

Флористический феномен Самарской Луки: фрактальная организация таксономического разнообразия¹

Термин «разнообразие» давно и прочно утвердился в научной биологической литературе в виде устойчивых словосочетаний: «биологическое разнообразие», «видовое разнообразие», наконец «таксономическое разнообразие» и т. д. Разнообразие можно определить и как степень различия объектов в изучаемой совокупности. Следовательно, процедура различения биологических объектов по несходным признакам с одновременной группировкой по признакам сходным – суть единого процесса познания и упорядочения окружающего органического мира. Так, например, термин «биоразнообразие» в настоящее время интерпретируется достаточно широко. Под ним понимают как совокупность конкретных параметров сообществ, флор, фаун, так и набор, богатство форм и их соотношение. Кроме того, биоразнообразие – это еще и синтетическая категория, соответствующая задачам комплексных исследований в экологии, биогеографии, эволюционной теории. Таким образом, изучение и количественная оценка параметров биоразнообразия имеет не только академический интерес, но и важное практическое значение, поскольку пытается дать ответ на важнейшую проблему экологии – причины и механизмы устойчивости сообществ [1; 2; 9].

Видовая структура биотических сообществ традиционно привлекает пристальное внимание и вызывает оживленные дискуссии среди экологов. В первом приближении можно ограничить рассмотрение видовой структуры анализом видового богатства (числа видов) и относительными численностями составляющих сообщество видов, т. е. видовым разнообразием. 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 [4].

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) [6; 7]. С этой точки зрения экология – не исключение: эколог хочет знать, какие экосистемы его окружают,

* Г. С. Розенберг, Институт экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти), Самарский государственный экономический университет (Самара).

** Д. Б. Гелашвили, Д. И. Иудин, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (Нижний Новгород).

*** С. В. Саксонов, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Кафедра ЮНЕСКО «Изучение и сохранение биоразнообразия экосистем Волжского бассейна» при ИЭВБ РАН (Тольятти).

**** В. Н. Якимов, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (Нижний Новгород).

E-mail: genarozenberg@yandex.ru

E-mail: ecology@bio.unn.ru

E-mail: vsaxonoff@yandex.ru

¹ Авторы благодарны Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ), частично поддержавшему данное исследование (грант 17-44-630113 p_поволжье_a).

сколько их, как они устроены и функционируют, как экосистема ограничена в пространстве, каковы пути конструирования искусственных экосистем с заданными свойствами, как управлять продуктивностью экосистем с максимальной выгодой и т. д. Из перечисленных трех этапов становления экологии как научной дисциплины можно считать, что первый – инвентаризационный – в первом приближении в основном завершен, второй – концептуально-теоретический – находится в стадии расцвета, а вот третий – формально-теоретический – только переживает свое становление. В рассматриваемом контексте теоретическую экологию можно определить как биологическую дисциплину (раздел теоретической биологии), изучающую формализацию закономерностей структуры и функционирования экосистем [7].

Целью настоящей работы является рассмотрение проблемы таксономического разнообразия как фрактального объекта, с учетом накопленного нами опыта фрактального анализа видового разнообразия [2]. Предпосылками к подобному подходу послужили работы с разной степенью подробности и аргументированности декларирующих или обосновывающих таксономическое разнообразие с позиций фрактальной геометрии. Общим для этих работ является то, что авторы в своих теоретических построениях отталкиваются от правила (закона) Виллиса, описывающего ранговым распределением взаимосвязь между числом таксонов и их объемом [5; 10; 11 и др.].

Объект исследования

Самарская Лука представляет собой излучину Волги в среднем течении общей площадью свыше 1,5 тыс. км², образующую как бы полуостров. С трех сторон она ограничена акваториями Саратовского (долина Волги) и Куйбышевского (долина Волги и ее притока Усы) водохранилищ. Центральная и южная части полуострова уплощены, представляют собой пологонаклонное плато с абсолютными отметками от 150 до 200 м над уровнем моря; северная часть представляет собой горный массив, известный под названием Жигули, или Жигулевские горы, где абсолютные отметки достигают 370 м над уровнем моря.

Знакомство с флорой Самарской Луки изумляет ботаников не только большим числом видов, населяющих эту территорию, но и разнообразным ее составом. Прежде всего, это относится к группе эндемичных видов (в общем списке эндемиков разного ботанико-географического ранга – 102 вида), включающих редкую для равнинных флор подгруппу узколокальных эндемиков. Особую ценность природному комплексу Самарской Луки придают виды, классические места произрастания которых расположены здесь. Вряд ли какая-либо еще равнинная территория площадью немногим более 150 тыс. га сможет конкурировать с Самарской Лукой по плотности типовых территорий (по количеству новых для науки таксонов). В данное время выявлен 21 таксон, описанный по сборам с этой территории: 5 – в ранге вариаций и 16 – в ранге вида [8].

При разработке флористического районирования Самарской Луки основополагающим было принято ландшафтное районирование, так как оно учитывает литогенную основу, почвенный покров и биоту. На Самарской Луке выявлено семь элементарных флористических районов, границы которых совпали с соответствующими ландшафтами: Жигулевский, Винновский, Александровский, Переволочно-Усинский, Шелехметский, Волжский, Рождественский (таблица). Главным критерием выделения элементарных флористических районов послужил анализ видового состава флоры Самарской Луки и особенности распространения некоторых ее элементов – эндемичных, реликтовых, редких и малочисленных видов [8].

Число родов и видов сосудистых растений в элементарных флористических районах Самарской Луки

Элементарный флористический район	Число родов (G)	Число видов (S)
Жигулевский	366	815
Винновский	375	778
Александровский	358	744
Переволокско-Усинский	323	654
Шелехметский	240	460
Рождественский	355	731
Волжский	276	531
Самарская Лука в целом	505	1302

Правило Виллиса

Как уже указывалось выше, большинство авторов при анализе таксономического разнообразия опирается на правило (закон) Виллиса, аппроксимирующее взаимосвязь между числом таксонов и их объемом ранговым распределением. Напомним, что ранговое распределение представляет собой преобразованный вектор численностей: наиболее обильной группе присваивается первый номер, следующей по численности группе – второй и так далее до наименее обильной группы, номер которой совпадает с общим числом анализируемых групп.

В контексте таксономического разнообразия правило Виллиса связывает число таксонов и их объем: например, небольшое число родов, представлено большим числом видов, тогда как большинство родов включают один-два вида [5; 10; 11]. Правило Виллиса в большинстве случаев справедливо для таких таксономических категорий, как виды, роды, 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 т. н. «вогнутой кривой систематиков», т. е. «распределением Парето или Ципфа», синонимом которым Мандельброт [3] считает термин «асимптотически гиперболическое распределение».

Рассмотрим результаты применения правила Виллиса к анализу таксономического разнообразия флоры Самарской Луки, включающей 1302 вида сосудистых растений, принадлежащих к 505 родам (таблица). Для флоры Самарской Луки зависимость между числом таксонов и их объемом удовлетворительно описывается степенной функцией, график которой имеет вид «вогнутой кривой систематиков» в обычных ($N_G = 5,6 * N_S^{-1,77}$) и билогарифмических координатах, подтверждая справедливость правила Виллиса [1]. При этом ранговые распределения и «вогнутые кривые систематиков» фиксируют лишь «статический 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 экстенсиональной характеристики таксона (отношение [сходство] первично, признак вторичен [4]), его объем, фактически, ограничивается лишь теми видами, которые реально известны систематику. 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, в том числе и в прогностическом плане.

Фрактальный анализ 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. Ранее нами были разработаны методологические основы фрактальной теории видовой структуры сообщества [2], что позволило адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований и для анализа фрактальной структуры таксономического разнообразия.

При применении мультифрактального формализма к анализу таксономического разнообразия на уровне родов («родовое разнообразие») совокупность таксонов родового ранга рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности родов определенного объема. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать родовое разнообразие. Именно такой смысл имеет *ордината* точек на графике мультифрактального спектра (рисунок). *Абсцисса* же точек характеризует относительный объем рода того или иного подмножества. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» («индекс сингулярности») близко к нулю, означает присутствие в изучаемой таксономической совокупности доминантов (таксонов родового ранга с наибольшей видовой представленностью), причем чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование. Наличие точек, лежащих на 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 родов по относительному объему: чем она больше, тем меньше выравниваемость, и наоборот.

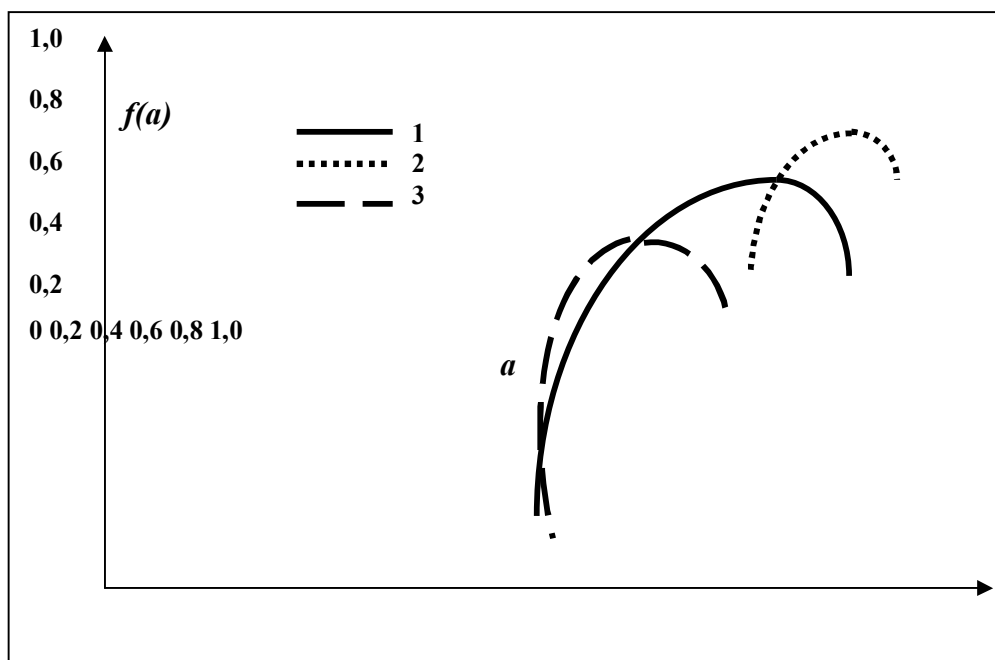


Рис. Мультифрактальный спектр таксономического разнообразия
сосудистых растений Самарской Луки:
 a – «индекс сингулярности»; $f(a)$ – функция мультифрактального спектра
или «спектр сингулярностей» [1; 2]

На рисунке представлен мультифрактальный спектр таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки.

Спектр «1» – мультифрактальный спектр родовой структуры растительного сообщества Самарской Луки. Сообщество характеризуется высокой долей одно- и двувидовых родов (238 и 100 соответственно). Спектр «2» – теоретический спектр с увеличением общей выравненности сообщества и «исчезновением» родов с намного бóльшим, чем у основной массы, числом видов. Спектр «3» – также теоретический спектр с, напротив, «увеличением» разнообразия в сообществе, частично за счет «избавления» от одно- и двувидовых родов. Это позволяет сделать вывод о том, что закономерности, выявленные нами ранее для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества [1], в известной мере сохраняются и для спектра родовой структуры.

Напомним, что в рамках фрактальной методологии нас интересовал вопрос о том, насколько структура таксономического разнообразия (в данном случае родо-вая структура) инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. Не вдаваясь в детали дискуссии насчет того, что «увеличение количества видов в результате видообразования еще не означает появления нового рода», отметим, что вне зависимости от специфики процесса образования новых родов во времени (на эволюционном масштабе), на любом временном срезе таксономическое разнообразие должно иметь самоподобный, или фрактальный, характер.

Литература

1. Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. – Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. – 370 с.
2. Гелашвили Д. Б., Саксонов С. В., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Снегирева М. С., Солнцев Л. А., Якимов В. Н. Флористический феномен Самарской Луки: фрактальная структура таксономического разнообразия // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. – 2011. – Т. 20, № 2 (36). – С. 80–104.
3. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. – М. : Ин-т компьютерных исследований, 2002. – 656 с.
4. Павлинов И. Я. Концепции систематики и концепции биоразнообразия: проблема взаимодействия // Журн. общ. биол. – 2001. – Т. 62, № 4. – С. 362–366.
5. Поздняков А. А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 4. – С. 326–335.
6. Розенберг Г. С. О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биол. – 2005. – Т. 125, № 1. – С. 14–27.
7. Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию : в 2 т. – 2-е изд., испр. и доп. – Тольятти : Кассандра, 2013. – Т. 1. – 565 с. ; – Т. 2. – 445 с.
8. Саксонов С. В. Самаролукский флористический феномен. – М. : Наука, 2006. – 263 с.
9. Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111, вып. 4. – С. 499–507.
10. Численко Л. Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38, № 3. – С. 348–358.
11. Willis J. C. The Course of Evolution by Differentiation or Divergent Mutation Rather than by Selection. – L. : Cambridge Univ. Pres., 1940. – 207 p.

Gennady S. Rozenberg,

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS (Togliatti),
Samara State University of Economics (Samara)

David B. Gelaschvili, Dmitry I. Iudin,

National Research Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
(Nizhni Novgorod)

Sergei V. Saksonov,

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS,
UNESCO Chair "Study and Preservation of the Ecosystems Biodiversity
in the Volga River Basin" at the IEVRB RAS (Togliatti)

Vasily N. Yakimov,

National Research Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
(Nizhni Novgorod)

FLORISTIC PHENOMENON OF THE SAMARA BEND: FRACTAL ORGANIZATION OF TAXONOMIC DIVERSITY

Consideration of the problem of taxonomic diversity as a fractal object is the aim of this paper. The prerequisites for such an approach were the articles with varying degrees of detail and argumentation, which substantiate taxonomic diversity from the standpoint of fractal geometry. Common to these papers is that the authors in their theoretical constructions start from the Willis rule (law) describing the rank distribution of the relationship between the number of taxa and their volume. Flora of the Samara Bend (the bend of the Volga river in its middle reaches) has become an object of the research. We distinguish seven basic floristic areas on the Samara Bend, which boundaries coincide with the respective landscapes. We discuss the efficiency of the Willis rule (law), which approximates the relationship between the number of taxa and their volume by rank distribution. The multifractal spectrum (generalized geometric image of generic structure) of taxonomic diversity of vascular plants of the Samara Bend is presented.