

НАРУШЕНИЯ КАНОНИЧЕСКОЙ ФОРМЫ МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОГО СПЕКТРА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА: ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ПУТИ РЕШЕНИЯ

© 2014 В.Н. Якимов¹, Л.А. Солнцев¹, Д.И. Иудин^{1,2},
Г.С. Розенберг³, Д.Б. Гелашвили¹

¹ Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород

² Институт прикладной физики РАН, Нижний Новгород

³ Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

В статье рассмотрены причины нарушения канонической формы мультифрактального спектра пространственной структуры сообщества и приведены алгоритмы решения этой проблемы.

Ключевые слова: мультифрактальный анализ, пространственная структура сообщества.

ВВЕДЕНИЕ

Пространственная структура является одной из важнейших характеристик сообщества. В рамках изучения пространственной структуры обычно рассматриваются зависимости от площади видового богатства, встречаемости, сходства и т.д. Одним из немногих, но твердо установленных законов экологии является зависимость видового богатства от площади (species-area relationship, SAR; [14, 15]). Среди большого разнообразия математических моделей, применяемых для описания SAR [17], наибольшим доверием исследователей пользуется степенная модель [5]. Несмотря на то, что эта модель не является универсальной и подходит не для всех сообществ и масштабов, именно она признается наиболее адекватной в ряде последних обзоров [9, 18].

Применение степенной SAR эквивалентно фрактальному анализу пространственной структуры сообщества. Особенностью базового фрактального анализа является то, что он не принимает во внимание гетерогенность изучаемого объекта. При построении SAR учитывается только факт присутствия видов на пробных площадях и игнорируется информация об их представленности: сильные доминанты и редкие виды вносят одинаковый вклад в видовое богатство. Обобщением такого простого подхода является мультифрактальный анализ, основанный на полной информации о представленности видов [2, 3, 6].

Благодаря прямому учету представленностей при масштабировании, этот метод соединяет в себе преимущества анализа SAR и распределения видов по численности (SAD) – еще одного хорошо изученного представления структуры сообщества [16].

Несмотря на большой потенциал мультифрактального анализа в экологии сообществ, этот метод получил довольно ограниченное распространение. Мы связываем этот факт с двумя обстоятельствами:

- довольно серьезной вычислительной и алгоритмической сложностью вкупе с отсутствием специального программного обеспечения;
- наличием нерешенных методологических проблем в текущей версии мультифрактального анализа, ведущих к появлению сложно интерпретируемых результатов.

Первое мы оставляем за рамками настоящей работы и сконцентрируемся на хотя бы частичном разрешении второго.

МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дождевой тропический лес. В 1982 г. году Смитсоновским институтом тропических исследований на острове Барро Колорадо (Barro Colorado Island, BCI, Панама) в дождевом тропическом лесу была заложена площадка площадью 50 га (500 × 1000 м). Раз в 5 лет на этой площадке проводятся мониторинговые обследования, в ходе которых маркируются, определяются до вида и картируются все древесные растения, диаметр которых превышает 1 см на высоте груди [8, 12]. Мы использовали для анализа данные исходного обследования 1982 г. В целях упрощения алгоритмов анализа и для обеспечения сопоставимости результатов с [6] весь участок был покрыт сеткой квадратов размером 5 × 5 м, всего 200 × 100 квадратов. Для каждого из 2000 квадра-

Якимов Василий Николаевич, кандидат биологических наук, ст. преподаватель кафедры экологии, ecology@bio.unn.ru; Солнцев Леонид Аркадьевич, кандидат биологических наук, ассистент кафедры экологии, ecology@bio.unn.ru; Иудин Дмитрий Игоревич, доктор физико-математических и доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отделения геофизических исследований, профессор кафедры экологии, ecology@bio.unn.ru; Розенберг Геннадий Самуилович, доктор биологических наук, чл.-корр. РАН, директор института, genarozenberg@yandex.ru; Гелашвили Давид Бежанович, доктор биологических наук, заведующий кафедрой экологии, ecology@bio.unn.ru

тов были рассчитаны представленности обнаруженных там видов. При проведении мультифрактального анализа мы использовали диапазон масштабов, задействованный [6]: от 1 до 25 га.

Смешанный листопадный лес. В 2008 г. Смитсоновским институтом охраны природы (Smithsonian Conservation Biology Institute, SCBI) в 5 км к югу от г. Фронт Ройал (шт. Вирджиния, США) в зрелом смешанном листопадном лесу была заложена площадка площадью 25.6 га (640 × 400 м). По аналогичной методологии здесь было проведено обследование и были определены до вида и картированы все древесные растения, диаметр которых превышает 1 см на высоте груди [7]. Аналогично данным ВС1, мы покрыли участок сеткой квадратов размером 5 × 5 м (всего 128 × 80 квадратов) и определили в них представленности видов. При проведении мультифрактального анализа мы использовали диапазон масштабов от 1 до 10 га.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема аномальных результатов. Мультифрактальный анализ пространственной структуры сообщества является обобщением традиционного анализа SAR. Его прообразом является мультифрактальный анализ пространственного распределения негомогенной меры [4, 11]. Подробное описание мультифрактального анализа, адаптированного для случая анализа структуры сообществ можно найти в работах [1-3, 6].

Мультифрактальный объект характеризуется степенным скейлингом моментов:

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

где p_i – относительная представленность i -го вида, S – общее число видов, обнаруженных на участке площадью A , q – порядок момента, $\tau(q)$ называется показателем массы.

Ключевым этапом мультифрактального анализа пространственной структуры сообщества является исследование скейлинга моментов (1) и оценка показателей массы $\tau(q)$. В настоящей работе в качестве базового мы рассматриваем следующий алгоритм:

- 1) Исследуемый участок покрывается квадратами размером 5 × 5 м, для каждого из которых определяется представленность видов, далее мы называем эти квадраты первичными.
- 2) Выбирается диапазон скейлинга, в этом диапазоне должна соблюдаться степенная зависимость (1); внутри этого диапазона равномерно на логарифмической шкале выбираются выборочные масштабы;
- 3) Для каждого выборочного масштаба первичные квадраты объединяются в блоки $n \times n$,

которыми без пересечения покрывается исследуемый участок. Представленности видов внутри каждого блока суммируются и рассчитывается набор относительных представленностей $\{p_i\}$. На их основе для каждого блока рассчитывается набор моментов M_q . Моменты соответствующих порядков усредняются по всем блокам.

- 4) Для каждого порядка q строится график зависимости $M_q(A)$ в билогарифмических координатах, наклон которого определяется методом наименьших квадратов. Этот наклон и представляет собой оценку показателя массы $\tau(q)$.

После оценки показателей массы вычисляются обобщенные размерности Реньи (ОРР):

$$D_q = \frac{\tau(q)}{1-q}. \quad (2)$$

Обобщенная размерность D_1 вычисляются как наклон зависимости $H(\log A)$, где H – усредненный по блокам индекс Шеннона. Наряду со спектром обобщенных размерностей Реньи для характеристики мультифракталов используется так называемый мультифрактальный спектр $f(a)$, получаемый преобразованием Лежандра функции $\tau(q)$ [10]:

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

Спектр ОРР и мультифрактальный спектр имеют определенные теоретические ограничения, хорошо изученные в рамках фрактальной геометрии и теоретической физики [11]. В частности, спектр ОРР должен представлять собой строго невозрастающую функцию. Уже первые применения мультифрактального анализа для описания пространственной структуры лесных сообществ [6, 22] обнаружили феномен роста ОРР в положительной части спектра. Это явление противоречит теоретическим ожиданиям и не может быть объяснено с биологической точки зрения. Немонотонность спектра ОРР является аномальным поведением для мультифрактальных объектов. Эта аномалия признается исследователями и специально обсуждается всеми авторами, с ней сталкивающимися [6, 19, 22]. Для избавления от этой аномалии пытались использовать нелинейную регрессию и невложенные схемы организации подвыборок разной площади [6], но не преуспели. Различные гипотезы выдвигались для объяснения возрастающих спектров ОРР. Было предложено [6], что для $q > 1$ ОРР могут быть не определены из-за слишком медленного убывания отдельных видов; другие авторы [22] попытались связать эту аномалию с проблемами линейной регрессии и малым размером выборки, а [19] – с незначимостью скейлинга моментов для больших положительных q .

Мы утверждаем, что источником проблемы (с математической точки зрения) является аномальная форма другой функции – спектра показателей массы.

Именно показатели массы в алгоритме мультифрактального анализа оцениваются по эмпирическим данным. Они служат основой для вычисления спектра ОРР и мультифрактального спектра. Теоретическим ограничением для спектра показателей массы является его строгая выпуклость, тогда как в эмпирических исследованиях обнаруживается его невыпуклость. Под выпуклой функцией в настоящей работе мы понимаем функцию с положительной второй производной (выпуклая вверх), а под невыпуклостью – наличие точек перегиба, в которых вторая производная меняет знак. Невыпуклость спектра показателей массы является причиной увеличивающегося спектра ОРР и аномального мультифрактального спектра.

Причина возникновения аномалий при мультифрактальном анализе. Наша основная гипотеза заключается в том, что причиной возникновения описанных в предыдущем разделе аномалий является непропорциональный вклад отдельных подвыборок при усреднении моментов M_q . При вычислении моментов больших положительных порядков определяющим вкладом обладает вид, имеющий максимальную относительную представленность p_{max} , а при $q \rightarrow \infty$ вклад других видов становится пренебрежимо малым. Аналогично, при усреднении моментов возникает такой же эффект, если имеет место гетерогенность относительной представленности локальных доминантов. Определяющим вкладом в общую сумму моментов при усреднении будет обладать подвыборка с максимальным доминированием

(относительную представленность доминанта такой подвыборки будем обозначать $p_{max}^{(global)}$).

При вычислении моментов больших отрицательных порядков имеет место аналогичный эффект непропорционального вклада подвыборок, в которых присутствуют максимально редкие виды с самым низким значением относительной представленности $p_{min}^{(global)}$.

Для количественной оценки такой гетерогенности мы предлагаем использовать меры:

$$\Delta_{max} = \frac{p_{max}^{(mean)}}{p_{max}^{(global)}}, \quad \Delta_{min} = \frac{p_{min}^{(global)}}{p_{min}^{(mean)}}, \quad (4)$$

где $p_{max}^{(mean)}$ и $p_{min}^{(mean)}$ – среднее значение максимальной и минимальной относительной представленности в подвыборках данного масштаба. Эти меры теоретически могут варьировать в диапазоне от нуля до единицы, чем ближе к единице, тем меньше гетерогенность.

На рис. 1 представлены результаты анализа гетерогенности экстремумов относительных представленностей BCI и SCBI. Мера гетерогенности Δ_{max} увеличивается с ростом масштаба (рис. 1a). Мера гетерогенности Δ_{min} также увеличивается с ростом масштаба (рис. 1b). Обращает на себя внимание сильное отличие в абсолютных значениях меры гетерогенности Δ_{min} между BCI и SCBI. Для BCI на всем рассмотренном диапазоне масштабов эта мера превышает 0.8 и почти достигает единицы на верхних масштабах, тогда как для SCBI она стартует со значений около 0.2 и на верхних масштабах достигает только 0.55. Отсюда можно сделать вывод о высокой гетерогенности минимумов относительных представленностей в SCBI и очень низкой гетерогенности в BCI.

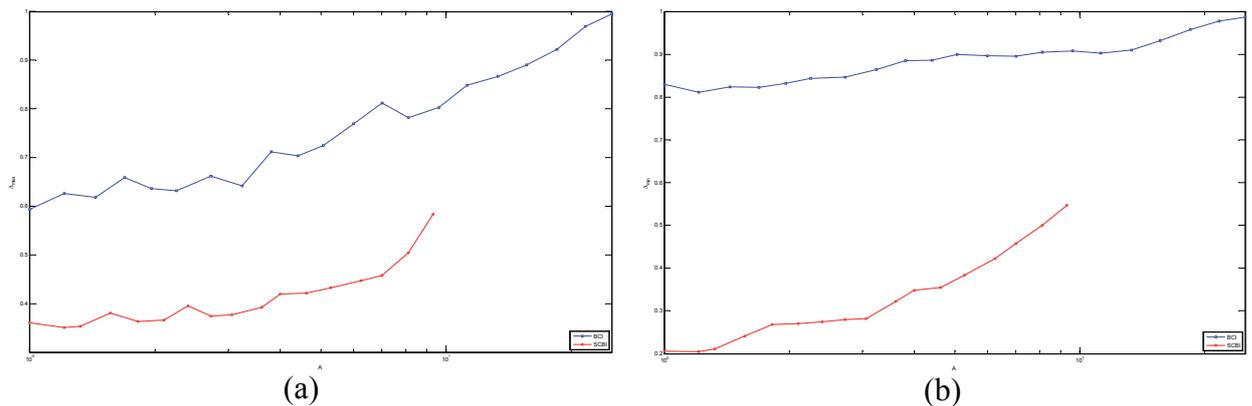


Рис. 1. Анализ гетерогенности экстремумов относительной представленности для тропического влажного леса (BCI) и умеренного листопадного леса (SCBI). Зависимость показателей гетерогенности от масштаба

Возможные решения проблемы. Непропорциональный вклад отдельных подвыборок при усреднении моментов возникает вследствие использования арифметического среднего, тогда как значения локальных моментов распределены бо-

лее равномерно на логарифмической шкале по сравнению с обычной линейной. В качестве потенциальных решений описанной проблемы мы предлагаем два новых алгоритма расчёта показателей массы $\tau(q)$.

Алгоритм 1 полностью соответствует базовому алгоритму, описанному выше, за исключением того, что на шаге 3 используется не арифметическое, а геометрическое среднее. Использование геометрического среднего эквивалентно усреднению логарифмов с последующим потенцированием. Оно позволяет существенно сгладить эффект непропорционального вклада отдельных подвыборок в общее среднее.

Алгоритм 2 основан на отказе от расчета средних моментов по площади сообщества. Взамен мы предлагаем использовать процедуру увеличения пробной площади из некоторой стартовой точки. Тогда для каждой стартовой точки можно построить зависимость $M_q(A)$, при этом никакого усреднения моментов не требуется, поскольку каждому выборочному масштабу будет соответствовать одно значение момента. Эту зависимость можно использовать для оценки показателя массы $\tau(q)$. Полученная оценка будет варьировать при использовании разных стартовых точек, поэтому итоговая оценка должна заключаться в среднем по стартовым точкам показателей массы. Мы использовали следующую модификацию этого алгоритма:

- 1) Аналогично базовому алгоритму мы используем сетку первичных квадратов размером 5×5 м;
- 2) Случайным образом выбираем первичный квадрат для старта;
- 3) Последовательно увеличиваем пробную площадь и рассматриваем блоки размером $2n+1 \times 2n+1$ ($n = 0, 1, 2, 3, \dots$) с центром в стартовом квадрате;
- 4) Для каждого блока рассчитываются представленности видов и моменты M_q , а также площадь, поскольку в ходе расширения быстро достигается ближайшая граница и при дальнейшем расширении мы вынуждены использовать прямоугольные блоки и делать соответствующую поправку на площадь;
- 5) Для каждого порядка q строится зависимость $\log M_q$ от $\log A$, по которой методом наименьших квадратов оценивается локальный показатель массы, при этом используется тот же самый диапазон выборов масштабов, что и в базовом алгоритме;
- 6) Шаги 2-5 повторяются для всех возможных стартовых позиций и локальные оценки показателей массы усредняются.

Также как и в базовом алгоритме, отдельно обрабатывается случай $q = 1$. Для каждого блока рассчитывается индекс Шеннона H , локальные оценки OPP D_I вычисляются как наклон зависимости $H(\log A)$, итоговая оценка усредняется по стартовым точкам.

Сравнительный анализ результатов использования разных алгоритмов. Результаты

мультифрактального анализа пространственной структуры лесных сообществ с применением всех трех алгоритмов представлены на рис. 2. Спектры показателей массы представлены на рис. 2а,с. Все они имеют вид убывающей функции, при этом явно заметна невыпуклость спектров, полученных с помощью базового алгоритма. На рис. 2b,d представлены спектры OPP. Спектр OPP для VCI, полученный с применением базового алгоритма, воспроизводит спектр, опубликованный [6]: он убывает с ростом q примерно до $q = 2$, после чего начинает расти. Спектр для SCBI, полученный с применением базового алгоритма, помимо роста в области больших положительных порядков увеличивается в области больших отрицательных порядков.

Спектры показателей массы для VCI (рис. 2а) демонстрируют, что модифицированные алгоритмы заметно меняют положительную ветвь спектра, тогда как отрицательная заметно не меняется. То же самое можно сказать и о спектрах OPP (рис. 2b). Спектры, полученные с помощью алгоритмов 1 и 2, почти совпадают. Спектры для SCBI, полученные разными алгоритмами (рис. 2с и 2d), отличаются как в отрицательной, так и в положительной областях. При этом заметны отличия спектров, полученных с помощью алгоритмов 1 и 2.

Результаты подробного анализа выпуклости спектров показателей массы и OPP представлены в табл. 1. Здесь представлены значения порядка момента q , на которых проявляются аномалии в области отрицательных и положительных значений. Применение новых алгоритмов позволяет полностью избавиться от аномалий спектров OPP: спектры для VCI и SCBI характеризуются строгой монотонностью. Сложнее ситуация со спектрами показателей массы. Результаты применения новых алгоритмов здесь зависят от набора данных. Алгоритм 2 позволил избавиться от аномалий для VCI, но не для SCBI, хотя можно отметить расширение «безаномальной» части спектра в области положительных значений. Алгоритм 1 расширил «безаномальную» часть спектра VCI и ликвидировал аномалию в области положительных значений на спектре SCBI.

Итак, применение новых алгоритмов не гарантирует избавление от аномалий на спектре показателей массы. В целом алгоритм 2 проявил себя несколько лучше алгоритма 1, но для данных SCBI лучше выглядит уже алгоритм 1, который позволил избавиться хотя бы от одной аномалии. Эти результаты говорят о том, что на данный момент делать выводы об относительных преимуществах этих алгоритмов преждевременно, необходимо их более широкое тестирование. Мы рекомендуем их совместное применение.

Невыпуклость спектра показателей массы ведет к появлению аномалий и на мультифрактальном спектре. На рис. 3а представлены мультифрактальные спектры, полученные в результате применения преобразования Лежандра к функциям $\tau(q)$, полученным с применением базового алгоритма. Вместо стандартной холмообразной формы эти спектры обладают характерными структурами на концах, которые мы называем

«рогами». Абсцисса спектра a фактически представляет собой первую производную $\tau(q)$, взятую с обратным знаком. Эта мера должна монотонно убывать с ростом q . Невыпуклость функции $\tau(q)$ приводит к тому, что a сначала растет, затем убывает и затем снова растет. Такое поведение и является причиной формирования «рогов» на мультифрактальном спектре.

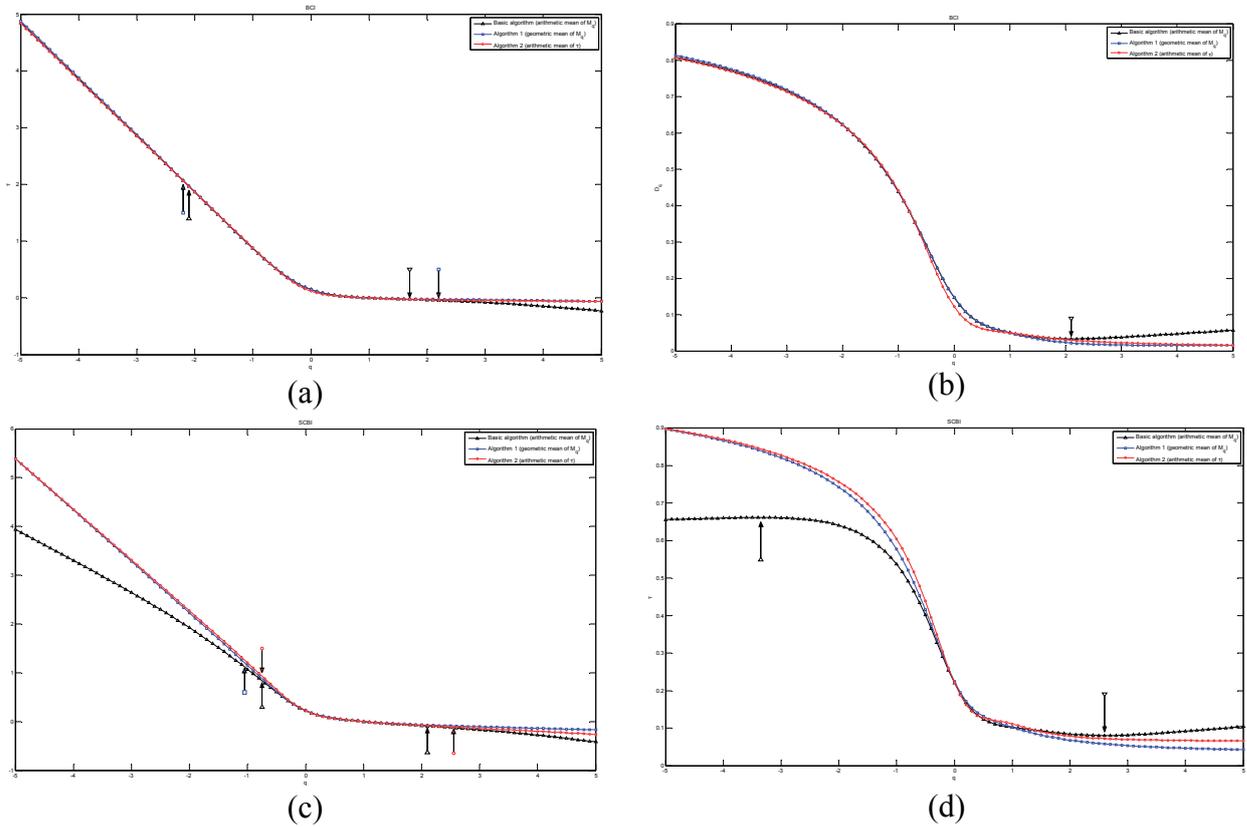


Рис. 2. Результаты мультифрактального анализа пространственной структуры тропического влажного леса (BCI) и умеренного листопадного леса (SCBI), полученные с применением разных алгоритмов. (а, с) Спектры показателей массы (точки перегиба отмечены стрелками). (b, d) Спектры обобщенных размерностей Реньи (локальные экстремумы отмечены стрелками)

Таблица 1. Границы аномального поведения спектров показателей массы $\tau(q)$ и спектров OPP D_q , полученных разными алгоритмами. Положение точек перегиба представлено для $\tau(q)$ и локальных экстремумов для D_q , прочерк означает отсутствие аномалии

	$\tau(q)$		D_q	
	BCI	SCBI	BCI	SCBI
	$q < 0$	$q > 0$	$q < 0$	$q > 0$
Basic algorithm (arithmetic mean of M_q)	-2.1	1.7	-	2.1
Algorithm 1 (geometric mean of M_q)	-2.2	2.2	-	-
Algorithm 2 (arithmetic mean of τ)	-	-	-	-

Ввиду того, что «рога» не несут биологически интерпретируемой информации и очевидным образом являются аномалией, мы считаем допустимым строить мультифрактальный спектр для диапазона q , в котором спектр показателей массы строго выпуклый. Такая процедура эквивалентна усечению «рогов» на концах спектра. Разумеется, при этом следует четко указывать диапазон выпуклости и учитывать эту информацию при интерпретации и сравнении мультифрактальных спектров.

На рис. 3б представлены усеченные мультифрактальные спектры, полученные с использованием алгоритма 1. Детальное сравнение и интерпретация мультифрактальных спектров этих двух лесных сообществ выходит за рамки настоящей работы, но мы хотели бы отметить три аспекта. Положение вершин спектров (вершина спектра SCBI лежит выше) свидетельствует о большей скорости роста общего

видового богатства в SCBI по сравнению с BCI. Положение правых нисходящих ветвей (ветвь спектра SCBI снова лежит выше) свидетельствует о существенно большей скорости роста числа редких видов. Правая ветвь спектра BCI заходит в отрицательную область по ординате, что говорит о том, что число редких видов в рассмотренном диапазоне масштабов не растет с площадью, а снижается. Положение левых восходящих ветвей (на сей раз ветви пересекаются и выше лежит крайняя часть ветви спектра BCI) свидетельствует о большем разнообразии в группе доминирующих видов в BCI. Ветви обоих спектров заходят в отрицательную область по ординате, так что корректнее говорить о том, что число доминирующих видов в BCI снижается медленнее по сравнению с SCBI.

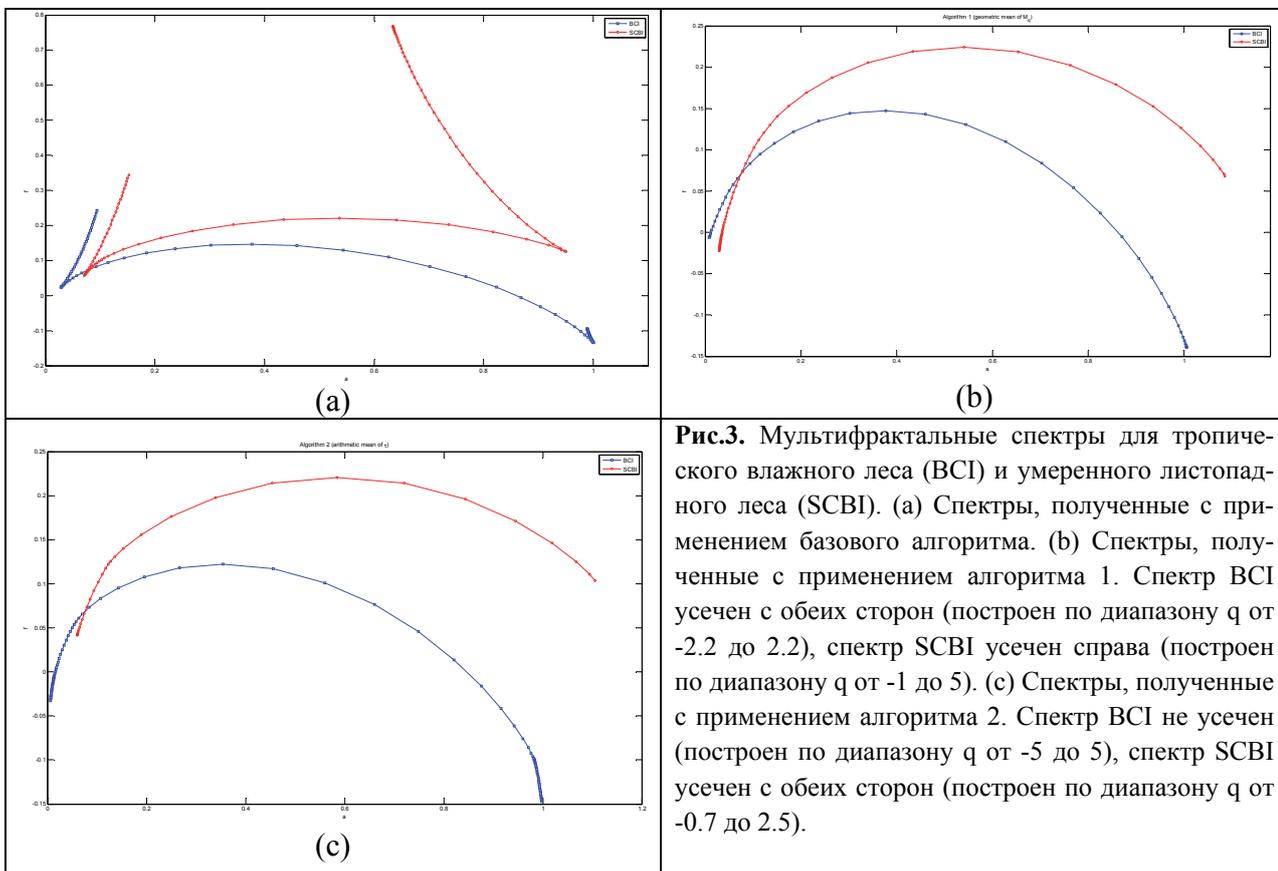


Рис.3. Мультифрактальные спектры для тропического влажного леса (BCI) и умеренного листопадного леса (SCBI). (a) Спектры, полученные с применением базового алгоритма. (b) Спектры, полученные с применением алгоритма 1. Спектр BCI усечен с обеих сторон (построен по диапазону q от -2.2 до 2.2), спектр SCBI усечен справа (построен по диапазону q от -1 до 5). (c) Спектры, полученные с применением алгоритма 2. Спектр BCI не усечен (построен по диапазону q от -5 до 5), спектр SCBI усечен с обеих сторон (построен по диапазону q от -0.7 до 2.5).

На рис. 3с представлены мультифрактальные спектры, полученные с использованием алгоритма 2 (спектр для SCBI усечён). Относительно этих спектров можно сказать практически все то же самое, что касается спектров, представленных на рис. 3б, за исключением того, что левая ветвь спектра BCI заходит в отрицательную область по ординате, тогда как соответствующая ветвь спектра SCBI заканчивается в положительной области, однако здесь необходимо принять во внимание, что спектр SCBI усечён, а спектр BCI – нет. Соответственно не стоит делать выводов об относительном положении конечных участков. Таким образом, даже использование усечённых мультифрактальных спектров при определенной осторожности позволяет извлекать полезную интерпретируемую информацию, что дает возможность экологическому анализу продвинуться существенно дальше, чем при использовании спектров ОРР.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Версия мультифрактального анализа, применяемая для описания пространственной структуры сообществ [3, 6], принципиально отличается от стандартной версии. Она рассматривает пространственное распределение множества мер (соответствующих видовым плотностям) одновременно. Несмотря на использование очень похожего математического аппарата (моменты, скейлинг, показатели массы, преобразование Лежандра), интерпретация результатов существенно отличается. Некоторые ограничения стандартного мультифрактального анализа в этой его версии не действуют. Так, показана биологически осмысленная возможность наличия отрицательных размерностей в мультифрактальном спектре [21]. Другие ограничения, накладываемые математическим аппаратом (невыпуклость спектра показателей массы, монотонность спектра ОРР), должны выполняться. Серьезным препятствием на пути распространения мультифрактального анализа в эко-

логии сообществ является то, что эти ограничения чаще всего не выполняются. Единственным до настоящего момента эмпирическим примером мультифрактального анализа пространственной структуры сообщества, в котором был получен мультифрактальный спектр без аномалий, является исследование мелкомасштабной структуры растительного сообщества дюнных понижений [20]. Особенностью этой работы является то, что в ней не использовалось усреднение моментов. Вместо этого все доступные значения моментов для всех выборочных масштабов откладывались на графике $\log M_q$ vs $\log A$, после чего показатели массы оценивались путем линейной регрессии. Такой подход фактически аналогичен использованию геометрического среднего, поскольку регрессия в логарифмическом пространстве по всем точкам имеет тот же эффект нивелирования вклада отдельных сильно уклоняющихся значений.

В заключение мы бы хотели дать следующие рекомендации по использованию мультифрактального анализа пространственной структуры сообществ. При обнаружении аномального поведения спектров используйте модифицированные алгоритмы 1 и 2, либо их аналоги. Отражайте диапазон выпуклости спектра показателей массы. Даже если не удастся получить строго выпуклый спектр показателей массы, не отказывайтесь от использования мультифрактального спектра. Постройте усеченный мультифрактальный спектр, но будьте осторожны при интерпретации и сравнении.

Наши результаты показывают, что спектры, полученные с использованием алгоритмов 1 и 2 могут как совпадать (BCI), так и существенно отличаться (SCBI). На данный момент рано делать выводы о преимуществах и недостатках того или иного метода. Необходима апробация новых алгоритмов на более обширном материале. Получение существенно отличающихся результатов разными методами может несколько обескураживать, но именно такая ситуация имеет место, например, в сфере мультифрактального анализа временных серий. Здесь также имеет место конкуренция нескольких алгоритмов анализа, при этом каждый обладает своими достоинствами и недостатками, которые необходимо учитывать при интерпретации результатов [13].

Мы надеемся, что полученные в настоящей работе результаты помогут вывести область эмпирического мультифрактального анализа пространственной структуры сообществ из тупика, связанного с аномальными спектрами.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта 14-04-01548). Авторы выражают благодарность Смитсоновскому институту тропических исследований и Смитсоновскому институ-

ту охраны природы за возможность работы с данными по пространственной структуре лесных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гелаишвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи со- врем. биол. 2008. Т. 128. № 1. С. 21–34.
2. Гелаишвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии: Монография. Нижний Новгород: Изд- во Нижегородского университета, 2013. 370 с.
3. Иудин Д.И., Гелаишвили Д.Б., Розенберг Г.С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. РАН. 2003. Т. 389. № 2. С. 279–282.
4. Федер Е. Фракталы. М: Мир, 1991. 261с.
5. Arrhenius, O. Species and Area // J. Ecol. 1921. Vol. 9, № 1. P. 95–99.
6. Borda-de-Água L., Hubbell S.P., McAllister M. Species-Area Curves, Diversity Indices, and Species Abundance Distributions: A Multifractal Analysis // Am. Nat. 2002. Vol. 159, № 2. P. 138–155.
7. Bourg N.A., McShea W.J., Thompson J.R., McGarvey J.C., Shen X. Initial census, woody seedling, seed rain, and stand structure data for the SCBI SIGEO Large Forest Dynamics Plot // Ecology. 2013. Vol. 94, № 9. P. 2111–2112.
8. Condit R. Tropical Forest Census Plots. Springer-Verlag, 1998. 211 p.
9. Dengler J. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation // J. Biogeogr. 2009. Vol. 36, № 4. P. 728–744.
10. Evertsz C.J.G., Mandelbrot B.B. Multifractal measures // Chaos and fractals: new frontiers of science. [eds. H.-O. Peitgen, H. Jurgens, and D. Saupe]. NY: Springer, 1992. P. 921–953.
11. Harte D. Multifractals: theory and applications. Chapman and Hall/CRC, 2001. 264 p.
12. Hubbell S.P., Condit, R., and Foster, R.B. Barro Colorado Forest Census Plot Data. 2010. URL <http://ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/datasets/bci>.
13. Ihlen E.A.F. Multifractal analyses of response time series: A comparative study // Behav. Res. Methods. 2013. Vol. 45, № 4. P. 928–945.
14. Lawton J.H. Are There General Laws in Ecology? // Oikos. 1999. Vol. 84, № 2. P. 177–192.
15. Lomolino M.V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 1. P. 17–26.
16. 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. Lett. 2007. Vol. 10, № 10. P. 995–1015.
17. Tjørve E. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models // J. Biogeogr. 2003. Vol. 30, № 6. P. 827–835.
18. Triantis K.A., Guilhaumon F., Whittaker R.J. The island species–area relationship: biology and statistics // J. Biogeogr. 2012. Vol. 39, № 2. P. 215–231.
19. Wei S.-G., Li L., Huang Z.-L., Ye W.-H., Gong G.-Q., Zhou X.-Y., Lian J.-Y. Multifractal analysis of diversity

- scaling laws in a subtropical forest // *Ecol. Compl.* 2013. Vol. 13. P. 1–7.
20. *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, № 1. P. 33–39.
21. *Yakimov B.N., Iudin D.I., Solntsev L.A., Gelashvili D.B.* Multifractal analysis of neutral community spatial structure // *J. Theor. Biol.* 2014. Vol. 343. P. 44–53.
22. *Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B.* Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // *Oikos*. 2006. Vol. 115, № 1. P. 81–88.

VIOLATIONS IN CANONICAL FORM OF COMMUNITY SPATIAL STRUCTURE MULTIFRACTAL SPECTRUM: THE PROBLEM AND POSSIBLE SOLUTIONS

**© 2014 Basil N. Yakimov¹, Leonid A. Solntsev¹, Dmitry I. Iudin^{1,2},
Gennady S. Rozenberg³, David B. Gelashvili¹**

¹Nizhny Novgorod State University

²Institute of Applied Physics of the Russian Academy of Sciences

³Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences

The article examines the causes of violations in canonical form of community spatial structure multifractal spectrum. Algorithms to solve this problem proposed.

Key words: multiracial analysis, community spatial structure.

Yakimov Basil Nikolaevich, PhD, senior lecturer, ecology department, ecology@bio.unn.ru; *Solntsev Leonid Arkadievich*, PhD, assistant, ecology department, ecology@bio.unn.ru; *Iudin Dmitry Igorevich*, PhD, Dr. Sci., leading researcher at the geophysical research department, professor, ecology@bio.unn.ru; *Rozenberg Gennady Samuilovich*, PhD, corresponding member, Russian Academy of Sciences, director of the institute, genarozenberg@yandex.ru; *Gelashvili David Bezhonovich*, PhD, head of the ecology department, ecology@bio.unn.ru