

УДК 595.762.12(470.41-25)

**ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ
КАРАБИДОКОМПЛЕКСОВ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ
(на примере г. Казани)**

**Д. Б. Гелашвили¹, Л. А. Солнцев¹, В. Н. Якимов¹, Р. А. Суходольская²,
Н. Р. Хабибуллина², Д. И. Иудин¹, М. С. Снегирева¹**

¹ *Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: ecology@bio.unn.ru*

² *Институт проблем экологии и недропользования АН РТ
Россия, 420087, Казань, Даурская, 28
E-mail: ra5suh@rambler.ru*

Поступила в редакцию 01.02.11 г.

Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере г. Казани). – Гелашвили Д. Б., Солнцев Л. А., Якимов В. Н., Суходольская Р. А., Хабибуллина Н. Р., Иудин Д. И., Снегирева М. С. – Проведен традиционный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий, отличающихся антропогенной нагрузкой: промышленная, селитебная, рекреационная. В ходе статистического анализа показателей видовой структуры было выявлено значимое снижение общего уровня видового разнообразия карабидокомплекса промышленной зоны по сравнению с селитебной и рекреационной зонами на фоне отсутствия статистически значимых различий в уровне доминирования. С помощью мультифрактального анализа показана применимость принципа самоподобия для описания видовой структуры сообществ жуужелиц и продемонстрирована адекватность фрактального формализма для выявления инвариантных структурных характеристик карабидокомплексов на примере урбанизированных территорий. Изученные карабидокомплексы, различающиеся видовым составом доминирующих видов, видовым богатством в целом, а также параметрами видового разнообразия, характеризуются структурной инвариантой – самоподобием или фрактальностью своей организации.

Ключевые слова: мультифрактальный анализ, принцип самоподобия, карабидокомплексы, урбанизированные территории.

Fractal analysis of the specific structure of carabidaecomplexes in urbanized territories (with Kazan City as an example). – Gelashvili D. B., Solntcev L. A., Yakimov V. N., Suhodol'skaya R. A., Habibullina N. R., Iudin D. I., and Snegireva M. S. – Traditional analysis of the specific structure of carabidaecomplexes in urbanized territories different in their anthropogenic load (the industrial, residential, and recreational ones) was carried out. A significant retrogression of the specific diversity of the industrial zonal carabidaecomplex was revealed in comparison with the residential and recreational zones in the course of our statistical analysis of the specific structure indices with no significant differences in the predominance level. With the usage of multifractal analysis, the applicability of the self-similarity principle for description of the specific structure of ground beetle communities is shown. The fractal formalism adequacy for identification of the invariant structural characteristics of carabidaecomplexes is demonstrated for urbanized territories. The examined carabidaecomplexes, different in their dominant species composition, species richness, and species diversity parameters, are characterized by a structural invariant (the self-similarity, or fractality of its organization).

Key words: multifractal analysis, self-similarity principle, carabidaecomplexes, urbanized territories.

ВВЕДЕНИЕ

При современных темпах использования природных ресурсов и усиливающейся антропогенном прессе на биоту возрастает необходимость в изучении тех компонентов биогеоценозов, которые могут служить индикаторами состояния природных комплексов. Известным биоиндикатором антропогенного воздействия являются хищные жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae), регулирующие численность различных беспозвоночных и занимающие одно из ведущих мест по видовому и численному обилию среди почвенной мезофауны. Они встречаются во всех ландшафтных зонах на территории различной степени нарушенности, в том числе урбанизированных, и быстро реагируют на изменение эдафических условий, влажности, рельефа, микроклимата и растительного покрова посредством формирования определенного видового состава. С увеличением нарушенности местообитаний снижается доля крупных узкоспециализированных видов и увеличивается доля более эвритопных (Гиляров, 1976; Дорофеев, 1998; Rainio, Niemelä, 2003).

Жужелицы в силу биологических и экологических особенностей давно используются в качестве модельного объекта при индикации различных воздействий. 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, Sanderland, 1996). Изучение спектра жизненных форм жужелиц достаточно полно может отражать условия существования и служить индикатором состояния биоценозов. 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 её 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). Фауна карабид в Республике Татарстан включает 303, а в Среднем Поволжье – 439 видов, для большинства из них установлен биотопический преферендум (Жеребцов, 2000). Все вышеизложенное актуализирует необходимость изучения фундаментальных свойств структуры карабидокомплексов, поскольку жужелицы являются неотъемлемым компонентом многочисленных наземных экосистем.

Заметим, что вопрос о структуре биотического сообщества (карабидокомплекса или какого-либо иного) отнюдь не является тривиальным, поскольку на протяжении всей истории экологии вплоть до настоящего времени не прекращаются споры о том, что же следует понимать под «сообществом» (Левич, 1980; Розенберг, 2005; Гиляров, 2010; McGill et al., 2007). С учётом того, что в настоящее время одним из эффективных инструментов изучения видовой структуры биотических сообществ стал фрактальный формализм (Гелашвили и др., 2004, 2007,

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

2008), целью настоящей работы стало проведение на основе принципа самоподобия мультифрактального анализа видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий на примере крупного промышленного центра г. Казани.

МАТЕРИАЛ 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. Всего за период исследования было учтено 1961 экземпляр жужелиц, представленных 82 видами. При определении видового состава использовались руководства А. К. Жеребцова (2000) и А. Ю. Исаева (2002).

Для количественной оценки видового разнообразия исследованных сообществ рассчитывались традиционные индексы (Животовский, 1980; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992) (табл. 1), основанные на относительных представленностях видов: $p_i = n_i / N$, где n_i – число особей i -го вида, N – общее число особей в пробе. При оценке доминирования применялись следующие градации (Душенков, 1983): более 5% – доминантные; от 1 до 5% – субдоминантные; менее 1% – редкие виды.

Таблица 1

Показатели видовой структуры карабидокомплексов
на урбанизированной территории (г. Казань)

Показатели	Обозначения	Зоны урбанизированной территории		
		Промышленная	Селитебная	Рекреационная
Общая численность	N	499	682	780
Видовое богатство	S	38	60	57
Показатель видового разнообразия Маргалефа	$k = \ln S / \ln N$	0.59	0.63	0.61
Индекс видового богатства Маргалефа	$d = \frac{S-1}{\ln N}$	5.96	9.04	8.41
Индекс Шеннона	$H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$	2.94	3.17	3.14
Индекс выравненности Пиелу	$e = H / \ln S$	0.81	0.77	0.78
Индекс доминирования Симпсона	$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$	0.07	0.06	0.06
Индекс Животовского	$\mu = \left(\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right)^2$	25.23	36.0	34.37
Доля редких видов по индексу Животовского	$h = 1 - \frac{\mu}{S}$	0.34	0.40	0.40

Сравнение индексов видового разнообразия Шеннона, Симпсона и Животовского проводилось с использованием критерия гомогенности, разработанного в работе М. Саликру с соавторами (Salicru et al., 2005). Этот метод представляет собой основанный на бутстреп-процедурах аналог дисперсионного анализа и позволяет проводить сравнение любых энтропийных индексов на пространстве относительных представленностей, частными случаями которых являются индексы разнообразия. При проведении множественных попарных сравнений вносились соответствующие поправки Бонферрони.

Мультифрактальный анализ проводился отдельно для каждого карабидокомплекса в соответствии с рекомендациями, изложенными в работе Д. Б. Гелашвили с соавторами (2008). Принимая во внимание биотопические особенности урбанизированной территории, на которой проводились исследования, авторы статьи применили иерархический метод объединения проб для каждой обследованной зоны (промышленной, селитебной и рекреационной): отдельные пробы – выборки проб с учетом биотопической приуроченности (газоны, луга, скверы и т.д.) – тотальная (объединенная) выборка.

Все процедуры и алгоритмы статистического и мультифрактального анализа были реализованы в пакетах StatSoft Statistica 6.0 и MathWorks Matlab 7.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая структура карабидокомплекса: традиционный анализ

Рассмотрение экспериментального материала целесообразно начать с традиционного анализа видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий, отличающихся антропогенной нагрузкой, а затем перейти к диагностике видовой структуры сообществ жуужелиц как самоподобного объекта на основе фрактального формализма.

Все три карабидокомплекса г. Казани характеризуются классическим вогнутым

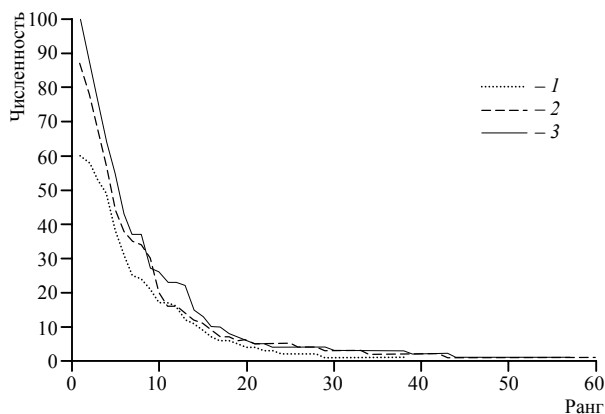


Рис. 1. Распределение представленности видов жуужелиц в биотопах промышленной (1), селитебной (2) и рекреационной (3) зон г. Казани

ранговым распределением (рис. 1), свидетельствующим о преобладании редких видов, значительно меньшем количестве видов средней численности и немногочисленных видах-доминантах. Количественные оценки видовой структуры карабидокомплексов приведены в табл. 1.

Статистический анализ гомогенности индексов разнообразия для всех трех комплексов показывает наличие статистически значимых различий по индексам

Шеннона и Животовского ($p < 0.001$) и отсутствие таковых по индексу Симпсона ($p = 0.332$), что свидетельствует о примерно одинаковом уровне доминирования, но имеющих различия в общем разнообразии. Парное сравнение индексов Шеннона и Животовского показывает, что индексы разнообразия для промышленной зоны статистически значимо ниже соответствующих индексов для селитебной и рекреационной зон ($p < 0.01$), в то время как между индексами для селитебной и рекреационной зон статистически значимых различий не наблюдается ($p > 0.1$).

Таким образом, статистический анализ выявляет значимое снижение общего уровня видовой разнообразия карабидокомплекса промышленной зоны по сравнению с селитебной и рекреационной зонами на фоне отсутствия статистически значимых различий в уровне доминирования. Отсутствие выраженного доминирования, в свою очередь, сопровождается ожидаемыми достаточно высокими и практически однородными значениями индекса выравненности Пиелу.

Среди традиционных индексов разнообразия только один – доля редких видов Животовского – характеризует разнообразие в группе малопредставленных видов. Сравнение этого индекса для карабидокомплексов г. Казани демонстрирует снижение доли редких видов в промышленной зоне по сравнению с селитебной и рекреационной. Поскольку доля редких видов по Животовскому содержит нормировку на полное число видов и поэтому не является простой энтропийной мерой, использование критерия гомогенности для статистического анализа этого показателя не представляется возможным.

Рассмотрим подробнее экологические предпочтения доминирующих видов жужелиц, приуроченных к урбанизированным территориям (табл. 2). Явное преобладание стратобионтов может служить характерным показателем для биотопов города, так как специализированные обитатели подстилки и скважин почвы более устойчивы к рекреации. Напротив, геохортобионты резко реагируют на рекреацию, поскольку вытаптывание и, возможно, бытовые отходы оказывают интенсивное негативное воздействие на растительный покров и герпетобионтов. В свою очередь, бедное растительное разнообразие городского ландшафта приводит к увеличению доли видов-полифагов, которые способны при необходимости питаться как растительной, так и животной пищей. Тем не менее, трофическая структура карабидокомплекса г. Казань свидетельствует о достаточно благополучной экологической обстановке в среднем по городу. Преобладание хищников-зоофагов говорит о низкой степени рекреационной нагрузки, так как усиление рекреации приводит к резкому сокращению обилия жужелиц-хищников и нарастанию обилия миксофитофагов.

Адаптацию сообществ жужелиц к изменяющимся условиям среды можно продемонстрировать на примере смены видового состава доминантов и субдоминантов карабидокомплексов в градиенте убывания антропогенной нагрузки (промышленная – селитебная – рекреационная зоны). Из общего видового списка доминантов и субдоминантов карабидокомплексов г. Казани можно выделить виды, общие для всех трех сообществ. В свою очередь эти виды разделяются на 3 группы, различающиеся групповой динамикой изменения численности. Так, можно выделить группу видов, как правило, эврибионтных, увеличивающих свою чис-

ленность при снижении антропогенной нагрузки (табл. 3). Действительно, их доля в суммарной численности доминантов и субдоминантов в рекреационной зоне достигает 73% против 32% в промышленной зоне.

Таблица 2

Экологические характеристики доминирующих видов жуужелиц урбанизированных территорий г. Казани

Виды	Биотопическая приуроченность	Ярус	Тип питания
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	Лесной	Стратобионт	Хищник
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824	Лугово-полевой	Стратобионт	То же
<i>Harpalus rufipes</i> Dejean, 1828	Полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Carabus granulatus</i> Linneus, 1738	Лесной	Эпигеобионт	Хищник
<i>Poecilus cupreus</i> Linneus, 1758	Лугово-полевой	Стратобионт	То же
<i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783	Лесной	То же	«
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	Лугово-полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	То же	То же	То же
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798-	Лесной	Эпигеобионт	Хищник
<i>Amara aenea</i> Dei Ceer, 1774	Лугово-полевой	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787	Лесной	Стратобионт	Хищник
<i>Harpalus serripes</i> Quensel, 1806	Степной	Геохортобионт	Миксофитофаг
<i>Platynus assimile</i> Paykull, 1790	Лесоболотный	Стратобионт	Хищник
<i>Harpalus latus</i> Linneus, 1758	Лесной	То же	То же
<i>Calathus erratus</i> C.R.Sahlberg, 1827	Эвритопный	«	«
<i>Badister bipustulatus</i> Fabricius, 1775	Лесной	«	«
<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812	То же	«	«
<i>Bembidion properans</i> Stephens, 1829	Лугово-полевой	«	«
<i>Poecilus lepidus</i> Leske, 1785	То же	«	«
<i>Calathus melanocephalus</i> Linneus, 1758	Лесной	«	«

Напротив, группа других видов, в основном стенобионтных, имеет наибольшую представленность именно в промышленной зоне (61%) и существенно снижает свою численность в рекреационной зоне (19%).

Наконец, есть константные виды, существенно не изменяющие свою численность в градиенте антропогенной нагрузки (см. табл. 3). Таким образом, при сохранении в целом типа доминирования во всех карабидокомплексах наблюдается качественные перестройки видового состава и замещение одних видов-доминантов другими. Заметим, что кроме колебаний численности, адаптационные механизмы жуужелиц к меняющимся условиям среды включают также изменение размерных характеристик и морфогенетических показателей (Тимофеева, 2010).

Видовая структура карабидокомплекса: мультифрактальный анализ

Мультифрактальный анализ видовой структуры биотических сообществ является новым методом изучения количественных характеристик сообщества, позволяющим связать показатели разнообразия со степенью доминирования в разных группах видов. Подробное изложение методологии мультифрактального анализа видовой структуры биологических сообществ содержится в опубликованных ранее работах (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2008), здесь же мы ограничимся необходимым минимумом.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

Таблица 3

Изменение представленности доминирующих видов жужелиц по группам на урбанизированных территориях г. Казани в градиенте снижения антропогенной нагрузки: промышленная зона – селитебная зона – рекреационная зона (% от общей численности группы)

Виды	Зоны урбанизированной территории		
	Промышленная	Селитебная	Рекреационная
Виды, увеличивающие свою численность			
<i>Poecilus lepidus</i> Leske, 1785	5	3	6
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	0	1	3
<i>Carabus granulatus</i> Linneus, 1738	4	8	6
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	11	15	13
<i>Pterostichus niger</i> Schaller, 1783	1	1	8
<i>Harpalus rufipes</i> Dejean, 1828	4	14	12
<i>Poecilus versicolor</i> Sturm, 1824	8	12	15
<i>Poecilus cupreus</i> Linneus, 1758	0	4	10
Всего	32	57	73
Виды, снижающие свою численность			
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787	13	5	4
<i>Amara aenea</i> Dei Ceer, 1774	12	7	4
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	13	10	6
<i>Harpalus serripes</i> Quensel, 1806	5	6	0
<i>Platynus assimile</i> Paykull, 1790	5	3	1
<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812	3	1	0
<i>Bembidion properans</i> Stephens, 1829	7	6	3
<i>Calathus erratus</i> C.R.Sahlberg, 1827	3	0	1
Всего	61	38	19
Виды с квазипостоянной численностью			
<i>Badister bipustulatus</i> Fabricius, 1775	2	1	1
<i>Calathus melanocephalus</i> Linneus, 1758	1	2	1
<i>Harpalus latus</i> Linneus, 1758	2	1	2
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	2	2	3
Всего	7	5	7

Теоретические предпосылки, лежащие в основе фрактального анализа видовой структуры биотического сообщества, восходят к гипотезе выдающегося эколога XX века Р. Маргалефа (1992), впервые связавшего изменение видового богатства (S) с увеличением суммарной численности (N) степенным законом:

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

Гипотеза Маргалефа выполняется для всех карабидокомплексов г. Казани. На рис. 2 в качестве примера приведены данные по рекреационной зоне, свидетельствующие о самоподобном характере роста видового богатства и о его инвариантности относительно преобразования численности сообщества. Здесь показатель степени k – показатель видового разнообразия Маргалефа – лежит в интервале $0 \div 1$. С точки зрения теории фракталов величина k интерпретируется как фрактальная размерность.

Для описания видового разнообразия сообщества на следующих этапах анализа необходим переход от анализа числа видов к анализу их относительных пред-

ставленностей. Для этого вводятся моменты распределения особей по видам (M_q) и выясняется характер их скейлинга:

$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q \propto N^{\tau(q)}, \quad (2)$$

где $-\infty \leq q \leq \infty$ называется порядком момента, а $\tau(q)$ описывает скорость изменения соответствующего момента (M_q) при увеличении размера выборки (N). Свидетельством соблюдения степенного скейлинга является линейный характер билогарифмических графиков изменения моментов M_q .

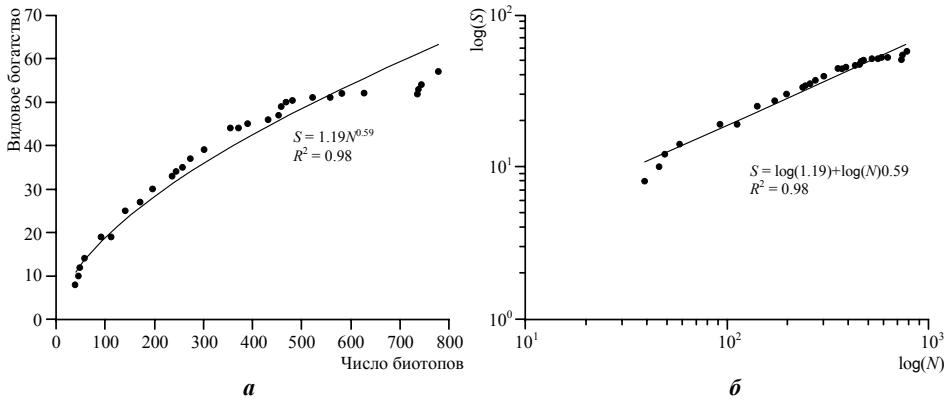


Рис. 2. Накопление видового богатства (S) жужелиц в рекреационной зоне при увеличении числа исследуемых биотопов (N) в натуральных (a) и билогарифмических (b) координатах:

● – экспериментальные данные, — – тренд

На рис. 3 представлены графики скейлинга некоторых моментов с положительными и отрицательными значениями порядка момента q для карабидокомплекса селитебной зоны. Соответствующие графики для промышленной и рекреационной зон выглядят аналогично. В соответствии с теорией моменты отрицательных порядков растут при увеличении N , причем тем быстрее, чем меньше q . Моменты положительных порядков, напротив, снижаются. При этом билогарифмические графики скейлинга всех моментов носят линейный характер, что верифицирует гипотезу о мультифрактальности структуры сообщества. Показатели τ определяются как наклоны графиков скейлинга соответствующих моментов M_q .

Конечный продукт мультифрактального анализа – мультифрактальный спектр – строится путем преобразования Лежандра функции $\tau(q)$:

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases} \quad (3)$$

Мультифрактальные спектры изученных карабидокомплексов представлены на рис. 4.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

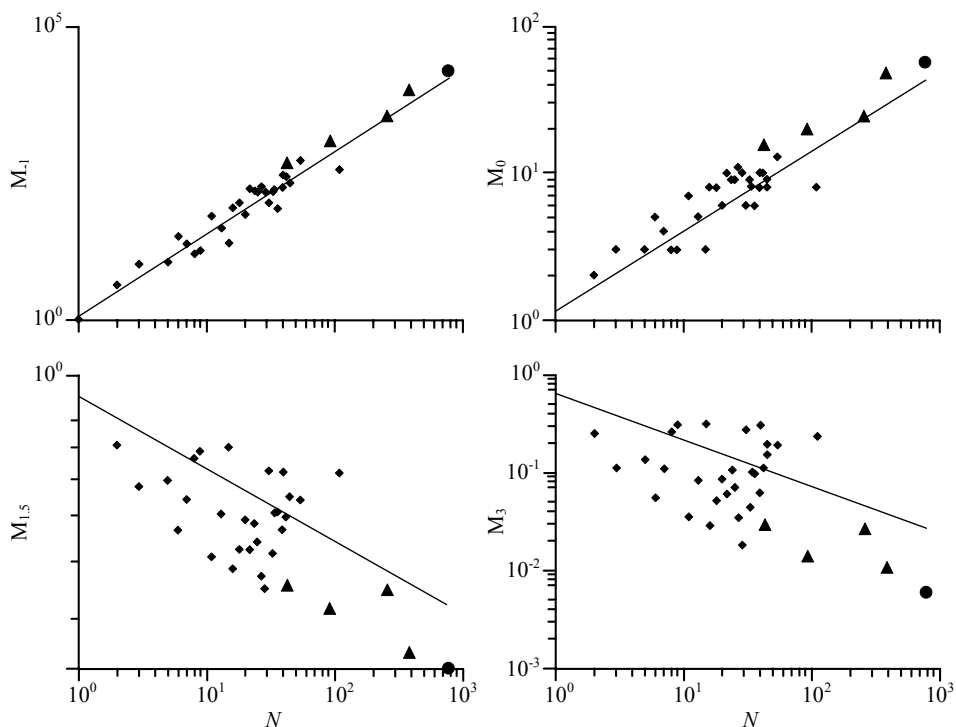


Рис. 3. Графики изменения моментов распределения особей по видам (M_q) как функция численности сообщества (N) для сообщества жужилиц рекреационной зоны

На этом примере дадим более подробную биоэкологическую интерпретацию различным частям мультифрактального спектра. При фрактальном анализе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые представляют собой совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью (доминантов, субдоминантов и т.д.). Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также можно интерпретировать как скорость убывания доли вида (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» близко к нулю, означает присутствие в сообществе сильных доминантов (причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование); наличие же точек, лежащих близко к единице, означает присутствие в сообществе редких видов. Ширина спектра интерпретируется как показатель выравнивания видов в сообществе. При равнопредставленности видов весь спектр стягивается в единственную точку, ордината которой соответствует монофрактальной размерности сообщества. На кривой мультифрактального спектра находятся точки (обобщенные фрактальные размерности, D_q), которым

можно поставить в соответствие известные индексы разнообразия (в нормированном виде), характеризующие сообщество в целом. Обобщенные фрактальные размерности D_q не зависят от числа видов и численности сообщества и являются

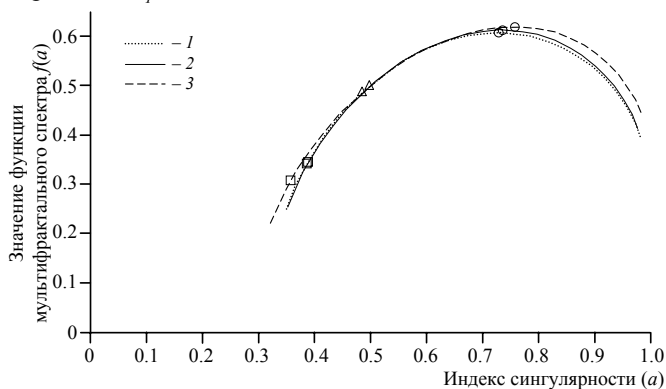


Рис. 4. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообщества жужелиц: 1 – промышленная зона, 2 – селитебная зона, 3 – зона рекреации; обобщенные фрактальные размерности: \circ (D_0) – видовой разнообразию по Маргалефу, Δ (D_1) – видовой разнообразию по Шеннону, \square (D_2) – индекс доминирования по Симпсону

показателем видовой разнообразия Маргалефа (k), при $q = 1$ (D_1) и $q = 2$ (D_2) – индексами видовой разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, нормированными на логарифм численности ($\ln N$) соответственно. Различные индексы в большей степени характеризуют отдельные группы видов с определенной представленностью. Подчеркнем, что важным имманентным качеством сообщества как сложной эмерджентной системы является структурная гетерогенность, выраженная, в частности, в неравной представленности видов, составляющих сообщество. Именно поэтому природное сообщество, состоящее из равнопредставленных видов – нонсенс (Odum, 1975). Для получения же полной информации о структуре сообщества необходимо рассмотрение всего спектра индексов. Такую возможность и предоставляет мультифрактальный анализ.

Рассмотрение мультифрактальных спектров изученных карабидокомплексов (см. рис. 4) целесообразно сопоставить с результатами традиционного анализа видовой структуры (см. табл. 1). Так, на мультифрактальных спектрах сравниваемых зон хорошо видна высокая степень совпадения показателей видовой разнообразия Маргалефа (k), что не противоречит результатами традиционного подхода. Напротив, выявленные традиционным анализом различия между зонами в видовом разнообразии (по индексам Шеннона и Животовского) не согласуются с практически совпадающими значениями обобщенной информационной размерности D_1 для карабидокомплексов всех трех зон (см. рис. 4). На мультифрактальных спектрах видно, что доминирование более выражено в рекреационной зоне, тогда как традиционный анализ не позволил расставить приоритеты по этому показателю. В то же время разнообразие редких видов заметно выше в рекреационной зоне, чем в промышленной, что выявлено и традиционным анализом. Таким образом, имеют

своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. Так, например, при $q = 0$ обобщенная размерность (D_0) является показателем видовой разнообразия Маргалефа (k), при $q = 1$ (D_1) и $q = 2$ (D_2) – индексами видовой разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, нормированными на логарифм численности ($\ln N$) соответственно.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

местно как совпадения в характеристиках видовой структуры, полученные 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 видовой разнообразии сообщества. Кроме того, не следует ожидать и совпадения численных значений традиционных индексов и их аналогов в виде обобщенных фрактальных размерностей D_q , которые отличаются введением нормировки. Наконец, корректные выводы о наличии или отсутствии различий между мультифрактальными спектрами по тем или иным обобщенным фрактальным размерностям можно делать только на основании статистического анализа, который в данном случае является отнюдь не тривиальной задачей (Chhabra et al., 1989; Salicrú et al., 1994; Pardo et al., 1997) и выходит за рамки настоящей статьи.

В рассматриваемом контексте принципиально важным является признание установленного и доказанного мультифрактальным анализом факта, согласно которому видовая структура карабидокомплексов промышленной, селитебной и рекреационной зон г. Казани отвечает критерию самоподобия, или фрактальности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что виды, в том числе и редкие, потенциально претендующие на одни и те же экологические ниши (чаще всего это близкородственные виды, входящие в один старший таксон), стремятся разделить экологическое пространство, чтобы снизить перекрывание ниш и ослабить конкуренцию. Сужение ниши даёт возможность лучше к ней приспособиться, повысить эффективность использования ресурсов. Таким образом, сообщество стимулирует экологическую специализацию видов, особенно в условиях антропогенного пресса. Однако по современным представлениям – нейтралистская модель С. Хаббела (Hubbell, 2001) – расхождение видов по разным нишам не является обязательным условием сосуществования конкурирующих видов. Не вдаваясь в детали полемики, выходящей за рамки настоящей статьи, подчеркнем, что концепция нейтрализма, в том числе предлагает рассматривать и изучать сообщество как открытую систему, в которую постоянно вселяются организмы и в которой имеет место напряженная конкуренция за лимитирующий ресурс (Гиляров, 2010). Мак-Гилл с соавторами (MacGill et al., 2007), обсуждая традиционную проблему экологии, касающуюся распределения встречаемости видов разной численности, пришли к выводу, что пока нет удовлетворительного объяснения наблюдаемой закономерности, обычно изображаемой в виде сильно вогнутой кривой (Williams, 1964). Эту ситуацию авторы охарактеризовали как «коллективную неудачу» (collective failure). Суть неудачи, по их мнению, 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.

Нам представляется, что возможным выходом из «кризиса по МакГиллу» может стать обращение к фрактальной парадигме устройства природы, заложенной Б. Мандельбротом (2002). В контексте рассматриваемой проблемы это означает необходимость приложения определенных усилий для выхода из прокрустовы ложа абстрактных стереотипов евклидовых метрик пространства и перехода в мир новой фрактальной геометрии Мандельброта.

Действительно, несмотря на то, что изученные карабидокомплексы различаются видовым богатством, видовым составом доминирующих видов и параметрами видового разнообразия, общим для них является структурная инвариантность, заключающаяся в ее фрактальной организации. Это фундаментальное свойство биотических сообществ теперь может быть распространено и на карабидокомплексы. Напомним, что ключевым моментом фрактальной теории является формообразующая идея самоподобия, суть которой сводится к репликации фрагмента структуры в ее целом при воспроизведении свойств целого в каждом фрагменте. Разработанные ранее методологические основы фрактальной теории видовой структуры биотических сообществ наземных и водных экосистем (Гелашвили и др., 2004, 2007, 2008; Yakimov et al., 2008) позволили адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований для анализа фрактальности видовой структуры карабидокомплексов. Подчеркнем, что преимуществом фрактального подхода является также наглядная демонстрация результатов в виде графика мультифрактального спектра, представляющего собой обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества. Мы полагаем, что методологическое значение принципа самоподобия является руководящим для анализа видовой структуры биотических сообществ и имеет системообразующее значение. Известно, что выживание организмов достигается различными биологическими механизмами: конкуренцией, размножением, адаптациями и т.д. В сообществе виды вымирают по одиночке, но выживают совместно. Одним из фундаментальных механизмов, обеспечивающим совместное выживание разновидовых популяций, является поддержание сообществом самоподобной (фрактальной) видовой структуры, которая обеспечивает нахождение сообщества в гомеостатическом диапазоне экологических параметров. Возможные объяснения возникновения самоподобных структур (в том числе и в биотических сообществах) лежат в рамках концепции самоорганизованной критичности, активно обсуждаемой в настоящее время в биоэкологическом аспекте (Иудин, 2006; Pueyo et al., 2010; Kéfi et al., 2011). Таким образом, можно предположить, что поддержание самоподобной, или фрактальной структуры является механизмом выживания сообщества как целостного эволюционного образования. В свою очередь, уникальное свойство фракталов, позволяющее на основе имеющейся информации о части объекта сделать статистически корректное заключение об объекте в целом, в частности, о видовой структуре биотических сообществ, открывает возможности оценки результатов процесса биоманипулирования природными и искусственными биосистемами.

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-970-15-р_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л. В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала и их экологическое распределение и хозяйственное значение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 6. С. 11 – 44.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Шурганова Г. В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволж. экол. журн. 2004. № 3. С. 227 – 245.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 3. С. 170 – 179.

Гелашивили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 1. С. 21 – 34.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 276 с.

Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 12 – 29.

Гиляров М. С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М. : Наука, 1976. С. 9 – 18.

Гиляров А. М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ : прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биологии. 2010. Т. 71, № 5. С. 386 – 401.

Дорофеев Ю. В. Динамика населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) под влиянием рекреации и урбанизации // Проблемы энтомологии в России / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1998. Ч. 1. С. 119.

Душенков В. М. О фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) города Москвы // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М. : Наука, 1983. С. 111 – 112.

Жеребцов А. К. Определитель жуужелиц Республики Татарстан / Ин-т экологии природных систем АН РТ. Казань, 2000. 74 с.

Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общей биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828 – 836.

Исаев А. Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 1. Adaphaga и Мухопфага. Ульяновск : Изд-во Ульянов. гос. пед. ун-та, 2002. 71 с.

Иудин Д. И. Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2006. 42 с.

Иудин Д. И., Гелашивили Д. Б., Розенберг Г. С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279 – 282.

Левич А. П. Структура экологических сообществ. М. : Изд-во МГУ, 1980. 181 с.

Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы / пер. с англ. М. : Изд-во Ин-та компьютер. исслед., 2002. 656 с.

Маргалев Р. Облик биосферы. М. : Наука, 1992. 254 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / пер. с англ. М. : Мир, 1992. 184 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.

Розенберг Г. С. О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биологии. 2005. Т. 125, № 1. С. 14 – 27.

Тимофеева Г. А. Морфометрическая структура популяций жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2010. 24 с.

Chhabra A. B., Meneveau C., Jensen R. V., Sreenivassan K. R. Direct determination of the $f(a)$ singularity spectrum and its application to fully developed turbulence // *Phys. Rev. A*. 1989. Vol. 40, № 9. P. 5284 – 5294.

Desender K., Dufrière M., Loureau M., Luff M. L., Maelfait J. P. Carabid beetles : ecology and evolution. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1994. 345 p.

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. Vol. 202. P. 513 – 534.

Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton ; Oxford : Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.

Kéfi S., Rietkerk M., Roy M., Franc A., De Ruiter P. C., Pascual M. Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction // *Ecology Letters*. 2011. Vol. 14. P. 29 – 35.

Lövei G. L., Sunderland K. D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) // *Annual Reviews of Entomology*. 1996. Vol. 41. P. 231 – 256.

McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M., Benecha H., Dornelas M., Enquist B. J., He F., Hurlbert A. H., Green J. L., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A., Soykan C., Ugland K., White E. P. Species abundance distributions : moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10. P. 995 – 1015.

Odum E. P. Diversity as a function of energy flow // *Unifying Concepts in Ecology*. The Hague : Dr. W. Junk, 1975. P. 11 – 14.

Pardo L., Morales D., Salicrú M., Menéndez M. Large sample behaviour of entropy measures when the parameters are estimated // *Communications in Statistics – Theory and Methods*. 1997. Vol. 26. № 2. P. 483 – 501.

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 // *Ecology Letters*. 2010. Vol. 13. P. 793 – 802.

Rainio J., Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators // *Biodiversity and Conservation*. 2003. Vol. 12, № 3. P. 487 – 506.

Salicrú M., Morales D., Menéndez M., Pardo L. On the applications of divergence type measures in testing statistical hypotheses // *J. Multivariate Anal.* 1994. № 51. P. 372 – 391.

Salicrú M., Vives S., Ocaña J. Testing the homogeneity of diversity measures : a general framework // *J. of Statistical Planning and Inference*. 2005. Vol. 132, № 1 – 2. P. 117 – 129.

Williams C. B. Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative biology. London : Academ. Press, 1964. 324 p.

Yakimov B. N., Bossuyt B., Iudin D. I., Gelashvili D. B. Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 33 – 39.