

УДК 594.382  
© 2014

**С.С. КРАМАРЕНКО,**  
кандидат біологічних наук

**А.В. ЖУКОВ,**  
доктор біологічних наук

Николаевский национальный  
аграрный университет—  
Днепропетровский государственный  
аграрно-экономический  
университет, Украина  
E-mail: kss0108@mail.ru

ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ  
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ  
СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ  
НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

*Доведено можливість використання фрактального аналізу для характеристики просторової структури популяцій наземних молюсків. Показано, що характер просторової організації наземних молюсків має чітко виражений фрактальний характер. Ступінь фрактальності для різних видів залежить від їх екологічних особливостей і насамперед відбиває реакцію до негативної дії десикації.*

**Ключові слова:** фрактальний аналіз, наземні молюски, десикація, просторова структура популяції.

Проблема мультимасштабного підходу к аналізу паттернов просторово-часової змінливості тісно пов'язана з поняттям “фракталів”, введеним в 1975 році Бенуа Мандельбротом [1]. Однозначно точне визначення поняття “фрактал” до сих пор відсутнє. В книзі Е. Федерат “Фракталом називається структура, що складається з частин, які в певному сенсі подібні цілому” [2, с. 19]. Тут же вказується ще одне вимога – для фрактального об'єкта розмірність Хаусдорфа-Безіковича (так називається фрактальна розмірність) суворо більше його топологічної розмірності.

В відміння від топологічної розмірності, яка дорівнює нулю для точки, 1 – для прямої, 2 – для площини і 3 – для об'ємної фігури (наприклад куба, сфери, конуса і т.п.), фрактальна розмірність частіше всього виявляється дробною величиною. Наприклад, для паттерна, що відображає розташування живих організмів в межах двовимірного місця проживання, фрактальна розмірність буде знаходитися в межах  $1 < D_f < 2$ ; для рельєфу певної місцевості ця величина складе  $2 < D_f < 3$  [5; 9].

Частіше всього для фрактальних об'єктів (процесів) може бути використана степенна функція при описанні залежності числа елементів аналізованого об'єкта від площини пробної площинки або об'єму вибірки. Таким чином, в біологічному масштабі такі залежності адекватно описуються лінійним рівнянням, показателем кута нахилу для якого і використовується як оцінка фрактальної розмірності ( $D_f$ ).

Фрактальні об'єкти природного походження, в відміння від ідеальних математических фракталів, не мають суворого самоподібності в усіх розглянутих масштабах. Іншими словами, вони не мають масштабної інваріантності. Наоборот, частіше всього можна визначити інтервали масштабу, для яких властивості біологічних об'єктів (наприклад популяцій або спільнот) будуть відрізнятися. Ці масштаби пов'язані як з розмірами самих організмів, так і з їх біологічними особливостями [6, 12, 13].

Як показано в численних дослідженнях, проведених за останні 35

лет, прошедших со времени выхода книги Б. Мандельброта, фрактальная природа свойственна и многим природным объектам (береговым линиям, контурам облаков, коронам деревьев, кровеносным сосудам, руслам рек, коралловым рифам и т.п.), и объектам искусственного происхождения (планам городской застройки, схемам автомобильных дорог, железнодорожных путей и т.п.). Элементы фрактальности обнаруживаются для различных объектов макромира (рельефы многих горных массивов или долины речных систем) и микромира (отмечена фрактальность для нуклеотидных последовательностей, которая оказалась разной для экзонов и интронов) [2, 8, 9, 12, 15].

Таким образом, можно ожидать, что паттерны пространственно-временной организации сообществ наземных моллюсков могут характеризоваться фрактальными свойствами. Поэтому целью нашего исследования явилось описание пространственно-временной организации сообществ наземных моллюсков в терминах фрактальной геометрии.

**Материалы и методы исследования.** Анализ пространственной структуры популяций наземных моллюсков проведен с использованием пробных площадок, расположенных в виде регулярной сетки. Исследованные участки были расположены в пределах стационара Днепропетровского государственного аграрного университета (окрестности г. Орджоникидзе) и Присамарского стационара им. проф. А. Л. Бельгарда Днепропетровского национального университета.

Сбор материалов проводили в пределах пяти разных участков в 2010–2012 гг. В первые два года каждый пробный участок состоял из 8 линий по 20 пробных площадок с расстоянием между центрами 1,5 м. В 2012 г. участки представлены 7 линиями по 15 пробных площадок с расстоянием между центрами 3,0 м.

Во всех случаях моллюсков отбирали путем ручного сбора с растений, подстилки и верхнего почвенного слоя 0–5 см в пределах пробной площадки 0,5×0,5 м. Улитки были сгруппированы в две размерно-возрастные группы – адултные (ad.) и ювенильные (juv.).

Участок № 1 – дерново-литогенные почвы на лессовидных суглинках. В растительном

покрове доминируют костер растопыренный (*Bromus squarrosus* L.), скерда кровельная (*Crepis tectorum* L.), сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris* R.Br.) и пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.)). Участки № 2 и 5 – дерново-литогенные почвы на красно-бурых глинах. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*B. squarrosus*), донник желтый (*Melilotus officinalis* (L.)), эспарцет виколистный (*Onobrychis viciifolia* Scop.), латук компасный (*Lactuca serriola* L.). Участок № 3 – склон правого берега р. Самара (Днепропетровская область). Почва – чернозем лесной. Тип леса – паклено-ясеневая дубрава со снытью. Участок № 4 – педоземы. В растительном покрове доминируют костер растопыренный (*B. squarrosus*), пырей средний (*Elytrigia intermedia* (Host)), люцерна посевная (*Medicago sativa* L.), эспарцет виколистный (*O. viciifolia*).

Всего за период исследований собраны материалы с 635 пробных площадок, в пределах которых зарегистрировано шесть видов наземных моллюсков: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), *Chondrula tridens* (Muller, 1774), *Monacha cartusiana* (Muller, 1774), *Helix* (*Helix*) *lucorum* Linnaeus, 1758, *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801). Полученные результаты представлены в виде паттернов пространственной организации улиток, которые учитывали только наличие/отсутствие особей в пределах пробных площадок.

Для анализа пространственной структуры популяции был использован метод квадратов (*box-counting method*). В этом случае величину фрактальной размерности ( $D_f$ ) можно получить на основании зависимости между размерами используемых в анализе паттерна квадратов ( $\epsilon$ ) и числом этих квадратов, содержащих (полностью или частично) участки, на которых присутствовали улитки ( $N(\epsilon)$ ) [13],

$$\log N(\epsilon) = c - D_f \cdot \log \epsilon.$$

Расчеты были проведены с использованием специальной программы для вычисления оценки фрактальной размерности ( $D_f$ ) Fractalyse [16].

**Результаты исследований и их обсуждение.** При анализе характера пространственной структуры популяций исследованных видов наземных моллюсков были получены оцен-

**Оценки фрактальной размерности ( $D_F$ ) пространственной структуры популяций наземных моллюсков разных видов**

Участок, год	Вид, группа	$D_F$	$r_{adj}^*$	TSS
№ 1, 2010	<i>B. cylindrica</i> , ad.	1,797	0,988	A
	<i>B. cylindrica</i> , juv.	1,855	0,986	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	1,675	0,969	A/R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	1,823	0,986	A
	<i>H. lucorum</i> , ad.	1,569	0,933	R
	<i>H. lucorum</i> , juv.	1,520	0,906	R
№ 2, 2011	<i>B. cylindrica</i> , ad.	1,677	0,954	A/R
	<i>B. cylindrica</i> , juv.	1,812	0,980	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	1,861	0,988	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	1,851	0,989	A
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	1,612	0,970	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	1,504	0,923	R
№ 3, 2012	<i>E. strigella</i> , ad.	1,765	0,988	A/R
	<i>E. strigella</i> , juv.	1,780	0,984	A
№ 4, 2012	<i>B. cylindrica</i> , ad.	1,890	0,995	A
	<i>B. cylindrica</i> , juv.	1,899	0,995	A
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	1,484	0,904	A
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	1,600	0,945	R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	1,663	0,977	R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	1,493	0,885	R
№ 5, 2012	<i>B. cylindrica</i> , ad.	1,665	0,956	R
	<i>B. cylindrica</i> , juv.	1,523	0,932	R
	<i>M. cartusiana</i> , ad.	1,707	0,979	A/R
	<i>M. cartusiana</i> , juv.	1,633	0,953	A/R
	<i>Ch. tridens</i> , ad.	1,664	0,949	A/R
	<i>Ch. tridens</i> , juv.	1,515	0,929	R

\*Оценка коэффициента корреляции.

ки их фрактальной размерности (таблица).

Полученные величины свидетельствуют о том, что тип пространственной структуры (TSS: A – групповой; R – случайный) для одних популяций характеризуется случайным размещением улиток (величины  $D_F$ , близкие к 1,5), тогда как для других имеет высокоагрегированный характер (величины  $D_F$ , близкие к 2,0).

Аналогичные величины были получены ранее, при анализе характера размещения

двустворчатых и морских брюхоногих моллюсков [7, 14].

Причем фрактальная природа пространственного размещения подтверждается и анализом отдельных участков исследованных территорий. Например, для адультных особей моллюска *B. cylindrica* на участке № 1 (2010 г.) фрактальная размерность составляла  $D_F = 1,797$ , тогда как для квартета соответствующих субучастков – от 1,706 до 1,802. Для

адультных особей моллюска *M. cartusiana* (там же) – соответственно  $D_F = 1,675$ , и 1,578–1,684.

Таким образом, для исследованных видов наземных моллюсков характерно формирование “пятен” (соответствующих, по видимому, отдельным демам), которые в свою очередь организованы в “пятна” более высокого порядка.

Как было нами отмечено ранее, среди ксерофильных видов особи чаще формируют агрегации, размещенные в пространстве неслучайным образом. Среди мезофильных видов особи распределяются чаще всего поодиночке, но не случайно, а когда среди слизней особи распределены поодиночке и в более-менее выраженном случайном порядке на территории, занимаемой популяцией.

Следовательно, в ряду, соответствую-

ющему снижению устойчивости улиток и слизней к десикации, просматривается изменение фрактальной размерности характера пространственного размещения особей от  $D_F \rightarrow 2$  (высокоагрегированное распределение) до  $D_F \rightarrow 1$  (равномерное распределение). Можно предположить, что такой тип пространственного распределения слизней мог привести к развитию у них способности к самооплодотворению и существованию в виде практически изолированных генетических линий [3, 4, 10, 11].

Характер пространственной организации наземных моллюсков носит четко выраженный фрактальный характер. Мера фрактальности для различных видов зависит от их экологических особенностей и прежде всего отражает реакцию к негативному воздействию иссушения (десикации).

### Библиографія

1. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы / Б. Мандельброт. – М.: Институт компьютерных исследований, 2002. – 656 с.
2. Федер Е. Фракталы / Е. Федер. – М.: Мир, 1991. – 254 с.
3. Anderson J.B. Breeding system and population genetic structure in philomycid slugs (Mollusca: Pulmonata) / J.B. Anderson, G.F. McCracken // Biological Journal of the Linnean Society. – 1986. – V. 29. – P. 317–329.
4. Allozyme diversity in slugs of the Carinarion complex (Mollusca, Pulmonata) / T. Backeljau, L. Debruyne, H. Dewolf, [et al.] // Heredity. – 1997. – V. 78. – P. 445–451.
5. Burrough P.A. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data / P.A. Burrough // Nature. – 1981. – V. 294. – P. 240–242.
6. Burrough P.A. Principles of geographical information systems for land resources assessment / P.A. Burrough. – Oxford: Clarendon Press (Oxford University Press), 1986. – 193 p.
7. Erlandsson J. Spatial structure of recruitment in the mussel *Perna perna* at local scales: effects of adults, algae and recruit size / J. Erlandsson, C.D. McQuaid // Marine Biology. – 2004. – V. 267. – P. 173–185.
8. Uses and abuses of fractal methodology in ecology / J.M. Halley, S. Hartley, A.S. Kallimanis, [et al.] // Ecology Letters. – 2004. – V. 7. – P. 254–271.
9. Hastings H.M. Fractals: a user’s guide for the natural sciences / H.M. Hastings, G. Sugihara. – Oxford: Oxford University Press, 1993. – 248 p.
10. Is there a geographical pattern in the breeding system of a complex of hermaphroditic slugs (Mollusca: Gastropoda: Carinarion)? / K. Jordaens, S. Geenen, H. Reise, [et al.] // Heredity. – 2000. – V. 85. – P. 571–579.
11. Jordaens K. Life-history variation in selfing multilocus genotypes of the land slug *Deroceras laeve* (Pulmonata: Agriolimacidae) / K. Jordaens, J. Pinceel, T. Backeljau // Journal of Molluscan Studies. – 2006. – V. 72. – P. 229–233.
12. Kenkel N.C. Fractals and ecology / N.C. Kenkel, D.J. Walker // Abstracta Botanica. – V. 17. – 1993. – P. 53–70.
13. Kenkel N.C. Fractals in the biological sciences / N.C. Kenkel, D.J. Walker // Coenoses. – 1996. – V. 11. – P. 77–100.
14. Kostylev V.A. fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds / V. Kostylev, J. Erlandsson // Marine Biology. – 2001. – V. 139. – P. 497–506.
15. Milne B.T. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes / B.T. Milne // The American Naturalist. – 1992. – V. 139. – P. 32–57.
16. Vuidel G. Fractalise: Fractal Analysis of Patterns (surfaces or lines) / G. Vuidel, P. Frankhauser, C. Tannier. – Besancon: TheMA, 2009. (<http://www.fractalise.org>)

Рецензент – доктор биологических наук, профессор **Н.Н. Харитонов**