

ЭКОЛОГИЯ

УДК 57.02.001

ОПИСАНИЕ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ПРИМЕНЕНИЕ РАНГОВЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ В ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ

Н.Г. Булгаков, А.П. Левич

(кафедра общей экологии)

Ранговые распределения численностей или биомасс групп живых организмов представляют собой действенный инструмент количественного исследования экологических сообществ. В качестве групп могут выступать биологические таксоны, размерные классы, совокупности особей, объединенные по каким-либо физиологическим или иным признакам. В обзорах по применению ранговых распределений в экологии (Левич, 1980; Frontier, 1985; Пузаченко, Пузаченко, 1996) можно найти немало ссылок на исследования сообществ планктона, бентоса, перифитона, птиц, млекопитающих, насекомых, высших растений и многого другого.

Проблемы, связанные с методом, можно объединить в три большие группы: феноменология, применение и происхождение ранговых распределений.

Описание распределений

Для феноменологического описания ранговых распределений (Левич, 1980) в экологии применяются различные аппроксимации: экспоненциальная модель $n(i) \sim z^i$, гиперболическая модель $n(i) \sim 1/(i+B)^\beta$, объединяющее их дзета-распределение $n(i) \sim z^i/(i+B)^\beta$, модель “разломанного стержня” $n(i) \sim \ln 1/i$ (в формулах $n(i)$ обозначает численность особей ранга i ; z , β и B — параметры моделей).

Вместо функций $n(i)$ иногда анализируют их математические эквиваленты: распределения накопленных численностей (суммарную численность групп всех рангов от 1 до i), частотные распределения (число групп с численностями от n до $n + \Delta n$) или частотные распределения логарифмов численностей, функции экологической неаддитивности (зависимость числа групп в выборке от объема выборки).

Общий вывод об адекватности различных моделей распределений таков: при существующей точности экспериментальных экологических данных для их описания, как правило, достаточна любая однопараметрическая модель, но невысокая точность данных не позволяет отдать предпочтение

одной из моделей, применение многопараметрических моделей для таких данных нецелесообразно.

Применение распределений

Гораздо интереснее, чем подбор аппроксимирующих моделей, другой аспект исследования — применение ранговых распределений для индикации экологического состояния сообществ на шкале “норма — патология”.

Обнаружено (Левич, 1980), что в нормальном (ненарушенном, фоновом и т.п.) состоянии сообщества параметр рангового распределения заключен во вполне определенном диапазоне значений, например для численностей планктонных организмов в случае экспоненциальной модели $z \approx 0,7-0,9$ или в случае гиперболической модели $\beta \approx 1,5-2,5$. (Напомним, что в лингвистике для “целостных” текстов выполняется $\beta = 1$ (Zipf, 1949).) Параметр рангового распределения специфичен для типа сообщества (например, для сообществ фитопланктона, зоопланктона или перифитона), для конкретной экосистемы, сложившегося комплекса условий среды, к которым адаптировано сообщество. В той степени, в какой справедлив указанный закон, отклонения от него могут служить мерой патологии состояний сообщества. Другими словами, предлагается “градусник” для экосистем, где роль температуры играет параметр рангового распределения (заметим, что приведенная аналогия не является поверхностной метафорой, о чем пойдет речь в разделе о происхождении ранговых распределений).

Укоренившаяся в экологии практика индикации состояния экосистем по индексам их разнообразия оправдана тем, что все индексы разнообразия однозначно связаны с параметрами ранговых распределений (Левич, 1980), и сами параметры чаще всего интерпретируются как индексы экологического разнообразия.

Следует уточнить, что отклонения ранговых распределений от нормы регистрируют стрессовые воздействия на сообщества. При длительном сохранении нарушающего воздействия может произойти существенная перестройка структуры сообществ.

щества, замена входящих в него видов, но в результате адаптации параметры рангового распределения новых численностей новых групп организмов окажутся в пределах нормы.

Ранговые распределения применялись для анализа процессов эвтрофирования вод, для оценки влияния на биоту загрязняющих веществ и теплового загрязнения, для изучения сукцессий, сезонных изменений и многого другого (Inagaki, Lenoir, 1974; Bazzaz, 1975; Левич, 1980; Сироткина, Левич, 1981; Lecordier, Lavelle, 1982; Сахаров, Ильяш, 1982; Мэггаран, 1992; Максимов и др., 1997; Булгаков и др., 2003).

Распространен метод индикации, основанный на сравнении ранговых распределений численностей и биомасс одних и тех же групп организмов (Warwick, 1987). Этот ABC-метод (abundance-biomass comparison) основан на предположении о том, что в стабильных сообществах преобладают крупные виды с медленной динамикой, а в нарушенных — мелкие и более динамичные. Пользователи метода, как правило, предлагают свои способы расчета индексов отличия указанных распределений (Beukema, 1988; McManus, Paulv, 1990; Meire, Deren, 1990; Аверинцев, 1991).

Метод оценки экологического состояния природных объектов с помощью параметров ранговых распределений открывает подход к региональному нормированию нарушающих экологическое благополучие воздействий. Суть подхода состоит в дискриминации уровней воздействий по отношению к границе области нормального функционирования экосистем (Левич, 1994; Максимов и др., 1997; Булгаков и др., 2003).

Происхождение распределений

Существующие подходы. Известно несколько подходов к обоснованию формы ранговых распределений. Например, объяснение экспоненциального закона Мотомуры (Motomura, 1932) с помощью априорных представлений о различном “могуществе” видов при взаимодействии в сообществе. Беспараметрическая модель “разломанного стержня” Мак-Артура (MacArthur, 1960) рассчитывает результат случайного бросания точек на отрезок (“стержень”), олицетворяющий доступный сообществу запас единственного и равномерно распределенного ресурса. В.Д. Федоров (1978) в модели “экспоненциально разломанного стержня” делает то же на отрезке с экспоненциально распределенным ресурсом. Р. Кернер (см.: Песенко, 1978) показал, что логнормальный закон следует из статистической механики системы “хищник—жертва”, описываемой уравнениями Вольтерра. Гиперболическую зависимость числа видов с данным значением существенного параметра от величины этого

параметра выводят Б.Я. Рябко с соавторами (1978). Адекватную форму ранговых распределений для численностей биологических таксонов на основе модели самоподобных множеств выводят Ю.Г. Пузаченко и А.Ю. Пузаченко (1996). Схему испытаний для верификации и фальсификации теорий биоразнообразия на основе распределения видовых обилий предлагает Б. Макгилл (McGill, 2003). А. Мэггаран и Р. Хендерсон (Magurran, Henderson, 2003) объясняют избыток редких видов в распределениях по рангам численностей в природных сообществах.

Особое место в обосновании ранговых распределений занимают подходы, основанные на экстремальных принципах. Как правило, это вариации принципа максимума энтропии (Шрейдер, 1967; Мандельброт, 1973; Арапов, Шрейдер, 1977; Яблонский, 1986). Разработана модель (Левич, 1982; Левич и др., 1993; Левич и др., 1994; Levich, 2000), развивающая идеи экстремального подхода для обоснования распределений численности классов сложных открытых систем в условиях конкуренции за ресурсы. От существующих моделей ее отличают в первую очередь два обстоятельства. Первое из них — вывод, а не постулирование экстремизируемого функционала, и второе — учет ресурсных ограничений при условной оптимизации в виде неравенств, а не равенств, что в силу большей реалистичности и общности позволяет решать ряд задач, недоступных традиционному подходу.

Категорно-функторная модель сообщества. При формальном описании естественные системы моделируются математическими структурами. (Например, физическое пространство — структурой трехмерного евклидова действительного многообразия; состояния атома — структурой бесконечномерного гильбертова пространства; различные сообщества — структурой множества с разбиениями.) Математические методы позволяют строго сравнивать между собой математические структуры. Предлагается экстремальный принцип: в реальности осуществляются состояния систем, описываемые экстремальными математическими структурами (в пределах доступных системам ресурсов). Для описания математических структур удобен язык теории категорий и функторов (Левич, 1982). Множества без структуры сравниваются при помощи кардинальных чисел (мощностей), эксплицирующих понятие количества элементов. Прямым обобщением кардинальных чисел на структурированные множества являются структурные числа, однако в отличие от кардинальных структурные числа упорядочены не линейно, а лишь частично. Функторный метод сравнения математических структур позволяет сравнивать их с помощью числовых инвариантов, которые рассчитываются как количество допусти-

мых структурой системы преобразований. Так, например, для структуры множеств с разбиениями, если допустимы “размножение” и “смертность” элементов множества (“особей”) и не допустимы их слияние друг с другом и интродукция извне, а каждый класс элементов переходит в себя же (для экологических сообществ это соответствует сохранению биологических видов), удельный инвариант есть

$$I(\vec{n}) = \frac{n^n}{\prod_{i=1}^w n_i^{n_i}},$$

где n_i — численность класса i ; $n = \sum_{i=1}^w n_i$, w — число классов разбиения (например, видов в сообществе) и $\vec{n}$ обозначает совокупность $(n_1, n_2, \dots, n_w)$. Если допустимы как размножение, смертность, так и слияние и интродукция особей, то инвариант структуры множеств с разбиениями в этом случае есть

$$I(\vec{n}) = 2^{n^2 - \sum_{i=1}^w n_i^2}$$

(другие типы инвариантов приведены в работах: Левич, 1982; Levich, 2000).

Рассчитанные инварианты могут теперь играть роль экстремизируемых функций в соответствующих вариационных задачах. Приведем вариационную задачу для одного из инвариантов:

$$\begin{cases} H(\vec{n}) = -\sum_{i=1}^w n_i \log n_i + n \log n \rightarrow \text{extr}; \\ \sum_{i=1}^w n_i = n; \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}; \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}. \end{cases}$$

Здесь m — число ресурсов, потребляемых системой; L^k — доступное системе количество ресурса k в среде ($L^k > 0$); q_i^k — содержание (потребность) ресурса k в “особи” из класса i ($q_i^k \geq 0$); искомыми функциями являются численности классов n_i и их сумма n .

Показано, что решение этой задачи существует, осуществляет максимум функционала, единственно и выражается “формулой видовой структуры”:

$$n_i = n \exp \left\{ -\sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\},$$

где величина n и множители Лагранжа λ^k являются функциями ресурсов $\vec{L} \equiv (L^1, L^2, \dots, L^m)$

и отыскиваются из системы алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w \exp \left\{ -\sum_{k=1}^m \lambda^k q_i^k \right\} = 1; \\ \lambda^k \left(n \sum_{i=1}^w q_i^k \exp \left\{ -\sum_{j=1}^m \lambda^j q_i^j \right\} - L^k \right), \quad k = \overline{1, m}; \\ \lambda^k \geq 0, \quad k = \overline{1, m}. \end{cases}$$

Обратим внимание на ряд особенностей модели. Рассматриваемые функционалы имеют “энтропиеобразный” вид. И это не случайно, так как и при вычислении больцмановской энтропии и при подсчетах инвариантов фактически рассчитывается одна и та же величина — логарифм количества допустимых микросостояний (допустимых преобразований), соответствующих заданному макросостоянию (структуре) системы. Таким образом, инварианты могут рассматриваться как “обобщенные энтропии” математических структур (Левич, 2000). Существенно, что эти “энтропии” точно рассчитываются вне каких-либо статистических представлений и для любых, сколь угодно малых или больших, численностей n_i . Многие из полученных инвариантов известны в экологии как императивные (в отличие от параметрических — параметров ранговых распределений) индексы разнообразия. Так, например, приведенные выше инварианты соответствуют индексам Мак-Артура (MacArthur, 1955) и Симпсона (Simpson, 1949).

Приведем имеющиеся интерпретации предложенного экстремального принципа:

- максимальная по силе структура системы или состояние, наиболее удаленное от своего бесструктурного аналога;
- минимальное количество допустимых структурой системы преобразований (т.е. наибольшая устойчивость) при максимальной экспансии системы (рост общей численности n);
- максимальное разнообразие системы (ее сложность, степень самоорганизации или содержание информации в ней (Левич, 1978));
- минимальное потребление любого из лимитирующих рост системы ресурсов (см. теорему Гиббса в нижеследующих разделах текста).

Формула видовой структуры и ранговые распределения. В формуле видовой структуры номер i маркирует классы сообщества и не обязательно соответствует рангу класса по численности. Предположим, что маркировка выбрана в соответствии с рангами численностей, тогда формула видовой структуры превращается в ранговое распределение численностей.

Пусть $m = 1$, т.е. потребляется единственный ресурс. Пусть потребности видов в этом ресурсе распределены линейно: $q_i \equiv q_i i$. Тогда формула видовой структуры задает экспоненциальное ранговое распределение $n_i/n = z^i$, где $z = e^{-\lambda q_1}$. Пусть потребности видов распределены по закону $q_i = q_0 \ln(B + i)$, тогда $n_i/n \sim 1/(B + i)^\beta$, где $\beta = \lambda q_0$. Для такого медленно меняющегося распределения потребностей, как $q_i \sim \ln \ln i$, получаем распределение численностей, близкое к распределению $\bar{n}_i \sim \ln i$, задаваемому моделью “разломанного стержня”. В случае двух ресурсов и распределений потребностей $q_i^1 \sim i$ и $q_i^2 \sim \ln i$ получаем двухпараметрическое дзета-распределение численностей. Становится понятной резко убывающая форма ранговых распределений: согласно формуле видовой структуры, численности экспоненциально зависят от монотонных распределений потребностей. Таким образом, распределение численностей полностью порождается распределением их потребностей. Параметры ранговых распределений однозначно связаны с множителями Лагранжа соответствующей вариационной задачи. Заметим, что в задачах статистической физики принцип максимума энтропии использовали неоднократно (Больцман, 1953; Gibbs, 1902, Jaynes, 1957; Haken, 1988). При рассмотрении газа и ограничений по энергии величина $1/\lambda$ интерпретируется как температура газа T .

В качестве спекулятивной иллюстрации приведем доводы в пользу цифровой модели рангового распределения встречаемости слов в текстах. Пусть i обозначает ранг встречаемости некоторого слова в текстах, по которым происходит обучение индивидуума языку. Введем понятие “усилия по воспроизведению слова i ” при создании текстов. Согласно физиологическому закону Фехнера величины стимула и реакции связаны логарифмической зависимостью. Поэтому “потребность” q_i слова i в усилиях по его воспроизведению при создании текста можно считать пропорциональной $\log i$, и, следовательно, встречаемость этого слова в тексте и его ранг окажутся связанными гиперболической зависимостью.

Теоремы вариационного моделирования. Для приведенной выше вариационной задачи доказан ряд теорем, позволяющих решать проблемы управления структурой сообществ.

Теорема стратификации (Левич и др., 1994; Levich, 2000). Пространство ресурсов среды $\prod_{k=1}^m L^k$ разбивается (стратифицируется) на $2^m - 1$ непересекающихся областей S^J ($J \subset \{1, \overline{m}\}$, $J \neq \emptyset$), в каждой из которых:

— ресурсы $k \in J$, и только они потребляются полностью (неравенства вариационной задачи пре-

вращаются в строгие равенства, а для ресурсов $k \notin J$ неравенства обращаются в строгие неравенства);

— численности n_i зависят только от величин L^k для ресурсов $k \in J$ (через параметры n и λ из формулы видовой структуры).

Теорема стратификации позволяет по заданному набору потребностей q_i^k ($i = \overline{1, w}$, $k = \overline{1, m}$) определить, в каком страте лежит заданный вектор ресурсов L , т.е. какие ресурсы фактически определяют (лимитируют) функционирование сообщества.

Теорема о максимуме видовых обилий (Левич и др., 1993; Levich, 2000). Относительные численности классов n_i/n зависят только от отношений L^k/L^j лимитирующих ресурсов; эти численности достигают максимальной величины при отношениях ресурсов, равных отношениям соответствующих потребностей. Теорема оптимизации задает путь управления (стимулирования или подавления) видовыми обилиями n_i/n с помощью отношений лимитирующих ресурсов в среде.

“Теорема Гиббса” (Левич, Алексеев, 1997; Левич, Фурсова, 2002). Для любого ресурса j рассмотренная вариационная задача на максимум энтропии при ограничениях сверху на потребленные ресурсы эквивалентна следующей вариационной задаче:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^w q_i^j n_i \rightarrow \min; \\ H(\bar{n}) \geq H_0; \\ \sum_{i=1}^w q_i^k n_i \leq L^k, \quad k = \overline{1, m}, \quad k \neq j; \\ n_i \geq 0, \quad i = \overline{1, w}, \end{cases}$$

где H_0 — некоторая константа (однозначно связанная с параметрами исходной задачи). Роль теоремы Гиббса для интерпретации экстремального принципа уже была отмечена в настоящем разделе.

От экологии к экономике

Решаемые моделью задачи возникают, конечно, не только в экологии, но и в технике и в экономике (напомню, что, по Геккелю, экология — это “экономика природы”). Приведем примеры многокомпонентных открытых систем, функционирующих в условиях конкуренции за многочисленные ресурсы:

— технические системы, состоящие из когорт агрегатов различных классов. Например, система электроснабжения, включающая электродвигатели и другие силовые установки, потребляющие электрическую энергию, эксплуатационные

- и ремонтные материалы, средства на обновление и ремонт, людские ресурсы и т.д.
- экономическая система, состоящая из классов предприятий, объединенных по некоторому признаку. Например, предприятия отрасли производства, объединенные в группы идентичных по мощности, размеру, потребностям в ресурсах. Предприятия потребляют сырье, материалы, воду, энергию, инвестиции, кредиты, рабочую силу и т.д.
 - производственная система с многопрофильной продукцией, объединяющая производство нескольких типов товаров и потребляющая общие для этих товаров ресурсы.

Приведем формулировки проблем для описываемых систем.

Пусть известны:

- вектор $\vec{L} \equiv (L^1, L^2, \dots, L^m)$ имеющихся в распоряжении системы ресурсов, подчиняющихся законам сохранения (т.е. не информационных, не поведенческих, не моральных и т.п.);
- векторы $\vec{q}_i \equiv (q_i^1, q_i^2, \dots, q_i^m)$ потребностей объектов класса i в ресурсах L . Потребности q_i^k — системообразующий фактор, т.е. в класс i объединяются все потребители с одинаковыми потребностями q_i^k . Некоторые из q_i^k могут быть нулевыми.

Пусть необходимо отыскать численности классов n_i , $i = \overline{1, w}$. (Номер i лишь маркирует класс, т.е. порядок номеров не существен.)

Вариационное моделирование позволяет ставить и решать следующие задачи для указанного класса систем.

- Выявление ресурсов, ограничивающих функционирование системы, т.е. отыскание подмно-

жества $J \subset \{\overline{1, m}\}$ ресурсов такого, что ресурсы L^k ($k \in J$) потребляются системой полностью и добавление их в систему приводит к росту численностей n_i .

- Расчет функций $n_i(\vec{L}^J, \vec{q}_i^J)$, $i = \overline{1, w}$.
- Расчет парциальных потреблений L_i^k , лимитирующих ресурсов каждым классом i системы

$$\left(\sum_{i=1}^w L_i^k = L^k \right).$$

- Расчет реальных потреблений $\tilde{L}^k$ и $\tilde{L}_i^k$, $k \notin J$, $i = \overline{1, w}$ (всей системой и каждым ее классом) ресурсов, не являющихся лимитирующими (эти ресурсы не потребляются из среды полностью), другими словами, речь идет о расчете сценариев сбалансированного потребления ресурсов.
- Оптимизация численностей классов n_i , т.е. расчет комбинации параметров задачи $G_i(\vec{L}^J, \vec{q}_i^J)$, при которых численность n_i максимальна или минимальна. Другими словами, указание пути управления “видовой” структурой системы.
- Расчет интегральных характеристик системы: ранговых распределений $n(j)$; индексов разнообразия системы и др.
- Оценка состояния системы в терминах нормы и патологии с помощью интегральных характеристик. Расчеты допустимых уровней воздействий, нарушающих нормальное функционирование системы.

* * *

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 03-04-48500).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверинцев В. Г. 1991. Оценка сезонной динамики функционального состояния высокоарктических мелководных экосистем Земли Франца-Иосифа методом ABC // Проблемы экологии полярных областей. Вып. 2. М. С. 23—24.

Арапов М. В., Шрейдер Ю. А. 1977. Классификация и ранговые распределения // Научно-техническая информация. Сер. 2. № 11—12, 15—21.

Больцман Л. 1953. Лекции по кинетической теории газов. М.

Булгаков Н. Г., Максимов В. Н., Левич А. П. 2003. Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. 5. Нижний Новгород С. 93—259.

Левич А. П. 1978. Информация как структура систем // Семиотика и информатика. Вып. 10. 116—132.

Левич А. П. 1980. Структура экологических сообществ. М.

Левич А. П. 1982. Теория множеств, язык теории категорий и их применение в теоретической биологии. М.

Левич А. П. 1994. Биотическая концепция контроля природной среды // Докл. РАН. 337. № 2. 257—259.

Левич А. П. 2000. Энтропия как мера структурированности сложных систем // Тр. семинара “Время, хаос и математические проблемы” (руководитель акад. В. А. Садовничий). Вып. 2. М. С. 163—176.

Левич А. П., Алексеев В. Л. 1997. Энтропийный экстремальный принцип в экологии сообществ: результаты и обсуждение // Биофизика. 42. Вып. 2. 534—541.

Левич А. П., Фурсова П. В. 2002. Задачи и теоремы вариационного моделирования в экологии со-

обществ // *Фундаментальная и прикладная математика*. **8**. № 4. 1035–1045.

Левич А.П., Алексеев В.Л., Никulin В.А. 1994. Математические аспекты вариационного моделирования в экологии сообществ // *Математическое моделирование*. **6**. № 5. 55–71.

Левич А.П., Алексеев В.Л., Рыбакова С.Ю. 1993. Оптимизация структуры экологических сообществ: модельный анализ // *Биофизика*. **38**. Вып. 5. 877–885.

Максимов В.Н., Джабруева Л.В., Булгаков Н.Г., Терехин А.Т. 1997. Концепция выявления стрессовых состояний водных экосистем методом ранговых распределений и экологически допустимые уровни загрязняющих веществ для водоемов р. Элиста // *Водн. ресурсы*. **24**. № 1. 79–85.

Мандельброт Б. 1973. Теория информации и психологическая теория частот слов // *Математические методы в социальных науках*. М. С. 316–447.

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 181 с.

Песенко Ю.А. 1978. Концепция видового разнообразия и индексы, его измеряющие // *Журн. общ. биол.* **39**. № 3. 380–393.

Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. 1996. Семантические аспекты биоразнообразия // *Журн. общей биологии*. **57**. № 1. 1–43.

Рябко Б.Я., Кудрин Б.И., Завалишин Н.Н., Кудрин А.И. 1978. Модель формирования статистической структуры биоценозов // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. Вып. 1*. 121–127.

Сахаров В.Б., Ильяш Л.В. 1982. Применение метода функции желательности к анализу результатов изучения действия цинка и хрома на фитопланктон Рыбинского водохранилища // *Биол. науки*. № 8. С. 65–68.

Сироткина Н.В., Левич А.П. 1981. Влияние тяжелых металлов на видовую и надвидовую структуры фитопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища // *Человек и биосфера*. Вып. 6. М. С. 142–150.

Федоров В.Д. 1978. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня // *Человек и биосфера*. Вып. 2. М. С. 17–41.

Шрейдер Ю.А. 1967. О возможности теоретического вывода статистических закономерностей текста // *Проблемы передачи информации*. Вып. 1. М. С. 3–10.

Яблонский А.И. 1986. Математические модели в исследовании науки. М.

Vazzaz F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois // *Ecology*. **56**. 485–488.

Beukema J. J. 1988. An evaluation of the ABC-method as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea / *Mar. Biol.* **99**. 425–433.

Frontier S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems // *Oceanogr. and Mar. Biol. Annual Rev.* **23**. 253–278.

Gibbs J. W. 1902. *Elementary Principles in Statistical Mechanics*. N.Y.

Haken H. 1988. *Information and Self-Organization. A Macroscopic Approach to Complex Systems*. Berlin.

Inagaki H., Lenoir A. 1974. Une etude d'ecologie evolutive: application de la loi de Motomura aux fourmis // *Bul. Ecol.* **5**. N 3. 207–219.

Jaynes E. T. 1957. Information theory and statistical mechanics // *Phys. Rev.* **106**. № 4. 620–630; **108**. N 2. 171–190.

Lecordier C., Lavelle P. 1982. Application du modele de Motomura aux peuplements de vers de terre: signification et limites // *Rev. Ecol. Et Biol. Sol.* **19**. N 2. 177–191.

Levich A. P. 2000. Variational modelling theorems and algocoenoses functioning principles // *Ecol. Modelling*. **131**. 207–227.

MacArthur R. H. 1955. Fluctuations of animal populations and measure of community stability // *Ecology*. **36**. N 7. 533–536.

MacArthur R. H. 1960. On the relative abundance of species // *Amer. Nat.* **94**. 25–36.

Magurran A. E., Henderson P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions // *Nature*. **422**. 714–716.

McGill B. J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity // *Nature*. **422**. 881–885.

McManus J. W., Paulv D. 1990. Measuring ecological stress: variations on theme by R.M. Warwick // *Mar. Biol.* **108**. N 2. 305–308.

Meire P. M., Deren J. 1990. Use of the abundance-biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // *J. Appl. Ecol.* **27**. N 1. 210–221.

Motomura I. 1932. A statistical treatment of associations // *Japan J. Zool.* **44**. 379–387 (in Japanese).

Simpson E. H. 1949. Measurement of diversity // *Nature*. **169**. 688.

Warwick R. M. 1987. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Mar. Biol.* **95**. N 2. 193–200.

Zipf G. K. 1949. *Human Behaviour and the Principle of Least Effort. An Introduction to Human Ecology*. Cambridge.

Поступила в редакцию
27.10.03

DESCRIPTION, ORIGIN AND USING OF RANK DISTRIBUTION IN ECOLOGY OF COMMUNITIES

N.G. Bulgakov, A.P. Levich

Distributions by ranks of abundance or biomass for organism groups in communities can be described by wide circle of quantitative models, however, existing accuracy of ecological data seldom allows to prefer any of them. Therefore it is offered to apply to the description of rank distributions in ecology the simplest models, containing the least amount of free parameters, or to use models, which grounds contains substantial reasons, additional to acceptable concurrence of model with experimental data.

Much more interestingly, than selection of approximating models, use of rank distributions for indication of ecological condition in communities on the scale "norm-pathology". It is revealed, that in normal (not disturbed, background etc.) community condition parameters of rank distributions are in quite certain range of meanings, therefore deviations of parameters from meanings from "normal" range can serve criterion and measure of condition pathology. The deviations register stressful influences of abiotic environmental factors on biota. The practice of condition indication by diversity indices, which has taken roots in applied ecology, has the justification that practically all existing diversity indices are unequivocally connected to parameters of different models of rank distributions.

УДК 377.472:574.6:574.64:577.472:628.394

ПОИСК ПОДХОДОВ К РЕШЕНИЮ ПРОБЛЕМЫ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ: ЭЛЕМЕНТЫ ТЕОРИИ БИОТИЧЕСКО-ЭКОСИСТЕМНОГО МЕХАНИЗМА РЕГУЛЯЦИИ И СТАБИЛИЗАЦИИ ПАРАМЕТРОВ БИОСФЕРЫ, ГЕОХИМИЧЕСКОЙ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

С.А. Остроумов

(кафедра гидробиологии)

Истина что свет: ее самое не видно, но все предметы видны и понятны, лишь насколько обладают ее светом.

В.О. Ключевский

В.И. Вернадский отмечал, что "живое вещество... геологически... является самой большой силой в биосфере и определяет... все идущие в ней процессы..." (Вернадский, 1991), подчеркивал роль биоты (живого вещества) как фактора создания и поддержания деятельности "химического аппарата" биосферы. Этот аппарат можно рассматривать как биогеохимический и биофизический аппарат регуляции и стабилизации глобальной окружающей среды. Некоторые стороны вопроса о роли биоты в регуляции геохимических процессов проанализированы в работах Заварзина (1984), Виноградова и Шушкиной (1987), Lovelock (1988),

Andrews et al. (1996), Wetzel (2001), Ostroumov (2003b); и др.

Цель статьи — детализировать и развить положение о том, что биота вносит существенный "вклад в регуляцию и стабилизацию параметров окружающей среды и тем самым способствует предотвращению и торможению глобальных и климатических изменений" (Остроумов, 2003а). Данная работа не является обзором, ограничиваясь изложением лишь концепций и некоторых примеров. Поэтому многие важные работы остались не упомянутыми. Статья основана на предыдущих публикациях автора в этом направлении (Остроумов,