

УДК 574.5

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ В ОПИСАНИИ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

Д.Б. Гелашвили¹, Д.И. Иудин¹, Г.С. Розенберг²,
В.Н. Якимов¹, Г.В. Шурганова¹

¹ Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, 23

² Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10

Поступила в редакцию 24.06.04 г.

Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ. – Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. – Рассмотрены различные аспекты применения понятий самоподобия и фрактала для описания видовой структуры биологических сообществ. Особое внимание уделено связям этих концепций со степенным законом, имеющим долгую историю применения в экологической литературе. Представлены последние достижения в данной области, включая применение мультифрактального формализма для описания видового разнообразия.

Ключевые слова: самоподобие, степенной закон, фрактал, видовая структура.

Power law and self-similarity principle in describing the species structure of communities. – Gelashvili D.B., Iudin D.I., Rosenberg G.S., Yakimov V.N., Shurganova G.V. – Different aspects of applying the notions of self-similarity and fractal for the description of the species structure of communities are analyzed. Special attention is paid to the relations of these concepts to the power law which has a long history of applications in the ecological literature. Latest achievements in the field are described, including the use of multifractal formalism to describe species diversity.

Key words: self-similarity, power law, fractal, species structure.

ВВЕДЕНИЕ

Видовая структура биотических сообществ традиционно является предметом пристального внимания и оживленных дискуссий 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. Степенные законы, описывающие зависимость видового богатства (S) от выборочного усилия, выраженного через площадь обследованной территории (A) или объем выборки (N), нашли свое логическое завершение в рамках равновесной теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Однако в последнее десятилетие сформировался новый подход к анализу видовой структуры сообществ, объединяющий степенные законы и самоподобие в контексте теории фракталов (Маргалеф, 1992; Иудин и др., 2003). Этот подход обусловлен логикой естественно-научного познания материального мира, среди объектов которого самоподобие широко представлено. Превосходный обзор этой проблемы дал М. Шредер (2001). Будем считать объект, который можно воспроизвести путем увеличения какой-либо его части, самоподобным, или

инвариантным при преобразовании подобия. Примеры самоподобия можно найти в совершенно различных, на первый взгляд, объектах или процессах. Так, броуновское движение является хорошей иллюстрацией вероятностного самоподобия. В математике примерами самоподобия являются канторовы множества и функция Вейерштрасса. В музыке самоподобие связано с темперированным двенадцатитоновым строем Баха. Русские деревянные матрешки, как и китайские коробочки, – иллюстрации дискретного ограниченного самоподобия. Акустические системы, в частности основная мембрана внутреннего уха, также функционируют на основе принципа самоподобия. Перечень самоподобных природных объектов и явлений можно продолжить, включив в него крону деревьев, гифы актиномицетов, разряд молнии, бронхиальное дерево, кровеносную и речную системы и т.д. Наконец, самоподобие часто присуще таким иерархическим структурам, как филогенетические деревья.

Математическим выражением самоподобия являются степенные законы. Если в однородной степенной функции $f(x) = cx^\alpha$, где c и α – постоянные, подвергнуть x преобразованию подобия путем умножения на некоторую константу, то функция $f(x)$ по-прежнему будет пропорциональна x^α , хотя и с другим коэффициентом пропорциональности. Таким образом, степенные законы с целочисленными или дробными показателями являются генераторами самоподобия. Замечательно, что самоподобным степенным законам подчиняются как увеличивающиеся в размерах объекты, например города, так и распадающиеся на отдельные фрагменты, например камни. М. Шредер (2001) подчеркивает важность единственного неперемного условия выполнения самоподобного закона: отсутствие у данного вида объектов внутреннего масштаба. Действительно, не бывает реальных городов с числом жителей меньше 1 или больше 10^9 . Точно так же размер камня не может быть меньше молекулы или больше континента. Таким образом, если самоподобие и беспредельно, то только в ограниченных областях. Тот факт, что однородные степенные законы не имеют естественных внутренних масштабов, обуславливает еще один феномен – масштабную инвариантность. Другими словами, при изменении масштабов степенные законы воспроизводят сами себя, однако в строгом смысле это утверждение справедливо только для математических моделей. Любые реальные объекты никогда не бывают в точности масштабно инвариантны, в том числе и из-за так называемых «концевых эффектов». В контексте обсуждения самоподобия биотических сообществ важно подчеркнуть, что масштабная инвариантность сохраняется и в случае степенных законов с дробными показателями. М. Шредер (2001, с. 165) пишет: «Самоподобию, в конце концов, все равно, целочисленный у нас показатель или нет». Более того, простые степенные законы с дробными показателями демонстрируют масштабную инвариантность в самых разнообразных явлениях реального мира: от разливов Нила, разорения игрока и распределения галактик во Вселенной до описания видовой структуры сообществ. Протицируем Р. Маргалефа (1992, с. 143): «...зависимость между S и N можно выразить следующим образом:

$S = N^0$	$S = N^*$	$S = N^1$
хемостат	обычная экосистема	музейная экспозиция

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

Степень k – прекрасный индекс разнообразия. Он находится в пределах между 0 и 1. Он не характеризует детали, но может выражать фрактальную самоорганизацию внутри системы».

Попытке развития идей Р. Маргалефа с учетом исторических предпосылок и посвящена настоящая работа.

1. Видовое богатство: исторический аспект

Общее число видов для группы конкретных местообитаний или ассамблеи видов, традиционно определяемое как видовое богатство (McIntoch, 1967; Hurlbert, 1971), является в то же время наиболее простой количественной характеристикой разнообразия или компонентом многообразия по Ю. Одуму (1975). Простой, но не исчерпывающей, поскольку не учитывает относительного обилия видов. Для оценки последнего применяют индексы Шеннона (Margalef, 1957), Симпсона (Simpson, 1949), Животовского (1980), объединяемые названием индексов видового разнообразия. Несмотря на отмеченную «простоту» меры видового богатства, сводящегося, по существу, к инвентаризации видов, практическое выполнение этой задачи сопряжено с известными трудностями, обусловленными зависимостью конечного результата от объема взятой выборки. Формально эта задача должна решаться на основе выборочного метода, под которым следует понимать статистический метод исследования общих свойств совокупности каких-либо объектов на основе изучения свойств лишь части этих объектов, взятых на выборку. Выборочный метод подразумевает изъятие выборок из того или иного изучаемого сообщества с целью получения информации о его видовом составе, разнообразии и других характеристиках. Применение выборочного метода сопряжено с рядом серьезных проблем интерпретации полученного материала: какова репрезентативность полученных выборок; каков должен быть объем выборки (либо сколько проб необходимо отобрать) для корректной характеристики структуры сообщества; как сравнивать между собой выборки различного размера? Другой аспект проблемы – существование предела ожидаемому числу видов, иными словами, насыщение видового богатства. П. Джиллер (1988) полагает, что такие факторы, как конечность или малодоступность запасов питательных веществ и энергии, территориальных ресурсов, наличие конкуренции, способствуют насыщению видового богатства. С другой стороны, при увеличении размеров выборки видовое богатство может возрастать иногда без видимого предела (Taylor et al., 1976). Таким образом, в общем виде задача сводится к выяснению зависимости ожидаемого видового богатства (S) от затраченного выборочного усилия, под которым можно понимать число выборок, пропорциональное площади (A) обследованной территории или суммарное число особей (N). Для удобства дальнейшего рассмотрения вопроса целесообразно обсудить оба подхода в историческом аспекте.

1.1. Зависимость видового богатства от площади территории

Традиционно анализ проблемы, вынесенной в название этого параграфа, начинают с работ О. Аррениуса (Arrhenius, 1921, 1923). Однако недавняя публикация Ж. Паундса и Р. Пушендорфа (Pounds, Puschendorf, 2004) заставляет пересмотреть

сложившийся взгляд на исторические приоритеты. Эти авторы, ссылаясь на работу С. Хаббелла (Hubbell, 2001), указывают, что в 1859 г. Уотсон привел данные о зависимости логарифма числа видов сосудистых растений Британии от логарифма обследованной площади. С использованием принятых в наше время обозначений данные Уотсона могут быть аппроксимированы уравнением

$$\lg S = \lg c + z \lg A, \quad (1)$$

где S – число видов, c и z – постоянные, A – площадь в квадратных милях, или

$$S = cA^z. \quad (2)$$

Таким образом, приоритет в применении степенного закона при описании видового богатства принадлежит, по-видимому, Уотсону и датируется знаковым для науки «дарвиновским» 1859 годом.

Спустя 62 года О. Аррениус (Arrhenius, 1921) приводит свою известную «упрощенную» формулу

$$\frac{y}{y_1} = \left(\frac{x}{x_1} \right)^n, \quad (3)$$

где x и x_1 – число видов, произрастающих на территории соответственно площадью y и y_1 ; $n = \text{const}$. С использованием принятых обозначений формула Аррениуса может быть переписана в виде $A \approx S^n$, при этом $n > 1$, тогда как площадь обследованной территории растет быстрее, чем число обнаруживаемых видов. Уже в 1923 г. О. Аррениус (Arrhenius, 1923) дает новую модификацию своей формулы:

$$\frac{x}{x_1} = \left(\frac{y}{y_1} \right)^n, \quad (4)$$

где x – число видов, y – площадь, причем $y_1 > y$ и $x_1 > x$, $n = \text{const}$. Это уравнение более реалистично, чем (3), поскольку независимой переменной является площадь, и может быть записано в современном виде: $S \approx A^n$, при этом следует подчеркнуть, что $n < 1$. Таким образом, О. Аррениус попытался формализовать известное эмпирическое правило, согласно которому на большей площади обитает большее число видов, указав в качестве своих предшественников Жаккара и Палмгрена. Математические подходы О. Аррениуса были подвергнуты резкой критике Глизоном (Gleason, 1922), который назвал уравнение Аррениуса полностью ошибочным. Прямой подстановкой данных Глизон продемонстрировал нереалистичность оценок, получаемых степенной зависимостью, предложенной Аррениусом для целого ряда видов растений. В качестве альтернативы Глизон предложил строить зависимость числа видов от логарифма площади. Хотя в работе Глисона (Gleason, 1922) аналитическая запись этой зависимости отсутствует, она может быть дана в виде выражения

$$S = c + z \lg A, \quad (5)$$

которое можно считать лог-линейной моделью оценки видового разнообразия.

Спустя почти 100 лет после работы Уотсона, в 60-е годы XX в., данные многих авторов, обобщенные в равновесной теории островной биогеографии Р. МакАртура и Е. Уилсона (McArthur, Wilson, 1967), вновь привели к степенному закону связи (S) и (A): $S = cA^z$.

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

М. Бигон с соавторами (1989), обсуждая значение параметра z в уравнении (1) на основе работ Ф. Престона (Preston, 1962), Р. Мэя (May, 1975), М. Гормана (Gorman, 1979), Р. Брауна (Browne, 1981), указывают диапазон значений z для разных типов местообитаний (таблица).

Значение параметра z зависимости «число видов – площадь»
для различных местообитаний (по Бигон и др., 1989, с изменениями)

Местообитание	Диапазон значений
Произвольно выбранные участки материковой суши	0.1÷0.16
Океанические острова	0.18÷0.37
Изолированные местообитания	0.17÷0.72

Несмотря на то, что наличие степенной зависимости между числом обнаруживаемых видов и выборочным усилием в виде обследованной площади можно считать установленным фактом, вывод П. Джиллера (1988) и В.К. Шитикова с соавторами (2003) о насыщении видового богатства при увеличении площади «острова» (в широком понимании) отнюдь не однозначен. Во-первых, степенной закон не предполагает насыщения функции $f(x)$. Именно поэтому А.И. Баканов (1987) предлагает для практической оценки видового богатства конкретного местообитания в фиксированный момент времени с помощью определенной методики применять уравнение Бергаланфи. Во-вторых, в природных условиях редкие виды, или виды с «единичной численностью» (Rozenzweig, 1975), будут вносить свой вклад в видовое богатство. Наконец, следует подчеркнуть, что в анализируемый исторический период (60-е годы XIX в. – 60-е годы XX в.) специфические особенности степенной зависимости $S(A)$ – самоподобие, масштабная инвариантность и дробная размерность – еще не интерпретировались в контексте концепции видового богатства.

1.2. Зависимость видового богатства от размера выборки

В 60-е годы прошлого века в качестве меры видового богатства был предложен ряд формализованных индексов (Одум, 1975):

$$d_1 = \frac{S-1}{\lg N} \text{ (Margalef, 1958);}$$

$$d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}} \text{ (Menhinick, 1964);}$$

$$d_3 = S/1000 \text{ особей (Одум, 1975),}$$

основанных на том, что во многих случаях наблюдается линейная зависимость S от $\lg N$ или $\sqrt{N}$. Непреодолимая тяга исследователей к построению линейных зависимостей основана на «... удивительном свойстве человеческого глаза обнаруживать сходство геометрического образа с прямой линией» (Шитиков и др., 2003, с. 224). Графики таких линейных зависимостей – калибровочные графики – широко используются в различных отраслях знаний, и экология не является исключением. Особый интерес в этом плане представляет индекс d_1 Маргалефа, который лег-

ко преобразуется в выражение $S = 1 + d \lg N$, что дало основание Л. Хэйек (2003) считать этот индекс «цитатой» Глисона, а Н.Е. Лихачевой с соавторами (1979) – видоизмененным эмпирическим показателем разнообразия Фишера. Но возможно и другое объяснение. Следует принять во внимание, что Р. Маргалеф (Margalef, 1957) был одним из первых, применивших информационную энтропию Шеннона в качестве меры видового разнообразия:

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i.$$

Из свойств функции энтропии следует, что $H = 0$ при $p = 1$, что возможно только при $S = 1$, когда сообщество состоит из одного вида. Индекс d_1 также равен 0 при $S = 1$, т.е. видовое богатство начинается с $S \geq 2$. Таким образом, при $S = 1$ нулю равны и видовое богатство, и видовое разнообразие.

Как уже отмечалось, зависимость натуральных значений накопленного числа видов от суммарной численности особей (размер выборки) описывается степенным законом, а соответствующие графики называют кривыми накопления видов, либо, что, по нашему мнению, также правомочно, кумулятами. С кривыми накопления видов тесно связан широко известный метод разрежения (Sanders, 1968; Одум, 1975; Мэггаран, 1992; Gotelli, Colwell, 2001), предназначенный для сравнения видового богатства выборок неравного объема. Выборки большего объема как бы разреживаются до объема наименьшей выборки. Осуществляется это путем построения кривых разрежения и определения по графику ожидаемого числа видов при объеме, соответствующем наименьшей выборке.

Метод разрежения достаточно прост и не требует каких-либо теоретических представлений о росте числа обнаруженных видов при увеличении размера выборки. Такие теоретические представления оказываются весьма полезными как для простого описания кривых накопления и разрежения, так и для решения некоторых весьма актуальных практических задач. Исторически первыми оказались примеры описания кривых накопления с помощью аппроксимации их некоторой математической зависимостью, выбираемой эмпирическим путем. В качестве таких зависимостей Тьорв (Tjorge, 2003) указывает степенную, лог-линейную, логистическую, модели Михаэлиса – Ментен, Кленча и др. В частности, при исследовании показателей видового богатства и разнообразия в тщательно обработанной выборке фитопланктона из Белого моря кривая накопления видов была аппроксимирована лог-линейной зависимостью (Кольцова и др., 1979; Лихачева и др., 1979).

Видовую структуру биологических сообществ можно описывать различными способами. Наибольшее распространение получили математические модели, описывающие частотные распределения представленностей, или плотностей видов, в частности лог-нормальное распределение (Preston, 1948), а также модели ранговых распределений: экспоненциальная (Motomura, 1932), гиперболическая, модели разломанного стержня (MacArthur, 1957). Теоретические модели, описывающие зависимость между числом видов и размером сообщества, также являются одной из форм представления видовой структуры сообщества. А.П. Левичем (1980) была показана эквивалентность всех этих типов описания видовой структуры и был разработан способ перевода ранговых распределений в зависимости числа видов в сообществе от числа организмов, названный функцией экологической неаддитивности.

Немного с других теоретических позиций подошли к вопросу о накоплении видов Ж. Соберон и Ж. Ллоренте (Soberon, Llorente, 1993). Они рассмотрели накопление видов как развивающийся во времени случайный процесс. При этом в их модели вероятность добавления нового вида выражается в виде функции накопления, зависящей как от времени, прошедшего с начала процесса, так и от уже накопленного видового богатства. Выбирая из тех или иных биологических соображений функцию накопления и решая соответствующие дифференциальные уравнения, можно получить уравнение зависимости числа обнаруженных видов от времени, а также некоторые другие полезные характеристики, например теоретическую меру эффективности дальнейшего выборочного процесса. Так, авторами была заново выведена модель Кленча, а также две новые модели (экспоненциальная и логарифмическая). В данном случае мерой выборочного усилия служит время, однако это несколько не снижает значимости разработанной авторами теории, поскольку время легко заменяется на любую другую меру выборочного усилия, например число организмов.

Разработка теоретических представлений о виде кривых накопления видов и аппроксимация их соответствующими математическими функциями позволяет сделать важный шаг к двум аспектам практического использования кривых накопления. Зная теоретический вид зависимости видового богатства от выборочного усилия, построив кривую накопления видов (а еще лучше построить кривую разрежения для повышения точности) и оценив необходимые параметры, можно экстраполировать видовое богатство на выборку большего объема. Такая возможность позволяет оценивать эффективность дальнейшего выборочного процесса, а также сравнивать видовое богатство выборок различного размера. При проведении инвентаризационных исследований важно получить меру полноты обнаруженного списка видов и эффективности продолжения инвентаризации. Для этого можно использовать как теоретические показатели (Moreno, Halffter, 2000), так и экстраполяционные методы (Keating et al., 1998). При сравнении видового богатства выборок неравного объема методом разрежения происходит как бы редукция информации, поскольку все выборки приводятся к минимальному размеру. Чтобы избежать таких потерь, предлагается своего рода обратная процедура: не разрезать выборки к минимальному объему, а, наоборот, экстраполировать до максимального (Melo et al., 2003).

Следует также указать на имеющую место связь между кривыми накопления видов и еще одним интересным инструментом анализа видовой структуры, а именно внутренними профилями разнообразия (Patil, Taillie, 1979; Rousseau et al., 1999). В конструкции этих профилей заложен механизм кумулирования видового богатства и представленностей видов. Однако в данном случае накопление является как бы внутренним свойством выборки, для которой строится профиль.

Таким образом, для аппроксимации кривых накопления и разрежения используются различные математические функции. Для нас особый интерес будет представлять степенная функция. Именно свойства степенной функции $S = N^k$ (самоподобие, масштабная инвариантность, сохраняемая и в случае дробных показателей степени) позволили Р. Маргалефу (1992) поставить вопрос о фрактальной организации биотических сообществ. Прежде чем перейти к анализу видовой структуры

сообществ с позиций фрактального формализма необходимо кратко остановиться на математической основе теории фракталов.

2. Математические аспекты самоподобия: фракталы и мультифракталы

«Все фигуры, которые я исследовал и назвал фракталами, в моем представлении обладали свойством быть нерегулярными, но самоподобными», – писал Бенуа Мандельброт, который в 1975 году ввел термин «фрактал» (от лат. fractus – дробный) (Мандельброт, 2001). Позднее оказалось, что фракталами являются и давно известные в анализе нерегулярные функции, вызывавшие отвращение аналитиков позапрошлого века. Понятие нецелой размерности и некоторые основные свойства фрактальных объектов изучались в XIX в. Георгом Кантором, Джузеппе Пеано, Давидом Гильбертом и в начале XX в. Хельге фон Кохом, Вацлавом Серпинским, Гастоном Жулиа и Феликсом Хаусдорфом. Следы фрактальной концепции могут быть обнаружены уже в трудах по арифметике – средним геометрическим Карла Фридриха Гаусса и даже в гравюрах Альбрехта Дюрера и итальянской мозаике XII в. (Мандельброт, 2002). Процесс построения классических фракталов, таких как множество Кантора или ковер Серпинского, который можно принять за их определение, предельно прост. Сперва следует выбрать основную процедуру-генератор, а затем итеративно, до бесконечности применять ее к произвольному множеству. То, что получится в пределе – это и есть фрактал. Прежде чем вводить концепцию фрактальной размерности, напомним определение размерности регулярных объектов. Хорошо известно, что в обычных системах (системах с постоянной плотностью), таких как длинные провода, протяженные тонкие пластины или большие однородно заполненные объемы, размерность d описывает изменение массы объекта $M(L)$ с изменением его линейных размеров L . Если мы рассмотрим малую часть системы с размерами bL ($b < 1$), то для массы фрагмента получим

$$M(bL) = b^d M(L). \quad (6)$$

Решение функционального уравнения (6) имеет простой вид: $M(L) = cL^d$, где c – константа. Масса длинного провода меняется линейно с b , т.е. $d = 1$. Для тонкой пластины мы найдем, что $d = 2$, а для бруска $d = 3$. Такое «физическое» определение размерности естественно соотносится с интуитивно понятной возможностью разделения объекта на части. Действительно, в соответствии с этим классическим подходом объект имеет n измерений, если его можно разбить на части гиперплоскостями, которые сами являются $(n-1)$ -мерными объектами. Так мы получаем рекуррентное определение размерности, которое предполагает, что объемы – части пространства, поверхности – границы объемов, линии – границы поверхностей, а точки – границы линий.

Формализация этих идей привела Брауэра, Урысона и Менгера к индуктивному определению топологической размерности (Мандельброт, 2002). Ясно, что топологическая размерность всегда есть целое число.

Возвращаясь к функциональному уравнению (6), можно утверждать, что фрактальным объектам отвечают решения (6) с нецелым d . Хорошо известным примером является береговая линия. Рассматривая изображения береговой линии,

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

выполненные в разных масштабах, например 1:1000000 и 1:10000, мы не сможем сказать, какому масштабу соответствует каждая из картин: обе выглядят одинаково. Это означает, что береговая линия самоподобна, т.е. является масштабно-инвариантным объектом или, другими словами, объектом, не имеющим характерной длины. Можно сформулировать диагностические признаки фрактальных объектов:

- масштабная инвариантность;
- степенная зависимость числа структурных элементов от масштаба;
- строгое отличие фрактальной размерности от топологической.

Обратимся теперь к анализу самоподобия видовой структуры биотических сообществ. На фоне физических проявлений фрактальности биоценозов (фрактальные свойства биотопа, фрактальное распределение особей в пространстве) проблема самоподобия видовой структуры весьма специфична. Дело в том, что если физические проявления самоподобия очевидным образом соотносятся с самоподобием соответствующих геометрических носителей – береговых линий, 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 (1992). Именно он указал на степенную зависимость числа видов S от численности сообщества N .

Однако фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать теория мультифракталов, характеризующих бесконечной иерархией размерностей (Федер, 1991). Основные понятия, лежащие в основе того, что теперь принято называть мультифракталами, были введены Бенуа Мандельбротом в начале семидесятых годов прошлого века.

Пусть набор p_i характеризует относительные частоты распределения особей по видам $p_i = N_i / N$, где N_i – число особей i -того 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 :

$$M_q = \sum_{i=1}^n p_i^q = N^{\tau(q)}, \quad (7)$$

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 выражении (7) является обобщением формулы Маргалефа и, очевидно, совпадает с последней при $q = 0$. Обобщенной размерностью D_q (обобщенной размерностью Реньи) распределения является убывающая функция q , вводимая определением (Федер, 1991):

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}. \quad (8)$$

На практике величины (8) можно оценить, используя несколько различающихся значений N , по более простой формуле:

$$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}. \quad (9)$$

Для $q=0$ результат очевиден: $D_0 = k = \frac{\ln S(N)}{\ln N}$. Можно показать, что для $q=1$

$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N}$, где H есть ни что иное, как информационный индекс

видового разнообразия Шеннона. Для $q=2$ $D_2 = -\frac{\ln C}{\ln N}$ или $\frac{1}{C} = N^{D_2}$, где C – индекс

доминирования, а $1/C = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$ – индекс видового разнообразия Симпсона.

Для $q = 1/2$ $D_{1/2} = \frac{\ln \mu}{\ln N}$ или $\mu = N^{D_{1/2}}$, где μ – известный в экологической литературе

индекс Животовского (1980), $\mu = \left[\sum_{i=1}^S \sqrt{p_i} \right]^2$. Заметим, что для доли редких

видов $h = 1 - \mu/S$ (Животовский, 1980) легко можно получить $h = 1 - N^{D_{1/2} - D_0}$. Не-

ожиданным может показаться отсутствие классических аналогов индексов разнообра-

зия для размерностей Реньи с отрица-

тельными q . Вместе с тем значение та-

ких индексов представляется чрезвычай-

но важным при выявлении роли ред-

ких видов. Рассмотрим, например,

обобщенную размерность Реньи для

$q = -1$: $D_{-1} = \frac{1}{2} \frac{\ln M_{-1}}{\ln N}$, где наибольший

вклад в значение величины момента M_{-1} ,

представляющего собой сумму обратных

частот, дают именно редкие виды:

$$M_{-1} = \sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}.$$

На примере наших исследований

12 городских озер Нижнего Новгорода

(Иудин и др., 2003) рассмотрим асим-

птотическое поведение моментов рас-

пределения особей по видам. На рис. 1

представлены результаты применения

соотношения (9) при $q=-1$; 0; 1; 2 на ма-

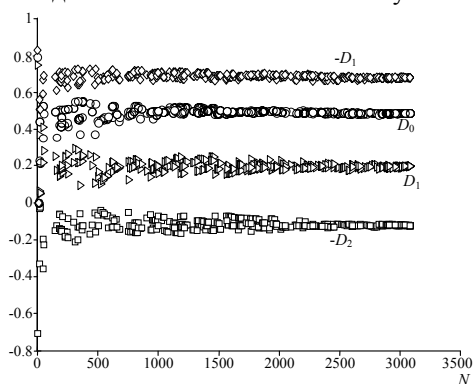


Рис. 1. Вычисление значений обобщенных размерностей Реньи по асимптотическому поведению моментов распределения особей макрозообентоса городских озер по видам при увеличении численности N пробных выборок. По оси абсцисс отложена численность выборок N , по оси ординат – значения моментов. Моменты порядка: $\diamond - q = -1$; $\circ - q = 0$; $\triangle - q = 1$; $\square - q = 2$

териале по макрозообентосу, собранному за весь вегетационный период 2000 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). Видно, что, во-первых, условие самоподобия, т.е. отсутствие зависимости размерностей Реньи от размера выборки, хорошо выполняется для анализируемого сообщества (видно, что зависимости $D_q(N)$ практически параллельны оси абсцисс), и, во-вторых, точность определения обобщенных размерностей D_q быстро увеличивается с ростом размера выборки (численности особей в пробе) – разброс значений D_q падает с ростом N .

Используя соотношение (9), 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 отборов проб макрозообентоса в вегетационном периоде 2000 года. Видно, что функция $D_q(q)$ является невозрастающей: $\dots \geq D_{-1} \geq D_0 \geq D_1 \geq D_2 \dots$. Равенство достигается лишь в случае равнопредставленности видов.

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 , $1/C$) и Шеннона (H) зависят и от численности, и от числа видов: $1/C = N^{D_2} = S^{D_2/D_0}$ 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 дополнительного нормирования. Так, например, нормировав индекс Шеннона на его максимальное

значение для данного числа видов, получим индекс выровненности Пиелу (Pielou, 1966), который уже не зависит от числа видов и инвариантен относительно роста размеров системы: $E = \frac{H}{\ln S} = \frac{D_1}{D_0}$. В случае с индексом видового разнообразия

Симпсона $1/C$ нормирование его логарифма на логарифм числа видов дает новый индекс разнообразия σ , который также является инвариантом: $\sigma = \frac{\ln(1/C)}{\ln S} = E \frac{D_2}{D_1} = \frac{D_2}{D_0}$. Обобщенную размерность D_2 называют в теории фракталов корреляционной размерностью (Goltz, 1998), поэтому индекс разнообразия σ

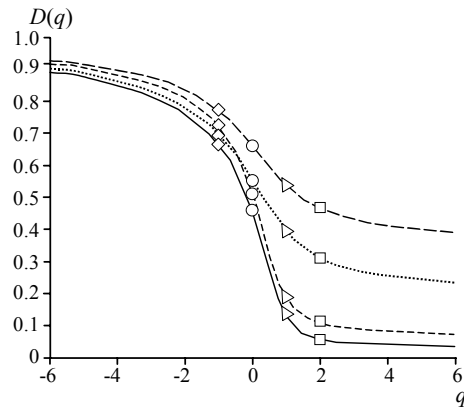


Рис. 2. Величина обобщенных размерностей Реньи видового распределения макрозообентоса городских озер как функция порядка момента. Номера графиков отвечают взятию проб в мае, июне, июле и августе 2000 г. Обобщенные размерности соответствуют моментам порядка: $\diamond - q = -1$; $\circ - q = 0$; $\triangle - q = 1$; $\square - q = 2$

можно назвать корреляционным инвариантом. Заметим, что каноническая форма индекса выровненности Симпсона $\frac{1}{C \cdot S}$ инвариантом не является:

$$\frac{1}{C \cdot S} = \frac{N^{D_2}}{S} = N^{D_2-k}.$$

Непосредственной проверкой легко убедиться в том, что каждый из всего бесконечного множества инвариантов вида D_q/D_0 представляет собой индекс выровненности 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 $S = N$.

Обсуждаемые выше обобщенные размерности Реньи не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого слова. Поэтому наряду с ними используется так называемая функция мультифрактального спектра $f(a)$.

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

$$\begin{cases} a(q) = \frac{d}{dq} \tau(q), \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q). \end{cases} \quad (10)$$

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 г. 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

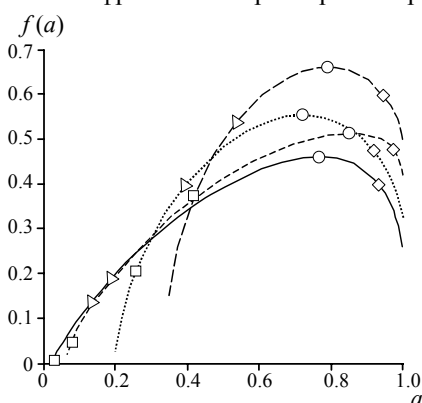


Рис. 3. Мультифрактальные спектры размерностей. Условные обозначения см. на рис. 2

соответствуют отрицательным q . Они систематически короче левых. Такой вид спектров объясняется вкладом в сумму в выражении (7) видов с минимальной численностью: при больших отрицательных величинах порядка момента их вклад становится определяющим, подавляя влияние других элементов структуры.

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 $f(a)$:

$$\left. \frac{d}{da} f(a) \right|_{a=a_H} = 1, \text{ в которой прямая, прове-}$$

денная 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 $D_1 = H/\ln N$:

$$f(a_H) = a_H = \frac{H}{\ln N}. \text{ На рис. 2 и 3 обсуждаемые точки отмечены треугольниками.}$$

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

Таким образом, видовая структура биотических сообществ может быть количественно описана с помощью мультифрактального формализма.

3. Теория фракталов в анализе структуры сообщества: современный аспект

Описание пространственного распределения видов является одной из основных целей экологии. Здесь и далее под пространственным распределением вида понимаются особенности размещения его особей на некоторой площади (при этом рассматриваемая площадь может как охватывать ареал вида, так и быть меньше его).

Существуют три классических формы распределения особей: случайное, равномерное и агрегированное. Характерным признаком, позволяющим отделить эти три случая, служит отношение дисперсии к среднему расстоянию между особями. Следует отметить, что большинство видов характеризуется в большей или меньшей степени агрегированным распределением, тогда как случайное и равномерное встречаются довольно редко.

Для характеристики агрегированного распределения видов разработан ряд математических моделей, среди которых нас в наибольшей степени будут интересовать представления о фрактальном распределении видов в пространстве. Суть фрактальной модели сводится к тому, что степень агрегированности особей примерно одинакова при различных масштабах рассмотрения. Например, ареал вида разбивается на несколько крупных участков обитания, в пределах которых выделяются отдельные популяции, слагаемые скоплениями особей и т.д. Таким образом, пространственное распределение вида можно представить как случайный фрактал, масштабно-инвариантный (самоподобный) в статистическом плане. Разумеется, свойство самоподобия может проследиваться только в некотором диапазоне масштабов. Первым приближением к границам этого диапазона могут служить размер ареала (верхний порог) и средняя площадь, занимаемая одной особью (нижний порог), хотя этот вопрос неоднозначный и на данный момент недостаточно проработан.

Представления о фрактальности распределения видов в пространстве появились, скорее, как теоретическая конструкция, нежели как эмпирическая модель, вследствие широкого проникновения идей фрактальной геометрии в биологиче-

ские дисциплины. Первые попытки проверки этой модели на реальных геоботанических данных, положившие начало острой дискуссии, появились совсем недавно (Kunin, 1998; He, Gaston, 2000; Kunin et al., 2000; Witte, Torfs, 2003).

Результаты развернувшейся дискуссии можно суммировать следующим образом. Применение модели фрактального пространственного распределения видов в масштабе от нескольких километров и выше дало удовлетворительные результаты (Kunin, 1998), что свидетельствует об адекватности модели в данном диапазоне масштабов. Применение данной модели в масштабах метров и десятков метров ведет к значительным неточностям (He, Gaston, 2000), что указывает на отклонение распределения от фрактальности в этом масштабе. Имеются указания на отклонение от фрактальности и в более крупных масштабах (Witte, Torfs, 2003), однако эти данные получены на основе модифицированной модели, свойства которой могут отличаться от исходных. Таким образом, гипотезу (модель) о фрактальном характере пространственного распределения видов для крупных масштабов (километры и выше) следует признать вполне обоснованной.

Вопрос об особенностях размещения видов в различных масштабах пространства был поднят также в работах группы ученых под руководством А.И. Азовского (Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Чертопруд, Азовский, 2000; Azovsky et al., 2000; Azovsky, 2002). Эти авторы рассмотрели пять основных типов распределения особей (к трем классическим они добавили градиентную и фрактальную модели) и разработали оригинальный метод их различения на основе анализа главных компонент и индекса Шеннона. Чертопруд и Азовский (2000) применили указанную методику для изучения пространственного распределения макрозообентоса литорали Кандалакшского залива Белого моря. Были изучены масштабы от нескольких сантиметров до десятков километров. Результаты анализа показали, что примерно до масштаба в 20 метров сообщества распределены случайным образом, далее же наблюдается фрактальная структура. Интересно отметить, что такой характер размещения сообществ определяется в основном одним доминирующим видом, имеющим фрактальный тип распределения в указанном диапазоне масштабов, тогда как остальные виды распределены случайно либо агрегированно.

Исследование элементов фрактальности пространственной структуры сообществ на основе анализа главных компонент представляется интересным и перспективным направлением, однако наиболее естественно самоподобие выявляется при рассмотрении зависимости числа видов от площади {species-area relationship, SAR}, классически аппроксимируемой степенным законом.

Ж. Харте с соавторами (Harte et al., 1999) показали, что степенная форма SAR следует непосредственно из предположения о самоподобии распределения видового богатства по площади. Они предложили рассмотреть схему пошаговых бисекций некоторой исходной площади A_0 , на которой обитает S_0 видов. Обозначим через A_i площадь каждого из прямоугольников, появившихся после i -той бисекции, так что $A_i = A_0 / 2^i$, а через S_i – число видов, в среднем обнаруживаемых на прямоугольнике A_i . Самоподобие распределения видов может быть сформулировано следующим образом: если известно, что вид присутствует в прямоугольнике A_i и больше ничего об этом виде неизвестно (например, его плотность), то вероятность того, что после бисекции он будет найден в каком-то одном из получающих-

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

ся прямоугольников A_{i+1} , есть постоянная, не зависящая от i . Применяя это вероятностное правило к последовательным бисекциям, можно вывести выражение (2). Еще одно следствие самоподобия – степенная форма зависимости числа эндемиков от площади: $E = c' A^{z'}$, где E – число эндемиков, а z' и c' – константы (Harte et al., 1999; Kinzig, Harte, 2000).

Интересно отметить, что исходно условие самоподобия, предложенное Ж. Харте с соавторами, было сформулировано на уровне вида, то есть касалось фрактальной структуры агрегированного распределения особей одного вида по данной площади. Все дальнейшие выводы, касающиеся всего сообщества, получены исходя из предположения, что параметр самоподобия постоянен для всех видов сообщества. Чуть позже практически тот же коллектив авторов предложил выделить условия самоподобия на уровне вида и на уровне сообщества (Harte et al., 2001). При этом оказалось, что условия самоподобия на уровне вида и на уровне сообщества практически несовместимы (Ostling, Harte, 2003): они могут выполняться совместно, только если все индивидуальные фрактальные размерности видов равны между собой, что крайне маловероятно.

Более подробно вопрос о влиянии разнородности фрактальных размерностей распределения отдельных видов на форму SAR был рассмотрен Ж. Ленноном с соавторами (Lennon et al., 2002). Они показали, что если известны параметры фрактального распределения всех видов, то SAR может быть представлена следующим образом:

$$S = \sum_i n_{oi} l^{2-D_i}, \quad (11)$$

где l – длина стороны квадратной ячейки сетки, которой покрыта общая площадь A ; n_{oi} и D_i – параметры фрактального распределения i -того вида (нормировочная константа и фрактальная размерность соответственно). Если же предположить, что все параметры $n_{oi} = 1 = const$, а размерности D_i распределены равномерно на интервале от 0 до 2, тогда SAR принимает следующий вид:

$$S = \frac{S_{\max}(1-A)}{-\ln A}, \quad (12)$$

где $S_{\max}$ – полное видовое богатство. Такая форма SAR имеет вогнутый вид в билогарифмических координатах и означает, что число видов растет с увеличением площади, причем чем дальше, тем быстрее.

Ж. Леннон с соавторами (Lennon et al., 2002) проверили свои теоретические выкладки на эмпирических данных о распределении 8 видов деревьев по Аляске и 82 видов травянистых растений Британии. Используя геоботанические карты, авторы построили эмпирическую SAR, оценили ее параметры в соответствии со степенной моделью (2), а также оценили параметры фрактального распределения всех видов, что позволило построить теоретическую SAR в соответствии с (11). Оказалось, что в обоих случаях графики эмпирических SAR отклонялись в билогарифмических координатах от степенной модели (линия) в сторону выпуклости (число видов быстрее растет вначале, но медленнее потом), тогда как предсказанные теоретически SAR отклонялись в сторону вогнутости, что напоминает вид SAR для фрактальной модели (12). Такие результаты свидетельствуют об адекватности тео-

ретически выведенной SAR для случая равномерного распределения размерностей (хотя эмпирические распределения не слишком соответствовали этому условию, теоретически предсказанная по параметрам распределений SAR имеет вогнутый вид), а также о том, что большинство видов отклонялись от фрактальности (предсказанная SAR не соответствует действительности).

Все рассмотренные выше приложения концепций самоподобия и фрактала к биологическим сообществам касались их пространственной структуры. При этом сообщество рассматривается как протяженное, и его основной характеристикой является SAR. Однако сообщество можно рассматривать как точечное (по аналогии с точечным α -разнообразием Уиттекера), тогда его будет характеризовать форма зависимости видового богатства от размера выборки. Во многих случаях форма зависимости $S(N)$ соответствует степенному закону: $S = N^k$. Р. Маргалеф (1992) впервые указал на самоподобный характер этой зависимости и предложил использовать k в качестве индекса видового разнообразия. Развитие этой идеи Маргалефа в наших работах, выполненных на разномасштабных водных объектах (Иудин, Гелашвили, 2002; Шурганова и др., 2002; Гелашвили и др., 2003; Иудин и др., 2003; Iudin, Gelashvily, 2003), привело к разработке новой формы описания видового разнообразия.

Мы принимаем тезис Маргалефа о самоподобном характере зависимости видового богатства от размера выборки и интерпретируем индекс k как соответствующую фрактальную размерность. Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс k не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре сообщества: формула Маргалефа констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Перейти от такой редуцированной формы к более подробному описанию позволяет использование описанного выше мультифрактального формализма. Тогда сообщество рассматривается как сильно гетерогенное фрактальное множество, состоящее из отдельных подмножеств (также фрактальных), которые соответствуют группам видов с определенной представленностью. Мультифрактальный формализм позволяет получить количественное описание видового разнообразия сообщества с учетом его гетерогенности в виде спектра размерностей. Мультифрактальные спектры оказались чувствительным инструментом: они претерпевают изменения в течение сезона, а также сильно различаются для разных гидробиоценозов.

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.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 03-05-65064).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский А.И., Чертопруд М.В. Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. Академии наук. 1997. Т. 356, №5. С. 713 – 715.

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

- Азовский А.И., Чертопруд М.В.* Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. С. 117 – 136.
- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах: Фундаментальный обзор индексов обилия и доминирования. Борок, 1987. Деп. в ВИНТИ 08.12.87, № 8593-B87. 63 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология: Особи, популяции, сообщества. В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 476 с.
- Гелашивили Д.Б., Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Розенберг Г.С.* Мультифрактальность видовой структуры гидробиоценозов Волжского бассейна // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 62.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Животовский Л.А.* Показатели внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. С. 828 – 836.
- Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б.* Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга: Материалы науч. конф. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2002. С. 49 – 52.
- Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Розенберг Г.С.* Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. Академии наук. 2003. Т. 389, №2. С. 279 – 282.
- Кольцова Т.И., Лихачева Н.Е., Федоров В.Д.* О количественной обработке проб фитопланктона. I. Сравнение объемов выборок при исследовании различных структурных характеристик морского фитопланктона // Биол. науки. 1979. №6. С. 96 – 100.
- Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 182 с.
- Лихачева Н.Е., Левич А.П., Кольцова Т.И.* О количественной обработке проб фитопланктона. II. Ранговые распределения численности фитопланктона пролива Вилькицкого // Биол. науки. 1979. №9. С. 102 – 106.
- Мандельброт Б.* Фрактальная геометрия природы / Институт компьютерных исследований. М., 2002. 656 с.
- Маргалеф Р.* Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 254 с.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Федер Е.* Фракталы. М.: Мир, 1991. 214 с.
- Хэйек Л.-Э.С.* Анализ данных по биоразнообразию земноводных // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М.: КМК, 2003. С. 221 – 284.
- Чертопруд М.В., Азовский А.И.* Размещение макрозообентоса Беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61. С. 47 – 63.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 464 с.
- Шредер М.* Фракталы, хаос, степенные законы. Ижевск: РХД, 2001. 528 с.
- Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н.* Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2002. С. 329, 330.
- Arrhenius O.* Species and area // J. Ecol. 1921. Vol. 9. P. 95 – 99.
- Arrhenius O.* Statistical investigations in the constitution of plant associations // Ecology. 1923. Vol. 4. P. 68 – 73.
- Azovsky A.I.* Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? // Ecography. 2002. Vol. 25. P. 273 – 282.

- Azovsky A.I., Chertoproud M.V., Kucheruk N.V., Rybnikov P.V., Sapozhnikov F.V.* Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // *Marine Biology*. 2000. Vol. 136. P. 581 – 590.
- Browne R.A.* Lakes as islands: biogeographic distributions, turnover rates, and the species composition in the lakes of central, New York // *J. Biogeography*. 1981. Vol. 8. P. 75 – 83.
- Gleason H.A.* On the relation between species and area // *Ecology*. 1922. Vol. 3. P. 158 – 162.
- Goltz C.* Fractal and Chaotic Properties of Earthquakes. Berlin: Springer, 1998. 176 p.
- Gorman M.L.* Island ecology. L.: Chapman and Hall, 1979. 79 p.
- Gotelli N.J., Colwell R.K.* Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness // *Ecol. Let.* 2001. Vol. 4. P. 379 – 391.
- Harte J., Blackburn T., Ostling A.* Self-Similarity and the relationship between Abundance and Range Size // *Amer. Nature*. 2001. Vol. 157. P. 374 – 386.
- Harte J., Kinzig A.P., Green J.* Self-similarity in the distribution and abundance of species // *Science*. 1999. Vol. 284. P. 334 – 336.
- He F., Gaston K.J.* Estimating species abundance from occurrence // *Amer. Nature*. 2000. Vol. 156. P. 553 – 559.
- Hubbell S.P.* The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001. 448 p.
- Hurlbert S.H.* The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // *Ecology*. 1971. Vol. 52. P. 577 – 586.
- Iudin D.I., Gelashvily D.B.* Multifractality in ecological monitoring // *Nuclear instruments and methods in physics research*. 2003. Sect. A, №502. P. 799 – 801.
- Keating K.A., Quinn J.F., Ivie M.A., Ivie L.L.* Estimating the effectiveness of further sampling in species inventories // *Ecol. Appl.* 1998. Vol. 8. P. 1239 – 1249.
- Kinzig A.P., Harte J.* Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions // *Ecology*. 2000. Vol. 81. P. 3305 – 3311.
- Kunin W.E.* Extrapolating species abundance across spatial scales // *Science*. 1998. Vol. 281. P. 1513 – 1515.
- Kunin W.E., Hartley S., Lennon J.J.* Scaling down: on the challenge of estimating abundance from occurrence patterns // *Amer. Nature*. 2000. Vol. 156. P. 560 – 566.
- Lennon J.J., Kunin W.E., Hartley S.* Fractal species distributions do not produce power-law species-area relationships // *Oikos*. 2002. Vol. 97. P. 378 – 386.
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of bird species // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 1957. Vol. 43. P. 243 – 295.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology. New Jersey: Princeton University Press, 1967. №1. 203 p.
- Margalef R.* La teoria de la informacion en ecologia // *Mem. Real. Acad. Cienc. Artes Barcelona*. 1957. Vol. 32. P. 373 – 449.
- Margalef R.* Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton // *Perspectives in Marine Biology*. Berkeley: California University Press, 1958. P. 323 – 347.
- May R.M.* Patterns of species abundance and diversity // *Ecology of species and communities* / Eds. M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1975. P. 81 – 120.
- McIntosh R.P.* An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // *Ecology*. 1967. Vol. 48. P. 392 – 404.
- Melo A.S., Pereira R.A. S., Santos A.J., Shepherd G.J., Machado G., Medeiros H.F., Saway R.J.* Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? // *Oikos*. 2003. Vol. 101. P. 398 – 410.
- Menhinick E.F.* A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects // *Ecology*. 1964. Vol. 45. P. 859 – 861.

СТЕПЕННОЙ ЗАКОН И ПРИНЦИП САМОПОДОБИЯ

- Moreno C.E., Halffter G.* Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves // J. Appl. Ecol. 2000. Vol. 37. P. 149 – 158.
- Motomura I.* A statistical treatment of associations // Jap. J. Zool. 1932. Vol. 44. P. 379 – 383.
- Ostling A., Harte J.* A community-level fractal property produces power-law species-area relationships // Oikos. 2003. Vol. 103. P. 218 – 224.
- Patil G.P., Taillie C.* An overview of diversity // Ecological Diversity in Theory and Practice / Eds. J.F. Grassle, G.P. Patil, W.K. Smith, C. Taillie. Fairland: International Cooperative Publishing House, 1979. P. 3 – 27.
- Pielou E.C.* Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse // Amer. Nature. 1966. Vol. 100. P. 463 – 465.
- Pounds J.A., Puschendorf R.* Clouded futures // Nature. 2004. Vol. 427. P. 107 – 109.
- Preston F.W.* The canonical distribution of commonness and rarity: Part I // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 185 – 215.
- Preston F.W.* The commonness, and rarity, of species // Ecology. 1948. Vol. 29. P. 254 – 283.
- Rosenzweig M.L.* On continental steady states of species diversity // Ecology of species and communities / Eds. M.L. Cody, J.M. Diamond. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1975. P. 121 – 140.
- Rousseau R., VanHecke P., Nijssen D., Bogaert J.* The relationship between diversity profiles, evenness and species richness based on partial ordering // Env. Ecol. Statistics. 1999. Vol. 6. P. 211 – 223.
- Sanders H.* Marine benthic diversity: a comparative study // Amer. Nature. 1968. Vol. 102. P. 243 – 282.
- Simpson E.H.* Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163. P. 688.
- Soberon J.M., Llorente J.B.* The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness // Cons. Biol. 1993. Vol. 7. P. 480 – 488.
- Taylor L.R., Kempton R.A., Woiwod I.P.* Diversity statistics and the log-series model // J. Anim. Ecol. 1976. Vol. 45. P. 255 – 272.
- Tjorve E.* Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models // J. Biogeography. 2003. Vol. 30. P. 827 – 835.
- Witte J.-P.M., Torfs J.J.F.* Scale dependency and fractal dimension of rarity // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 60 – 68.