

УДК 574.5

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН САМАРСКОЙ ЛУКИ: ФРАКТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

© 2011 <sup>1</sup>Д.Б. Гелашвили, <sup>2</sup>С.В. Саксонов, <sup>2</sup>Г.С. Розенберг, <sup>1</sup>  
Д.И. Иудин, <sup>1</sup>М.С. Снегирева, <sup>1</sup>Л.А. Солнцев, <sup>1</sup>В.Н. Якимов \*

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

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

Поступила 12 августа 2008

Произведена верификация «сэмплингового» подхода при мультифрактальном анализе таксономического разнообразия родовой структуры сосудистых растений Самарской Луки.

*Ключевые слова:* мультифрактальный анализ, родовая структура, сосудистые растения, Самарская Лука.

**Gelaschvili D.B., Saksonov S.V., Rosenberg G.S., Jiudin D.I., Snegireva M.S., Solntsev L.A., Yakimov V.N. Floristic the phenomenon of the Samarskaja Luca: the fractal structure of taxonomic diversity**

Made verification "sempling" approach in multifractal analysis of the taxonomic diversity of the tribal structure of the vascular plants of Samarskaja Luca.

*Key words:* multifractal analysis, the clan structure, vascular plants, Samarskaja Luca.

## ВВЕДЕНИЕ

Термин «разнообразие» давно и прочно утвердился в научной биологической литературе в виде устойчивых словосочетаний: «биологическое разнообразие», «видовое разнообразие», наконец, «таксономическое разнообразие» и т.д. У С.И. Ожегова в «Словаре русского языка» находим: «Разнообразный – различный, неодинаковый по каким-нибудь признакам». Разнообразие можно определить и как степень различия объектов в изучаемой совокупности (Булгаков и др., 2003). Следовательно, процедура различения биологических объектов по *несходным* призна-

---

\*Гелашвили Давид Бежанович, доктор биологических наук, профессор; Саксонов Сергей Владимирович, доктор биологических наук, профессор, e-mail: svsaksonoff@yandex.ru; Розенберг Геннадий Самуилович, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН, e-mail: genarozenberg@yandex.ru; Иудин Дмитрий Игоревич, доктор физико-математических наук, доктор биологических наук, профессор; Снегирева Мария Сергеевна, кандидат биологических наук, Л.А. Солнцев Леонид Аркадьевич, кандидат биологических наук, Якимов Василий Николаевич, кандидат биологических наук

кам с одновременной группировкой по признакам *сходным* – суть единого процесса познания и упорядочивания окружающего органического мира. Так, например, термин *биоразнообразие*, в настоящее время, интерпретируется достаточно широко. Под ним понимают как совокупность конкретных параметров сообществ, флор, фаун, так и набор, богатство форм и их соотношение. Кроме того, биоразнообразие это еще и синтетическая категория, соответствующая задачам комплексных исследований в экологии, биогеографии, эволюционной теории. Таким образом, изучение и количественная оценка параметров биоразнообразия имеет не только академический интерес, но важное практическое значение, поскольку пытается дать ответ на важнейшую проблему экологии – причины и механизмы устойчивости сообществ (Чернов, 1991).

Видовая структура биотических сообществ является традиционным 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*. 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 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*.

Наконец, *таксономическое разнообразие*, в зависимости от точки зрения и «вкуса» исследователя, может быть представлено как общее число обитающих на Земле видов или просто организмов, либо, как иерархия естественных групп, распознаваемых в качестве объективно существующих таксонов разного ранга (Павлинов, 2001).

Систематику обычно определяют как науку о разнообразии организмов (Емельянов, Расницын, 1991). Система представляет собой итог упорядоченного распределения описанных объектов в соответствии с теоретическими представлениями об алгоритме этого упорядочивания, или классификации. Таким образом, классификация не только итог упорядочивания, но и инструмент систематики. Предметом систематики является структура биоразнообразия, изучаемая с помощью методологического (таксономия) и лингвистического (таксономическая номенклатура) аппаратов, а также происхождение биоразнообразия – эволюционная теория и филогенетика (методология конкретных филогенетических исследований) (Расницын, 1987).

Принцип объединения организмов по сходству был выработан на заре развития научной систематики, в XVIII в., и связан с именем К. Линнея. С этого времени единицы классификации, впоследствии названные таксономическими группами, или таксонами, объединяются в систему по иерархическому принципу. Такая иерархия имеет определенное фиксированное число основных рангов (вид, род, семейство, отряд или порядок, тип или филум, царство), при этом, чем выше ранг, тем меньше в нем таксонов соответствующего ранга.

Через 100 с лишним лет после К. Линнея Ч. Дарвином был сформулирован принцип единства происхождения (монофилия) входящих в таксон видов, получивший признание после триумфа дарвиновских идей эволюционного развития путем дивергенции.

Предложенный О. Декандалем в 1813 г. термин *таксономия* относят к разделу систематики, посвященному принципам, методам и правилам классификации. В этом случае систематика трактуется в расширенном варианте как наука о *разнообразии организмов и взаимоотношениях между ними*. Основная задача таксономии – создание рационального учения о таксономических категориях (рангах) и их соподчинении (иерархии), которое позволит построить *естественную классификацию (или систему) организмов*: ее разработка составляет основную задачу классической биологической систематики.

Как известно, в процессе познания окружающего мира любая научная дисциплина проходит три основных этапа своего развития: *описательный*, или инвентаризационный, *концептуально-теоретический* (при котором происходит выдвигание представлений о структуре и функционировании исследуемых систем) и этап *математизации* этих представлений (т.е. их формализация на наиболее точном и строгом на сегодняшний день языке математики) (Розенберг, 2005). С этой точки зрения экология – не исключение: эколог хочет знать, какие экосистемы его окружают, сколько их, как они устроены и функционируют, как экосистема ограничена в пространстве, каковы пути конструирования искусственных экосистем с заданными свойствами, как управлять продуктивностью экосистем с максимальной выгодой и т.д. Из перечисленных трех этапов становления экологии как научной дисциплины можно считать, что первый – инвентаризационный – в первом приближении, в основном завершен, второй – концептуально-теоретический – находится в стадии расцвета, а вот третий – формально-теоретический – только переживает свое становление. В рассматриваемом контексте *теоретическую экологию* можно определить как биологическую дисциплину (раздел *теоретической биологии*), изучающую формализацию закономерностей структуры и функционирования экосистем.

В свою очередь, теоретическая биология в естественнонаучном аспекте – раздел общей биологии, изучающей идеализированные (в известной степени абстрактные) биологические системы различных *уровней биологической иерархии*, связанные с ними понятия, концепции, целостные характеристики, законы. В зависимости от принадлежности биологических объектов к тому или иному уровню иерархии, методами теоретической биологии выступают методы физико-химического и (или) системного подхода с математической формализацией получаемых закономерностей. Структура теоретической биологии представляется составленной из «частных» теорий по отдельным областям биологического знания, так или иначе (например, иерархически или нет) связанными в общую систему. Задачей теоретической биологии можно определить нахождение специфических законов структурно-функциональной организации биологических систем разных уровней биологической иерархии в изменении их целостных характеристик в процессе развития с целью объяснения наблюдаемых в природе феноменов.

Целью настоящей работы является рассмотрение проблемы таксономического разнообразия как фрактального объекта, с учетом накопленного нами опыта фрак-

тального анализа видового разнообразия (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2004, 2006, 2007). Предпосылками к подобному подходу послужили работы с разной степенью подробности и аргументированности декларирующих (Пузаченко, Пузаченко, 1996; Поздняков, 2005) или обосновывающих (Burlando B., 1990; 1993) таксономическое разнообразие с позиций фрактальной геометрии. Общим для этих работ является то, что авторы в своих теоретических построениях отталкиваются от правила (закона) Виллиса, описывающего ранговым распределением взаимосвязь между числом таксонов и их объемом (Willis, 1940; Майр, 1971; Численко, 1977; Кафанов, Суханов, 1981; Филиппов, 1984; Поздняков, 2005 и др.).

## ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Самарская Лука представляет собой излучину Волги в среднем течении общей площадью свыше 1,5 тыс. км<sup>2</sup> (Рощевский, 1996), образующую как бы полуостров. С трех сторон она ограничена акваториями Саратовского (долина Волги) и Куйбышевского (долина Волги и ее притока Усы) водохранилищ. Центральная и южная части полуострова уплощены, представляют собой пологонаклонное плато с абсолютными отметками от 150 до 200 м над уровнем моря, со слабым падением пластов с севера на юг, густо изрезанное многочисленными древними долинами. Северная часть представляет собой горный массив, известный под названием Жигули, или Жигулевские горы, где абсолютные отметки достигают 370 м над уровнем моря (Саксонов, 2006).

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

При разработке флористического районирования Самарской Луки основополагающим было принято ландшафтное районирование (Мельченко, 1990а, 1990б, 1991), так оно учитывает литогенную основу, почвенный покров и биоту (Саксонов, 1996б). На Самарской Луке выявлено семь *элементарных флористических районов*, границы которых совпали с соответствующими ландшафтами: Жигулевский (Ж), Винновский (Вин.), Александровский (А), Переволокско-Усинский (П.-У.), Шелехметский (Ш), Волжский (Вол.), Рождественский (Р). Главным критерием выделения элементарных флористических районов послужил анализ видового состава флоры Самарской Луки и особенности распространения некоторых ее элементов – эндемичных, реликтовых, редких и малочисленных видов (Саксонов, 1996б). Согласно уровням организации флористических комплексов, уровню конкретной флоры или элементарному флористическому району соответствует уровень ландшафтной организации – ландшафт (Лукичева, Сабуров, 1969; Саксонов, 2001). Таким образом, можно предположить, что на территории Самарской

Луки различаются семь конкретных флор. Количественная оценка степени различия флор с точки зрения их пространственного разнообразия была проведена с помощью параметра  $z$  Престона (Preston, 1962). Престон теоретическим путем установил критическую или пороговую величину  $z = 0.27$ . При значении  $z > 0.27$  сравниваемые флоры являются изолированными. Анализ показал, что почти все районы Самарской Луки различны между собой настолько, что могут называться конкретными флорами. Не достигает названного числового порога лишь различие между Переволокско-Усинским и Александровским районами, причем разница между Переволокско-Усинским и Винновским достаточно велика ( $z = 0.35$ ). Видимо, граница проходит через Александровский флористический район. Следовательно, на территории Самарской Луки можно наблюдать шесть районов, которые могут быть названы конкретными флорами.

Таким образом, Самарская Лука по флористической структуре представляет собой очень неоднородное образование. На ее территории только шесть флористических районов могут быть названы конкретными флорами. Седьмой флористический район – Александровский – представляет собой «пограничный» по отношению к соседним с ним Переволокско-Усинским и Винновским районам (Саксонов, 2006). Группы сухопутных и прибрежно-водных районов показывают между собой достаточную степень различия, чтобы называться изолятами, т.е. «...экологическими сообществами с более или менее отчетливо выраженными границами» (Уилкоккс, 1983 : 117).

## ПРАВИЛО ВИЛЛИСА

Как уже указывалось выше, большинство авторов при анализе таксономического разнообразия опирается на правило (закон) Виллиса, аппроксимирующее взаимосвязь между числом таксонов и их объемом ранговым распределением. Напомним, что ранговое распределение представляет собой преобразованный вектор численностей: наиболее обильной группе присваивается первый номер, следующей по численности группе – второй и так далее до наименее обильной группы, номер которой совпадает с общим числом анализируемых групп. Известно, что исторически ранговые распределения обычно связывают с именем итальянским экономиста и социолога В.Парето (т.н. принцип Парето). Принцип Парето гласит, что небольшая доля причин, вкладываемых средств или прилагаемых усилий, отвечает за большую долю результатов, получаемой продукции или заработанного вознаграждения. Часто принцип Парето называют принципом 80/20 (или, что не принципиально, 20/80). Действительно, 20% ассортимента продукции дают обычно 80% общего объема продаж в денежном выражении; 20% преступников совершают 80% преступлений; 80% всех ложных тревог при срабатывании противоугонной сигнализации вызывается 20% возможных причин и т.д. Принцип 80/20 говорит о том, что если мы изучим и проанализируем два набора данных, относящихся к причинам и результатам, то, скорее всего мы получим картину несбалансированности. Численно этот дисбаланс может составлять 65/36, 70/30, 95/5 или принимать любые другие значения. При этом сумма двух чисел в подобных соотношениях не обязательно должна быть равна 100.

Широкую известность приобрел частный случай распределения Парето, изученный профессором Гарвардского университета Дж.К. Ципфом (1949), который

показал, что если взять достаточно длинный текст или группу текстов (например, все пьесы Шекспира), то в нем распределение слов по частоте их встречаемости в тексте также подчиняется распределению Парето.

Распределение Парето, равно как и упоминаемые в литературе и отличающиеся деталями распределения Ципфа, Ципфа-Парето и Ципфа-Парето-Мандельброта, достаточно просто описывается математически. Так как в двойных логарифмических координатах оно представляет собой прямую, то, например, для модели распределения богатства среди населения отдельной страны, уравнение можно записать в следующей форме

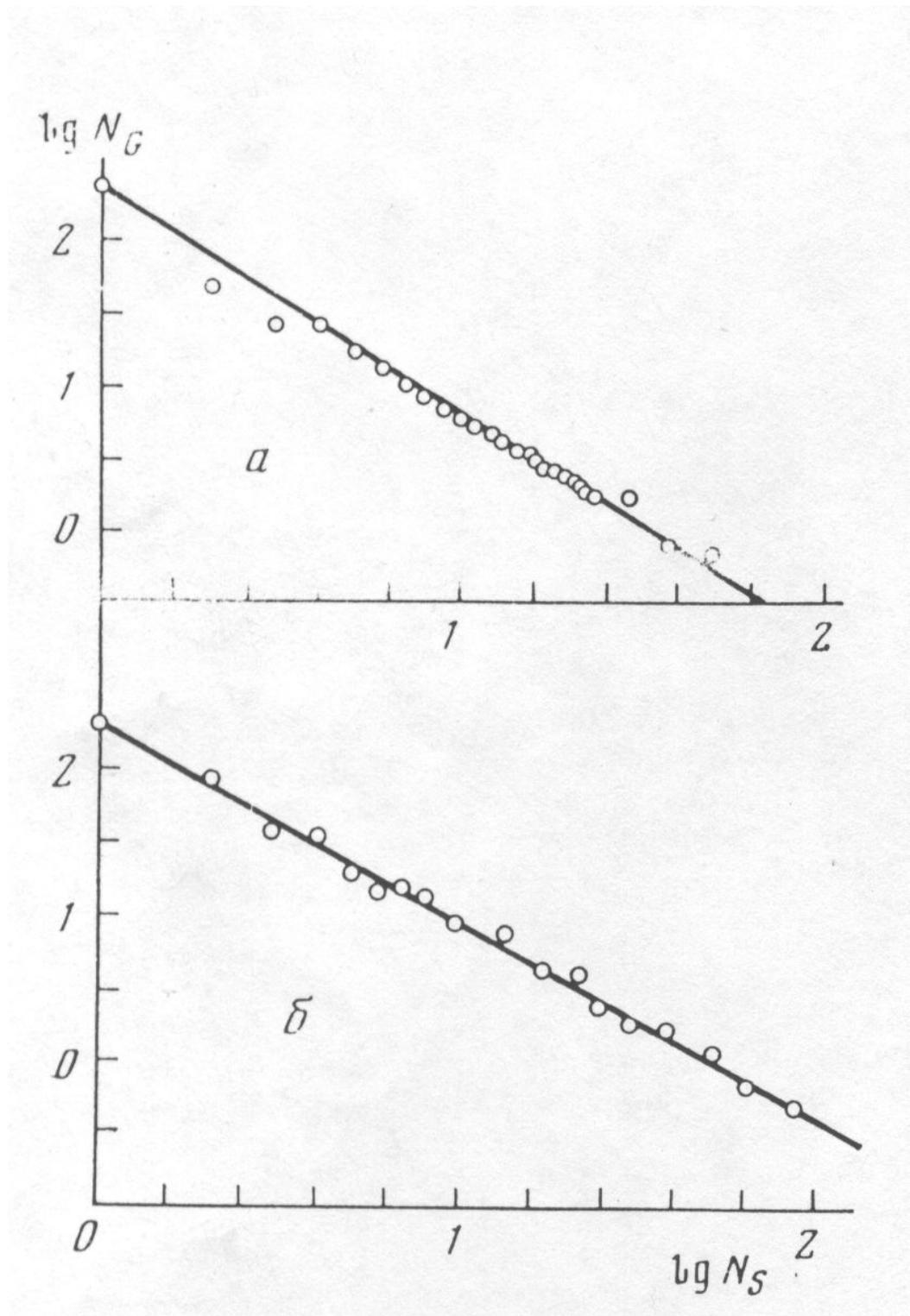
$$\ln M(i) = a - b \cdot \ln i,$$

где  $i$  - ранг социальной группы;  $M(i)$  - финансовые ресурсы, находящиеся в распоряжении этой группы;  $a$  и  $b$  - константы. Потенцируя это выражение, получим уравнение

$$M(i) = A \cdot i^{-b}.$$

Величина  $A$  в этом уравнении есть доля богатства, находящегося в распоряжении первой по рангу группы. Величина  $b$  - тангенс угла наклона прямой - характеризует степень неравенства распределения богатств. При  $b \rightarrow \infty$  - практически все национальное достояние находится в распоряжении первой по рангу группы. Если  $b \rightarrow 0$ , то богатство примерно поровну распределено между всеми социальными группами. В экологии ранговые распределения под названием «кривые доминирования-разнообразия» по обилию того или иного вида характеризуют его успешность в конкуренции с другими видами за имеющийся в экосистеме ограниченный ресурс (Motomura, 1932; MacArthur, 1960; Федоров, 1978; Рябко и др., 1978). 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, сформулировано правило экологической неаддитивности и разработан способ перевода ранговых распределений в зависимости числа видов в сообществе от числа организмов, названные функциями экологической неаддитивности.

В контексте таксономического разнообразия правило Виллиса связывает число таксонов и их объем, например небольшое число родов, представлено большим числом видов, тогда как большинство родов включают один-два вида (Willis, 1940; Майр, 1971; Численко, 1977; Кафанов, Суханов, 1981; Филиппов, 1984; Поздняков, 2005 и др.). Правило Виллиса, в большинстве случаев, справедливо для таких таксономических категорий, как виды, роды, отряды (порядки), тогда как для классов, типов и царств, в силу их малочисленности, подобные зависимости являются статистически некорректными. В качестве примера приведем зависимость «число родов - число видов» в билогарифмических координатах (рис. 1) из работы Willis (1940). В натуральных координатах графическая зависимость между числом таксонов и их объемом изображается т.н. «вогнутой кривой систематиков», т.е. «распределением Парето или Ципфа», синонимом которым Мандельброт (2002) считает термин «асимптотически гиперболическое распределение».



**Рис. 1. Число родов  $N_G$  в зависимости от содержащихся в них видов  $N_S$  (по Willis, 1940):**

*a* – семейство мареновых (Rubiaceae); *б* – семейство листоедов (Chrysomelidae). Ось абсцисс –  $\lg N_S$ , ось ординат –  $\lg N_G$  (цит. по Кафанов, Суханов, 1981)

Отношение специалистов к правилу Виллиса колеблется от категорического отрицания (Кафанов, Суханов, 1981) до сдержанного оптимизма с элементами фрактальной фразеологии (Поздняков, 2005). Рассмотрим эти крайние точки зрения подробнее. Критика правила Виллиса Кафановым и Сухановым (1981 : 349) сводится к отрицанию его биологического смысла, авторы полагают: «... тот факт, что результаты таксономических исследований удовлетворительно описываются законом Ципфа, свидетельствуют, по нашему мнению, что объем надвидовых таксонов главным образом определяется соображениями удобства». К такому выводу авторы приходят, отталкиваясь от основной теоретической предпосылки в своей работе: «... учитывая таксономическую и информационную равноценность видов одного рода, количество информации  $h$ , содержащейся в данном роде, с точностью до линейных преобразований может быть аппроксимировано формулой Хартли (частный случай уравнения Шеннона):

$$h = \ln N,$$

где  $N$  – число видов в роде».

Действительно, энтропия Р. Хартли задает максимально возможную неопределенность в системе из  $N$  ячеек для двухбуквенного алфавита равную  $N$  бит при равной вероятности ( $p = const$ ) их появления. Однако, если вероятности появления символов в сообщении не равновероятны, то для вычисления средней неопределенности используется информационная энтропия К. Шеннона. Вряд ли можно согласиться с мнением Кафанова и Суханова, что в «книге природы» частота встречаемости символов – «видов» – равновероятна. Следовательно, основной вывод авторов о субъективизме в обосновании объемов надвидовых таксонов, базируется на некорректной исходной посылке.

Безусловно, более перспективным и продуктивным является высказанное Поздняковым (2005) предположение о фрактальности Естественной системы, понимаемой как упорядоченная совокупность таксонов. Естественная система, по мнению автора, и представляет собой биологическое разнообразие, и с этим трудно не согласиться. К сожалению, попытка автора подвести под высказанный тезис некоторое теоретическое обоснование представляется неудачной. Дело даже не в отсутствие математического базиса, а, скорее, в эклектичности рассуждений о топологических и фрактальных размерностях.

Особо следует остановиться на работе Пузаченко и Пузаченко (1996), в которой авторы, по-видимому, первыми в отечественной литературе в середине 1990-х гг. акцентировали внимание на аспектах самоподобия в контексте биоразнообразия на примере таксономической структуры классов *Aves* и *Mammalia*. К сожалению, эту попытку удачной назвать нельзя в силу следующих причин. Во-первых, непонятно, на базе каких мультифрактальных множеств авторы развивают декларированный ими «иконографический» подход. Семантика – это изучение смысла и значения конструкций формализованного языка теории. Для того чтобы говорить о мультифрактальности или хотя бы самоподобии конструкций формализованного языка, необходимо, как минимум, ввести соответствующую метрику. Авторы, однако, предлагают читателям лишь информационную меру, вообще говоря, далекую от семантики.

Далее, отождествляя в пределе роста числа независимых реализаций два различных подхода к изучению семантики биоразнообразия – термостатистический

(вольный авторский симбиоз понятий термодинамический и статистический) и иконографический, авторы допускают существенную ошибку. Дело в том, что фрактальные структуры принципиально не являются и не могут являться состояниями термодинамического равновесия рассматриваемых систем. Они являются следствием сложнейшей нелинейной динамики открытых систем, где медленно изменяющаяся внешняя энергетическая накачка уравновешена процессами быстрой внутренней диссипации.

В рассматриваемом плане гораздо более продвинутыми являются работы Burlando (1990, 1993), которые, видимо, были неизвестны Позднякову. Burlando (1990) изучал ранговые распределения 44 списков видов, включающих следующие группы организмов: микроорганизмы, грибы, растения, насекомые, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие. Как и требует правило Виллиса, распределения имели гиперболический вид в натуральных координатах и линейный характер с отрицательными наклонами в билогарифмических координатах. Burlando полагает, что значения наклонов (по модулю) соответствуют фрактальной размерности  $D$  таксономических групп, при этом, значение размерности является характерным для разных таксономических групп (и групп разного систематического уровня). Так, значение размерности  $D$  больше для морских организмов по сравнению с наземными. Для позвоночных значение  $D$  выше, чем для беспозвоночных. При этом для морских рыб  $D > 2$ , в то время как птицы и млекопитающие имеют значения  $D = 1.66 - 1.67$ . Наконец, у амфибий и рептилий отмечены самые низкие значения фрактальной размерности  $D$ . При обсуждении этих результатов вполне уместно привести точку зрения Мандельброта (2002 : 475) относительно асимптотически гиперболических распределений: «...данные, которыми нам приходится оперировать, представляют собой весьма разнородную смесь. Поэтому распределение данных является результатом совместного действия базового фиксированного «истинного распределения» и в высшей степени изменчивого «фильтра». ...я отмечаю, что асимптотически гиперболические распределения с  $D < 2$  очень «крепки» в этом смысле, т.е. многие самые разнообразные фильтры практически не изменяют их асимптотического поведения. С другой стороны, почти все прочие распределения таким свойством не обладают. Следовательно, гиперболическое истинное распределение *можно* наблюдать всегда: всевозможные наборы искаженных данных предполагают одно и то же распределение с одинаковым показателем  $D$ . При попытке применить тот же подход к большинству других распределений мы получим «хаотически» несовместимые результаты. Иными словами, практической альтернативой асимптотически гиперболическому распределению является не какое-то другое распределение, но «хаос». Таким образом, значения  $D < 2$  является верификацией истинности гиперболической формы рангового распределения таксономического разнообразия.

Кроме того, по мнению Burlando, значение  $D$  для разных таксономических категорий может служить отражением их эволюции. Так высокое значение размерности  $D > 2$  для морских рыб можно объяснить резким увеличением их таксономического разнообразия в кайнозое. У тетрапод более низкие значения  $D$  для амфибий и рептилий, по сравнению с птицами и млекопитающими, объясняются разными путями адаптивной радиации этих групп в пост-мезозойский период.

Таблица 1

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

<i>Элементарный флористический район</i>	<i>Число родов</i>	<i>Число видов</i>
Жигулевский (Ж)	366	815
Винновский (ВИН)	357	778
Александровский (АЛЕ)	358	744
Переволокско-Усинский (ПЕУ)	323	654
Шелехметский (ШЕЛ)	240	460
Рождественский (РОЖ)	355	731
Волжский (ВОЛ)	276	531
<b>Самарская Лука в целом</b>	<b>505</b>	<b>1302</b>

Несомненный интерес представляет применение фрактального подхода к анализу эволюционных процессов. Burlando (1993) при анализе таксономии ископаемых остатков, филогенетических систематик и сравнении разных уровней таксономической иерархии обнаружил, что частотное распределение субтаксонов в таксонах, описывается гиперболической кривой, тем самым, подтверждая фрактальную модель.

Рассмотрим результаты применения правила Виллиса к анализу таксономического разнообразия флоры Самарской Луки, включающей 1302 вида сосудистых растений, принадлежащих к 505 родам (табл. 1). В данном случае речь идет об экстенциональном по Баку и Халлу (Buck, Hull, 1966) определении таксона родового ранга, т.е. эмпирическом определении объема таксона путем указания (перечисления) содержащихся в нем видов (табл. 2).

Таблица 2

**Количественные соотношения таксономических категорий видового и родового рангов сосудистых растений Самарской Луки**

Категории	Число таксонов																	
	1	1	1	1	3	3	2	4	4	3	9	9	8	14	34	43	98	267
<b>Род</b>	1	1	1	1	3	3	2	4	4	3	9	9	8	14	34	43	98	267
<b>Вид</b>	41	19	17	16	15	14	13	12	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1

Для флоры Самарской Луки зависимость между числом таксонов и их объемом удовлетворительно описывается степенной функцией, график которой имеет вид «вогнутой кривой систематиков» в обычных и билогарифмических координатах (рис. 2), подтверждая справедливость правила Виллиса (ср. с рис. 1).

Заметим, что формально указанные выше зависимости не являются ранговыми распределениями в каноническом виде, поскольку по оси абсцисс отложены не ранги, а число видов, входящих в тот или иной род. Для построения ранговых зависимостей преобразуем данные табл. 2 таким образом, что наиболее обильный род *Carex*, состоящий из 41 вида, получает первый ранг и т.д. (табл. 3). Полученные ранговые распределения в натуральных и полулогарифмических координатах также не противоречат правилу Виллиса (рис. 3).

Не вдаваясь в подробности биологической содержательности ранговых распределений, рассмотренных ранее разными авторами (Motomura, 1932; MacArthur, 1960; Федоров, 1978; Рябко и др., 1978; Willis, 1940; Майр, 1971; Численко, 1977; Левич, 1980; Кафанов, Суханов, 1981; Филиппов, 1984; Поздняков, 2005 и др.), отметим, что, несмотря на широкое применение, метод ранговых распределений достаточно уязвим с точки зрения статистической обоснованности. В.Н.Максимов в совместной работе с Н.Г. Булгаковым и А.П. Левичем (Булгаков и др., 2003) весьма подробно анализирует pro et contra применения ранговых распределений в их каноническом виде.

Таблица 3

**Ранговое распределение числа родов ( $N_G$ ) сосудистых растений Самарской Луки по числу входящих в них видов ( $N_S$ )**

Номер ранга рода	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Число видов, входящих в род	41	19	17	16	15	14	13	12	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1

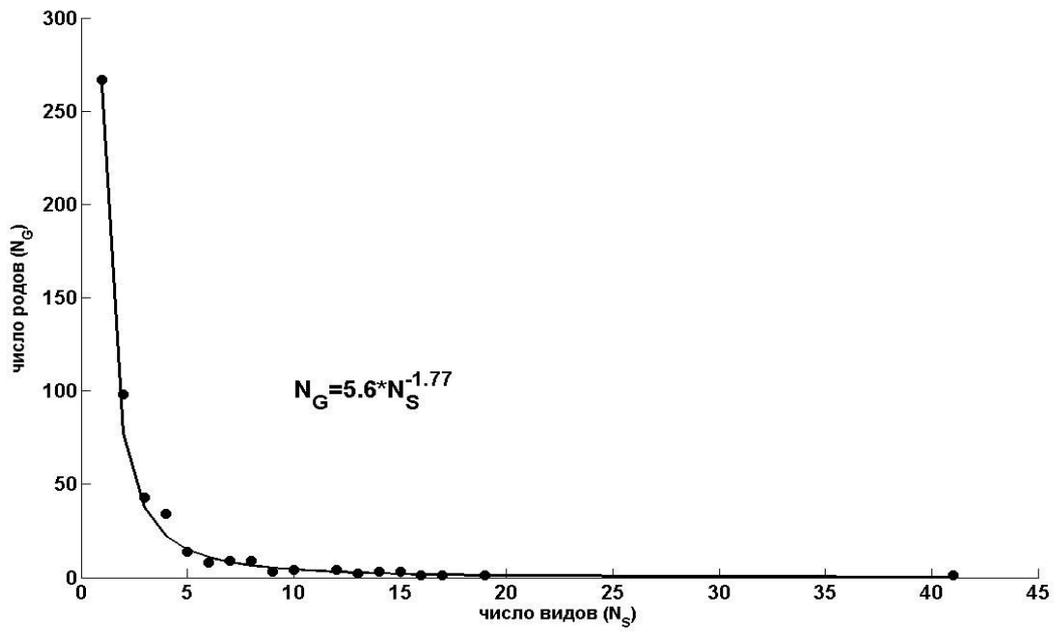
Основные замечания и претензии сводятся к следующему. На каком основании первый ранг приписывается наиболее обильной группе? Более естественным явилось бы ранжировать группы по возрастанию их обилия, как это принято при построении ранговых статистик.

Кроме того, поскольку ранги откладывают по оси абсцисс, то в силу устойчивой математической традиции это означает, что ранг рассматривается как независимая переменная, а обилие соответствующей группы как зависимая переменная. Однако, очевидно, что ранг определяется самим исследователем в зависимости от обилия группы.

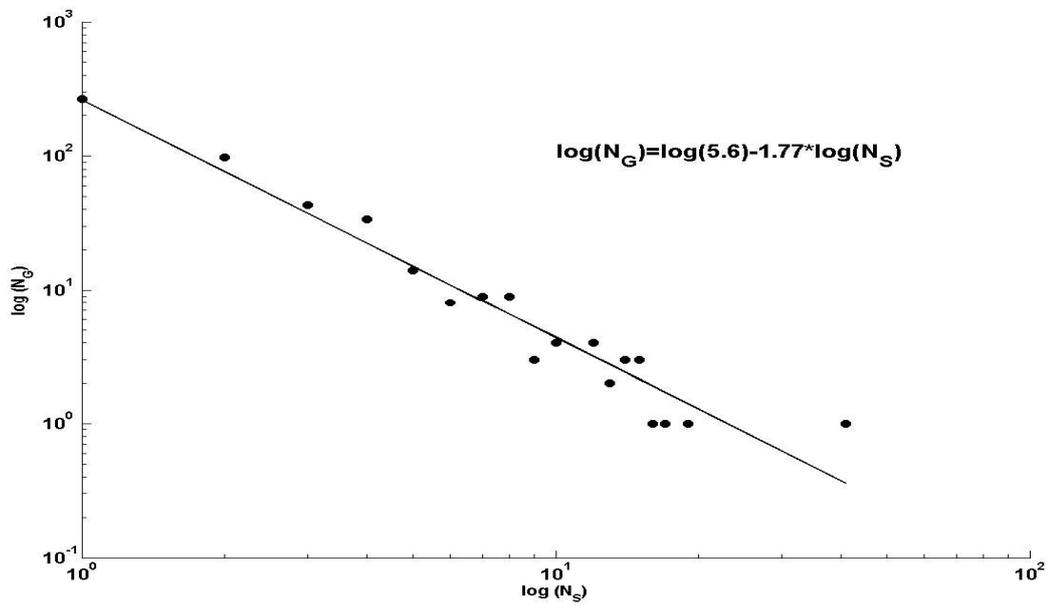
Наконец, более серьезные претензии могут быть предъявлены к правомерности применения регрессионного анализа для получения уравнения связи между обилием группы и его рангом. Одно из требований к переменным, предусмотренное теорией регрессионного анализа заключается в том, что независимая переменная должна быть детерминированной и непрерывной величиной, что не выполняется для дискретных рангов. К сожалению, нельзя не согласиться с выводом автора, что в подавляющем большинстве случаев применения регрессионного анализа к экспериментальным данным экологических исследований, теоретические требования к переменным не выполняются.

Подводя итог критическому анализу ранговых распределений В.Н. Максимов (Булгаков и др., 2003 : 168) указывает, что «...ранговые распределения в их традиционной форме являются, по сути, обычными эмпирическими функциями распределения, только построенными, так сказать, «задом наперед»...».

Ранговые распределения и «вогнутые кривые систематиков» фиксируют лишь «статический таксономический портрет» сообщества и не дают ответа на вопрос: как будет изменяться число родов по мере того, как в сообществе будут находиться

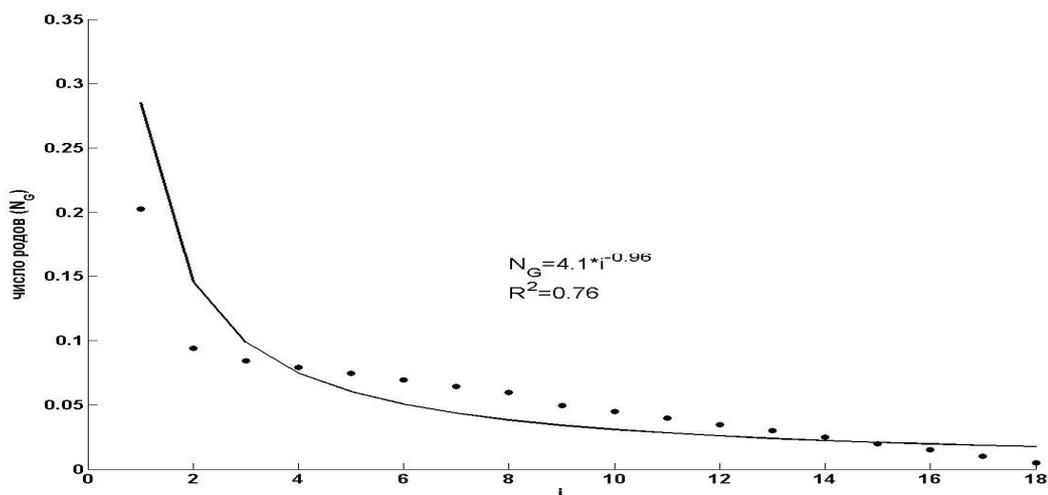


а

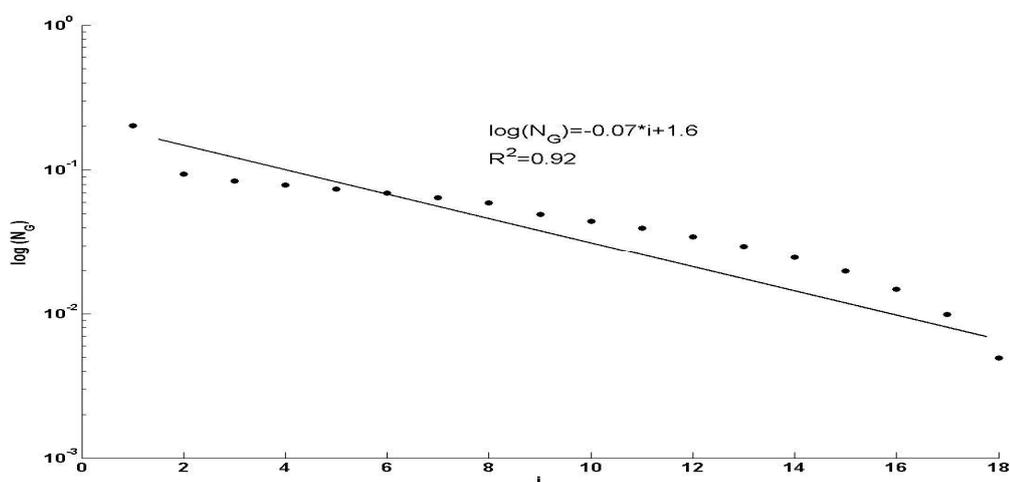


б

Рис. 2. Зависимость числа родов ( $N_G$ ) сосудистых растений Самарской Луки от числа содержащихся в них видов ( $N_S$ ) в натуральных (а) и билогарифмических (б) координатах



а



б

**Рис. 3. Ранговое распределение числа родов ( $N_G$ ) сосудистых растений Самарской Луки в зависимости от числа содержащихся в них видов ( $N_S$ ) в натуральных (а) и полулогарифмических (б) координатах (i - номер ранга)**

(встречаться) новые виды? Напомним, что в рамках экстенциональной характеристики таксона, его объем фактически ограничивается лишь теми видами, которые реально известны систематику (Шаталкин, 1995). В тоже время, выяснение закономерности, которой подчиняется рост числа родов при увеличении числа видов, т.е. «динамический таксономический портрет» может оказаться полезным при анализе структурно-функциональной организации сообщества, в том числе и в прогностическом плане.

Напомним, что признание фрактальной организации видовой структуры биотического сообщества, можно считать свершившимся фактом (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2004, 2006, 2007). С физической точки зрения это вполне естественно, поскольку сильно неравновесные системы, так и или иначе связанные переносом интенсивных потоков вещества, энергии, заряда обладают имманентной

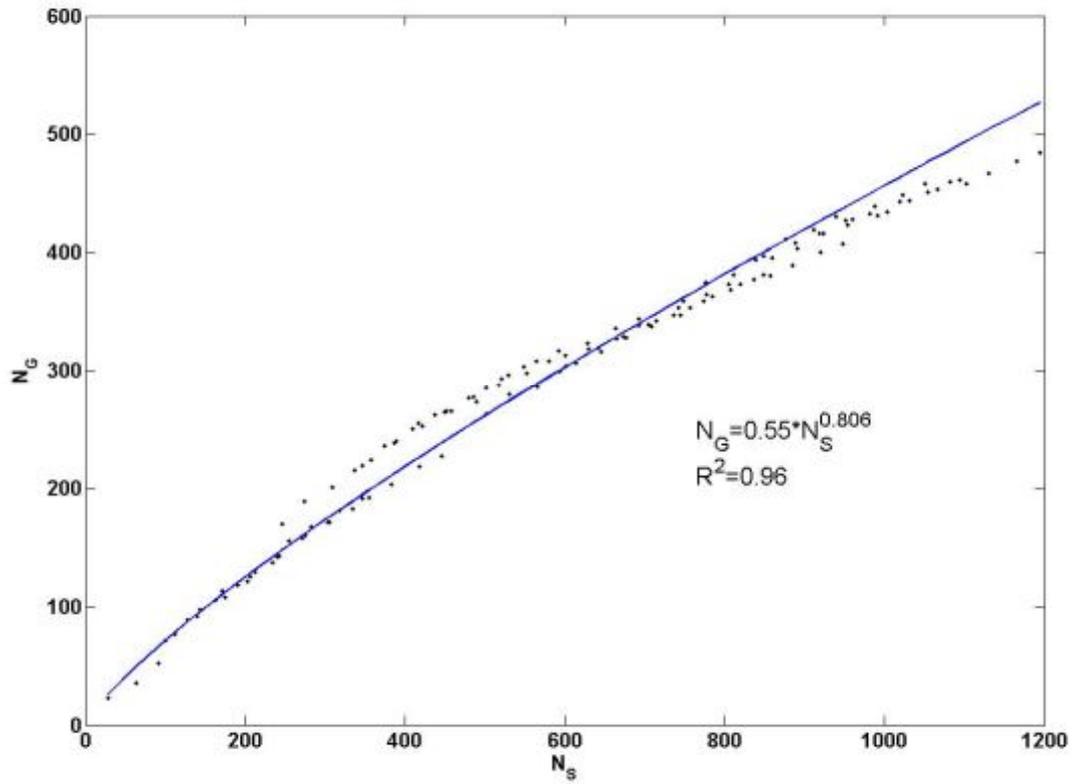
структурной универсальностью и являются фракталами. Потоки энергии и вещества, проходящие через открытые системы, обеспечивают возникновение в них эффектов самоорганизации – образования макроскопических диссипативных структур. Эти структуры очень часто демонстрируют в широком диапазоне параметров пространственно-временной 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) (Bak et al., 1988). Самоорганизованная критичность 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 флуктуаций с появлением фракталов в конфигурационном пространстве нелинейной распределенной системы при кинетическом фазовом переходе. Все это в полной мере относится к биоэкологическим системам (Иудин, 2006). Более того, постановка вопроса о фрактальной структуре биотического сообщества является вполне логичной и в контексте дискуссии о видовом насыщении сообществ (Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989 др.). Именно степенной закон, не предполагающий насыщения функции  $f(x)$ , учитывает вклад редких видов, или видов с «единичной численностью» (Rozenzweig, 1975), не противоречит «правилу экологической неаддитивности» Левича (1980) и, наконец, дает возможность применить фрактальный формализм для характеристики видовой структуры сообщества.

Мы полагаем, что вышеприведенная точка зрения относительно фрактальной природы видového разнообразия биотического сообщества в полной мере относится и к «таксономическому разнообразию», поскольку последнее должно реально отражать природную структурную иерархию биологических систем разного ранга, т.е. уже упоминавшуюся Естественную систему (Поздняков, 2005). Однако, в отличие от Позднякова (2005), опирающегося при обосновании Естественной системы как фрактала на структурное подобие, выражающиеся в ранговых распределениях таксонов по их объему, либо дифференциальных признаков по частоте их использования, а так же других авторов, использующих косвенную аргументацию (Burlando B., 1991, 1993; Пузаченко, Пузаченко, 1996), мы намерены провести исследование прямых доказательств фрактальной структуры таксономического разнообразия на основе классических представлений фрактальной геометрии и мультифрактального анализа (Федер, 1991; Мандельброт, 2002; Иудин, 2006).

## **ФРАКТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ САМАРСКОЙ ЛУКИ**

При знакомстве с фракталами, центральной оказывается формообразующая идея самоподобия, суть которой сводится к репликации фрагмента структуры в ее целое при воспроизведении свойств целого в каждом фрагменте. Ранее нами были разработаны методологические основы фрактальной теории видовой структуры

а



б

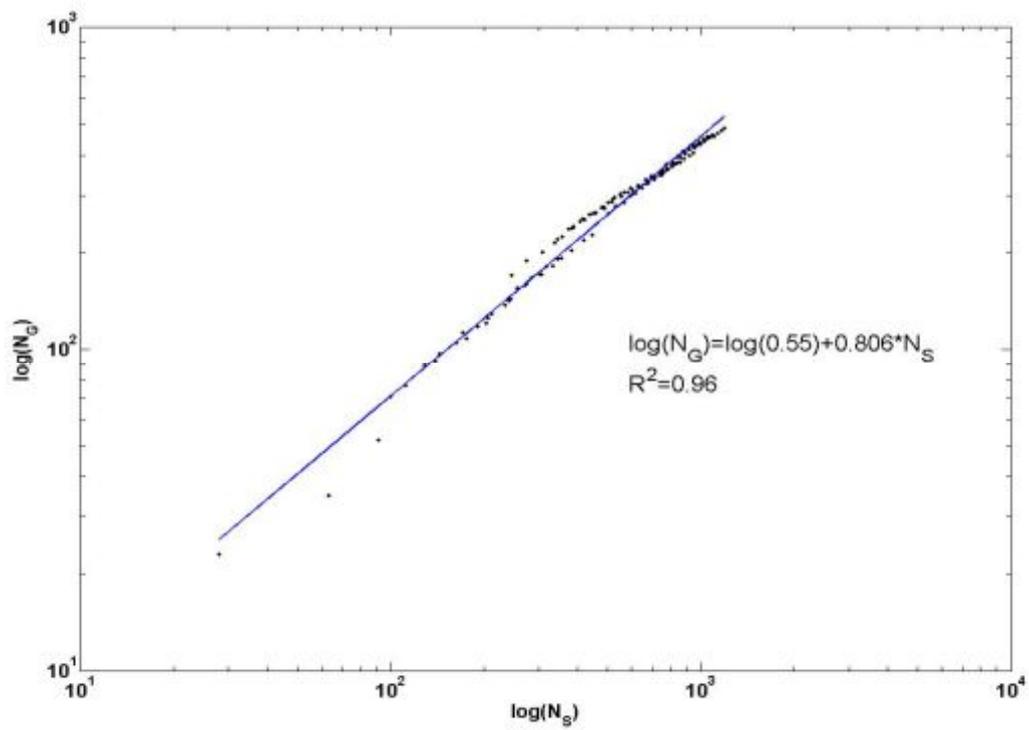


Рис. 4. Графики накопления числа родов сосудистых растений Самарской Луки при увеличении видового богатства в натуральных и билогарифмических координатах

Таблица 4

**Накопления числа родов сосудистых растений Самарской Луки  
при увеличении видового богатства**

<b>Кумулятивное накопление видов</b>	267	463	592	728	798	846	909	981	1008	1048	1096	1122	1164	1209	1225	1242	1261	1302
<b>Кумулятивное накопление родов</b>	267	365	408	442	456	464	473	482	485	489	493	495	498	501	502	503	504	505
<b>Число видов в роде</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	13	14	15	16	17	19	41

сообщества (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2004, 2006, 2007; Якимов и др., 2005; Иудин, 2006; Якимов, 2007), что позволило адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований и для анализа фрактальной структуры таксономического разнообразия. С математической точки зрения, фрактальный объект оказывается инвариантным (демонстрирует скейлинг, или масштабную инвариантность) относительно масштабных изменений (растяжений и сжатий) пространства. Так, например, при фрактальном анализе видовой структуры сообщества математическим выражением этого факта (скейлинга) является степенная зависимость числа видов ( $S$ ) от численности ( $N$ ) сообщества

$$S = N^k, k = \frac{\ln S}{\ln N}, \quad (1)$$

где  $0 \leq k \leq 1$  – предлагается Маргалефом (1992) рассматривать как индекс разнообразия. Выражение (1) эквивалентно утверждению о самоподобии системы. Оно показывает, что структура сообщества инвариантна относительно преобразования его численности, выступающей в данном случае эквивалентом масштаба. Следует отметить, что все алгоритмы расчета фрактальной размерности основаны на степенных законах. Такого рода зависимости характерны для фракталов и являются математическим выражением их свойства самоподобия. Однако это свойство у реальных природных фракталов выполняется лишь на некотором конечном характерном диапазоне масштабов, вне этого диапазона самоподобие и фрактальные свойства пропадают.

Для таксономического разнообразия, рассматриваемого в координатах «число родов,  $N_G$ » – «число видов,  $N_S$ », зависимость (1) может быть записана в виде:

$$N_G = N_S^k; k = \ln N_S / \ln N_G.$$

При этом все вышеприведенные рассуждения остаются в силе и число видов ( $N_S$ ) в данном случае также является эквивалентом масштаба.

Рассмотрим этот вопрос подробнее. Нас интересует, насколько структура таксономического разнообразия инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. Для решения этого вопроса воспользуемся данными табл. 2 и преобразуем их для построения кумулятивной кривой зависимости накопления числа родов при кумулятивном накоплении числа видов (табл. 4), что в рассматриваемом контексте эквивалентно увеличению масштаба. Алгоритм кумулятивного накопления родов или видов прост. Например, очевидно, что «накопленное» число одно- и двувидовых родов равно их сумме – 365, при этом в состав этих родов входит 463 вида (табл. 4). График зависимости «число родов,  $N_G$ » – «число видов,  $N_S$ » (рис. 4), удовлетворительно аппроксимируется степенным законом, как в натуральных, так и в билогарифмических координатах. Показатель  $k=0.377$  можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов таксономического разнообразия (родов) меняется по степенному закону с дробным показателем  $k$  при увеличении размеров системы, т.е. с ростом числа видов. Этот факт указывает, что процесс роста числа родов есть процесс самоподобный, а, следовательно, проявляет свойства фрактала.

Следует подчеркнуть, что рассмотренные выше примеры и теоретические положения использованы для характеристики только одного из компонентов таксономического разнообразия – числа родов. Соответствующим математическим образом являются т.н. монофракталы, т.е. множества, характеризующиеся единственным параметром – фрактальной размерностью. В рассматриваемом примере показатель  $k$  соответствует фрактальной размерности, применяемой при описании т.н.

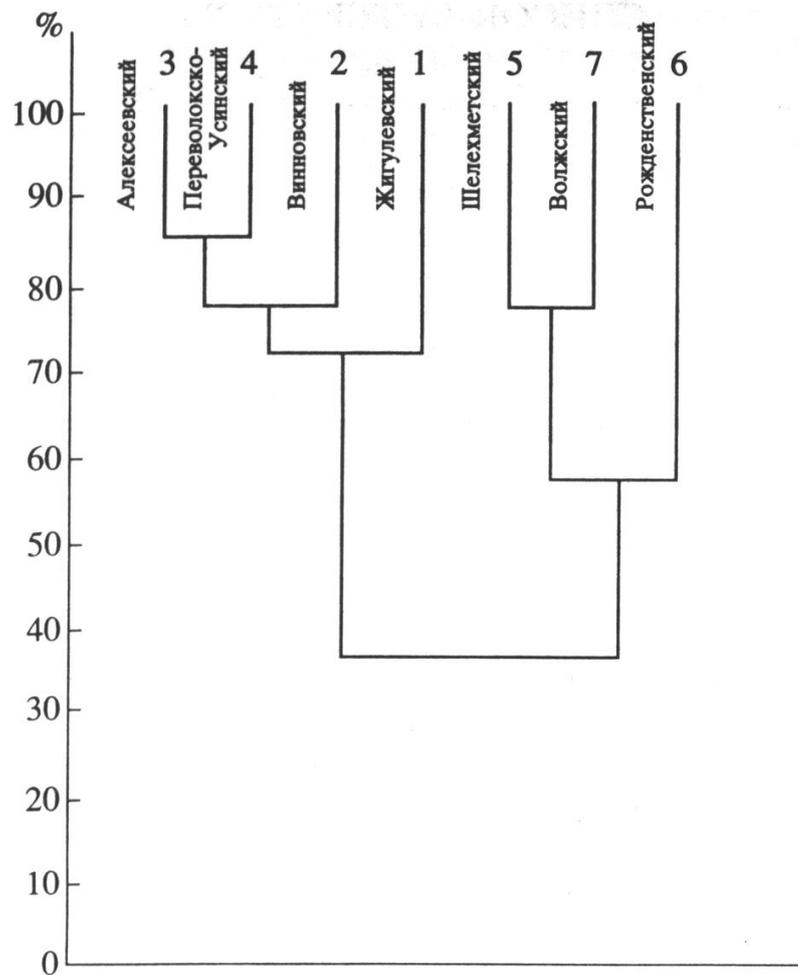


Рис. 5. Сходство флористических районов Самарской Луки

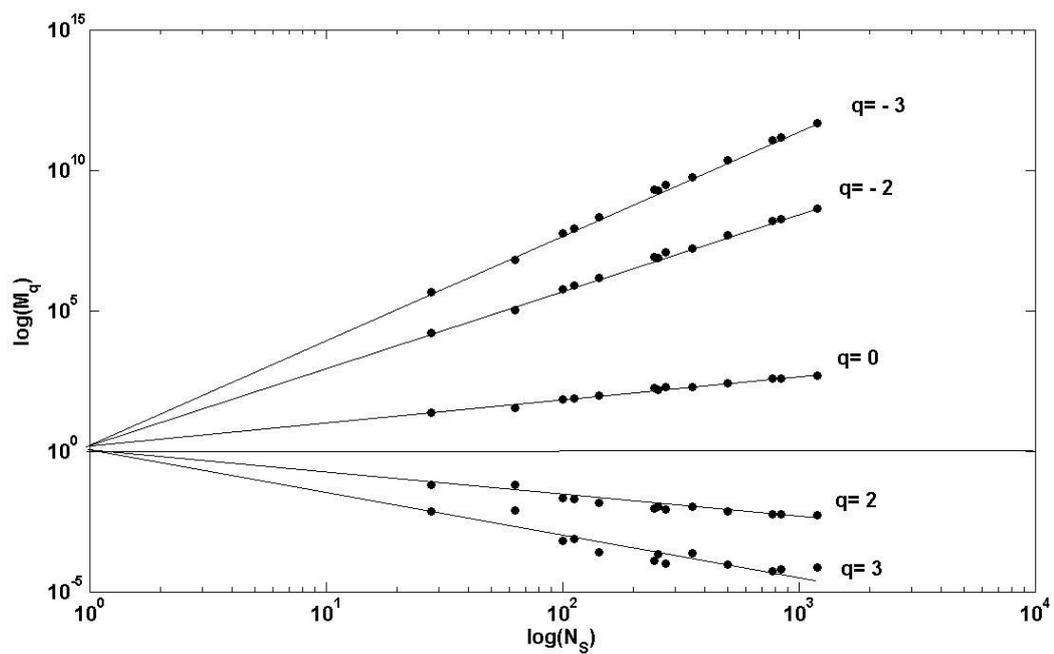


Рис. 6. График поведения моментов  $M_q$  при росте числа видов

Данные по распределению видов по выборкам

	Род	Номера элементарных флористических районов*, составивших пробу							Номера элементарных флористических районов, вошедших в объединённую пробу					Общее число видов
		1	2	3	4	5	6	7	...	[5 7]	...	[ 1 2 3 4]	[1 2 3 4 5 6 7]	
1	<i>Equisetum</i>	3	1	0	0	1	0	0	...	1	...	4	5	5
2	<i>Hippochaete</i>	2	0	0	0	0	0	0	...	0	...	2	2	2
3	<i>Asplenium</i>	0	0	0	1	0	0	1	...	1	...	1	2	2
4	<i>Botrychium</i>	0	0	0	0	1	0	0	...	1	...	0	1	1
5	<i>Dryopteris</i>	1	1	1	0	0	0	0	...	1	...	3	3	3
6	<i>Polystichum</i>	0	0	0	0	0	0	1	...	1	...	0	1	1
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
500	<i>Parietaria</i>	0	0	0	0	0	0	1	...	1	...	0	1	1
501	<i>Urtica</i>	0	3	0	0	0	0	1	...	1	...	3	4	4
502	<i>Valeriana</i>	0	2	0	0	1	0	0	...	1	...	2	3	3
503	<i>Viburnum</i>	0	1	0	0	0	0	0	...	0	...	1	1	1
504	<i>Viola</i>	0	5	0	0	2	1	3	...	6	...	5	11	11
505	<i>Parthenocissus</i>	0	1	1	0	0	0	0	...	0	...	3	2	2
	<b>Число видов в пробе</b>	<b>63</b>	<b>502</b>	<b>246</b>	<b>28</b>	<b>143</b>	<b>100</b>	<b>112</b>	<b>...</b>	<b>565</b>	<b>...</b>	<b>983</b>	<b>1302</b>	<b>1302</b>

Примечание. \* 1 – Жигулёвский район; 2 – Винновский район; 3 – Александровский район; 4 – Переволокско-Усинский район; 5 – Шелехметьевский район; 6 – Рождественский район; 7 – Волжский район

регулярных фракталов. В рамках такого описания, роли отдельных родов в формировании таксономического разнообразия нивелированы: зависимость фиксирует лишь факт наличия того или иного рода в выборке, игнорируя его объем, т.е. наполненность видами.. Вместе с тем, сама по себе фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта: множества с одинаковой фрактальной размерностью могут иметь различную структуру. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением видов по родам анализируемой выборки, что и констатирует правило Виллиса. Для учета гетерогенности таксономического разнообразия необходим переход от анализа числа родов к анализу их относительных представленностей видами и, соответственно, от монофрактального анализа к мультифрактальному.

Это обстоятельство указывает на необходимость использования теории мультифракталов - неоднородных фрактальных объектов, для полного описания которых, в отличие от регулярных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины, его фрактальной размерности, а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно.

Пусть набор  $\{p_i\}$  характеризует относительные частоты распределения видов по родам:  $p_i = n_i/N_S$ , где  $n_i$  – число видов  $i$ -ого рода,  $N_S$  – общее число видов в выборке, а  $i$  пробегает значения от единицы до полного числа видов  $N_S$ , обнаруженных в выборке. Введем моменты распределения видов по родам и выясним характер их поведения при увеличении численности  $N_S$ :

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

где  $-\infty \leq q \leq \infty$  – называется порядком момента, а показатель  $\tau$  характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки.

Второе равенство в выражении (2) характеризует масштабную инвариантность фрактального объекта (скейлинг).

Для построения мультифрактального спектра таксономического разнообразия сначала необходимо проверить гипотезу о степенном характере скейлинга. Для этого рассмотрим, как ведут себя моменты  $M_q$  при асимптотическом увеличении числа видов.

В табл. 5 приведены данные, необходимые для построения матрицы моментов. Исходно мы имеем данные по числу видов в родах для 7 флористических районов, рассматриваемых как выборки, или пробы. Для построения адекватного спектра этого числа выборок недостаточно, поэтому применяется следующая процедура. К исходному числу проб (флористических районов) мы добавляем пробы, полученные в результате суммирования комбинаций исходных проб. Комбинации составлялись исходя из сходства флористических районов. Анализ сходства приведён в работе (Иванова и др., 2006) и основан на показателе Престона (Preston, 1962) (рис. 5).

Таким образом, в дополнение к 7 исходным пробам мы получаем ещё 6 дополнительных: [3 4] [5 7] [5 7 6] [2 3 4] [1 2 3 4] [1 2 3 4 5 6 7]. Следующий шаг: вычисление набора моментов  $M_q$  ( $-6 \leq q \leq 6$ ) для каждой пробы (рис. 6). Значения наклонов графиков  $M_q(N)$  составляют вектор  $\tau(q)$ .

Обобщенной размерностью  $D_q$  (обобщенной размерностью Реньи) распределения является убывающая функция  $q$ , вводимая определением (Федер, 1991):

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

Примечательно, что многие обобщенные размерности Реньи являются нормированными вариантами традиционных индексов видового разнообразия.

Обобщенные размерности Реньи не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого слова. Поэтому наряду с ними используется так называемая функция мультифрактального спектра  $f(\alpha)$ , или «спектр сингулярностей». Для ее получения необходимо произвести преобразование Лежандра функции  $\tau(q)$ :

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

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

Площадь под кривой спектра можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выравниванию родов по относительному объёму: чем она больше, тем меньше выравнивание, и наоборот.

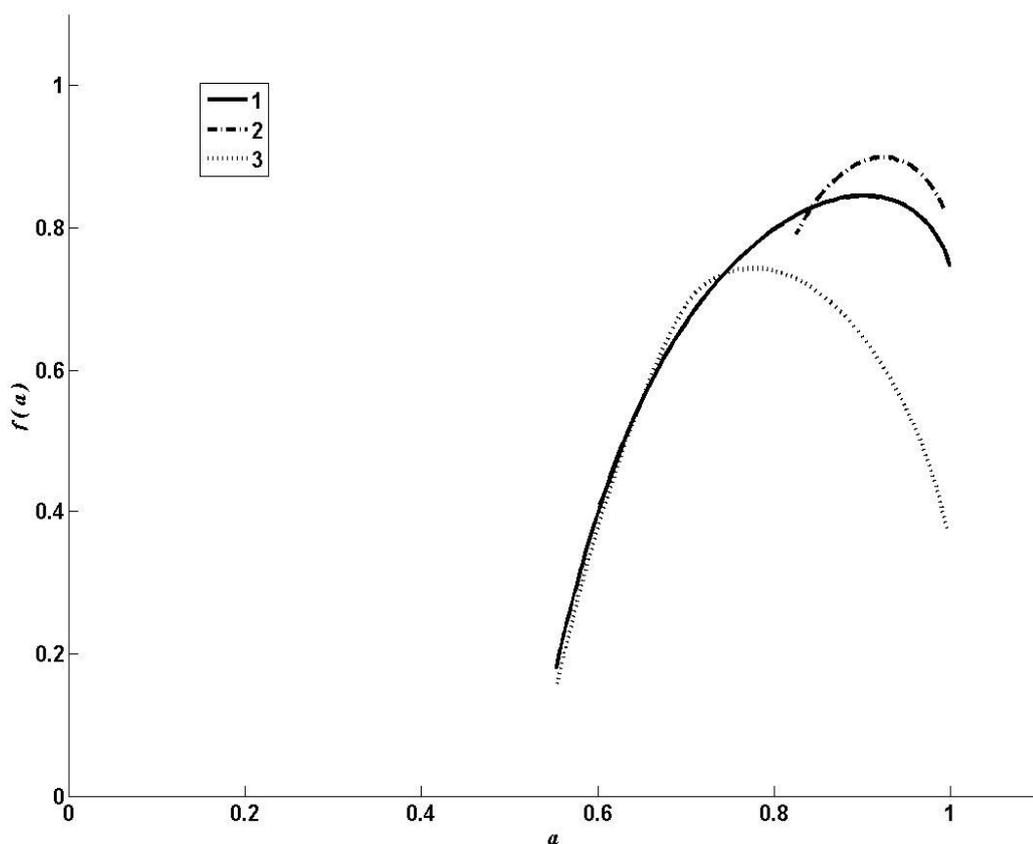
На рис. 7 представлен мультифрактальный спектр таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки.

Спектр «1» — мультифрактальный спектр родовой структуры растительного сообщества Самарской Луки. Сообщество характеризуется высокой долей одно и двувидовых родов (238 и 100 соответственно).

Проведём следующую операцию: для всех родов, число видов в которых больше 2, заменим число содержащихся с них видов на произвольной число в интервале от 1 до 4. Таким образом, произойдёт увеличение общей выравниваемости сообщества, и исчезнут рода с много большим чем у основной массы, числом видов. На графике спектров (рис. 7) этому случаю соответствует спектр «2». При этом левая ветвь спектра сокращается и поднимается вверх. Можно показать, что дальнейшее увеличение выравниваемости приведёт к вырождению спектра в точку. Таким образом, левая ветвь спектра соответствует родам, содержащим большое число видов (т.е. доминирующим родам). Выравниваемость в выборке увеличилась в силу того, что теперь диапазон значений числа видов в роде находится в интервале [1, 4] (в исходной выборке интервал [1, 40]). На увеличе-

ние выравненности в сообществе спектр реагирует уменьшением площади под кривой.

Проведём обратную операцию: для всех родов, число видов в которых меньше или равно 2, заменим число содержащихся с них видов на произвольное число от 1 до 5. Тем самым, мы «увеличиваем» разнообразие в сообществе, частично «избавляясь» от одно- и двувидовых родов. На графике спектров этому случаю соответствует спектр «3». Спектр реагирует на такое изменение структуры удлинением правой ветви. Следовательно, правая ветвь спектра соответствует родам, содержащим малое число видов. И чем она короче и выше, тем большее количество таких родов содержится в сообществе. Площадь под кривой сократилась, но, в отличие от предыдущего случая, увеличение выравненности произошло за счёт удаления «перекоса» в сторону одно- и двувидовых родов.



**Рис. 7. Мультифрактальный спектр таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки**

Таким образом, можно сказать, что закономерности, выявленные нами ранее для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2004, 2006, 2007; Якимов и др., 2005; Иудин, 2006; Якимов, 2007) в известной мере сохраняются и для спектра родовой структуры.

Другими словами, пространстве  $\{p_i\}$ , характеризующих относительные частоты распределения видов по родам мультифрактальный спектр представляет собой *обобщенный геометрический образ родовой структуры таксономического разнообразия*.

Напомним, что в рамках фрактальной методологии нас интересовал вопрос, насколько структура таксономического разнообразия (в данном случае родовой структуры) инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. В то же время, Поздняков (2003) приводит точку зрения А. Виганда и Ю.А. Филипченко, согласно которой «...увеличение количества видов в результате видообразования еще не означает появление нового рода, т.е. «природа» видов и родов различна и роды не могут возникать из видов» (Поздняков, 2003 : 62). Не вдаваясь в детали дискуссии по этому вопросу отметим, что вне зависимости от того, как идёт процесс образования новых родов во времени (на эволюционном масштабе), на любом временном срезе таксономическое разнообразие должно иметь самоподобный, или фрактальный характер.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с. – **Булгаков Н.Г., Левич А.П., Максимов В.Н.** Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть V: уч. пос. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2003. 399 с.

**Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С.** Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Доклады АН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279-282. – **Гелашвили 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 экологический журнал. 2004. № 3. С. 227-245. – **Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С.** Фрактальная структура перколяционного кластера и пространственное распределение доминантных видов // Доклады АН. 2006. Т. 408, № 4. С. 560-563. – **Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н.** Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 70-79. – **Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н.** Степенной характер накопления видовой богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 115-124.

**Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

**Емельянов А.Ф., Расницын А.П.** Систематика, филогения, кладистика // Природа. 1991. № 7. С. 26-37.

**Животовский Л.А.** Показатели внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. С. 828-836.

**Иванова А.В., Розенберг Г.С., Саксонов С.В.** Опыт количественного анализа флористического разнообразия и флористической структуры Самарской Луки // Экология. 2006. № 5. С. 332-339. – **Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С.** Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279-282. – **Иудин Д.И.** Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тольятти, 2006. 40 с.

**Кафанов А.И., Суханов В.В.** О зависимости между числом и объемом таксонов // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 3. С. 345-350.

**Левич А.П.** Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. – **Лукичева А.Н., Сабуров Д.Н.** Конкретная флора и флора ландшафта // Бот. журн. 1969. № 12. С. 1911-1920.

**Майр Э.** Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с. – **Мандельброт Б.** Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т компьютерных исследований, 2002. 656 с. – **Мельченко В.Е.** О генетическом подходе в ландшафтных исследованиях

// Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Куйбышев, 1990а. С. 65-68. – **Мельченко В.Е.** Результаты ландшафтных исследований Самарской Луки для проектирования национального парка Самарская Лука // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Куйбышев, 1990б. С. 68-69. – **Мельченко В.Е.** Ландшафты Самарской Луки // Самарская Лука: Бюл. 1991. № 1. С. 45-62.

**Одум Ю.** Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

**Павлинов И.Я.** Концепции систематики и концепции биоразнообразия : проблема взаимодействия // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 4. С. 362-366. – **Поздняков А.А.** Проблема индивидуальности в таксономии // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 1. С. 55-64. – **Поздняков А.А.** Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66, № 4. С. 326-335. – **Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю.** Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, № 1. С. 5-43.

**Розенберг Г.С.** О путях построения теоретической экологии // Успехи совр. биол. 2005. Т. 125, № 1. С. 14-27. – **Расницын А.П.** Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46-64. – **Рошецкий Ю.К.** Самарская Лука // Заповедники СССР. Национальные парки и заказники. М.: АБФ, 1996. С. 34-43. – **Рябко Б.Я., Кудрин Б.И., Завалишин Н.Н., Кудрин А.И.** Модель формирования статистической структуры биоценоза // Известия АН СССР. Серия Биология. 1978. Вып. 1. С. 121-127.

**Саксонов С.В.** Основы крупномасштабного флористического районирования Самарской Луки (Восток Центральной части Приволжской возвышенности) // Самарская Лука: Бюл. 1996. № 7. С. 70-98. – **Саксонов С.В.** Концепция, задачи и основные подходы регионального флористического мониторинга в целях охраны биологического разнообразия Приволжской: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тольятти, 2001. 36 с. – **Саксонов С.В.** Самаролукский флористический феномен. М.: Наука, 2006. 263 с.

**Уилкоккс Б.** Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 117-142.

**Федер Е.** Фракталы. М.: Мир, 1991. 260 с. – **Федоров В.Д.** Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 2. С. 17-41. – **Филиппов А.Э.** Дискретное видообразование и закон Виллиса // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 3. С. 410-418.

**Чернов Ю.И.** Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. 1991. Том 111. Вып.4. С.499-507. – **Численко Л.Л.** О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 3. С. 348-358.

**Шаталкин А.И.** Иерархии в систематике. Теоретико-множественная модель // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56, № 3. С.277-290.

**Якимов В.Н., Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И.** Применение мультифрактального формализма для анализа видовой структуры // Вестник ННГУ. Серия Биология. 2005. Вып. 2 (10). С. 94-99. – **Якимов В.Н.** Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2007. 31 с.

**Bak P., Tang C., Wiesenfeld K.** Self-organized criticality // Phys. Rev. A 38. 1988. P. 364-374. – **Buck R.C., Hull D.L.** The logical structure of the Linnean hierarchy // Syst. Zool. 1966. V. 15. P. 97-111. – **Burlando B.** The fractal dimension of taxonomic systems // J. theor. Biol. 146, 1990. P. 99-114. – **Burlando B.** The Fractal Geometry of Evolution. // J. theor. Biol. 163, 1993. P. 161-172.

**Gelashvili D.B., Iudin D.I.** Multifractality in ecological monitoring // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. A 502. 2003. P. 799-801.

**Hurlbert S.H.** The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // Ecology. 1971. V. 52. P. 577-586.

**MacArthur R.H.** On the relative abundance of species // Amer. Nat. 1960. V. 94. P. 25-36. – **Margalef R.** La teoria de la informacion en ecologia // Mem. Real. Acad. Cienc. Ar-

tes Barcelona. 1957. V. 32. P. 373-449. – **McIntosh R.P.** An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967. V. 48. P. 392-404. – **Motomura I.** A statistical treatment of associations // Jap. J. Zool. 1932. V. 44. P. 379-383.

**Preston F. W.** The canonical distribution of commonness and rarity: Part I // Ecology. 1962. V. 43, № 2. P. 185-215.

**Rosenzweig M.L.** On continental steady states of species diversity // Cody M. L., Diamond J. M. (Eds.) Ecology and evolution of communities. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1975. P. 121-140.

**Simpson E.H.** Measurement of diversity // Nature. 1949. V. 163. 688 p.

**Willis J.C.** The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. L.: Cambridge Univ. Press, 1940.

**Zipf G.K.** Human behaviour and the principle of least effort (An introduction to human ecology). L.: Addison-Wesley Press. Inc. Cambridge, 1949.