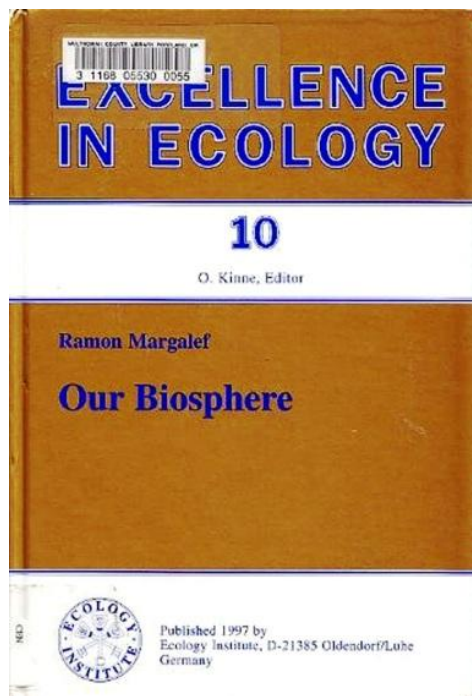
Р. Маргалеф

ОБЛИК БИОСФЕРЫ

Ответственные редакторы
академик М.Е. ВИНОГРАДОВ
доктор биологических наук
Г.Е. МИХАЙЛОВСКИЙ



МОСКВА
"НАУКА"
1992



ноградов, Михайловский, 1992, с. 3). Сам автор во введении пишет: «Эта работа является изложением собственного и, следовательно, весьма субъективного взгляда на биосферу. Основное внимание в ней уделено самоорганизации... Но я упорно продолжаю верить в определяющую роль разнообразия и сукцессии в эволюции организации. Эти концепции, полезность которых порой вызывает сомнения у некоторых читателей, продолжают обсуждаться как определяющие» (Маргалеф, 1992, с. 8).

«Успех концепции и термина «экосистема» (Tansley, 1935) обязан двум обстоятельствам. Их появление освободило экологов от давних дискуссий по поводу терминов (биома, биоценозы, ассоциации и т. д.), показав, что можно обойтись и без них, а понятие уровня организации, оказавшееся весьма полезным, позволило достойно похоронить предмет многих споров о надпопуляционных единицах биоты и границах между ними. Тем не менее, проблема границ сохраняет свою актуальность и в связи с задачами картирования. Термин «экосистема» помог сосредоточить дискуссию на уровнях организации и их иерархической интерпретации. *Когда область знания претендует на права серьезной науки, то в континууме структур выбирается подходящий уровень рассмотрения.* В экологии таким уровнем является экосистема, состоящая из дискретных живых организмов, результатов их жизнедеятельности (от молекулярных до макроскопических физических структур), а также физической среды, в которой они находятся и функционируют... Другая причина успеха термина «экосистема», по-видимому, заключается в построении необходимо-

го лексического связующего звена с общей теорией систем. Остается открытым вопрос, действительно ли общая теория систем так же, как и кибернетика, обеспечила новое понимание или же просто привлекла внимание к очевидному...» (с. 13).

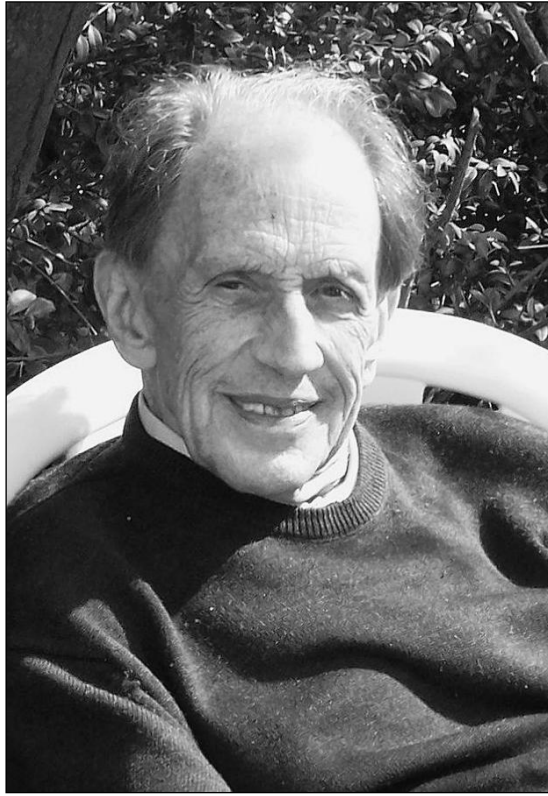
Биосферу Маргалеф понимает как глобальную экосистему (в термодинамическом и продукционно-экологическом смысле): «Совокупность живых организмов Земли, рассматриваемая как некая целостность и локализованная в области интенсивного взаимодействия атмосферы, гидросферы и литосферы, там, где живые и неживые компоненты включены в состав единой динамической системы» (с. 11).

Не будем подробно разбирать эту очень интересную книгу – перечислим только название глав: «Экосистемы как физические системы», «Некоторые внешние ограничения», «Краткое описание биосферы», «Организация пространства», «Взаимодействия между видами», «Сложность», «Сукцессия», «Эволюция».

В книге получили дальнейшее развитие представления об эволюции экосистем: «если замена одного генотипа на другой приводит к уменьшению P/B -коэффициента как для указанного вида, так и для всей экосистемы, или к соответствующему изменению любого другого индикаторного показателя, пригодного для всей экосистемы и связанного с принятой нами концепцией сукцессии, тогда замена эта будет, вероятно, успешной, поскольку новый генотип является локально приемлемым. Это кажется смелым утверждением в том смысле, что *переносит естественный отбор на экосистемный уровень*. Виды развиваются благодаря естественному отбору, но кто именно будет отобран, определяется контекстом. И контекст этот изменяется в течение любого сукцессионного процесса, но тенденция к увеличению сложности не включена в концепцию естественного отбора в приложении к видам. Однако сложность, замедление круговорота и некоторые другие свойства в процессе сукцессии усиливаются – большая система устанавливает постепенно сдвигающиеся рамки для действия естественного отбора видов» (с. 187).

Еще одна оригинальная коэволюционная модель была предложена Маргалефом – модель Тома и Джерри (герои диснеевского мультфильма) – представления о параллельном коэволюционном развитии системы с сопоставимым уровнем организации хищника и жертвы: «так как количество поглощенной хищником пищи равно биомассе жертвы, умноженной на вероятность ее поимки, то эволюции способствует тот факт, что крупная жертва легче обнаруживается, чем более мелкая. Большой размер хищника дает ему преимущество в обнаружении и поедании жертвы. В результате как хищник, так и жертвы оказываются включенными в эволюционный процесс, ведущий к увеличению размеров всех его участников... Это эскалация экологической войны» (с. 139).

Наконец, отметим еще один результат Маргалефа, свидетельствующий о том, что он вплотную подошел к фрактальным представлениям о структуре сообществ и, по-видимому, впервые сформулировал саму мысль о возможности существования фрактальной структуры биологических сообществ.



Одна из последних фотографий Р. Маргалефа

Завершим обсуждение этой книги, предельно насыщенной как фактическим материалом, так и оригинальными идеями и философскими рассуждениями, еще одной цитатой (с. 25). «В логике и математике процесс можно считать эквивалентным результатам. Когда порождающий процесс осмыслен, описание уже необязательно. Но мы не можем обнаружить порождающий процесс в целевых структурах систем и экосистем, которые включают память... Это трудно совместить с одной из целей науки, а именно – с созданием сокращенного описания природы. Это цель, конечно, не только науки. В этике также можно стремиться заменить длинный список правил «порождающей функцией» (такой как любовь или «делайте, что хотите»). Но если действительную сложность экосистем или социальных структур человечества невозможно легко вывести из порождающих процессов и если такая сложность важна, то что можно ожидать от научного подхода к изучению систем, имеющих историю? Такие несправедливые вопросы особенно волнуют тех гуманитариев, для которых стиль и умение важнее голого скелета аргументов в рассказываемой истории, но эти же проблемы тем более не могут не учитываться и быть отброшенными в области экологии, где тонкие детали природы

всегда присутствуют и часто озадачивают исследователя. Такое богатство деталей, происхождение которых трудно проследить, может содержать зародыш будущих действий, управляемых через согласованное совместное поведение отдельных частей (понятное физикам), это же справедливо и в отношении поведения человека, которое определяется более сложными формами, такими как познание добра или художественное восприятие».

Некоторые высказывания Рамона Маргалефа

«Экология – это, фактически, рассмотрение себя как части естественного мира. Те, кто изучает эти вопросы, видит эту взаимозависимость как нечто положительное, а не как предмет для споров или конфликтов. И все более и более это воспринимается как следующее обстоятельство: там, где мы живем, мы должны так вести наше хозяйство, чтобы не допускать разрухи (shambles)» (цит. по: Mullan, 2004).

«Наша цивилизация постоянно проводит крупномасштабные эксперименты, более часто, чем это можно на самом деле, не нарушая основ экологии... Человек стал очень сильным, используя внешнюю энергию для перемещения материалов, особенно вдоль горизонтальной плоскости. Горизонтальный транспорт разрушает мозаику сообществ, которые могли бы иметь свой собственный и независимый путь развития... Человек создает системы для управления и расширения притока внешней энергии, которые становятся все более и более мощными... Глядя на дотацию энергии человеком, мы можем получить лучшее представление о той роли, которую внешняя энергия играет в экосистемах» (Margalef, 1991, p. 17).

«Энтропия изучается извне. Эволюция и информация проявляются изнутри. Жизнь и эволюция работают для накопления информации и, как все истинно ценное, непредсказуемы и свободны, так как жизнь или отсутствие жизни слишком незначительно отличаются от физической Вселенной. Наша привязанность к жизни делает нас очень плохими экспертами при обсуждении таких вопросов. Пристрастны мы и при изучении измерений, отдавая предпочтение предсказуемым вещам и считая непредсказуемое иррациональным. Но в более широком смысле непредсказуемые события «делают историю», представляя собой «подлинные решения» (Маргалеф, 1992, с. 192).

«Любой художник в искусстве в праве жить по собственным интересам..., наоборот, все не устают спрашивать с науки ее результативность (ofasking-scienceforitsfruits), не принимая во внимание, что наука тоже имеет общечеловеческое и социальное значение, независимо от практических интересов, выделяемых на нее средств и льгот; ее источник гаснет, как только мы тупо (stupidly) игнорируем значение теоретических исследований без утилитарных предрассудков» (Margalef, 1943d; цит. по: Peters, 2010, p. 29).

«История ясно показывает, что наука во все времена была деятельностью вне общества, можно назвать такое управление наукой «мягким». Общество может создавать или способствовать созданию условий, ведущих к развитию того или иного научного направления. Оно также может выделять средства и деньги, необходимые для становления определенных технологий от «Аквакультуры» до «Звездных войн», но я сомневаюсь, что научное творчество можно регулировать с помощью указов... Свою точку зрения я высказал неоднократно, и она состоит в том, что очень энергичная («жесткая») наука часто [страдает] из-за отсутствия общих идей, больших или малых; но у нее есть сила энтузиазма и привлекательные цели, что не позволяет впасть в искушение следовать по стопам своего предшественника, который уже ушел далеко вперед нас» (цит. по: Mateu, 2004, p. 9).

Вопрос: Если обобщить, что такое «хороший ученый», какие слова вы бы использовали?

Р. Маргалейф: Воображение, энтузиазм, трудолюбие и никогда не упускать из виду «исторический аспект (el «argumento» de la historia)».

Вопрос: В соответствии с предыдущим вопросом, что необходимо сделать с точки зрения человеческих и экологических условий для появления «хороших экологов»?

Р. Маргалейф: Я думаю, что экология – более или менее абстрактная наука, она должна быть понятна детям, молодежи, у которых должен быть интерес и восхищение природой. Во многих местах, даже в нашей стране, предпринимаются значительные усилия для приобщения ребенка к природе... Я надеюсь, что это будет иметь положительные результаты в ближайшие несколько лет. Изменение отношения [к природе] требует времени. С другой стороны, науке следует оказывать большую социальную поддержку, хотя я думаю, что это не является столь существенным (цит. по: Mateu, 2004, p. 10).

Вопрос: Недавно, и неоднократно из уст ведущих ученых, я слышал, что люди, возможно, «эволюционировали более, чем бактерии»... (некоторые даже хотели, чтобы было пропущено слово «возможно»). Это заявление имеет за собой очень конкретные философские концепции гуманитарного развития человека. Для Вас человек продолжает совершенствоваться (эволюционировать) или, наоборот, остался на «уровне зоопарка»?

Р. Маргалейф: После цианобактерий только «антропобактерий» (antropobacterias) нам не хватало! Многие гуманисты считают, что положение человека в природе «унижает достоинство» человека; это мнение разделяют и «реакционеры» прошлого века, и современные «либералы». Конечно, как одни, так и другие демонстрируют полное отсутствие знаний и уважения к Творцу. Я чувствую себя очень хорошо в моем эволюционном развитии. Или мы должны вернуться к Св. Франциску [Ассизскому]¹⁷? (цит. по: Mateu, 2004, p. 11).

¹⁷ Чтобы было понятным это сравнение, напомним, что Св. Франциск Ассизский (лат. Franciscus Assisiensis) – католический святой, учредитель названного его именем нищенствующего ордена.

«Природа должна исследоваться глазами ребенка – любознательными и изучающими, – который не принимает все как должное, а постоянно задает вопросы...» (цит. по: Peters, 2010, p. 24).

* * *

Рамон Маргалеф – это пример того редкого случая, когда в одном человеке соединились выдающийся интеллект и исключительные личные качества. Его эрудиция и скромность, гуманность и честность, жадное, искреннее любопытство к окружающему миру, его чувство юмора (он позиционировал себя как «активного пессимиста») были самодостаточны для становления выдающейся личности, даже вне его научных качеств. В научном мире он всегда был одним из немногих умов, способных видеть лес там, где большинство видело только деревья (Vilalta, 2004). В целом, его исследования очень способствовали нашему современному пониманию пространственно-временной структуры экосистем, отношений между разнообразием, изменчивостью, стабильностью, роли внешней энергии в биопродукционных процессах; наконец, он впервые показал связь сукцессий и эволюции входящих в нее популяций, что является существенным вкладом как в теоретическую экологию, так и в теорию эволюции. Нельзя не отметить и его важную роль в популяризации экологии: он написал несколько научно-популярных книг (назову лишь одну, подготовленную к выставке в Барселоне – «Planeta azul, planetaverde (Голубая планета, зеленая планета)» (Margalef, 1992)), был автором нескольких энциклопедий (в том числе такой знаменитой, как 11-томная «Биосфера» (Biosfera, 1993–1998), активно участвовал в выставках для широкой общественности. В одной из своих статей о преподавании естественных наук он подчеркнул важность передачи «простыми словами фактов о жизни и окружающей среде, что не следует забывать при подготовке учебников для наших внуков» (цит. по: Ros, 2004, p. 232).

Палеонтолог и популяризатор науки Стивен Гулд (Stephen Jay Gould, 1941–2002) разделил всех натуралистов на два типа¹⁸ (Gould, 1992, p. 12): «галилеяне» (от Галилео Галилея) и «францисканцы» (от святого Франциска Ассизского – третий раз в этом эссе!..). «Галилеяне» получают удовольствие в интеллектуальных решениях головоломок природы (им надо объяснить и понять наблюдаемое явление), в то время как «францисканцы» являются поэтами природы и стремятся «побаловать» себя лирическим описанием ее красот. Рамон Маргалеф был и «галилеянином», и «францисканцем» (Ros, 2004).

Так почему – Дон Кихот? В нашем представлении Дон Кихот – это неотвратимая сила добра. А от работ Рамона Маргалефа так и веет (может быть, это наши ощущения?..) добром...

¹⁸ «Корни» подобных классификаций восходят еще к Карлу Линнею, который «полушутя, полусерьезно» (Бобров, 1970, с. 197) расположил современников-ботаников по чинам офицерского корпуса флоры (Floraofficarii); аналогичные классификации можно найти и в других работах (Миркин, Наумова, 1998; Тутубалин и др., 1999; Саксонов, Конева, 2007).

В заключение приведем несколько парадоксальную фразу Рамона Маргалефа, которая вполне могла бы занять место на его гербе: «Если Бог поместил нас на Землю, мы имеем право использовать ее, но мы могли бы делать это с тем же успехом и с меньшей долей интеллекта – If God has put us on Earth, we have the right to make use of it but we might as well do so with a modicum of intelligence» (цит. по: Mullan, 2004; Vilalta, 2004).

Список литературы

- Бобров Е.Г. Карл Линней. Л.: Наука, 1970. 285 с.
- Виленкин В.Я. [Рецензия] // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32. № 1. С. 119–121. Рец. на кн.: Маргалеф Р. Перспективы экологической теории [Ramon Margalef. Perspectives in Ecological Theory]. 1968.
- Виноградов М.Е., Михайловский Е.М. Предисловие // В кн.: Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. С. 3–7.
- Гиляров А.М. [Рецензия] // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 108–112. Рец. на кн.: Рамон Маргалеф. Наша биосфера [Ramon Margalef. Our Biosphere]. 1997.
- Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 254 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: Самарский НИЦ РАН, 1999. 396 с.
- Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению к внешним условиям: три публичные лекции, читанные ординарным профессором К. Рулье в 1851 г. М.: Моск. ун-т, 1852. 121 с.
- Саксонов С.В., Конева Н.В. Карл Линней: параллели. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 140 с.
- Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А. и др. Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ. М.: Языки русской культуры, 1999. 208 с.
- Biosfera. V. 1–11 (1. PlanetaViui; 2. Selves Tropicals; 3. Sabanes; 4. Deserts; 5. Mediterrànies; 6. Selves Temperades; 7. Boscanes Decidues; 8. Praderies i Taigà; 9. Tundra i Insulanitat; 10. Litorals i Oceans; 11. Pensar la Biosfera - Índex). Barcelona (Spain): Enciclopedia Catalana, S.A.(UNESCO-MAB), 1993–1998. Bonnin P. Ramon Margalef. Barcelona: Fundació Catalana per la Recerca, 1994. 184 p.
- Estrada M., Blasco D., Miracle R. Ramón Margalef (1919–2004) // The International society for the study of harmful algae. 2004 [<http://www.issaha.org/Welcome-to-ISSHA/HAB-Trail-Blazers/Ramon-Margalef>]
- Gould S.J. Bully for Brontosaurus: Reflections in natural history. 2nd edition. N.Y.–London: W.W. Norton & Company, 1992. 544 p.
- Herrera C.M. Ramon Margalef. 1919–2004 // Bull. Ecol. Soc. America. 2005. № 1. P. 8–11 [http://www.esa.org/history/obits/Margalef_R.pdf]
- Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1925. 460 p.
- Margalef R. Los epibiontes en los animales de agua dulce // Euclides. 1943a. V. 33. P. 609–613.
- Margalef R. Sobre la ecología de las larvas de algunos culicidos // Graellsia. 1943b. V. 1. P. 7–12.

Margalef R. Contribucion al conocimiento de los diptomidos (Crustáceos Copépodos) de Espana // Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat. 1943c. V. 41. P. 379–383.

Margalef R. Donde empieza la vida. Iniciacion a la biología de los pequenos pobladores de las aguas dulces. Barcelona: Editorial Scientia, 1943d. 118 p.

Margalef R. Diversidad de especies en las comunidades naturales // Publ. del Inst. de Biol. Aplicada. 1951. V. 9. P. 5–27.

Margalef R. Ecología. Barcelona: Omega, 1974. 951 p.

Margalef R. Limnología. Barcelona: Omega, 1983. 1010 p.

Margalef R. Teoria de los sistemas ecologicos. Estudi general (Universitat de Barcelona). Ciencies experimentals i matematiques. 1. Barcelona: Publ. Univ. de Barcelona, 1991. 290 p.

Margalef R. Planeta azul, planeta verde. Barcelona: Prensa Cientifica, 1992. 265 p. (Ser. Biblioteca Scientific American. XIV).

Mateu F.T. El Profesor Margalef, en Murcia // Algas. Boletin de la Sociedad Espanola de Ficologia. 2004. № 32. Diciembre. P. 9–11 [<http://www.sefalgas.org/algas/numalgas/ALGAS32.pdf>]

Mullan M. Professor Ramon Margalef López, Catalan pioneer of scientific ecology // 2004 [http://www.grijalvo.com/Mullan/b_Margalef.htm]

Odum H.T., Pinkerton R.C. Time's speed regulator: the optimum efficiency for maximum output in physical and biological system // Scientific American. 1955. V. 43. P. 331–343.

Peters F. Ramon Margalef, the Curiosity Driven Life of a Self-Taught Naturalist. Barcelona (Catalunya, Spain): American Society of Limnology and Oceanography (ASLO); Institut de Cienciesdel Mar, CMIMA (CSIC), 2010. 66 p.

Ros J.D. Ramon Margalef, limnologist, marine biologist, ecologist, naturalist // Oecologia aquatica. 1991. V. 10. P. 413–423.

Ros J.D. In memory of Ramon Margalef (1919–2004) // International Microbiology. 2004. V. 7. № 3. P. 229–232 [<http://www.im.microbios.org/0703/0703229.pdf>]

Ros J.D. Professor Ramon Margalef (1919–2004) // Contributions to Science. 2006. V. 3. № 2. P. 297–317 [<http://revistes.iec.cat/index.php/CtS/article/viewFile/339/338>]

Tansley A.G. The use and abuse of vegetation concepts and terms // Ecology. 1935. V. 16. P. 284–307.

Vilalta J.M. Biography. 2004 [<http://www.gencat.cat/premiramonmargalef/eng/biografia.htm>]

Whittaker R.H. Evolution of diversity in plant communities // Brookhaven Symposium on Biology, 1969. V. 22. P. 178–196.

Whittaker R.H. Communities and ecosystems. N.Y.: Macmillan, 1970. 162 p.

Оглавление

Предисловие	3
От авторов	4
Введение	7
Глава 1. Структура сообщества: исторический аспект	11
1.1. Еще раз о биотическом сообществе	12
1.2. Смена парадигм в экологии	18
1.3. Видовая структура сообщества.....	25
1.4. Зависимость видового богатства от площади территории.....	27
1.5. Зависимость видового богатства от размера выборки	33
1.6. Видовое разнообразие и инструменты его анализа	37
1.7. Пространственная структура сообщества.....	41
Резюме.....	43
Глава 2. Фракталы и мультифракталы: математические основы	45
2.1. Понятие фрактала.....	45
2.2. Фракталы и скейлинг.....	47
2.3. Регулярные фракталы	49
2.4. Системы итерируемых функций.....	56
2.5. Стохастические фракталы	58
2.6. Методы расчета фрактальной размерности	62
2.7. Мультифракталы и мультифрактальный формализм	66
Резюме.....	70
Глава 3. Фрактальная природа структуры сообщества: критический анализ	71
3.1. Фрактальные аспекты пространственного распределения вида.....	73
3.2. Фрактальные аспекты пространственной структуры сообщества.....	77
3.3. Мультифрактальная модель пространственного распределения видового богатства сообщества.....	90
3.4. Фрактальные аспекты масштабирования распределения видов по численности.....	94
Резюме.....	100
Глава 4. Теоретическое обоснование фрактального анализа структуры сообщества	102
4.1. Монофрактальный анализ структуры сообщества	103
4.2. Мультифрактальный анализ структуры сообщества	106
4.3. Биоэкологическая интерпретация мультифрактального спектра	118

4.4. Соотношение мультифрактального и рангового описания структуры сообщества	121
Резюме.....	127
Глава 5. Техника фрактального анализа структуры сообщества.....	129
5.1. Общие замечания	129
5.2. Методические вопросы пробоотбора	130
5.3. Меры масштаба	133
5.4. Техника мультифрактального анализа	134
Резюме.....	143
Глава 6. Примеры мультифрактального анализа структуры сообществ	146
6.1. Сообщество долгоносикообразных жуков (Мордовия).....	148
6.2. Сообщества наездников-ихневмонид (Средний Урал).....	154
6.3. Карабидокомплексы (г. Казань).....	158
6.4. Сообщества орибатидных клещей (Нижегородская область).....	162
6.5. Насекомые луговых и саванновых сообществ (Миннесота, США).....	166
6.6. Сообщества мелких млекопитающих (Нижегородская область)....	171
6.7. Зообентоценоз прудов-водохранилищ (г. Нижний Новгород)	176
6.8. Фитопланктоценоз городских водоемов (г. Нижний Новгород)	179
6.9. Зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища.....	182
6.10. Растительные сообщества дюнных понижений (Северная Франция и Бельгия).....	187
6.11. Растительные сообщества серпентинитового луга (Калифорния, США)	192
6.12. Сообщество древесного яруса дождевого тропического леса (о. Барро-Колорадо, Панама).....	196
Резюме.....	202
Глава 7. Фрактальный анализ таксономического разнообразия	204
7.1. Правило Виллиса.....	205
7.2. «Сэмплинговый» подход к описанию таксономического разнообразия	209
7.3. «Топологический» подход к описанию таксономического разнообразия	222
Резюме.....	229
Глава 8. Фрактальный анализ временных рядов экологических данных	232
8.1. Понятие временного ряда, его природа и свойства.....	232
8.2. Методы «классического» анализа временных рядов	235
8.3. Фрактальный анализ временных рядов.....	242
8.4. Мультифрактальный анализ временных рядов. Метод MF-DFA ...	249

8.5. Использование различных методов анализа временных рядов в биоэкологических исследованиях.....	252
8.6. Примеры фрактального анализа временных рядов.....	253
Резюме.....	261
Глава 9. Биологические и экологические аспекты теории перколяции.....	262
9.1. Простейшие постановки перколяционной проблемы.....	263
9.2. Структурные свойства перколяционного кластера.....	272
9.3. Динамические аспекты перколяции.....	279
Резюме.....	287
Глава 10. Фракталы и концепция самоорганизованной критичности: биоэкологический аспект	288
10.1. Сложные системы	288
10.2. Самоорганизованная критичность и скейлинг	291
10.3. Парадигма песочной кучи	295
10.4. Перколяционный фазовый переход.....	296
10.5. Критичность и целостность.....	297
10.6. Самоорганизованная критичность и биологическая эволюция	298
Резюме.....	301
Заключение.....	302
Список литературы.....	307
Предметный указатель.....	334
Приложение 1. Памяти Б. Мандельброта	337
Приложение 2. Памяти Р. Маргалефа	346

Давид Бежанович Гелашвили
Дмитрий Игоревич Иудин
Геннадий Самуилович Розенберг
Василий Николаевич Якимов
Леонид Аркадьевич Солнцев

ФРАКТАЛЫ И МУЛЬТИФРАКТАЛЫ В БИОЭКОЛОГИИ

Монография

Формат 70 × 100 1/16.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Гарнитура «Times New Roman», «Peterburg».

Усл. печ. л. 32,2. Уч.-изд. л. 31,6. Заказ № 9. Тираж 500 экз.

Издательство Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского
603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

*Редактор Л.Я. Цветкова
Компьютерная верстка М.Л. Тимошенко*

Отпечатано в типографии Нижегородского госуниверситета
им. Н.И. Лобачевского
603000, г. Нижний Новгород, ул. Б. Покровская, 37
Тел. (831) 433-83-25



Давид Бежанович Гелашвили,
доктор биологических наук



Дмитрий Игоревич Иудин,
доктор физико-математических наук,
доктор биологических наук



Геннадий Самуилович Розенберг,
доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН



Василий Николаевич Якимов,
кандидат биологических наук



Леонид Аркадьевич Солнцев,
кандидат биологических наук