

# ФРАКТАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

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

<sup>1</sup> Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского –  
Национальный исследовательский университет, Нижний Новгород, Россия;

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

\* Эл. почта: ecology@bio.unn.ru

Статья поступила в редакцию 20.02.2013; принята к печати 24.04.2013

Устойчивость биотических сообществ к воздействию внешних и внутренних факторов является одной из самых актуальных проблем теоретической и прикладной экологии. Классическая теоретическая экология опирается на гипотезу о положительной связи между разнообразием и устойчивостью сообществ. Трудности ее разработки связаны с отсутствием строго формализованных определений для понятий разнообразия и устойчивости и со сложностью самого понятия разнообразия. Целью настоящей статьи является теоретическая разработка гипотезы о связи стабильности сообщества с фрактальностью его структуры. Последовательное рассмотрение базисных понятий (фрактал, сообщество, устойчивость) позволило перейти к мультифрактальному описанию структуры сообщества, где виды могут вымирать поодиночке, но выживают только совместно в рамках взаимоотношений, имеющих определенную структуру. Приведены доводы в пользу предположения, что самоподобие (фрактальность) структуры биотических сообществ способствует самоорганизации и совместному выживанию популяций разных видов благодаря поддержанию их сообществ в гомеостатических диапазонах экологических параметров. Самоподобие задает структурный каркас сообщества, позволяющий оптимальным образом распределять потоки вещества и энергии в экосистеме.

**Ключевые слова:** фракталы, устойчивость, структура биотического сообщества.

## FRactal Aspects of Structural Stability of Biotic Communities

D.B. Gelashvili<sup>1\*</sup>, G.S. Rozenberg<sup>2</sup>, D.I. Iudin<sup>1</sup>, V.N. Yakimov<sup>1</sup>, L.A. Solntsev<sup>1</sup>

<sup>1</sup> N.I. Lobachevskiy University, Nizhniy Novgorod, Russia;

<sup>2</sup> Institute of Volga Basin Ecology of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

\* E-mail: ecology@bio.unn.ru

The stability of biotic communities against external and internal factors is one of the most urgent problem of theoretical and applied ecology. The classic theoretical ecology relies on the hypothesis that the association between the diversity and stability of a community is positive. Difficulties in developing the hypothesis include the lack of strictly formalized definitions for the notions of diversity and stability and the complexity of the very notion of diversity. The objective of the present paper is to treat theoretically the hypothesis that the stability of a community may be linked to the fractality of its structure. A sequential analysis of the basic concepts, i.e., fractal, community and stability allowed to proceed towards a multifractal description of epy structures of communities where, although species may become extinct separately, their survival is possible only within a system of their interactions featuring a certain structure. Arguments are presented that the self-similarity (fractality) of the structures of biotic communities facilitates their self-organisation and the mutual survival of populations of different species within homeostatic ranges of ecological parameters. Self-similarity defines a structural carcass of a community providing for an optimal distribution of material and energetic fluxes in the respective ecosystem.

**Keywords:** fractals, stability, structures of biotic communities.

### Введение

Проблема устойчивости сообществ биологических видов к воздействию внешних и внутренних факторов различной природы является одной из самых актуальных в свете глобального тренда постоянного роста антропогенного воздействия на экосистемы. Одной из классических теоретических конструкций экологии является гипотеза о положительной связи между разнообразием и устойчивостью сообществ. Сложности в теоретической и эмпирической разработке этой гипотезы связаны, с одной стороны, с отсутствием строго формализованных определений понятий разнообразия и устойчивости, с другой – со сложностью контролируемого манипулирования такой структурообразующей характеристикой со-

общества, как разнообразие. Целью настоящей статьи является анализ *устойчивости* как имманентной характеристики *биотических сообществ* с позиций *фрактальной* геометрии. Попытаемся достичь поставленной цели, последовательно рассмотрев базисные понятия (*фрактал, сообщество, устойчивость*), от которых перейдем к мультифрактальному описанию структуры сообщества. В заключение рассмотрим гипотезу о связи фрактальной структуры и устойчивости сообщества<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Символично, что источником ряда «фрактальных» идей была книга выдающегося биолога XX в. Р. Маргалефа «Облик биосферы» [23], название которой тесно перекликается с названием журнала «Биосфера».

## Фракталы

Экспансия идей и методов фрактальной геометрии в различные области знаний явилась визитной карточкой конца XX столетия. Фрактальная геометрия является удобным математическим инструментом при анализе сложных систем, в которых отсутствует характерный масштаб.

Несмотря на широкое распространение, понятие фрактала до сих пор не имеет строгого и универсального определения. Б. Мандельброт (B. Mandelbrot) [22], говоря о фракталах, указывал: «Все фигуры, которые я исследовал и назвал *фракталами*, в моем представлении обладали свойством быть нерегулярными, но *самоподобными*». Таким образом, при характеристике фрактала центральным понятием оказывается самоподобие. В природе широко распространены системы, морфология и поведение которых демонстрируют *самоподобие* при изменении пространственно-временных интервалов, или, как говорят, *масштабную инвариантность* – один из фундаментальных видов симметрий физического мира, играющих формообразующую роль во Вселенной [49]. Рост деревьев и дренажные системы речных бассейнов, растительный покров и лесные пожары, структура облачности и грозовые электрические разряды, просачивание жидкости сквозь грунты и сейсмичность, эволюция популяций – все это примеры активного проявления самоподобия.

Математическим выражением самоподобия являются степенные законы. Если в однородной степенной функции

$$f(x) = cx^\alpha, \quad (1)$$

где  $c$  и  $\alpha$  постоянные, подвергнуть  $x$  преобразованию подобия путем умножения на некоторую константу, то функция  $f(x)$  по-прежнему будет пропорциональна  $x^\alpha$ , хотя и с другим коэффициентом пропорциональности. Тот факт, что однородные степенные законы не имеют естественных внутренних масштабов, и обуславливает феномен масштабной инвариантности в самых разнообразных явлениях реального мира.

Главной количественной характеристикой фрактального объекта является его размерность [12]. Наиболее просто понятие размерности можно ввести как количество переменных (или измерений), необходимых для полного описания положения точки в пространстве. Так, для описания положения точки на плоскости необходимо указать две координаты, поэтому плоскость, так же как и любая другая гладкая поверхность, имеет размерность, равную 2, то есть двумерна. Описать положение точки на линии можно с помощью одной координаты, поэтому линия одномерна, ее размерность равна 1. Аналогично, размерность точки равна нулю; пространство, в котором мы все живем, трехмерно. Введенное таким интуитивным образом понятие размерности соответствует тому, что в математике называется топологической размерностью. Эта размерность всегда является целым числом. Масштабно-инвариантные системы обычно характеризуются нецелой – фрактальной – размерностью. Понятие дробной размерности на первый взгляд может показаться абсурдным, однако при работе с фрактальными объектами оно совершенно необходимо.

Рассмотрим общую схему определения меры множества. Пространство, в котором находится множе-

ство, покрывается областями некоторого характерного размера  $\varepsilon$ . Например, плоскость можно покрыть квадратной сеткой с размером ячейки  $\varepsilon$ . Затем подсчитывается число  $N(\varepsilon)$  таких областей, в которые попали точки исследуемого множества. Процедура повторяется для разных  $\varepsilon$ , а мера определяется как предел:

$$M = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} N(\varepsilon) \cdot \varepsilon^D. \quad (2)$$

Здесь  $D$  соответствует размерности объекта. Если ошибиться с выбором  $D$ , получим либо ноль, либо бесконечность. Только при одном определенном значении размерности  $D$  существует ненулевой предел меры (2). Именно этот признак можно использовать для определения размерности фрактальных объектов:

$$D = -\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\log N(\varepsilon)}{\log \varepsilon}. \quad (3)$$

Размерность, определенную таким образом, то есть с помощью покрытия множества областями фиксированной формы и размера, математики называют емкостью множества или размерностью Колмогорова. Математически более строгим является понятие размерности Хаусдорфа. Отличие размерности Хаусдорфа заключается в том, что в ее определении при покрытии множества используются элементы произвольной формы и размера.

Рассмотрим свойства фракталов на примере триадной кривой Коха, впервые предложенной шведским математиком Хельге фон Кохом в 1904 г. [29]. Алгоритм ее построения начинается с прямолинейного отрезка единичной длины. Центральная треть отрезка вырезается, а на его месте надстраивается фиорд из двух отрезков, образующих с вырезанной частью равносторонний треугольник (рис. 1), получается фигура, являющаяся генератором нашего нового фрактала. На последующих шагах построения кривой Коха все прямолинейные отрезки просто заменяются уменьшенными копиями генератора, то есть их средняя треть вырезается и заменяется фиордом. В результате бесконечного повторения такой несложной процедуры получается очень красивая фигура, любая сколь угодно малая часть которой подобна целой конструкции.

Кривая Коха относится к обширному классу конструктивных фракталов, обладающих свойством строгого самоподобия. Для них фрактальная размерность вычисляется следующим образом. Пусть на некотором этапе построения конструктивного фрактала

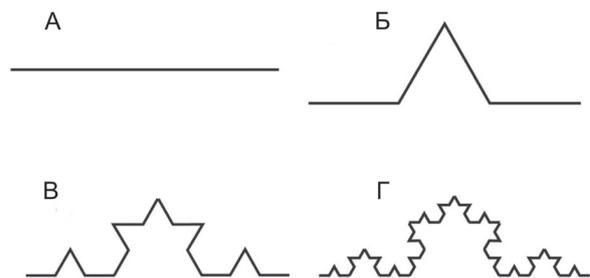


Рис. 1. Изображение итерационной процедуры построения кривой Коха

он состоит из  $N(\varepsilon)$  элементов характерного размера  $\varepsilon$ , а на другом этапе из  $N(\varepsilon')$  элементов размера  $\varepsilon'$ . Тогда величина фрактальной размерности может быть вычислена по формуле:

$$D = -\frac{\ln\left(\frac{N(\varepsilon)}{N(\varepsilon')}\right)}{\ln\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon'}\right)}. \quad (4)$$

Для кривой Коха получаем:

$$D = -\frac{\ln\left(\frac{4}{1}\right)}{\ln\left(\frac{1/3}{1}\right)} = \frac{\ln 4}{\ln 3} \approx 1,2619. \quad (5)$$

Длина кривой Коха не определена: ее величина зависит от точности измерения и расходится при увеличении этой точности. Действительно, на каждом шаге итерационной процедуры, представленной на рис. 1, длина образующейся ломаной увеличивается по сравнению с предыдущей в  $4/3$  раза и составляет  $(4/3)^n$ , где  $n$  – номер шага процедуры.

Конструктивные фракталы (примером которых является кривая Коха) являются результатом повторения некоторого детерминированного алгоритма. Для них свойство самоподобия выполняется строго. В природе же обычно встречаются так называемые случайные, или стохастические фракталы. Их основное отличие от регулярных фракталов состоит в том, что свойство самоподобия проявляется в них статистически. Самоподобие проявляется в ансамбле и только после соответствующего усреднения по всем статистически независимым реализациям объекта. При этом для конкретной реализации увеличенная часть фрактала точно не идентична исходному фрагменту, однако их статистические характеристики совпадают.

Хрестоматийным примером природных стохастических фракталов служит береговая линия океанского побережья. Обратимся к результатам Ричардсона по измерению длины береговой линии британского побережья [42]. Использованный им метод измерения длины можно описать следующим образом. Установим раствор циркуля на некоторую заданную длину  $\varepsilon$ , которую назовем длиной шага, и пройдемся этим циркулем вдоль интересующей нас береговой линии, начиная каждый новый шаг в той точке, где закончился предыдущий. Количество шагов, умноженное на длину  $\varepsilon$ , даст нам приблизительную длину берега  $L(\varepsilon)$ . Логично было бы ожидать, что при уменьшении длины шага  $\varepsilon$  значение длины побережья быстро сойдется к некоторому значению, называемому истинной длиной. Однако Ричардсон обнаружил совсем иной эффект: при уменьшении длины шага  $\varepsilon$  длина побережья  $L(\varepsilon)$  склонна увеличиваться неограниченно, то есть фактически бесконечна. Такое поведение береговой линии связано с тем, что она не является гладкой кривой, а представляет собой фрактал (отметим, что длина кривой Коха ведет себя абсолютно аналогично). При увеличении масштаба ее рассмотрения (то есть при уменьшении  $\varepsilon$ ) неизбежно появляются новые подробности, новые полуострова и бухты, а на них еще более мелкие полуострова и бухточки и так далее. Рассматривая изображения береговой линии, выполненные в разных масштабах, например 1:1000000 и 1:10000, мы не сможем сказать, какому масштабу соответствует каждая из картин: обе выглядят одинаково (рис. 2). Это означает, что береговая линия самоподобна, то есть является масштабно-инвариантным объектом или, другими словами, объектом, не имеющим характерной длины.

Длина побережья в эксперименте Ричардсона описывается следующим приближенным уравнением:

$$L(\varepsilon) = L_1 \cdot \varepsilon^{1-D}, \quad (6)$$

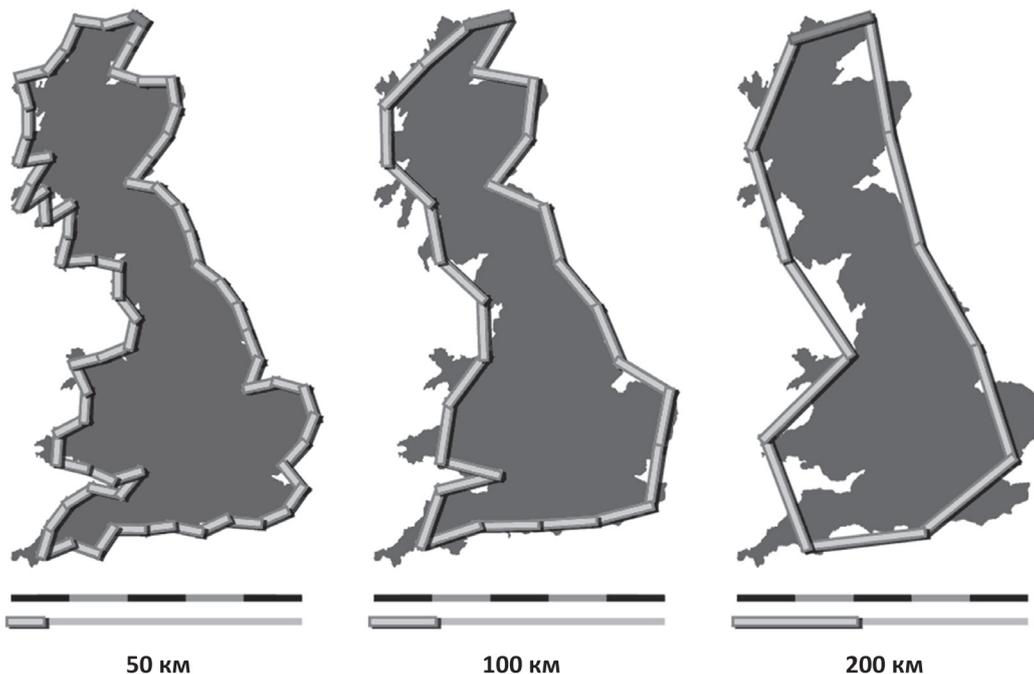


Рис. 2. Береговая линия побережья Великобритании [67]

где  $L_1$  – константа (фактически равная длине, измеренной с единичным раствором циркуля), а  $D$  – фрактальная размерность береговой линии. Рассмотренное Ричардсоном побережье Британии имеет размерность  $D \approx 1,3$ .

В отношении численных значений фрактальных размерностей кривой Коха и побережья Британии следует отметить, что они превышают единицу, но существенно меньше двух. В определенном смысле можно утверждать, что эти объекты слишком извилисты, чтобы считаться линиями, и в этом отношении ближе к заполняющим поверхность множествам. Тем не менее, их извилистость не настолько велика, чтобы заполнять плоское пространство целиком (размерность гораздо ближе к единице, чем к двойке). Отметим, тем не менее, существование настолько извилистых линейных объектов, которые заполняют площадь целиком и имеют размерность, равную двум.

Для количественного описания фракталов, в принципе, достаточно одной величины – показателя скейлинга (или размерности Хаусдорфа), характеризующего инвариантность геометрии или статистических характеристик при изменении масштаба. В то же время во многих отраслях знаний (физике, биологии, геологии, химии и др.) встречаются множество явлений и процессов, для которых необходимо распространение понятия фрактала на сложные системы, характеризующиеся целым спектром показателей, среди которых размерность Хаусдорфа является частным случаем. Такие объекты называют сложными фракталами или мультифракталами, важность которых определяется, в первую очередь, тем обстоятельством, что в природе встречаются именно мультифракталы, тогда как простые самоподобные объекты – монофракталы – представляют собой идеализацию реальных явлений [28]. Итак, мультифракталы – это неоднородные фрактальные объекты, для полного описания которых, в отличие от обычных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины, его фрактальной размерности  $d_f$ , а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно [2, 42]. Причина этого заключается в том, что наряду с чисто геометрическими характеристиками, определяемыми размерностью  $d_f$ , такие фракталы обладают еще одним важным свойством, а именно – распределением по своему геометрическому носителю некоторой меры. В качестве такой меры может выступать практически что угодно: плотность населения, концентрация вещества, намагниченность, энергия. Важным моментом является то, что мера распределена по мультифракталу неравномерно, но самоподобно.

Именно мультифракталы в биоэкологическом аспекте будут интересовать нас в первую очередь, но о них речь пойдет позже, а сейчас целесообразно обратиться к современным представлениям о биотическом сообществе – центральном объекте нашего исследования.

### Сообщества

Исследование видовой структуры биотических сообществ является актуальным направлением современной теоретической экологии и постоянно находится в сфере пристального внимания и оживленных дискуссий среди экологов [10, 20, 34, 53, 68, 74, 80, 81, 88, 89]. А.П. Левич [20, с. 12] указывает, что «видовую структуру можно рассматривать как свое-

образную „систему отсчета“ – именно по изменениям в численностях видов нередко судят о проявлении многообразных факторов, определяющих жизнь сообщества». В то же время термин «сообщество» интерпретируется неоднозначно. Так Ю.А. Песенко [30] и, вслед за ним, А.М. Гиляров [10] рассматривают «... сообщество как совокупность видов одного трофического уровня (данной таксономической группы), или *таксоценоза*» [30, с. 83]. Уиттекер (Whittaker) [41, с. 9] под сообществом понимает «... систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания...». Определение Уиттекера является, по мнению Джиллера (Giller) [11], самым точным. Не претендуя на оригинальность, предложим следующее, скорее всего компилятивное, определение: биотическое сообщество – это совокупность *взаимодействующих* популяций, объединенных *общей судьбой*. Межпопуляционные *взаимодействия* являются материальной основой связей, собственно и образующих структуру сообщества, тогда как *общность судьбы* характеризует пространственно-временные параметры исторического сосуществования популяций, составляющих сообщество как сложную систему.

Таким образом, понятие «сообщество» является емким, но довольно произвольным. Тем не менее, мы полагаем, что сведение «сообщества» к «таксоценозу» не только упрощает структуру изучаемого объекта, но и делает его нереалистичным, поскольку выхолащивает такую важнейшую структурную характеристику, как трофическую. Достаточно сравнить правомочность применения термина «таксоценоз» в интерпретации Ю.А. Песенко [30] или А.М. Гилярова [10] к таким устоявшимся в гидробиологии дефинициям, как «фитопланктоценоз» и «зоопланктоценоз». Очевидно, что в последнем случае сведение к «... одному трофическому уровню...» неприемлемо. Кроме трофических аспектов, при характеристике сообщества большое значение имеет корректный выбор масштаба [74]. П. Джиллер [11], говоря о группах сходных видовых популяций, встречающихся вместе, предлагает пользоваться термином «ассамблея» (ассамблея птиц, насекомых и т. д.). Уместно отметить, что, по свидетельству А.М. Гилярова [10], А.И. Азовский, один из наиболее авторитетных отечественных экологов, подчеркивая значение масштаба в макроэкологических исследованиях, также сознательно избегает в этом случае термина «сообщество» и предпочитает применять выражение «видовые ансамбли».

В контексте обсуждения структуры сообщества особо следует остановиться на традиционной проблеме экологии, касающейся распределения видов по численности (species abundance distribution, SAD). Б. Макгилл и соавт. (B.J. McGill *et al.*) [80] пришли к выводу, что пока нет удовлетворительного объяснения наблюдаемой закономерности, обычно изображаемой в виде сильно вогнутой (гиперболической) кривой. Эту ситуацию они охарактеризовали как «коллективную неудачу» (collective failure). Суть неудачи, по мнению этих авторов, сводится к тому, что, несмотря на большое число моделей, дающих, в конечном счете, один и тот же результат (то есть распределение асимметрично и характеризуется множеством редких видов, но небольшим числом доминирующих), до сих пор не сформулирована теория,

объединяющая и объясняющая существующие эмпирические факты. Действительно, давно и хорошо известно, что в большей пробе можно обнаружить и большее число видов, однако характер и универсальность этой зависимости до сих пор вызывает дискуссии. В равной степени это относится к попытке количественной оценки разнообразия не только в смысле видового богатства (то есть числа видов), но и с учетом соотношения численностей доминирующих и редких видов при изменении суммарной численности сообщества.

Особенно интригующе выглядит ситуация в отношении редких видов, характеризующихся крайне низкой плотностью популяций, но, тем не менее, остающихся не вытесненными массовыми видами. Объяснению этого феномена было посвящено много работ. Так, гипотеза Джанзена-Коннелла (Janzen-Connell) [62, 71] предусматривает возрастание удельной смертности при увеличении относительной численности какого-либо вида в сообществе, что в итоге дает преимущество редким видам, которое называют в данном случае «частотно-зависимым». Согласно гипотезе Чессона-Уорнера (Chesson-Warner) [61], зависимость от плотности смертность молодых особей, особенно выраженная у массовых видов, приводит к высвобождению лимитирующих ресурсов, которые будут использоваться, прежде всего, редкими видами, реализующими в данном случае «плотностно-зависимый» механизм. В последнее время в целом ряде работ показана успешность «стратегии редких видов» [54, 55, 97 и др.]. И все же, несмотря на определенные успехи, проблема выживания редких видов ждет своего решения. В итоге А.М. Гиляров [10, с. 387], ссылаясь на работу Дж. Лоутона (Lawton) [74], указывает: «...сомнения в том, что действительно существуют общие закономерности устройства сообществ, по-прежнему остаются». Между тем А.П. Левич [20, с. 56], подчеркивая универсальный и общенаучный характер гиперболических (или степенных) распределений, являющихся одним из геометрических образов SAD, пишет, что они «...появляются всюду, где мы имеем дело с самоорганизующимися системами». Б.И. Кудрин [17], много сделавший для установления закономерностей функционирования техноценозов как сложных систем, указывал, что все устойчивые плотности (кроме гауссовой) убывают при больших значениях аргумента *приблизительно как гиперболы*.

Действительно, квазигиперболические распределения, кроме упоминавшихся SAD, в таксономии известны как закон Виллиса (Willis) [94], применяются в социологии и экономике в виде закона Парето (Pareto) [87] или «правила 20/80» [19] и используются в лингвистике в форме закона Ципфа (Zipf) [100] или Ципфа-Мандельброта [21]. Добавим к этому перечню закон Бредфорда (Bradford), известный в библиометрии [57, 58], и закон Гутенберга-Рихтера, имеющий фундаментальное значение в сейсмологии [16]. Дж. Ципф попытался объяснить такую количественную связь на основе всеобщего принципа наименьших усилий, который методологически восходит к принципу наименьшей затраты силы Авенариуса, или принципу экономии мышления Маха.

В последнее время А.В. Марков и А.В. Коротаев [24, 25] на основе изучения палеонтологической летописи показали, что морская и наземная биоты фанерозоя эволюционировали в соответствии с гиперболическим законом. Авторы подчеркивают, что если экспо-

ненциальная и логистическая модели, применяемые для описания динамики популяций, практически не учитывают межтаксонные взаимодействия, то гиперболическая модель, напротив, предусматривает нелинейную положительную обратную связь второго порядка. Авторы предполагают, что в развитии биоты имеется нелинейная положительная обратная связь второго порядка между разнообразием и структурой сообществ, которая схематично может реализовываться следующим образом: увеличение числа родов ведет к росту альфа-разнообразия (то есть среднему числу родов в одном сообществе), в свою очередь сообщества становятся более сложными и устойчивыми, что приводит к росту «таксономической емкости» среды и средней продолжительности существования родов. Итог – темп вымирания снижается, а рост разнообразия ускоряется. Заметим, что именно об этом писал П. Джиллер [11] более 20 лет назад. Итак, смысл квадратичного накопления разнообразия заключается в увеличении устойчивости сообществ при росте разнообразия и увеличении эффективности использования ресурсов, причем увеличение устойчивости родов при росте разнообразия отражает кооперативный, а не конкурентный характер эволюции. Одно из следствий предлагаемой модели: для морской и наземной биоты действуют одинаковые механизмы появления и вымирания таксонов.

Несколько замечаний к обоснованию гиперболической модели. Во-первых, апелляция к экспоненциальной и логистической моделям, особенно в их рафинированном виде, является не вполне корректной, поскольку нереалистичность этих моделей давно стала хрестоматийным фактом. Во-вторых, объяснение устойчивости (стабильности) сообщества сложностью его структуры является предметом оживленной полемики [1, 50, 35, 76]. Тем не менее, несмотря на всю сложность и дискуссионность обсуждаемой проблемы, квазигиперболические распределения продолжают «задавать тон» в описании сложных систем. Так, например, гиперболические распределения совершенно неожиданно обнаружили себя при анализе сетевых структур. Сетевые структуры состоят из узлов и связей между ними и, как следствие, являются замечательным модельным представлением сложных систем, состоящих из большого числа взаимодействующих однотипных элементов. Более того, в математике с 1735 г., когда Эйлер решил знаменитую задачу о семи мостах в Кенигсберге, существует замечательный аппарат для описания и анализа сетевых структур – это теория графов. В теоретико-графовом представлении узлы сетевых структур изображаются вершинами графа, а связи – его ребрами. Очевидно, что очень многие биологические конструкции могут рассматриваться как сетевые структуры или как соответствующие этим структурам графы. Сообщества, и не только биотические, но и социальные и техногенные, становятся сегодня хрестоматийными примерами сетевых структур. Наиболее значительные результаты последних лет в изучении сетевых структур были получены на основе статистического анализа эмпирических данных о реальных сетях, таких как Всемирная паутина, сети друзей и знакомых, сети сотрудничества актеров, сети электростанций США, авиационных сообщений в США, а также сети метаболических и белковых взаимодействий в клетках, и

многих других. Подчеркнем, что именно степенное распределение узлов по числу связей было получено для многих сетей, в том числе и вышеперечисленных, вместо ожидавшегося распределения по закону Пуассона. Сети со степенным распределением узлов по числу связей получили наименование «безмасштабных» или масштабно-инвариантных сетей (scale-free networks). Это название совершенно естественно было перенесено из теории критических явлений, где флуктуации параметров системы в критических состояниях также подчиняются степенному закону. Более того, саму теорию масштабно-инвариантных сетей стали рассматривать как один из сценариев перехода сложных систем в критическое состояние. «Критические явления» и «критические состояния» давно уже вышли за пределы интересов физики, они встречаются везде, где эволюция системы определяется сильной взаимозависимостью происходящих событий. К живым системам это относится в первую очередь: жизнь – это критическое состояние.

Гиперболические распределения возникают в открытых системах, далеких от равновесия, где характерные времена внутренней динамики существенно уступают интервалам изменения внешних условий. Именно наличие резкого контраста между быстрыми диссипативными процессами внутри сложной системы и медленными изменениями внешней энергетической накачки является необходимым условием возникновения фрактальной динамики [55, 70]. Разделение временных масштабов тесно связано с существованием порогов и метастабильности. Внутренние напряжения в системе должны нарастать до определенного предела – порога. Этот рост внутренних напряжений занимает интервал времени, существенно более длительный, чем время, необходимое системе для конфигурационной перестройки. Во время длительной фазы роста напряжений внутренняя энергия системы постепенно увеличивается. Затем эта энергия высвобождается или поглощается лавинообразно в момент конфигурационной перестройки. Именно «цепная реакция», то есть лавинообразное нарастание возмущения с вовлечением в событие все большего количества ресурса приводит к возникновению степенных законов распределения вероятностей. В системе, склонной к катастрофам, малые возмущения могут приводить к большим последствиям, что обусловлено существенной неравновесностью такой системы. В настоящее время явления такого рода объединены общим наименованием систем с *самоорганизованной критичностью* (СОК) (self-organized criticality) [55, 72]. Парадигма самоорганизованной критичности соединяет в себе два перспективных направления современной физической парадигмы – самоорганизацию и критические явления – и актуализирует новый подход к анализу сложного поведения нелинейных распределенных систем.

Таким образом, универсальность квазигиперболических распределений свидетельствует о том, что их применимость к биологическим объектам будет иметь объяснительную силу и для биоэкологии. Еще раз подчеркнем, что фундаментальные особенности функционирования сложных систем обусловлены степенными законами распределения вероятностей. Поэтому нам представляется, что возможным выходом из «кризиса по Макгиллу» может стать обращение к заложенной Мандельбротом [22] фрактальной

парадигме устройства природы. Это тем более актуально, поскольку в одной из последних работ Б. Макгилл [81] включил в перечень объединяющих теорий биоразнообразия фрактальный подход. Однако восприятие фрактальной идеологии требует смены «колодок мышления», под которыми В.Н. Тутубалин и др. [40, с. 68] предлагают понимать «модель, не обязательно формализованную, неадекватность которой осознана». В контексте рассматриваемой проблемы это означает необходимость предпринять определенные усилия для выхода из прокрустового ложа абстрактных стереотипов евклидовых метрик пространства и перехода в мир фракталов, на самом деле и являющийся отражением реального мира. Но прежде рассмотрим проблему устойчивости биоэкологических систем, в том числе и сообществ.

### Устойчивость

Под устойчивостью понимают способность системы сохранять текущее состояние при наличии внешних воздействий [26]. Один из синонимов устойчивости – стабильность – есть способность системы функционировать без изменений собственной структуры и находиться в равновесии. И устойчивость, и стабильность тесно связаны с понятием гомеостаза, которое американский физиолог У. Кеннон (W. Cannon) [60] использовал для обозначения «координированных физиологических процессов, которые поддерживают большинство устойчивых состояний организма». В дальнейшем этот термин распространился на способность динамически сохранять постоянство внутреннего состояния любой открытой системы. Основой для таких понятий о гомеостазе было введенное Клодом Бернаром в 1878 г. представление о постоянстве внутренней среды организма. Таким образом, устойчивость вместе со сложностью и целостностью представляет собой одну из важнейших характеристик любой сложной системы и характеризует способность системы поддерживать свою структуру более или менее стабильной на протяжении некоторого отрезка времени.

В экологии вслед за кибернетикой под гомеостазом понимают наличие устойчивых состояний и способность системы самостоятельно достигать их при нарушении равновесия. Так, например, экологический гомеостаз наблюдается в климаксовых сообществах с максимально возможным биоразнообразием при благоприятных условиях среды. В нарушенных экосистемах после прекращения действия возмущающего фактора с течением времени климаксовое состояние способно восстанавливаться через ряд промежуточных субклимаксовых состояний. Классическим примером может служить экосистема о. Кракатау. После сильного извержения вулкана в 1883 г. состояние гомеостаза предыдущей лесной климаксовой экосистемы было уничтожено, как и вся жизнь на этом острове. Остров Кракатау за годы после извержения прошел цепь экологических изменений, в которых новые виды растений и животных сменяли друг друга, что привело к постепенному росту разнообразия и в результате – к климаксовому сообществу. В 1983 г., спустя сто лет с того времени, как извержение уничтожило на нем жизнь, на острове образовалось климаксовое сообщество с восемью тысячами зарегистрированных видов. Случай с о. Кракатау и другими нарушенными или нетронутыми экосистемами показывает, что первоначаль-

чальная колонизация пионерными видами осуществляется через стратегии воспроизведения, основанные на положительной обратной связи, при которых пионерные виды расселяются, производя на свет как можно больше потомства, но при этом практически не вкладываясь в успех каждого отдельного потомка (г-стратегия). В таких видах наблюдается стремительное развитие и столь же стремительный крах (например через эпидемию). Когда экосистема приближается к климаксу, такие пионерные виды заменяются более сложными климаксовыми видами, которые через отрицательную обратную связь адаптируются к специфическим условиям окружающей их среды. Эти виды тщательно контролируются потенциальной емкостью экосистемы и следуют иной стратегии – производству на свет меньшего потомства, в репродуктивный успех которого в условиях микросреды его специфической экологической ниши вкладывается больше ресурсов (К-стратегия). Приведенный пример является хрестоматийным, поскольку кочует из одного источника в другой и представляет собой яркий образчик натуралистического описания экологического процесса, лишённого количественных критериев.

Попытки формализовать понятие устойчивости в экологии потребовали перехода от вербальных определений к более строгим математическим характеристикам. Так, устойчивость для экосистем и сообществ можно определить через сохранение числа видов, их количественных соотношений в данном сообществе и взаимосвязей в течение некоторого интервала времени, для популяции – как отсутствие резких колебаний численности, способных привести популяцию к гибели. Однако, несмотря на кажущуюся интуитивную очевидность понятия «устойчивость» дать ему четкое и однозначное определение оказывается трудной задачей. Более того, по мнению Г.С. Розенберга [35], вообще не имеет смысла пытаться дать какое-либо исчерпывающее определение достаточно богатому по содержанию понятию: точное определение ограничивает рамки его применения, и это может оказаться вредным. В этом случае можно использовать ряд фрагментарных определений, касающихся лишь некоторых сторон этого понятия.

**Надежность**

Одним из фрагментарных определений устойчивости можно считать надежность – сохранение системы, несмотря на гибель отдельных ее элементов, с помощью замены, дублирования и т. д. Скорость подобного восстановления называют авторегенеративностью системы [31]. Так, например, надежность растительных сообществ достигается за счет переменности флористического состава при обратимых (сезонных и разногодичных) изменениях [15, 33]. Из теории потенциальной эффективности сложных систем выводится предельный закон надежности [43], который дает оценку вероятности того, что система с изменяющимся числом элементов просуществует определенное время:

$$P_R(t) = \begin{cases} \geq 1 - \frac{1}{a}(1 - t^{-a}) & \text{при } n(\tau) \geq f_1(\theta, p, \ln \tau) \\ \leq \frac{2o(\ln t)}{1+t} & \text{при } n(\tau) \leq f_2(\theta, \bar{p}, \ln \tau) \\ = \exp(-\lambda t) & \text{при } n = const, \end{cases} \quad (7)$$

где  $P_R(t)$  – надежность системы,  $t$  – время, которое система должна существовать,  $o(\ln t)$  – величина, существенно меньшая по сравнению с  $\ln t$ ,  $f_1, f_2$  – функции, монотонно зависящие от  $\ln \tau$ ,  $\theta$  – коэффициент смерти системы,  $p$  – средняя вероятность жизни отдельного вида,  $\bar{p} < 0,5$  – верхняя оценка для  $p$ .

Таким образом, если число видов со временем растет медленнее, чем в случае его пропорциональности логарифму времени, то надежность такой системы на достаточно длительном отрезке времени будет стремиться к нулю. Примерами могут служить сообщества в ситуации аклимакса или циклоклимакса [41], флуктуации которых беспрестанны, и устойчивые сообщества, свойства которых неотличимы от серийных (например фитопланктон или растительные сообщества однолетников в пустыне). Во втором случае (первое равенство), когда число видов со временем растет быстрее, чем в случае пропорциональности логарифму времени, при достаточно длительном существовании надежность системы будет близка к единице:

$$P_R(t) > 1 - a^{-1}, \quad (8)$$

где  $a$  – некая константа.

Этим неравенством может характеризоваться надежность фитоценозов суперклимакса (растительность тундры) или классические изменения эуклимакса, приводящие к развитию лесной растительности. Наконец, если число видов со временем не меняется, то надежность системы (сообщества) характеризуется известным экспоненциальным законом, где параметр  $\lambda$  имеет смысл величины, обратной среднему времени между «стрессами» системы. Примером такой ситуации может служить простое онтогенетическое старение популяций, составляющих ценоз (например в условиях создания искусственных травосмесей длительного срока жизни).

*Устойчивость по Ляпунову*

Наиболее близко соответствует экологическому понятию устойчивости определение устойчивости по Ляпунову, то есть устойчивость сообщества ассоциируется с устойчивостью некоторого положительного стационарного решения системы модельных уравнений – точка равновесия или предельный цикл [37, 38]. Из устойчивости в таком понимании следует сохранение числа видов в сообществе (обратное, вообще говоря, не обязательно). Уже классическим стал пример зоогенной флуктуации, описанный Е.М. Лавренко и А.А. Юнатовым [18]: воздействие полевки Брандта на сообщества ковыля и востреца. Грызуны почти полностью уничтожают дернину ковыля, что дает конкурентное преимущество злакам, в частности, вострецу. Когда пик развития полевки сменяется депрессией, происходит восстановление численности ковыля. Эта ситуация может быть описана следующей моделью:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 x_1 - r_1 x_2 - a_1 y), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 x_2 - r_1 x_1), \\ \frac{dy}{dt} &= y(a_2 x_1 - \beta), \end{aligned} \quad (9)$$

где  $x_1$  и  $x_2$  – численности конкурирующих популяций ковыля и востреца,  $y$  – численность популяции полевки Брандта,  $\varepsilon_i$  – скорость роста популяции растений,  $\gamma_i$  – коэффициенты внутривидовой конкуренции,  $r_i$  – коэффициенты межвидовой конкуренции ковыля и востреца,  $\alpha_i$  – коэффициенты «взаимодействия» ковыля и полевки,  $\beta$  – естественная смертность полевки.

Такая модель имеет две точки равновесия:

$x_1 = x_2 = y = 0$  (неустойчивая точка равновесия),

$$x_1 = \frac{\beta}{a_2}, \quad x_2 = \frac{\varepsilon_2 a_2 - \beta r_2}{a_2 \gamma_2}, \quad (10)$$

$$y = \frac{\varepsilon_1 a_2 \gamma_2 - \varepsilon_2 a_2 r_1 - \beta r_1 r_2 - \beta \gamma_1 \gamma_2}{a_1 a_2 \gamma_1}$$

Положительность координат второй точки равновесия достигается при выполнении следующего неравенства:

$$\frac{a_2}{\beta} > \max\left(\frac{\gamma_1}{s_1}, \frac{\gamma_2}{s_2}\right) \quad (11)$$

а устойчивость этой точки равновесия (устойчивость по Ляпунову, которая определяется как отрицательность действительных частей корней характеристического полинома) достигается при

$$\frac{\varepsilon_1 a_1 - \beta \gamma_1}{\varepsilon_2 a_2 - \beta \gamma_2} > \frac{r_1(r_2 + a_2)}{\gamma_2 a_2} \quad (12)$$

Таким образом, при выполнении этих условий система «ковыль–вострец–полевка Брандта» при различных начальных условиях (различные начальные численности популяций) будет совершать затухающие колебания около второй точки равновесия; незначительные воздействия случайных факторов, отклоняющих систему от своего стационарного состояния, дополняют картину колебаний данной экосистемы.

*Устойчивость по Лагранжу (стабильность)*

Если сообщество сохраняет все свои виды, но не имеет равновесных состояний (то есть решения модельных уравнений ограничены сверху и снизу некоторыми положительными константами), то говорят о стабильности системы и оценивают устойчивость по Лагранжу. Очевидно, что требование стабильности является более «слабым», чем устойчивости. Всем условиям стабильности удовлетворяет экосистема со структурой сообщества, демонстрирующей перенос энергии, заключенной в пище, от одного вида к другому (связь видов в трофическую цепь), когда скорость поступления ресурса или его суммарная величина ограничены. Уравнения вольтерровского типа для трофической цепи длины  $n$  имеют вид [38]:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - a_0 N_0 N_1, \quad (13)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(-m_i + k_i a_{i-1} N_{i-1} - a_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n},$$

где  $N_0$  – количество ресурса ( $Q$  – его начальное количество),  $N_i$  – численность видов в трофической цепи,  $m_i, k_i, a_i$  – коэффициенты в уравнении конкуренции.

В незамкнутой трофической цепи в качестве ресурса можно рассматривать энергию солнечного света, «протекающую» через всю экосистему, а видами будут автотрофные растения, консументы первого порядка (фитофаги), консументы второго порядка (хищники) и т. д. Математический анализ устойчивости по Лагранжу такой системы задает ограничения на начальную величину ресурса [38]:

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q+1), \quad (14)$$

где  $q$  – число видов в трофической цепи,  $Q^*$  – ограничительная функция, зависящая от вида трофической функции взаимодействия видов, КПД использования ресурса, коэффициентов естественной смертности.

*Устойчивость по Холлингу (упругость)*

В экосистеме, особенно находящейся под антропогенным воздействием, может происходить исчезновение (вымирание) одного или нескольких видов и, соответственно, сокращение соответствующих трофических связей. К. Холлинг (C. Holling) [66] предложил наряду с устойчивостью сообщества рассматривать еще и такое свойство, как «упругость» – способность системы сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении ее состояния. Взаимосвязи системы формализуются корреляционной матрицей, которая в свою очередь сводится к обыкновенному знаковому графу, анализ последнего как целостного объекта может предоставить информацию об упругости (устойчивости) изучаемой экосистемы. В частности, Г.Е. Михайловский [27] предлагает рассматривать следующие показатели: конкордность системы (средняя сила достоверных корреляционных связей), организованность системы (нормированная суммарная сила связей системы) и сложность системы (коэффициент, связывающий конкордность с организованностью). Взаимосвязь этих показателей задается следующим образом:

$$R = \sigma \varphi, \quad \sigma = \frac{2N}{n^2}, \quad (15)$$

где  $R$  – организованность,  $\varphi$  – конкордность (средний модуль достоверных коэффициентов связи),  $\sigma$  – сложность системы,  $N$  – наблюдаемое число достоверных связей,  $n$  – общее число видов. Конкордность системы интерпретируется Михайловским как упругость в понимании Холлинга.

Еще один подход к оценке структуры связей экосистемы основывается на вероятности связанности случайного графа,  $n$  вершин которого могут быть с вероятностью  $p$  связаны с любой из  $n - 1$  вершин:

$$P_{np} \approx 1 - n(1 - p)^{n-1}, \quad (16)$$

где  $P_{np}$  – вероятность связанности графа [44].

*Устойчивость по Флейшману (живучесть)*

Живучесть – это сохранение структуры и функционирования системы с помощью активного подавления вредных факторов [43, 44, 45]. Примером

живучести фитоценологических систем может служить явление замкнутости некоторых растительных сообществ (в частности, луговых) к «проникновению» в них новых видов [15]. Видимо, к этому классу явлений нужно отнести и развитые аллелохимические реакции защиты растений от фитофагов [41].

Естественно, что рассмотренными подходами к формализации различных понятий устойчивости нельзя исчерпать все многообразие этой проблемы. Так, Ю.М. Свиричев [36] предложил концепцию «иерархической устойчивости», суть которой сводится к следующему. Любая экосистема состоит из «блоков», каждый из которых на своем отрезке времени может быть либо устойчивым, либо нет. Однако неустойчивость отдельного блока стабилизируется другим блоком, расположенным иерархически выше. Так, устойчивость растительности в известной мере зависит от изменений абиотической составляющей экосистемы (свет, температура, влажность и пр.), но в свою очередь блок «растительность» в существенной степени определяет устойчивость животных, то есть динамику следующих трофических уровней.

Устойчивость, таким образом, является важнейшим качеством систем, более того, это качество следует считать первичным, так как без него система неизбежно погибает. Простые системы имеют пассивные формы устойчивости: прочность, сбалансированность, гомеостазис, а для сложных (к которым, естественно, относятся и экосистемы) определяющими являются в разной степени активные формы устойчивости. Б.С. Флейшман [44] подчеркивает, что определяющие формы устойчивости сложных систем носят в основном структурный характер, и поэтому математический анализ должен быть направлен на учет как уязвимости отдельных компонентов сложных систем, так и связей между этими компонентами и, в конечном итоге, на целостное исследование устойчивости и элементов, и связей между ними.

Дискуссионным до настоящего времени остается вопрос о связи между сложностью и устойчивостью сообществ. Гипотеза о положительной связи между разнообразием и устойчивостью была сформулирована «корифеями» экологии середины XX века Э. Одумом (E. Odum) [85], Р. Макартуром (R. MacArthur) [78] и Ч. Элтоном (Ch. Elton) [50]. В их работах обосновывается тезис о том, что если некий хищник питается несколькими видами добычи, то колебания среды, затрагивающие популяции добычи, будут слабо сказываться на колебаниях популяции хищника. И наоборот, если плотность популяции вида контролируется несколькими хищниками, то этот вид будет более стабилен при экзогенных воздействиях, выбивающих одного из хищников. В качестве эмпирической поддержки Одум и Элтон приводят в пример значительные осцилляции многих популяций в Арктике, которые не наблюдаются в более разнообразных тропических сообществах, а также характерные для упрощенных агроэкосистем вспышки численности вредителей, которые не характерны для естественных сообществ.

Первоначальный энтузиазм экологов был поколеблен в 1970-х гг. работами М. Гарднера и У. Эшби [63], а также Р. Мэя [76, 77], в которых показано, что в сконструированных случайным образом пищевых сетях разнообразие снижает устойчивость. В частности, Р. Мэй выяснил, что модельные пищевые сети

устойчивы (то есть возвращаются к равновесному состоянию после небольшого нарушения), только если

$$\beta(SC)^{1/2} < 1, \quad (17)$$

где  $S$  – число видов,  $C$  – связность сети, а  $\beta$  – средняя сила взаимодействия. Другими словами, возрастание числа видов, повышение связности и усиление взаимодействия – все это способствует росту неустойчивости (увеличивается левая часть неравенства). При этом, чем больше каждый из перечисленных параметров, тем выше сложность. Следовательно, согласно этой и целому ряду других моделей, усложнение ведет к неустойчивости, что сформировало «новую парадигму», просуществовавшую несколько десятилетий.

Постепенно накапливавшийся эмпирический материал экспериментальных исследований связи между стабильностью и разнообразием сообществ привел, в конце концов, к очередному изменению хода дискуссии. А. Айвс и С. Карпентер [69] приводят сводку из 59 исследований, из которых в 41 случае (69%) обнаружена положительная связь между разнообразием и стабильностью, и только в 8 случаях (14%) зафиксирована отрицательная связь. Теоретические разработки последнего десятилетия указывают следующий выход из имеющегося противоречия между разработками Р. Мэя и эмпирическими данными. Реальные пищевые сети обладают сложной структурой и формируются отнюдь не случайным образом (как в теоретических работах Р. Мэя). В частности, в них преобладают слабые трофические взаимодействия, оказывающие стабилизирующее влияние [79]. В реальных трофических сетях распространены структуры, получившие название петель всеядности (omnivorous loop), также оказывающих сильный стабилизирующий эффект [84].

Сравнительно недавно [90] было показано, что стабильность экосистем обеспечивается асимметрией структуры их сообществ. Так, передача энергии в трофических сетях в природных экосистемах (например озерах) от нижних уровней к верхним происходит по двум разным каналам (более быстрому и более медленному), объединяемым хищниками на верхних уровнях. Известно, что в основании трофических связей в озере лежит фитопланктон, создающий органическое вещество, которое потом может быть использовано зоопланктоном, и детрит – взвешенное неживое органическое вещество, которое может быть использовано бактериями, в свою очередь потребляемыми некоторыми животными. Изучение поведения математических моделей таких систем показало, что в тех случаях, когда потоки по двум каналам уравниваются, система становится гораздо менее стабильной. Дело в том, что в этом случае изменения в обоих каналах происходят синхронно, а важна именно асинхронность и возможность компенсации одного за счет другого. Резкое снижение стабильности происходит и в том случае, когда поток идет только по одному каналу. Следовательно, для сохранения своей устойчивости экосистемы должны быть гетерогенными, допускающими возможность разных путей («каналов») передачи вещества и энергии от основания трофической пирамиды до ее вершины. Кроме того, в них должны быть «верховные хищники», способные переключаться с одного канала на другой. Подробный анализ pro et contra обсу-

ждаемой проблемы можно найти у М. Бигона и соавт. [1], и, по-видимому, следует согласиться с ними в том, что «...зависимость между сложностью сообщества и его устойчивостью остается неясной». При этом трендом последнего десятилетия стал отказ от лобовой атаки на проблему взаимосвязи сложности и стабильности и переход к поиску и описанию реальных стабилизирующих механизмов, позволяющих поддерживать высокое биологическое разнообразие без потери стабильности [91].

### Мультифрактальное описание структуры сообщества

Основные теоретические предпосылки, лежащие в основе развиваемой нами фрактальной теории видовой структуры сообщества, могут быть сформулированы следующим образом. Видовая структура биотического сообщества рассматривается нами с позиций самоподобия, то есть как фрактал, основные характеристики которого сохраняются при изменении характерных размеров (масштабов) сообщества. Эквивалентом масштаба в данном случае является общая численность особей  $N$  или занимаемая сообществом площадь  $A$ . Нами показано, что масштабная инвариантность, степенная зависимость числа структурных элементов сообщества наземных и водных экосистем (особей, популяций, видов) от масштаба (выборочного усилия) и, наконец, дробное значение показателя степени (фрактальной размерности) характеризуют сообщество как фрактальный объект [3, 4, 14]. При этом для видовой богатства сообщества соответствующим математическим образом является монофрактал: множество, характеризующееся единственным параметром – фрактальной размерностью. Однако анализ видовой разнообразия в рамках фрактальной концепции потребовал применения более сложного математического аппарата – мультифрактального формализма. Нами обобщены приложения мультифрактального анализа к описанию видовой структуры сообщества. Показано, что мультифрактальный формализм является адекватным аппаратом фрактальной теории описания видовой структуры сообщества и позволяет перейти от анализа видовой богатства к полному анализу видовой разнообразия с учетом гетерогенности сообщества. Обобщенные фрактальные размерности, являющиеся инструментом мультифрактального анализа, естественным образом отражают структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов [4]. В свою очередь, индексы сингулярности характеризуют скорость уменьшения относительной численности видов с ростом размеров сообщества. Удобным способом визуализации результатов мультифрактального анализа является мультифрактальный спектр, который можно расценивать как обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества, ранее не достижимый известными методами. Существенно, что функциональная перестройка сообщества сопровождается изменением его мультифрактальной структуры, которая разрушается при равнопредставленности видов, то есть максимальной выравненности.

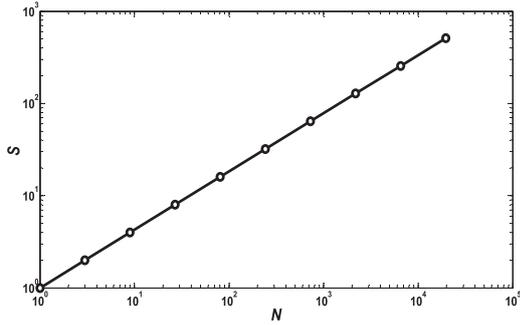
Приведем ключевые этапы разработанной нами процедуры проведения мультифрактального анализа структуры сообщества на примере модельного сообщ-

ества (рис. 3), сгенерированного на основе целочисленного обобщения мультипликативного процесса Безиковича [42, 75].

На *первом этапе* анализа проводится верификация монофрактальной гипотезы Маргалефа [23], согласно которой рост видовой богатства  $S$  сообщества при увеличении объема выборки  $N$  как меры выборочного усилия описывается степенной зависимостью в ортогональных координатах натуральных значений и, соответственно, линейной зависимостью в билогарифмических координатах. На этом этапе констатируется лишь сам факт наличия вида в выборке и ничего не говорится о распределении видов по численности или степени их доминирования. Для описания видовой разнообразия сообщества на следующих этапах анализа необходим переход от анализа числа видов к анализу их относительных представленностей и, соответственно, от монофрактального анализа к мультифрактальному. Для этого на *втором этапе* вводятся моменты распределения особей по видам  $M_q$  и выясняется характер их поведения при увеличении выборочного усилия  $N$ . Свидетельством соблюдения степенного скейлинга является линейный характер билогарифмических графиков изменения моментов распределения особей по видам. На *третьем этапе* мультифрактального анализа выявляется характер поведения функции  $\tau(q)$ . Здесь  $-\infty \leq q \leq \infty$  называется порядком момента, а показатель  $\tau(q)$  описывает скорость изменения соответствующего момента  $M_q$  при увеличении размера выборки  $N$ . Показатели  $\tau$  определяются как наклоны графиков скейлинга соответствующих моментов  $M_q$  в билогарифмических координатах. Для более детального анализа используется аппарат обобщенных размерностей Реньи, рассмотрение которых происходит на *четвертом этапе* анализа. Спектр обобщенных размерностей Реньи (обобщенные размерности распределения  $D_q$ ) представляет собой убывающую функцию от  $q$ . Обобщенные фрактальные размерности  $D_q$  не зависят от масштаба и являются своеобразными структурными инвариантами, естественным образом отражающими структурную гетерогенность сообщества, обусловленную различной представленностью входящих в его состав видов. Наконец, успешное выполнение всех условий анализа позволяет перейти к завершающему *пятому этапу*, а именно – построению мультифрактального спектра с помощью преобразования Лежандра или иных алгоритмов.

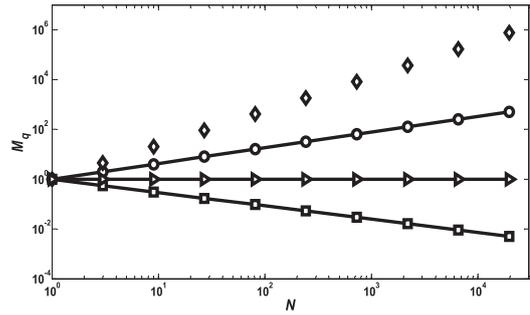
Приведем некоторые примеры, верифицирующие развиваемую нами фрактальную теорию видовой структуры сообщества.

*Фрактальная структура гидробиоценозов.* Анализ структурной организации зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища, а также фитопланктоценозов и макрозообентоценозов городских озер Нижнего Новгорода показал, что степенной характер накопления видовой богатства при росте выборочного усилия является характерной чертой этих гидробиоценозов. Следовательно, для этих сообществ выполняется монофрактальная гипотеза, и, соответственно, эти сообщества обладают свойством самоподобия. Мультифрактальный анализ видовой структуры этих сообществ дал возможность получить мультифрактальные спектры (рис. 4А), являющиеся адекватными обобщенными геометрическими образами их видовой структуры [9].



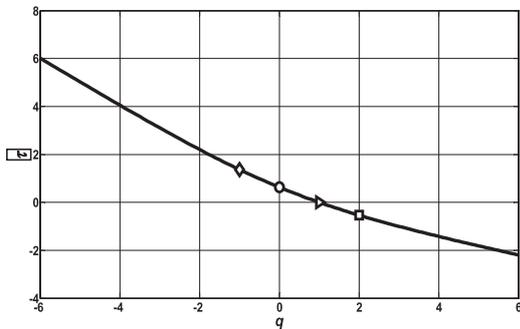
$$S = N^k \text{ или } \lg S = k \lg N$$

**Этап 1.** Степенная зависимость накопления видового богатства ( $S$ ) от объёма выборки ( $N$ )



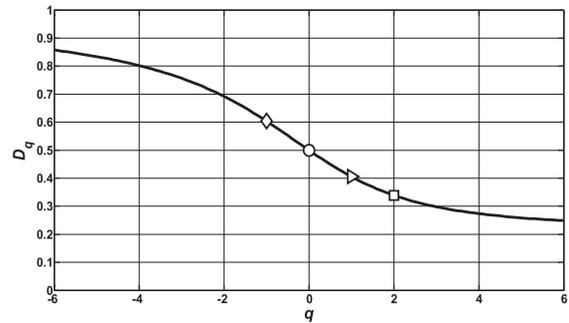
$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q \propto N^{\tau(q)}$$

**Этап 2.** Степенная зависимость моментов распределения особей по видам ( $M_q$ ) от объёма выборки ( $N$ )



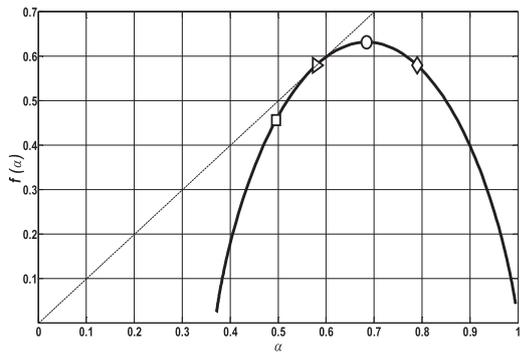
$$\tau(q) \neq k(1-q)$$

**Этап 3.** Нелинейная зависимость скейлинговых показателей  $\tau$  от порядка момента  $q$



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

**Этап 4.** Зависимость обобщённых размерностей Реньи ( $D_q$ ) от порядка момента ( $q$ )



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

**Этап 5.** Мультифрактальный спектр модельного сообщества. Абсцисса – индекс сингулярности ( $a$ ), ордината – значение функции мультифрактального спектра  $f(a)$ .

**Алгоритм построения модельного сообщества:**

На первой итерации сообщество состоит из одной особи, принадлежащей одному виду. На последующих итерациях число особей утраивается, а число видов удваивается таким образом, что численность видов, присутствовавших на предыдущей итерации, удваивается и к ним добавляется блок новых видов, численность которых в точности совпадает с распределением численностей видов на предыдущей итерации.

**Условные обозначения:**

- $q = 0$
- ▷  $q = 1$
- $q = 2$
- ◇  $q = -1$

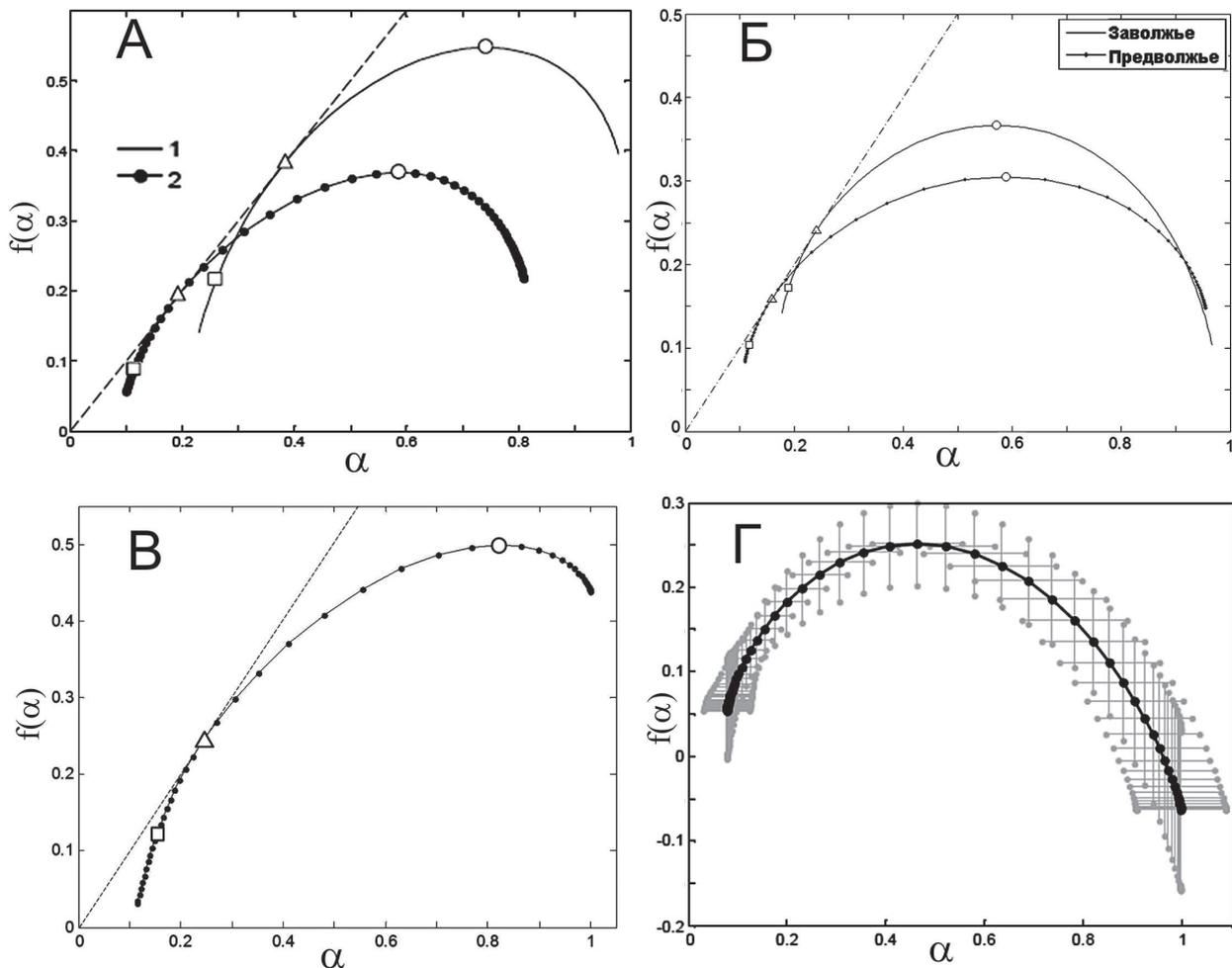
**Рис. 3.** Алгоритм мультифрактального анализа модельного сообщества. Пять критических этапов

Фрактальная структура рецентных сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья. На примере мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья изучена возможность использовать фрактальный анализ для описания видовой структуры наземных сообществ. Показано, что структура видового богатства изученных сообществ соответствует монофрактальной, а структуры видового разнообразия – мультифрактальной гипотезе (рис. 4Б). Анализ видовой структуры сообщества мелких млекопитающих, обитающих в лесном Заволжье и лесостепном Предволжье Нижегородской области, проведенный традиционными методами и с помощью моно- и мультифрактального формализма, не выявил логических противоречий [5].

Фрактальная структура сообщества насекомых луговых и саванных местообитаний национального парка «Кедровая лощина» (США). Аналогичный анализ видовой структуры проведен для сообществ насекомых национального парка «Кедровая лощина». Видовая структура этого сообщества также удовлетворяет требованиям моно- и мультифрактального

анализа. Полученный для этого сообщества мультифрактальный спектр (рис. 4В) обладает характерной асимметрией, связанной с большим количеством редких видов [51].

Фрактальный анализ пространственной структуры растительного сообщества дюнных понижений (Бельгия). Наряду с видовой структурой сообщества фрактальному анализу может быть подвергнуто пространственное распределение видов в сообществе, то есть его пространственная структура. Описание пространственной структуры сообщества в терминах видового богатства связано с зависимостью видового богатства от площади (species-area relationship, SAR), тогда как для пространственного анализа с учетом видового разнообразия применяется мультифрактальный формализм. Моделью для наших исследований послужили участки растительности в дюнных понижениях четырех заповедников, расположенных на побережье Бельгии и северной Франции. Результаты анализа показали, что в целом SAR хорошо описывается степенной зависимостью, то есть является монофракталом. Зависимости моментов от площади также опи-



**Рис. 4.** Мультифрактальные спектры видовой структуры биотических сообществ:  
 А) сообщества макрозообентоса (1) и фитопланктона (2) водоемов г. Н. Новгорода;  
 Б) сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области;  
 В) сообщество насекомых заповедника «Кедровая лощина» (США);  
 Г) растительные сообщества дюнных понижений (Бельгия) со стандартными отклонениями для  $f(\alpha)$  и  $\alpha$   
 Прямая линия соответствует биссектрисе координатного угла. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих:  
 ○ – видовому разнообразию по Маргалёфу ( $D_0$ );  
 △ – видовому разнообразию по Шеннону ( $D_1$ );  
 □ – индексу доминирования по Симпсону ( $D_2$ ).

сываются степенным законом, что указывает на наличие мультифрактальной структуры. Ввиду наличия 14 независимых повторностей в данном случае удалось оценить изменчивость мультифрактальных спектров для сообществ данного типа (рис. 4Г, изменчивость обозначена стандартными отклонениями) [98].

Кроме вышеприведенных примеров, справедливость мультифрактальной гипотезы обоснована нами для видовой структуры сообщества жуков-долгоносиков (национальный парк «Смольный», Мордовия); сообщества наездников-ихневмонид Среднего Урала; карабидокомплексов Татарии; сообществ орибатидных клещей Нижегородской области; растительного сообщества серпентинитового луга (Калифорния, США); а также для разнообразия отряда Rodentia на территории Европы в неогене [6, 8, 39, 51].

Небольшие модификации описанного алгоритма мультифрактального анализа позволяют расширить сферу его применения до размерной и таксономической структуры сообществ. В первом случае при росте масштаба (выборочного усилия) необходимо отслеживать не число видов, а число обнаруженных размерных классов и их относительных представленностей, по которым и рассчитываются моменты  $M_q$ . Этот подход использован для анализа размерной структуры ихтиоценоза Чебоксарского водохранилища.

Для описания таксономического разнообразия при росте масштаба отслеживается не распределение особей по видам, а распределение обнаруженных в пробах видов по родам. Этот вариант анализа применяется при наличии качественных данных (когда нет количественной оценки представленностей видов) по достаточно разнообразным сообществам. Тогда в качестве относительных представленностей, необходимых для расчета моментов  $M_q$ , используются доли видов, относящихся к родам, обнаруженным в пробах. Этот подход был использован для анализа таксономического разнообразия сосудистых растений национального парка «Самарская Лука» [7].

### Фрактальность и устойчивость сообществ

После рассмотрения основных теоретических конструкций пришло время сформулировать гипотезу о связи фрактальной организации и устойчивости сообщества. На текущем этапе исследований фрактальность структурной организации представляется имманентным свойством самых различных биологических сообществ, что следует как из теоретических предположений, так и из обработанного эмпирического материала. Устойчивость также рассматривается как одна из имманентных характеристик зрелых сообществ, поскольку внутренне нестабильная система не могла бы существовать сколько-нибудь значимое в эволюционном масштабе время. Таким образом, вопрос о взаимосвязи фрактальности и устойчивости сообществ возникает естественным образом.

На данном этапе мы склоняемся к положительному решению обозначенного вопроса и готовы сформулировать гипотезу о фрактальной природе устойчивости: фрактальная организация биологических сообществ является как минимум одним из механизмов, обеспечивающих их устойчивость. Действительно, реализация принципа самоподобия в исследовании видовой и пространственной структуры биотических сообществ позволила вскрыть фрактальную

природу их организации как открытых систем, далеких от равновесия, в которых характерные времена внутренней динамики существенно уступают интервалам изменения внешних условий, что, как указывалось выше, является необходимым условием возникновения фрактальной динамики [70]. Известно, что многие процессы в природе приводят к образованию *диссипативных структур* – стационарных распределений значений переменных, обладающих устойчивостью к возмущениям [32]. Движение системы, ведущее к подобному стационарному распределению, получило название *самоорганизации* [46, 47]. Однако, как уже говорилось, многие природные системы можно рассматривать как самоорганизованные критические системы. В частности, предполагается, что экосистемы функционируют в состоянии устойчивого динамического равновесия на границе хаоса. Хотя скорости процессов в этих системах сбалансированы таким образом, чтобы оптимально использовать доступные ресурсы, даже незначительный дисбаланс в параметрах и скоростях может приводить на отдельных промежутках времени к хаотическому поведению и перестройке всей системы в целом или отдельных ее компонентов.

Теория самоорганизующихся динамических систем показывает, что, когда количество энергии, проходящей через систему той или иной природы, превышает некое пороговое значение, внутренняя динамика системы перестраивается таким образом, чтобы оптимальным образом обеспечивать диссипацию энергии. При этом часто образуются фрактальные структуры, которые и обеспечивают оптимальный перенос энергии. Так, в ламинарном слое жидкости при возрастании скорости образуются турбулентные вихри, изучение которых дало один из первых натуральных примеров мультифрактальных структур в природе. В грозном облаке спонтанно образуется ветвящийся разряд, геометрически представляющий собой фрактал и обеспечивающий сброс избыточной энергии из облака на землю. Структура речных бассейнов, обеспечивающих эффективный транспорт атмосферных осадков с огромных территорий, также является хрестоматийным примером фрактальной самоорганизации [22]. Полезность развиваемого подхода обнаруживает себя при анализе, например, проблемы экологических границ, или экотон, подробно рассмотренной нами ранее в рамках биоэкологических аспектов теории перколяции [14]. Известно, что экологические границы в силу «повторения определенного типа складчатости или неравномерностей в различных масштабах» имеют фрактальную структуру [23, с. 95]. Такие границы, или экотоны, если они разделяют хорошо отличающиеся местообитания или сообщества, часто характеризуются тенденцией к увеличению разнообразия и плотности организмов – т. н. краевым эффектом. Можно показать, что скорость роста полного периметра, учитывающего внутренние границы, описывается индексом, равным фрактальной размерности перколяционного кластера  $d_f$ . Другими словами, *краевой индекс является степенной функцией масштаба перколирующего экотона*. Дело в том, во-первых, что, подобно диссипативным структурам, перколяционные структуры также оказываются результатом фазовых превращений. Во-вторых, геометрические параметры перколяционных кластеров вблизи порога

слабо зависят от деталей мелкомасштабного устройства, что делает перколяцию чрезвычайно привлекательной в прикладном аспекте. Наконец, в-третьих, наличие контрастных по отношению к фону физических или функциональных свойств элементов перколяционных структур делает их весьма чувствительными к внешнему воздействию. Даже в слабом стороннем поле (силовом или концентрационном) экспоненциально редкое событие образования крупного перколяционного кластера способно вызвать значительные, подчас катастрофические, изменения на масштабах, сопоставимых с размерами самой системы. Драматизм ситуации усиливается тем обстоятельством, что катастрофическое событие не может быть обнаружено или предсказано в приближении среднего поля. Последнее обстоятельство особенно ярко проявляется в крупномасштабных природных системах.

В упомянутых примерах самоорганизующихся естественных фракталов степенными законами описывается не только собственно структура геометрического носителя, но и огромный перечень самых разнообразных динамических показателей, например частота и амплитуда наводнений, частота и пространственное распределение землетрясений и т. п. Показатели степени, определяющие структуру и динамику различных аспектов таких динамических систем, часто оказываются связанными друг с другом относительно простыми количественными соотношениями, отражающими формирования самоподобных фрактальных структур. При этом степенными законами описывается не только геометрия носителя, но также и самые различные характеристики этих систем, что хорошо изучено в физике открытых неравновесных динамических систем, рассматриваемых в настоящее время в рамках концепции СОК. Ценность концепции самоорганизованной критичности для вопросов, обсуждаемых в статье, заключается в том, что повсеместно встречающиеся в природе *фракталы* рассматриваются как *мгновенные «срезы» самоорганизованных критических процессов*. Таким образом, фрактальные структуры являются, по существу, пространственными «отпечатками» самоорганизованной критичности.

Живые организмы также проявляют черты фрактальной организации. Практически все системы высоко развитых организмов, связанные с транспортными функциями, структурно организованы в виде иерархически ветвящихся фрактальных сетей. Примерами таких сетей являются у позвоночных кровеносная [65, 99], дыхательная [82, 83] и нервная (в этом случае транспортируется информация) [93] системы, у растений – проводящая система [96], у насекомых – трахейная система. Именно фрактальная организация этих систем позволяет оптимальным образом осуществлять транспортные функции внутри ограниченного объема [13, 73].

Представления о принципиально фрактальном характере внутреннего устройства организмов легли в основу теории метаболического скейлинга, объясняющей повсеместное распространение степенных зависимостей самых различных физиологических показателей организмов от массы тела с показателями степени, кратными 4 [48]. В серии программных работ Дж. Уэст и соавт. [95, 96] показали, что именно фрактальность внутренней организации является

основой «четвертного» скейлинга. Уровень метаболизма ограничен скоростью получения ресурсов через поверхность и скоростью их распределения внутри организма. Именно фрактальность внутреннего транспорта является оптимальным решением и приводит к возникновению скейлинговых показателей, кратных 4, а не 3, что ожидалось бы на основе чисто евклидовых представлений.

Дальнейшее развитие теории метаболического скейлинга показало, что различные физиологические показатели и связанные с ними величины зависят не только от массы тела, но и от температуры. Например,

$$I = i_0 \cdot M^{3/4} \cdot e^{E/kT}, \quad (18)$$

где  $I$  – индивидуальная скорость метаболизма,  $i_0$  – константа,  $M$  – масса тела,  $E$  – энергия активации,  $k$  – константа Больцмана,  $T$  – абсолютная температура в градусах Кельвина.

Теория метаболического скейлинга описывает не только индивидуальные показатели (такие как продукция биомассы, размножение, смертность), но также находит свое применение для описания характеристик уровня популяции и сообщества. Так, показано, что в рамках метаболического скейлинга хорошо описываются популяционные плотности, биомасса и продуктивность сообществ [59]. На этой основе даже начала развиваться так называемая метаболическая теория биоразнообразия, описывающая зависимость видового богатства и эволюционных параметров (например, скорость видообразования) от температуры [52, 64, 92].

Повсеместное распространение степенных законов, описывающих различные аспекты функционирования сообществ, свидетельствует о том, что сообщества, так же как и отдельные организмы, обладают принципиально фрактальным внутренним устройством. Одним из различных аспектов фрактальной организации сообществ являются изучаемые нами в последние годы с применением мультифрактального анализа видовая, пространственная, размерная и таксономическая структуры, рассмотренные выше.

Таким образом, концепция фрактальной организации позволяет рассматривать биотические сообщества как открытые неравновесные системы, формирующиеся в результате процессов самоорганизации и оптимальным образом использующие доступные сообществу ресурсы. При этом имманентная иерархичность, свойственная фрактальным структурам, вносит существенный вклад в формирование потоков энергии, проходящих через сообщество. Мы полагаем, что методологическое значение принципа самоподобия является руководящим для анализа *структуры* биотических сообществ и носит системообразующий принцип. Известно, что выживание организмов достигается различными биологическими механизмами: конкуренцией, размножением, адаптациями и т. д. В сообществе виды могут вымирать поодиночке, но выживают только совместно. Можно предположить, что поддержание сообществом самоподобной (фрактальной) структуры способствует на основе самоорганизации совместному выживанию популяций разных видов, поскольку соответствует нахождению сообщества в гомеостатическом диапазоне экологических параметров.

Таким образом, самоподобие можно рассматривать как один из потенциальных факторов обеспечения устойчивости сообщества как целостного эволюционного образования. Самоподобие задает структурный каркас сообщества, позволяющий оптимальным образом распределять потоки вещества и энергии. Отдельные проявления фрактальной организации сообществ, в частности аллометрическое распределение степеней узлов графа трофической сети, уже предлагаются в качестве стабилизирующих механизмов [86], однако целостной картины влияния фрактальности сообщества на его устойчивость на сегодняшний день не создано.

Мы полагаем, что задача верификации гипотезы о связи фрактальной организации структуры сообщества и его устойчивости может решаться по трем магистральным направлениям: (1) путем фрактального анализа заведомо устойчивых и неустойчивых сообществ, что требует большого количества эм-

пирического материала по сообществам, детально изученным в отношении их устойчивости; (2) прямыми манипулятивными экспериментами, позволяющими выводить модельные сообщества из состояния равновесия и отслеживать их реакцию (эксперименты такого рода сопряжены с большими затратами, и их число в мировой науке исчисляется всего лишь десятками); (3) путем анализа имитационных моделей биотических сообществ, проявляющих свойства фрактальной организации. В настоящее время представляется целесообразным продолжение исследований именно по теоретическому рассмотрению гипотезы о связи фрактальности и устойчивости сообществ в рамках 3-го направления. Современные динамические модели эволюционирующих по определенным правилам сообществ позволяют со значительной степенью детализации изучать различные аспекты структуры, функционирования и устойчивости сообществ и экосистем.

## Литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. – Т. 2. – М., 1989.
2. Божок С. В., Паршин Д. А. Фракталы и мультифракталы. – Ижевск, 2001.
3. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Ж-л общ. биол. – 2007. – Т. 68. – № 2. – С. 115–124.
4. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биол. – 2008. – Т. 128. – № 1. – С. 21–34.
5. Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья // Экология. – 2008. – № 6. – С. 456–461.
6. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Фрактальная характеристика видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Среднего Урала // Докл. АН. – 2010. – Т. 434. – № 6. – С. 838–841.
7. Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Ж-л общ. биол. – 2010. – Т. 71. – № 2. – С. 115–130.
8. Гелашвили Д.Б., Солнцев Л.А., Якимов В.Н. и др. Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере города Казани) // Поволжский экол. ж-л. – 2011. – № 4. – С. 407–420.
9. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н. и др. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Известия РАН (сер. биол.). – 2012. – № 3. – С. 327–335.
10. Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Ж-л общ. биол. – 2010. – Т. 71. – № 5. – С. 386–401.
11. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М., 1988.
12. Зельдович Я.Б., Соколов Д.Д. Фракталы, подобие, промежуточная асимптотика // Успехи физ. наук. – 1985. – Т. 146. – № 3. – С. 493–506.
13. Исаева В.В. Фрактальные и хаотические паттерны в морфологии животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. – Приложение 1. – 2009. – С. 199–218.
14. Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С. и др. Биологические и экологические аспекты теории перколяции // Успехи соврем. биол. – 2010. – Т. 130. – № 5. – С. 446–460.
15. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М., 1976.
16. Касахара К. Механика землетрясений. – М., 1985.
17. Кудрин Б.И. Мои семь отличий от Ципфа // Общая и прикладная ценология. – 2007. – № 4. – С. 25–33.
18. Лавренко Е.М., Юнатов А.А. Залежный режим в степях как результат воздействия полвки Брандта на степной травостой и почву // Бот. ж-л. – 1952. – Т. 37. – № 2. – С. 128–138.
19. Ланге О. Введение в эконометрику. – М., 1964.
20. Левич А.П. Структура экологических сообществ. – М., 1980.
21. Мандельброт Б. Теория информации и психолингвистическая теория частот слов // Математические методы в социальных науках. – М., 1973. – С. 316–337.
22. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. – М., 2002.
23. Маргалеф Р. Облик биосферы. – М., 1992.
24. Марков А.В., Кортаев А.В. Динамика раз-

- нообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Ж-л общ. биол. – 2007 – Т. 68. – № 1. – С. 1–12.
25. Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Ж-л общ. биол. – 2008. – Т. 69. – № 3. – С. 175–194.
26. Математический энциклопедический словарь. – М., 1995.
27. Михайловский Г.Е. Принципы экологического мониторинга водных сообществ // Человек и биосфера. – Вып. 8. – М., 1983. – С. 55–67.
28. Павлов А.Н., Анищенко В.С. Мультифрактальный анализ сложных сигналов // Успехи физ. наук. – 2007. – Т. 177. – № 8. – С. 859–876.
29. Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. – М., 1993.
30. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М., 1982.
31. Портнов Г.Я., Уемов А.И. Исследование зависимостей между системными параметрами с помощью ЭВМ // Системные исследования: Ежегодник, 1971. – М., 1972. – С. 103–127.
32. Пригожин И., Кондепуди Д. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур. – М., 2002.
33. Работнов Т.А. Фитоценология. – М., 1978.
34. Розенберг Г.С. О путях построения теоретической экологии // Успехи соврем. биол. – 2005. – Т. 125. – № 1. – С. 14–27.
35. Розенберг Г.С. Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. – Уфа, 1986. – С. 120–130.
36. Свиричев Ю.М. Иерархическая устойчивость биологических сообществ // Математическое моделирование морских экосистем. – К., 1974. – С. 44–46.
37. Свиричев Ю.М. Математические модели биологических сообществ // Математическая биология и медицина. М., 1978. – С. 117–165.
38. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М., 1978.
39. Солнцев Л.А. Изучение видовой структуры и таксономического разнообразия рецентных и ископаемых сообществ мелких млекопитающих с позиций принципа самоподобия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н. Новгород, 2009.
40. Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А. и др. Математическое моделирование в экологии (Историко-методологический анализ). – М., 1999.
41. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М., 1980.
42. Федер Е. Фракталы. – М., 1991.
43. Флейшман Б.С. Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. – М., 1971.
44. Флейшман Б.С. Основы системологии. – М., 1982.
45. Флейшман Б.С., Агаджанян Ш.М. О некоторых аналитических методах в теории случайных графов // Сб. научн. тр. аспирантов Армян. педагог. ин-та. Естественные науки. – 1976. – № 7. – Вып. 4. – С. 251–262.
46. Хакен Г. Синергетика. – М., 1980.
47. Хакен Г. Тайны природы: Синергетика: наука о взаимодействии. – Ижевск, 2003.
48. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда. – М., 1982.
49. Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. – Ижевск, 2001.
50. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. – М., 1960.
51. Якимов В. Н. Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н. Новгород, 2007.
52. Allen A.P., Gillooly J.F., Savage V.M., Brown J.H. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation // Proc. Natl. Acad. U.S.A. – 2006. – Vol. 103. – P. 9130–9135.
53. Azovsky A.I. Species-area and species-sampling effort relationships: disentangling the effects // Ecography. – 2011. – Vol. 34. – P. 18–30.
54. Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree // Ecol. Lett. – 2006. – Vol. 9. – P. 569–574.
55. Bak P. How nature works: The science of self-organized criticality. – N. Y., 1996.
56. Boyce C.K., Brodribb T.J., Field T.S., Zwieniecki M.A. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative // Proc. Roy. Soc. B. – 2009. – Vol. 276. – P. 1771–1776.
57. Bradford S.C. Documentation. – L., 1948.
58. Bradford S.C. Sources of information on specific subjects // Engineering. – 1934. – Vol. 26. – P. 85–86.
59. Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 1771–1789.
60. Cannon W.B. The wisdom of the body. – L., 1932.
61. Chesson P., Warner R.R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems // Amer. Natur. – 1981. – Vol. 117. – P. 923–943.
62. Connell J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // Dynamics of populations. – Wageningen, 1971. – P. 298–310.
63. Gardner M.R., Ashby W.R. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: Critical values of stability // Nature. – 1970. – Vol. 228. – P. 784.
64. Gillooly J.F., Allen A.P. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory // Ecology. – 2007. – Vol. 88. – P. 1890–1894.
65. Grasman J., Brascamp J.W., Van Leeuwen J.L., Van Putten B. The multifractal structure of arterial trees // J. Theor. Biol. – 2003. – Vol. 220. – P. 75–82.
66. Holling C.S. Resilience and stability of ecological systems // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1973. – Vol. 4. – P. 1–23.

67. [http://en.wikipedia.org/wiki/Lewis\\_Richardson](http://en.wikipedia.org/wiki/Lewis_Richardson)
68. *Hutchinson G.R.* Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // *Amer. Natur.* – 1959. – Vol. 93. – P. 145–159.
69. *Ives A.R., Carpenter S.R.* Stability and Diversity of Ecosystems // *Science.* – 2007. – Vol. 317. – P. 58–62.
70. *Iudin D. I., Trakhtengerts Vol. Yu., Hayakawa M.* Fractal dynamics of electric discharges in a thundercloud // *Phys. Rev. E.* – 2003. – Vol. 68. – P. 016601.
71. *Janzen D.H.* Herbivores and the number of tree species in tropical forests // *Amer. Natur.* – 1970. – Vol. 104. – P. 501–528.
72. *Jensen H.J.* Self-Organized Criticality.– Cambridge, 1998.
73. *Kenkel N.C., Walker D.J.* Fractals in the Biological Sciences // *Coenoses.* – 1996. – Vol. 11. – P. 77–100.
74. *Lawton J.H.* Are there general laws in ecology? // *Oikos.* – 1999. – Vol. 84. – P. 177–192.
75. *Mandelbrot B.B., Wallis J.R.* Some long-run properties of geophysical records // *Water Resources Res.* – 1969. – Vol. 5. – P. 321–340.
76. *May R.M.* Will a large complex system be stable? // *Nature.* – 1972. – Vol. 238. – P. 413–414.
77. *May R.M.* Stability and Complexity in Model Ecosystems. – Princeton, 1973.
78. *MacArthur R.* Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // *Ecology.* – 1955. – Vol. 36. – P. 533–536.
79. *McCann K.S.* The diversity-stability debate // *Nature.* – 2000. – Vol. 405. – P. 228–233.
80. *McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al.* Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Lett.* – 2007. – Vol. 10. – P. 995–1015.
81. *McGill B.J.* Towards a unification of unified theories of biodiversity // *Ecol. Letters.* – 2010. – Vol. 13. – P. 627–642.
82. *McNamee J.E.* Fractal perspectives in pulmonary physiology // *J. Appl. Physiol.* – 1991. – Vol. 71. – P. 1–8.
83. *Nelson T.R., West B.J., Goldberger A.L.* The fractal lung: universal and species-related scaling patterns // *Experientia.* – 1990. – Vol. 46. – P. 251–254.
84. *Neutel A.-M., Heesterbeek J.A.P., van de Koppel J. et al.* Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs // *Nature.* – 2007. – Vol. 449. – P. 599–602.
85. *Odum E. P.* Fundamentals of ecology. – Philadelphia, 1953.
86. *Otto S., Rall B., Brose U.* Allometric degree distributions facilitate food-web stability // *Nature.* – 2007. – Vol. 450. – P. 1226–1229.
87. *Pareto V.* Cours de Economie Politique. – Lausanne, 1897.
88. *Pielou E.C.* Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and measure // *Amer. Natur.* – 1966. – Vol. 100. – P. 463–465.
89. *Pielou E.C.* An introduction to mathematical ecology. – N. Y., 1969.
90. *Rooney N., McCann K., Gellner G., Moore J. C.* Structural asymmetry and the stability of diverse food webs // *Nature.* – 2006. – Vol. 442. – P. 265–269.
91. *Rooney N., McCann K.S.* Integrating food web diversity, structure and stability // *Trends Ecol. Evol.* – 2012. – Vol. 27. – P. 45–51.
92. *Stegen J.C., Enquist B.J., Ferriere R.* Advancing the metabolic theory of biodiversity // *Ecol. Lett.* – 2009. – Vol. 12. – P. 1001–1015.
93. *Werner G.* Fractals in the nervous system: conceptual implications for theoretical neuroscience // *Front. Physiol.* – 2010. – Vol. 1. – P. 15–43.
94. *West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* A General model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science.* – 1997. – Vol. 276. – P. 122–126.
95. *West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organisms // *Science.* – 1999. – Vol. 284. – P. 1677–1679.
96. *West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* A general model for the structure and allometry of plant vascular systems // *Nature.* – 1999. – Vol. 400. – P. 664–667.
97. *Wills C., Harms K.E., Condit R. et al.* Non-random processes maintain diversity in tropical forests // *Science.* – 2006. – Vol. 311. – P. 527–531.
98. *Yakimov B.N., Bossuyt B., Iudin D.I., Gelashevili D.B.* Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // *Oikos.* – 2008. – Vol. 117. – P. 33–39.
99. *Zamir M.* Fractal dimensions and multifractality in vascular branching // *J. Theor. Biol.* – 2001. – Vol. 212. – P. 183–190.
100. *Zipf G.K.* Human behavior and the principle of least effort. – Cambridge (Mass.), 1949.