

## ЭЛЕМЕНТЫ ФРАКТАЛЬНОЙ ТЕОРИИ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ

© 2006 Д.Б. Гелашвили<sup>1</sup>, Д.И. Иудин<sup>1</sup>, Г.С. Розенберг<sup>2</sup>, В.Н. Якимов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Н. Новгород

<sup>2</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

В статье в тезисной форме представлены основные положения фрактальной теории видовой структуры сообществ (в первую очередь, видового богатства и видового разнообразия).

Физические условия и химический состав водной среды обуславливают специфические комбинации лимитирующих абиотических факторов, действующих на становление, развитие и функционирование гидробиоценозов. Гидробиоценозы являются сильно неравновесными системами, связанными с переносом интенсивных потоков вещества и энергии, и обладают имманентной структурной универсальностью, которую в настоящее время можно интерпретировать с позиции теории фракталов [1, 2, 4, 5, 8, 10]. Потоки энергии и вещества, проходящие через открытые системы, обеспечивают возникновение в них эффектов самоорганизации – образование макроскопических диссилативных структур. Эти структуры очень часто демонстрируют в широком диапазоне параметров пространственно-временной скейлинг – свойство самоподобия, или масштабной инвариантности – один из фундаментальных видов симметрий физического мира, играющих формообразующую роль во Вселенной. Пространственно-временной скейлинг характеризуется сильными, спадающими по степенному закону, корреляциями, которые типичны для критических явлений. Поэтому качественно динамика подобных систем производит впечатление самоорганизованного и самонастраивающегося критического режима. Явления такого рода были объединены недавно общим наименованием систем с самоорганизованной критичностью (*self-organized criticality* [17]). Самоорганизованная критич-

ность соединяет в себе два направления современной физической парадигмы – самоорганизацию и критические явления – и актуализирует новый подход к анализу сложного поведения нелинейных распределенных систем. Этот новый подход связывает динамику критических флюктуаций с появлением фракталов в конфигурационном пространстве нелинейной распределенной системы при кинетическом фазовом переходе.

Все это в полной мере относится к биоэкологическим системам. Процесс проникновения теории фракталов в экологию можно условно разделить на три этапа. Первый из них был связан с необходимостью описания пространственной сложности тех или иных биотопов, в частности горных массивов, речных систем, почвы, коралловых рифов и т.д. На втором этапе пришел черед описания фрактального распределения отдельных видов. Наконец, на третьем этапе встал вопрос о самоподобии внутренней структуры самих сообществ.

В настоящей работе в тезисном виде представлены основные положения фрактальной теории видовой структуры сообществ (на примере гидробиоценозов) разрабатываемой в настоящее время авторами. В первом приближении ограничим рассмотрение видовой структуры анализом видового богатства (числа видов), и относительными численностями составляющих сообщество видов, т.е. видовым разнообразием.

## Видовое богатство

При анализе видового богатства ключевое значение имеет как его зависимость от площади (species-area relationship, SAR), так и характер поведения кривой накопления видов в зависимости от объема выборки. История анализа SAR, имеющего, в основном, отношение к наземным местообитаниям и подробно рассмотренная в нашей предыдущей работе [5], насчитывает уже около полутора столетий. Постановка вопроса о фрактальной структуре биотического сообщества является вполне логичной и в контексте дискуссии о видовом насыщении сообществ [3, 6 и др.]. Именно степенной закон, не предполагающий насыщения функции  $f(x)$ , учитывает вклад редких видов, или видов с «единичной численностью» [20], не противоречит «правилу экологической неаддитивности» Левинча [9] и, наконец, дает возможность применить фрактальный формализм для характеристики видовой структуры сообщества. Следует отметить интересные перспективы, связанные с применением фрактального подхода к анализу таксономического разнообразия [13], а также «островных» сообществ, где в качестве «острова» могут выступать географические объекты, организмы или их части (лист – фитофаги – паразиты), системы организмов, например, консорции, паразитарные системы, микробиоценозы семей общественных насекомых и т.д.

Специфика пространственного распределения сообщества в водной среде заставляет обратиться к закономерности связи темпов накопления видов с увеличением объема выборки с позиции альфа-разнообразия Уиттекера [14]. Маргалеф [12], предложив степенную зависимость числа видов ( $S$ ) от суммарной численности –

$$(N) S = N^k, \quad (1)$$

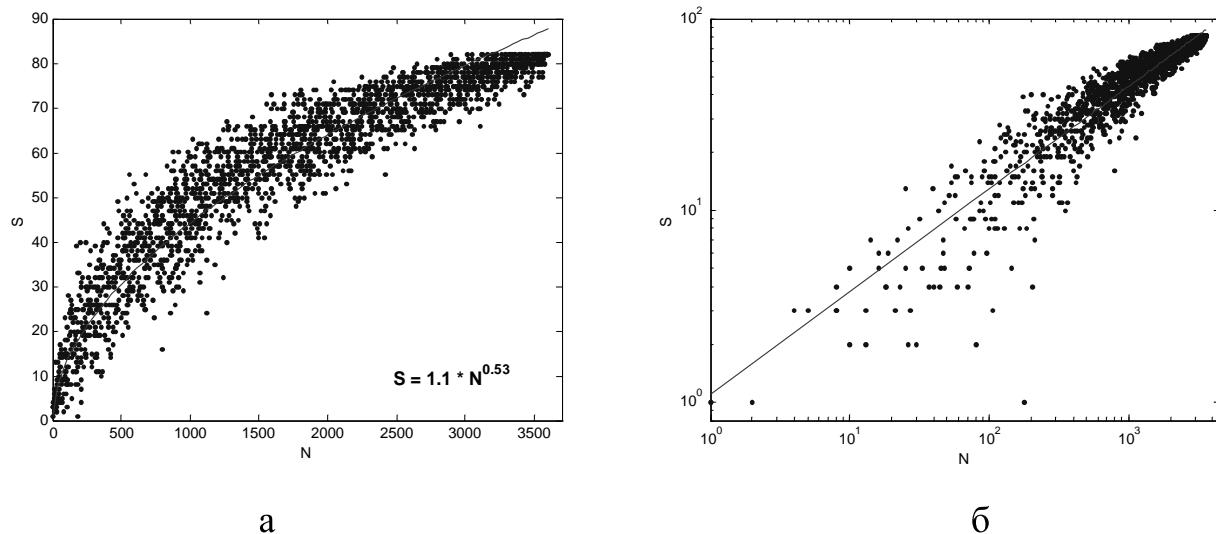
тем самым, по-видимому, первым подчеркнул фрактальную природу этой связи. Степенная зависимость в ортогональных координатах натуральных значений  $S$  и  $N$  легко преобразуется в линейную в билогарифмических координатах

$$\ln S = k \cdot \ln N,$$

где  $k = \ln S / \ln N$ ,  $0 \leq k \leq 1$  имеет смысл индекса видового разнообразия Маргалефа. Выражение (1) показывает, что видовая структура сообщества (в данном случае в виде его компонента – видового богатства) инвариантна относительно преобразования его численности. Величину  $k$  можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов видовой структуры – число видов сообщества – меняется по степенному закону с показателем  $k$  при увеличении размеров системы, т.е. с ростом численности сообщества. Таким образом, *адекватным математическим образом накопления видового богатства при росте выборочного усиления, являются монофракталы: множества, характеризующиеся единственной фрактальной размерностью*.

Использование степенного закона для анализа зависимости между видовым богатством выборки и ее размером начало получать распространение относительно недавно. Наличие фрактальной структуры для гидробиоценозов разномасштабных водных объектов было показано в наших работах [8, 16]. Кроме того, наклоны степенной зависимости (то есть фактически индекс Маргалефа  $k$ ) часто обсуждаются в контексте влияния размера тела животных на структуру соответствующих сообществ [11, 18, 21].

На рис. 1 приведена экспериментальная зависимость числа видов макрозообентоса от его численности, полученная для ряда городских озер в Нижнем Новгороде. Видно, что точность определения показателя быстро увеличивается с ростом размера выборки. Необходимо подчеркнуть, что в отличие от регулярного математического фрактала для реального природного фрактала существует некоторый минимальный масштаб длины  $l_{min}$ , такой, что на расстояниях  $l \gg l_{min}$  его основное свойство – самоподобие – пропадает. Кроме того, на достаточно больших масштабах длин  $l > l_{max}$ , где  $l_{max}$  – характерный геометрический размер объектов, это свойство самоподобия также нарушается. Поэтому свойства природных фракталов рассматриваются лишь на масштабах  $l$ , удовлетворяющих соотношению  $l_{min} << l << l_{max}$ . В рассматри-



**Рис.1.** Графики накопления видового богатства макрозообентоса малых озер г. Нижний Новгород в натуральных (а) и билогарифмических (б) координатах

ваемом контексте фрактальности видового богатства сообщества эквивалентом масштаба длины является суммарная численность ( $N$ ), что позволяет сформулировать следующее обобщение: *фрактальная структура сообщества как реального статистического объекта проявляется в асимптотике большого числа видов и их суммарной численности ( $N$ )*. При численностях менее некоторой критической  $N \approx N_{\min}$  его основное свойство – самоподобие – нарушается.

### Видовое разнообразие

Мы видим, таким образом, что показатель Маргалефа ( $k$ ) соответствует фрактальной размерности ( $D$ ) при описании регулярных фракталов. Однако сама по себе фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта (множества с одинаковой фрактальной размерностью могут иметь различную структуру). В рамках такого описания роли отдельных видов в формировании структуры сообщества нивелированы: зависимость фиксирует лишь факт наличия того или иного вида в выборке, игнорируя его представленность и степень доминирования. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением особей выборки по видам реестра. Наиболее общее описание внутреннего устройства самопо-

добных объектов позволяет дать теория мультифракталов, характеризуемых бесконечной иерархией размерностей [15]. Основные понятия, лежащие в основе того, что теперь принято называть мультифракталами, были введены Мандельбротом [10] в начале 70-х годов прошлого века.

Нами разработаны и обоснованы алгоритмы анализа и интерпретации мультифрактальных спектров как обобщенного геометрического образа видовой структуры гидробиоценозов, отражающего его основные компоненты: видовое богатство и видовое разнообразие [5, 8]. В эксперименте исследователь имеет дело с относительными частотами распределения особей по видам. Пусть набор  $\{p_i\}$  характеризует относительные частоты распределения особей по видам:  $p_i = N_i/N$ , где  $N_i$  – число особей  $i$ -го вида,  $N$  – размер пробной выборки, а  $i$  пробегает значения от единицы до полного числа видов  $S(N)$ , обнаруженных в пробе. Вектор  $\mathbf{p} = (p_1, \dots, p_s)$  называется вектором относительной значимости видов. Сумма компонент этого вектора дает нам численность или размер выборки, а количество ненулевых компонент дает число обнаруженных видов. Очевидно, что

$$\sum_{i=1}^S p_i = 1.$$

Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их асимптотичес-

кого поведения при увеличении численности  $N$ :

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

где  $-\infty \leq q \leq \infty$  – называется порядком момента, а показатель  $\tau(q)$  характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в выражение (2) является обобщением формулы Маргалефа и, очевидно, совпадает с последней при  $q = 0$ . Обобщенной размерностью  $D_q$  (обобщенной размерностью Ренни) распределения является убывающая функция  $q$ , вводимая определением [15]:

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}, \quad (3)$$

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

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

Для  $q=0$  результат очевиден:

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

Можно показать, что для  $q = 1$

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N}, \quad \text{где } H \text{ есть ни}$$

что иное как информационный индекс видового разнообразия Шеннона. Для  $q=2$

$$D_2 = -\frac{\ln C}{\ln N} \quad \text{или} \quad \frac{1}{C} = N^{D_2}, \quad \text{где } C \text{ – индекс}$$

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  $m$  – известный в экологической литературе индекс

Животовского [7]  $\mu = \left[ \sum_{i=1}^s \sqrt{p_i} \right]^2$ . Заметим,

что для доли редких видов  $h = 1 - \mu/S$  [7], легко можно получить:  $h = 1 - N^{D_{1/2}-D_0}$ . Нео-

жиданным может показаться отсутствие классических аналогов индексов разнообразия для размерностей Ренни с отрицательными  $q$ . Вместе с тем значение таких индексов представляется чрезвычайно важным при выявлении роли редких видов. Рассмотрим, например, обобщенную размерность Ренни для

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

в значение величины момента  $M_{-1}$ , представляющего собой сумму обратных частот, дают

$$\text{именно редкие виды: } M_{-1} = \sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}. \quad \text{Используя соотношение (4) можно получить весь спектр обобщенных размерностей } D_q \text{ для любых } q \text{ в интервале от } -\infty \text{ до } \infty. \quad \text{Равенство достигается лишь в случае равно представленности видов.}$$

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 ( $C$ ,  $I/C$ ) и Шеннона ( $H$ ) зависят и от численности, и от числа видов:

$$1/C = N^{D_2} = S^{D_2/D_0} \quad \text{и}$$

$$H = D_1 \ln N = D_1 \ln S / D_0.$$

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 выравненности Пиелу [19], 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  $I/C$ , нормирование его логарифма на логарифм числа видов дает новый индекс разнообразия  $y$ , 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, поэтому индекс разнообразия у можно назвать корреляционным инвариантом. Заметим, что каноническая форма индекса вы-

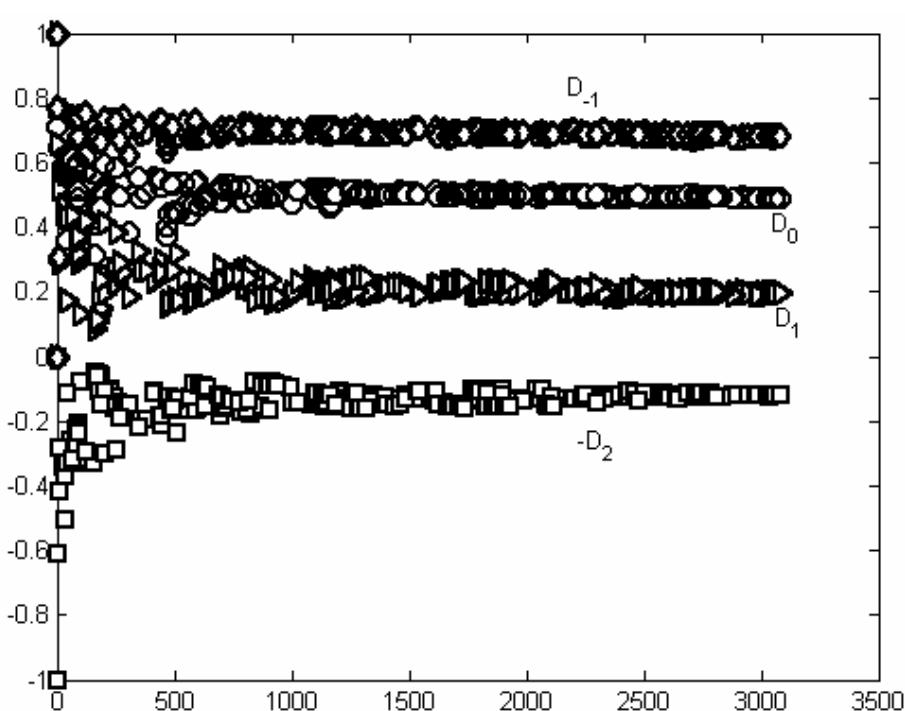
равненности Симпсона  $\frac{1}{C \cdot S}$  инвариантом

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

ственной проверкой легко убедиться в том, что каждый из всего бесконечного множества инвариантов вида  $D_q/D_0$  представляет собой индекс выравненности 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  $S = N$ . Показано, что известные в экологической литературе индексы разнообразия (Симпсона, Шеннона, Маргалефа, Животовского), следует рассматривать как частные случаи обобщенных размерностей Ренни, лежащих в основе построения

мультифрактального спектра. Обоснована возможность рассмотрения биологического сообщества как мультифрактального объекта и характеристики его спектром размерностей. При таком подходе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представлённостью. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность  $D_q$ , которая и характеризует видовое разнообразие в соответствующей группе видов. Математический аппарат фрактального формализма позволяет получить весь спектр обобщенных размерностей  $D_q$  для любых  $q$  в интервале от  $-\infty$  до  $\infty$ .

Характерный вид зависимости  $D_q(q)$  представлен на рис. 2 для четырех отборов проб макрозообентоса в вегетационном периоде 2000 г. Видно, что функция  $D_q(q)$  является не возрастающей:  $\dots \geq D_{-1} \geq D_0 \geq D_1 \geq D_2 \dots$  Равенство достигается лишь в случае равно представленности видов.



**Рис. 2.** Вычисление значений обобщенных размерностей Ренни 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:  $\diamond - q = -1$ ;  $\circ - q = 0$ ;  $\triangle - q = 1$ ;  $\square - q = 2$

Таким образом, обобщенные размерности практически не зависят от численности сообщества и являются своеобразными структурными инвариантами однотипных систем отличающихся друг от друга размерами. *Итак, обобщенные фрактальные размерности, являющиеся инструментом мультифрактального анализа, отражают структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью, входящими в его состав видов.*

### Мультифрактальный формализм

Обсуждаемые выше обобщенные размерности Ренни 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:

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

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 макрообентоса городских озер Нижнего Новгорода 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 соответствуют отрицательным  $q$ . Они систематически короче левых. Такой вид спектров объясняется вкладом в сумму в выражении (2) видов с минимальной численностью: при больших отрицательных величинах порядка момента их вклад становится определяющим, подавляя влияние других элементов структуры.

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

Существует еще одна характерная точка

$$a_H = a(q=1) \text{ кривой } f(a): \left. \frac{d}{da} f(a) \right|_{a=a_H} = 1, \text{ в ко-}$$

торой прямая, проведенная через начало координат под углом  $45^\circ$  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  $D_1 = H/\ln N$ :

$f(a_H) = a_H = \frac{H}{\ln N}$ . 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. В свою очередь, график мультифрактального спектра (спектра сингулярностей) есть геометрическое место точек, соответствующих бесконечному набору обобщенных фрактальных размерностей, включающих, в качестве нормированных эквивалентов, все известные показатели видовой структуры сообщества.

Мультифрактальный формализм представляется серьезным инструментом при исследовании временной динамики видовой структуры биоценозов. Примером может служить анализ зоопланктонозов Чебоксарского водохранилища. Характерными особенностями

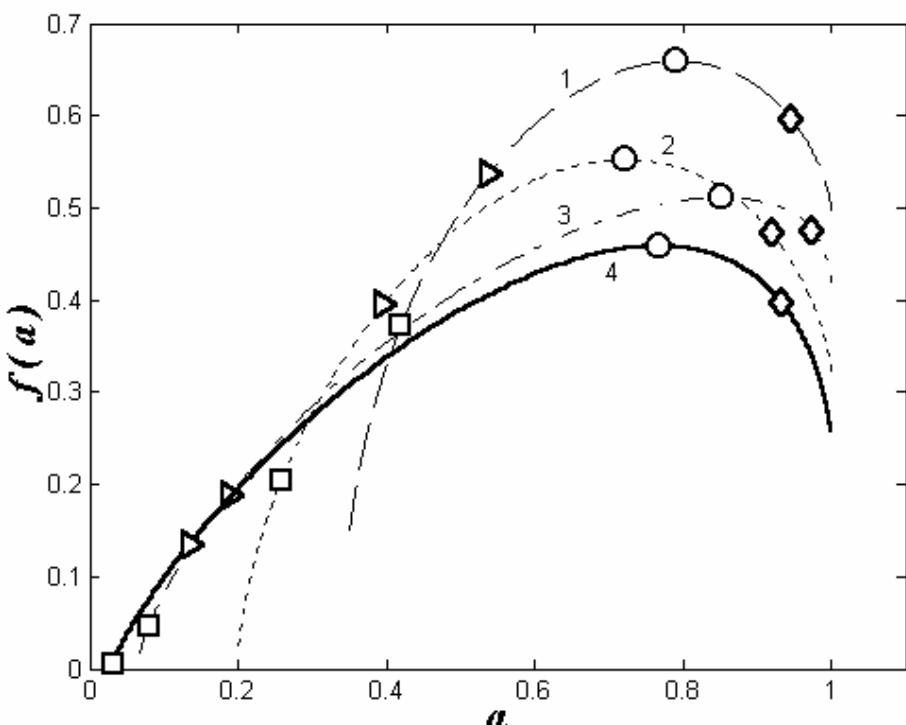


Рис. 3. Сезонная динамика мультифрактальных спектров видовой структуры сообщества макрозообентоса городских озер. По оси абсцисс:  $a$  – индекс сингулярности; по оси ординат:  $f(a)$  – спектр сингулярностей. Номера графиков отвечают взятию проб:  
1 – в мае, 2 – июне, 3 – июле, 4 - августе.

Условные обозначения фрактальных размерностей соответствующих:

◊ – представленности редких видов; ○ – видовому разнообразию по Маргалефу ( $k$ );  
 △ – видовому разнообразию по Шенону ( $H$ ); □ – видовому разнообразию по Симпсону ( $C$ )

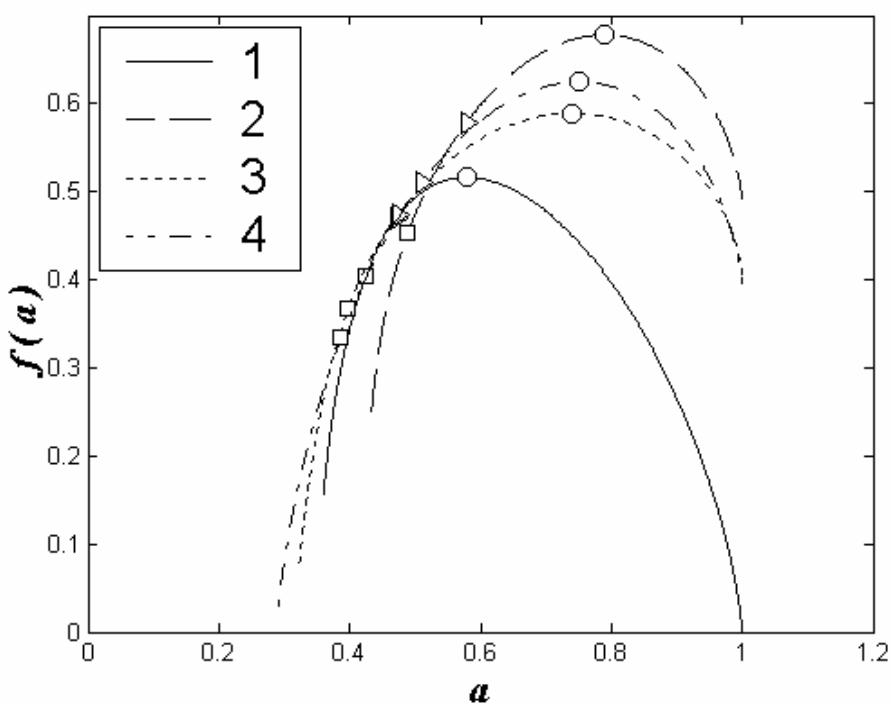


Рис. 4. Мультифрактальные спектры видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в 1979 г.:

□ – соответствуют обобщенным размерностям  $D_2$ ; △ – обобщенным размерностям  $D_1$ , ○ – обобщенным размерностям  $D_2$ ; 1 – левобережный речной участок; 2 – правобережный речной участок; 3 – левобережный озерный участок; 4 – правобережный озерный участок.

ностями Чебоксарского водохранилища являются высокий уровень водообмена и значительная разнородность водных масс на его акватории, обусловленная особенностями его формирования. Эти особенности отражаются и в разнородности зоопланктоценозов, расположенных на его акватории.

Первичные данные представляли собой численности особей различных видов в профиле, которые отбирались на восемнадцати станциях, расположенных на р. Волге на участке г. Горький – г. Чебоксары (трасса строительства водохранилища), и акватории Чебоксарского водохранилища за более чем двадцатилетний период его существования (1981–2002 гг.). Было выделено четыре зоопланктоценоза, расположенных в лево- и правобережье речной части, а также в лево- и правобережье озерной части водохранилища. Для каждого из этих ценозов были суммированы данные проб соответствующих станций и построены мультифрактальные спектры. Вид полученных спектров значительно различается для сообществ зоопланктона на разных участках водохранилища в один период времени. Значительные изменения претерпевают мультифрактальные спектры и на одном и том же участке водохранилища в разные промежутки времени.

В до водохранилищный период заметны значительные различия спектров, характеризующих лево- и правобережные сообщества зоопланктона (рис. 4), что объясняется значительной разнородностью водных масс, формирующих исследуемый водоток, и различием расположенных в этих водах сообществ зоопланктона. Правобережный водный поток, несущий окские воды и содержащий реофильный окский зоопланктон, составляет до 40% притока воды в этом сечении. Левобережный водный поток, поступающий из приплотинного плеса Горьковского водохранилища, содержит лимнофильный комплекс трансформированного планктона.

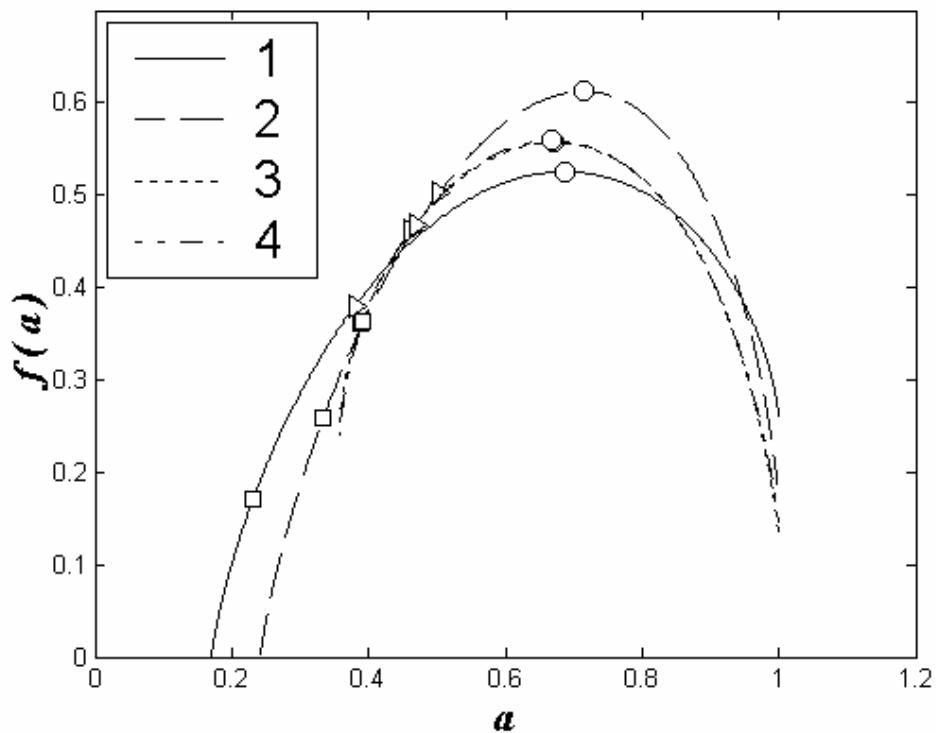
В период формирования водохранилища (1981 г. – первый год его существования) наблюдалось значительное перемешивание водных масс, что обусловило относительную однородность зоопланктоценозов озерной ча-

сти. В результате мультифрактальные спектры для сообществ лево- и правобережья озерной части водохранилища полностью совпадают. В то же время мультифрактальные спектры для сообществ зоопланктона лево- и правобережья речной части водохранилища в этот период сохраняют значительные различия (рис. 5).

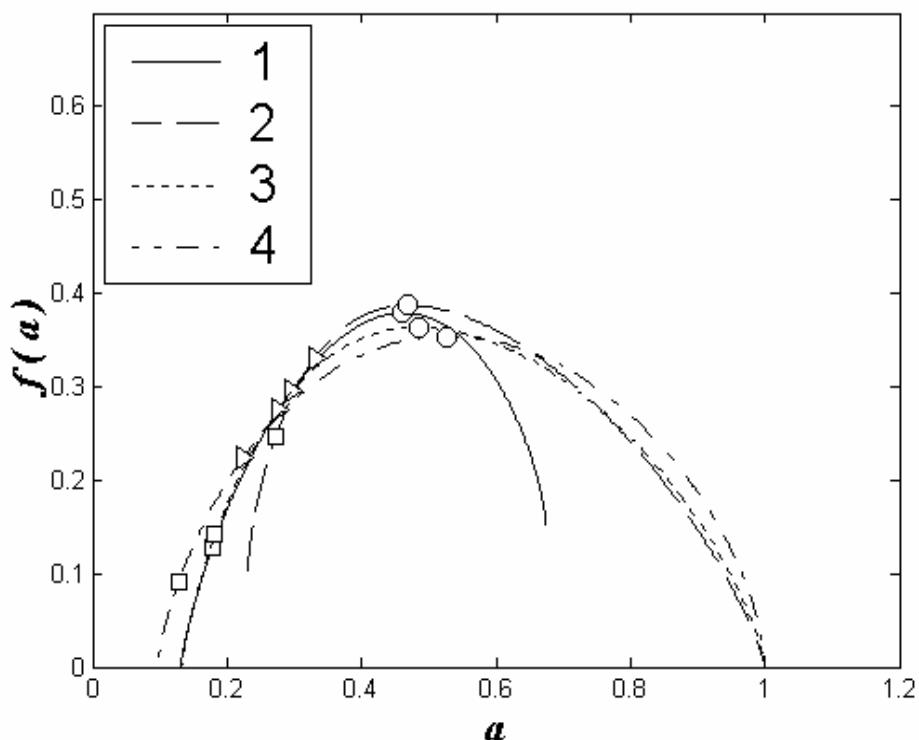
В период относительной стабилизации зоопланктона водохранилища по-прежнему существуют различия мультифрактальных спектров для сообществ лево- и правобережья речной части водоема, однако их степень уменьшается по сравнению с водохранилищным периодом. Сближение спектров для озерной части водохранилища стало менее отчетливым по сравнению с таковым в период формирования водохранилища (рис. 6).

Мы видим, таким образом, что *структурно-функциональная перестройка сообщества сопровождается изменением его мультифрактальной структуры, которая разрушается при равнопредставленности видов.*

Следует 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. Подводя итог, можно утверждать, что *мультифрактальный спектр является обобщенным геометрическим образом видовой структуры сообщества*. Дальнейшее развитие мультифрактального подхода, в частности, выявление связи между параметрами мультифрактального спектра и биотическими и абиотическими факторами, является актуальной задачей экологии.



**Рис. 5.** Мультифрактальные спектры видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в 1981 г. Обозначения как на рис. 4.



**Рис. 6.** Мультифрактальные спектры видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в 1987 г. Обозначения как на рис. 4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 2002.
1. Азовский А.И., Чертопруд М.В. Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. АН. 1997. Т. 356, № 5.
  2. Азовский А.И., Чертопруд М.В. Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59.
  3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества: В 2-х т. М.: Мир. 1989. Т. 2.
  4. Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. Фрактальная структура переколяционного кластера и пространственное распределение доминантных видов // Докл. АН. 2006. Т. 408, № 4.
  5. Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжский экол. журн. 2004. № 3.
  6. Джайллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988.
  7. Животовский Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 2.
  8. Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Розенберг Г.С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389, № 2.
  9. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980.
  10. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т компьютерных исслед.,
  11. Мазей Ю.А. О видовом богатстве сообщества как функции объема выборки // Материалы VIII Всерос. попул. семинара. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2005.
  12. Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992.
  13. Поздняков А.А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66, № 4.
  14. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.
  15. Феддер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991.
  16. Шурганова Г.В., Иудин Д.И., Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н. Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во Рыбинский дом печати, 2005.
  17. Bak P., Tang C., Wiesenfeld K. Self-organized criticality // Phys. Rev. A. 1988. V. 38.
  18. Hillebrand H., Watermann F., Karez R., Berninger U.G. Differences in species richness patterns between unicellular and multicellular organisms // Oecologia. 2001. V. 126.
  19. Pielou, E.C. Shannon's formula as measure of species diversity: its use and misuse // Amer. Nat. 1966. V. 100.
  20. Rosenzweig M.L. On continental steady states of species diversity // Ecology of Species and Communities / Eds. Cody M.L., Diamond J.M. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1975.
  21. Siemann E., Tilman D., Haarstad J. Insect species diversity, abundance and body size relationships // Nature. 1996. V. 380.

### ELEMENTS OF FRACTAL THEORIES OF THE SPECIFIC STRUCTURE OF HYDROBIOCENOSES

© 2006 D.B. Gelashvili, D.I. Iudin, G.S. Rozenberg, V.N. Yakimov

N.I. Lobachevsky Nizhniy Novgorod State University, Nizhniy Novgorod  
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

Fundamentals of the fractal theories of the specific structure of communities (in the first place species resources and species diversity) are presented in the article.