МУЛЬТИФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Д.И. Иудин[(1)], Д.Б. Гелашвили[(1)], член-корреспондент РАН Г.С. Розенберг[(2)]

[(1)]Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, *ecology@unn.ac.ru*
[(2)]Институт экологии Волжского бассейна, РАН, Тольятти, *ecolog@attac.ru*

УДК 574.5

Самоподобие является весьма общим свойством природных систем: бассейны крупных рек, ветвящиеся каналы молниевого разряда, пространственная структура колоний микроорганизмов, распределение звездного вещества в космосе – все эти и многие другие сильно неравновесные системы, связанные, так или иначе, с переносом интенсивных потоков вещества, заряда, энергии, – обладают удивительной структурной универсальностью. Часто в этой связи говорят о фрактальности природных объектов [1, 2].

В настоящем исследовании мы обратимся к анализу самоподобия видовой структуры биотических сообществ. На фоне физических проявлений фрактальности биоценозов [3, 4] проблема самоподобия видовой структуры весьма специфична. Дело в том, что, если физические проявления самоподобия очевидным образом соотносятся с самоподобием соответствующих геометрических носителей, – ручейков, каналов, пространственно-временных распределений и т.д., то структурные особенности внутренних энергетических каналов и иерархия связей биотических сообществ остаются скрытыми от глаз: они не имеют непосредственных геометрических образов инвариантных относительно преобразований масштаба. Тем не менее, они демонстрируют самоподобие при изменении численности сообщества. Одним из первых этот фундаментальный факт отметил Маргалеф [5]. Именно он указал на степенную зависимость числа видов S от численности сообщества N

$$S = N^k, \tag{1}$$

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

Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс k не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре биотического сообщества: выражение (1) констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать теория мультифракталов, характеризуемых бесконечной иерархией размерностей [6].

Целью настоящей работы является исследование возможностей мультифрактального анализа для выявления закономерностей (в частности, самоподобия) видовой структуры биотических сообществ. В основе подхода лежит использование относительных частот распределения особей по видам $p_i = N_i/N$, где N_i - число особей i-ого вида, N - размер пробной выборки, а i пробегает значения от единицы до полного числа видов $S(N)$, обнаруженных в пробе. Очевидно, что $\sum_{i=1}^{S} p_i = 1$. Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их асимптотического поведения при увеличении численности N:

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

где $-\infty \leq q \leq \infty$ – называется порядком момента, а показатель $\tau(q)$ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в выражение (2) является обобщением формулы Маргалефа (1) и совпадает с последней при $q = 0$.

Обобщенной размерностью D_q (*обобщенной размерностью Реньи*) распределения называется функция порядка момента q, вводимая определением [6]:

$$D_q = \lim_{N\to\infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q(N)}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}. \tag{3}$$

На практике величины (3) можно оценить используя несколько различающихся значений N по более простой формуле:

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q(N)}{\ln N}. \tag{4}$$

Для $q = 0$ результат очевиден:

$$D_0 = k = \frac{\ln S(N)}{\ln N}. \tag{5}$$

Можно показать, что для $q = 1$:

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N}, \tag{6}$$

где $H = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i$. есть ни что иное как информационный индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера [7]. Для $q = 2$:

$$D_2 = -\frac{\ln C}{\ln N} \tag{7}$$

или

$$\frac{1}{C} = N^{D_2}, \tag{8}$$

где $1/C = D_S = 1/\sum_{i=1}^{S} p_i^2$ – известный в экологической литературе индекс видового разнообразия Симпсона [8, 12].

В качестве объекта исследований асимптотического поведения моментов распределения особей по видам в работе рассматривались основные экологические группы водных организмов – фитопланктона, зоопланктона и макрозообентоса,– 12-ти городских озер Нижнего Новгорода и крупных равнинных водохранилищ на примере Чебоксарского [11]. На рис.1 представлены результаты применения соотношения (4) при $q = -1; 0; 1; 2$ на материале, собранном для макрозообентоса за весь вегетационный период 2000-го года. Выборки с большим значением N были получены сложением результатов нескольких независимых проб меньшего размера (складывались значения численностей видов N_i, где индекс i пробегал полный реестр видов обнаруженных во всех анализируемых пробах). Из рис. 1 видно, что, во-первых, условия самоподобия (1), (2) хорошо выполняются для анализируемого сообщества и, во-вторых, точность определения обобщенных размерностей D_q быстро увеличивается с ростом размера выборки (численности особей в пробе).

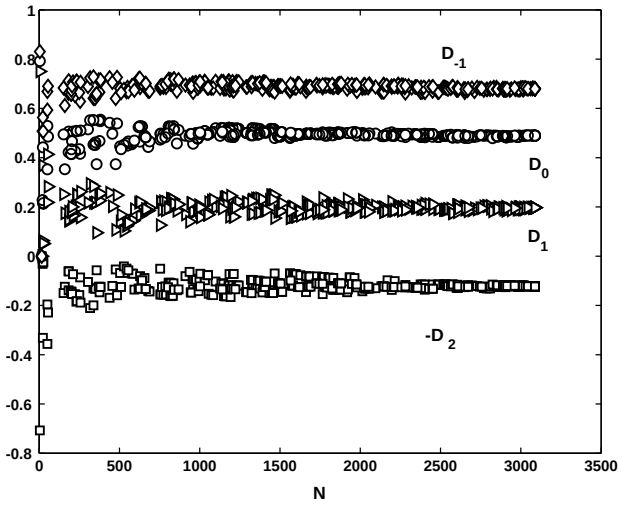

Рис. 1. Вычисление значений обобщенных размерностей Реньи по асимптотическому поведению моментов распределения особей макрозообентоса по видам при увеличении численности N пробных выборок. ◇ – моменты порядка $q = -1$; ○ – моменты порядка $q = 0$; ▷ – моменты порядка $q = 1$; □ – моменты порядка $q = 2$.

Используя соотношение (4) можно получить весь спектр обобщенных размерностей D_q для любых q в интервале от $-\infty$ до ∞. Характерный вид зависимости $D_q(q)$ представлен на рис. 2 для четырех замеров по макрозообентосу за вегетационный период 2000-го года. Видно, что функция $D_q(q)$ является не возрастающей: $\cdots \geq D_{-1} \geq D_0 \geq D_1 \geq D_2 \cdots$. Равенство достигается лишь в случае равнопредставленности видов.

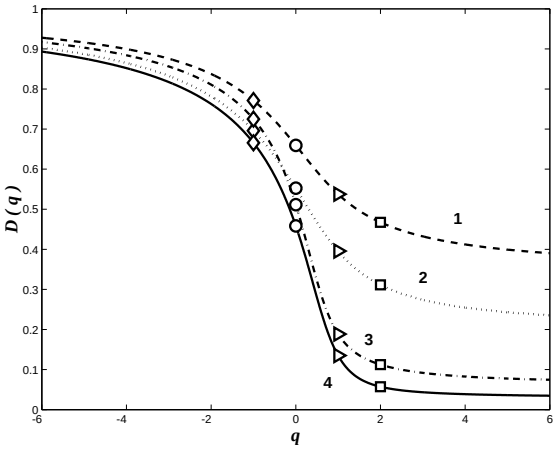

Рис. 2. Величина обобщенных размерностей Реньи видового распределения макрозообентоса городских озер как функция порядка момента. Номера графиков отвечают взятию проб в мае, июне, июле и августе 2000-го года. ◇ – соответствуют моментам порядка $q = -1$; ○ – моментам порядка $q = 0$; ▷ – моментаи порядка $q = 1$; □ – моментам порядка $q = 2$, см. рис. 1.

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

В отличие от них, часто используемые индексы Симпсона (C,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 эквитабильности Пиелу [9], который уже не зависит от числа видов и инвариантен относительно роста размеров системы:

$$E = \frac{H}{\ln S} = \frac{D_1}{D_0} \tag{9}$$

В случае с индексом видового разнообразия Симпсона D_S, нормировка его логарифма на логарифм числа видов дает новый индекс разнообразия σ, который также является инвариантом:

$$\sigma = \frac{\ln(1/C)}{\ln S} = E\frac{D_2}{D_1} = \frac{D_2}{D_0}. \tag{10}$$

Обобщенную размерность D_2 называют в теории фракталов корреляционной размерностью [10], поэтому индекс разнообразия σ можно назвать корреляционным инвариантом. Заметим, что каноническая форма индекса эквитабильности Симпсона D_S/S инвариантом не является:

$$\frac{D_S}{S} = \frac{N^{D_2}}{S} = N^{D_2-k}. \tag{11}$$

Непосредственной проверкой легко убедиться в том, что каждый из всего бесконечного множества инвариантов вида D_q/D_0, представляет собой индекс эквитабильности, и меняется в пределах от нуля

(для хемостата) до единицы (в случае равнопредставленности видов). Заметим, что индекс Маргалефа k (впрочем, как и все обобщенные размерности D_q) достигает единицы только при $S = N$.

Перейдем от переменных q и $\tau(q)$ к новым переменным с помощью преобразования Лежандра:

$$\begin{cases} a(q) &= \frac{d}{dq}\tau(q) \\ f(a(q)) &= qa(q) + \tau(q) \end{cases} \qquad (12)$$

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. 3 показана эволюция мультифрактальных спектров видового распределения макрозообентоса городских озёр в период с мая по август 2000-го года. Экстремум спектра $f_{max} = f(a(q = 0)) = k$ совпадает с индексом разнообразия Маргалефа и соответствует монофрактальной размерности распределения. Правые ветви кривых на рис. 3 соответствуют отрицательным q. Они систематически короче левых. Такой вид спектров объясняется вкладом в сумму в выражении (2) видов с минимальной численностью: при больших отрицательных величинах порядка момента их вклад становится определяющим, подавляя влияние других элементов структуры.

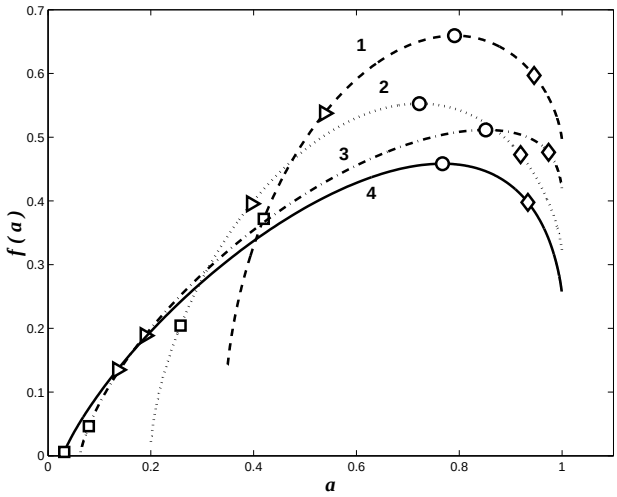

Рис. 3. Мультифрактальный спектр сингулярностей. Условные знаки соответствуют обозначениям рис. 2

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

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

$$\frac{d}{da} f(a)\big|_{a=a_H} = 1, \qquad (13)$$

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

$$f(a_H) = a_H = \frac{H}{\ln N}. \qquad (14)$$

На рисунках 2 и 3 обсуждаемые точки отмечены треугольниками.

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

$$p_i(N) \propto N^{a_i}. \qquad (15)$$

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

Для учета иерархической структуры сообщества и взаимосвязей между видами предложенное рассмотрение можно перенести из пространства относительных частот в пространство трофических частот $\varphi_i = p_i I_i / I$, где I_i – общий трофический индекс i-ого вида, $I = \sum_{i=1}^{S} p_i I_i$ - сложность сообщества [12].

Мы видим, таким образом, что видовая структура биотических сообществ может быть количественно описана с помощью мультифрактального формализма. Выявленное при проведеннии анализа самоподобие видовой структуры отражает сложный и самосогласованный характер процессов потребления и распределения ресурсов в сообществе. Важно отметить, что 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. Дальнейшее развитие мультифрактального подхода, в частности, выявление связи между параметрами мультифрактального спектра и абиотическими факторами, является актуальной задачей экологии.

Авторы выражают глубокую признательность А.П. Левичу за полезное обсуждение работы и конструктивные замечания, учтенные авторами при подготовки публикации.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 01-02-17403.

Список литературы

[1] *Mandelbrot B.B.* Possible refinement of the lognormal hypothesis concerning the distribution of energy dissipation in intermittent turbulence.- In: Statistical Models and Turbulence, eds. M. Rosenblatt and C.Van Atta, Lecture Notes in Physics 12, Springer, New York, pp. 333-351, 1972.

[2] *A. Bunde and S. Havlin (Eds.)* Fractals in Science, Springer-Verlag, Berlin, 1994

[3] *Азовский А.Н., Чернопруд М.В.* Журн. общ. биол. 1998. Т.59.№2.С.117–136.

[4] *Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А.* Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействия популяций планктона и рыбы // УФН , 2002, Т. 172, №1, С. 31- 66.

[5] *Маргалеф Р.* Облик биосферы.–М.: Наука, 1992.–254 с.

[6] *Е. Федер* Фракталы: Пер. с англ.–М.: Мир, 1991.–214 с.

[7] *Shannon C., Weaver W.* The Mathematical Theory of Communication. Urbara, Univ. of Illinois Press., 1949. 117p.

[8] *Simpson E.H.* Nature, 1949. V. 163. P. 688.

[9] *Pielou E.C.* J. Theor. Biol., 1966. V.13. P.131–144.

[10] *Goltz C.* Fractal and Chaotic Properties of Earthquakes, Springer, 1998.

[11] *Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б.* Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга. Материалы научной конференции, Нижний Новгород 2002, С. 49-52.

[12] *Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.* Физическое и математическое моделирование экосистем.–Санкт-Петербург.: Гидрометеоиздат, 1992.–368 с.