

РАНГОВЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ И НЕЭКСТЕНСИВНАЯ СТАТИСТИЧЕСКАЯ МЕХАНИКА

Ю.Г. Пузаченко

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова; jpuzak@mail.ru

В современной макроэкологии принято считать, что ранговые распределения являются фундаментальным законом и важным способом отображения структуры сообществ. Их феномен был открыт в начале двадцатого века и до настоящего времени экологи обсуждают порождающие их механизмы.

В статье анализируются три основных подхода к обоснованию природы ранговых распределений видов в сообществе: Гиббса–Мотгуморы, Ципфа–Мандельброта и Макартура.

Экологи рассматривают пять возможных механизмов, порождающих ранговые распределения, среди которых наиболее популярны различные варианты моделей разделения ниш в экологическом пространстве. Наряду с этим рассматриваются модели ветвящихся и марковских процессов и формальная чисто статистическая интерпретация. При этом особо отмечаются проблемы, связанные с неоднозначностью выделения сообществ, и сложности в доказательстве соответствия реальности разных моделей. В целом большинство этих подходов можно определить, как мезоскопические, т. к. они не рассматривают возможные отношения между элементами (особями), что соответствовало бы микроподходу, и не направлены на определения параметров системы как целого (макроподход).

А.П. Левич, используя теорию категорий, оперирующую с множеством отношений классов (видов), обосновал макроскопический подход к синтезу ранговых распределений и показал, что их существование определяется ограниченностью ресурсов. Максимизируя энтропию при заданном числе элементов и ресурсов, он получил ранговое распределение, тождественное экспериментально полученному распределению Мотгуморы в экологии и распределению Гиббса в статистической механике. Он получил различные типы ранговых распределений, допустив нелинейный характер связи видов с ресурсами. Он также показал, что широко известные зависимости числа видов от объёма выборки или площади непосредственно выводятся из ранговых распределений.

Тсаллис допустил, что элементы в системе взаимодействуют нелинейно, и на этой основе сформулировал неэкстенсивную статистическую механику. Линейная модель Гиббса является её частным случаем. Ранговое распределение, порождаемое этой моделью, включает (как частные случаи) практически все наиболее часто встречающиеся распределения. Энтропия Тсаллиса независимых систем неаддитивна, в отличие от энтропии Реньи и энтропии Гиббса. Если у энтропии Тсаллиса параметр $q > 1$, то в системе выражены положительные корреляции и она может рассматриваться как самоорганизующаяся. Общность этой модели позволяет оценить для сообществ все термодинамические переменные: энтропию, температуру, свободную энергию, полную энергию и информацию, что существенно расширяет смысловую трактовку ранговых распределений.

В статье на примере населения лесных птиц демонстрируется техника анализа ранговых распределений с оценкой термодинамических параметров. Показано, что неэкстенсивная статистическая механика, с лежащей в её основе нелинейной формой отношений между элементами и порождаемыми ею ранговыми распределениями, обладает необходимой универсальностью для макроанализа сообществ и термодинамические параметры хорошо отражают их структуру.

RANK DISTRIBUTIONS IN ECOLOGY AND NONEXTENSIVE STATISTICAL MECHANICS

Yu.G. Puzachenko

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;
jpuzak@mail.ru*

In the modern macroecology, it is assumed that rank distributions have a status of fundamental law and represent an important means to mapping the communities structure. Their phenomenon was discovered in the early 20th century, and ecologists have been discussing till present mechanisms that generate them.

Three principal approaches to substantiation of possible nature of the rank distributions of species in a community are analyzed in the present article, which are those of Gibbs–Motumora, Zipf–Mandelbrot, and MacArthur.

Ecologists consider five possible mechanisms for the rank distribution, among which the most popular are different variants of models of niche separation in an ecological space. Along with these, considered are also models of branching and Markov processes and a formal purely statistical interpretation. The problems related to an ambiguity of recognition of communities, together with difficulties in proving correspondence of different models to the reality, are particularly pointed out. In general, most of these approaches can be identified as mesoscopic, as they do not consider possible relations between elements (individuals), which would correspond to the microscopic approach, and they are not intended to determine parameters of a system as a whole (a macroscopic approach).

A.P. Levich, using the theory of categories operating with a set of relations of classes (species), justified a macroscopic approach to the synthesis of rank distributions and showed that their existence is defined by limited resources. Maximizing entropy for a given number of elements and resources, he found a rank distribution identical to the experimentally founded Motumora distribution in ecology and to the Gibbs distribution in the statistical mechanics. He found different types of rank distributions under assumption of non-linear nature of the relationship between species and resources. He showed also that the well-known dependence of species number on the sample size or on the area is derived directly from the rank distributions.

Tsallis admitted that elements of a system do interact nonlinearly, and formulated nonextensive statistical mechanics on this basis. The linear model of Gibbs is the latter's special case. Rank distributions generated by that model include (as its special cases) almost all most common distributions. However, in contrast to the Gibbs and Renyi entropies, the Tsallis entropy for independent systems is nonadditive. If Tsallis entropy has parameter $q > 1$, then there are positive correlations in a system, so it can be considered as a self-organizing one. Generality of this model allows to evaluate, for a community, all its thermodynamic variables: entropy, temperature, free energy, full energy, and information. This extends significantly semantic interpretation of rank distributions.

The present article demonstrates a technique of analysis of rank distributions with estimation of thermodynamic parameters exemplified by forest bird communities. It is shown that the nonextensive statistical mechanics, with its underlying nonlinear form of relationship between the elements and rank distributions generated by it, has a necessary universality for macro-analysis of ecological communities, with thermodynamic parameters reflecting adequately their structure.

Феномен ранговых распределений в биологии был открыт в начале XX в. (Gleason, 1925, 1929). Распространение методов количественного учёта численности особей, массы, числа видов в пробе, распределения видов по островам, связи числа видов с площадью выявило значительное разнообразие типов ранговых распределений. Ранговые распределения были предметом исследования крупнейших экологов XX в. Формируя эмпирические законы ранговых распределений для конкретных классов явлений, их авторы видели в них нечто общее, свойственное системам самой разной природы.

В настоящее время принято считать, что ранговое распределение является фундаментальным законом экологии сообществ и важным способом отражения его структуры (Marquet, 2005). Если удастся объяснить высокую степень различий вероятностей обнаружения разных видов, то появляется возможность делать важные выводы о механизмах, структурирующих сообщества, о взаимодействии видов в их случайном или не случайном размещении. Таким образом, понимание распределения обилия видов (species abundance distributions, SAD) является стартовой площадкой для понимания структуры сообществ.

Одной из проблем теории является поиск модели, порождающей феномен ранговых распределений. Общность рассматриваемого явления для систем самой разной природы, начиная от распределения галактик и кончая распределением слов в любом языке, даёт основания полагать существование порождающих их общесистемных механизмов.

В настоящем сообщении рассматриваются три подхода к объяснению природы ранговых распределений и их структуры и демонстрируется высокая общность неэкстенсивной (неаддитивной) статистической механики Тсаллиса.

1. Обоснования феномена ранговых распределений в экологии

Литература, посвящённая проблеме ранговых распределений, огромна. Поэтому мы ограничимся изложением темы, опираясь в основном на наиболее современные полные обзоры (Tokeshi, 1993; Magurran, 2004; McGill et al., 2007).

Их авторы выделяют следующие пять вариантов обоснования существующего феномена:

1. Статистическая теория, использующая комбинацию непрерывных гамма-, логнормальных и дискретных распределений — биномиального, отрицательного биномиального и распределения Пуассона.

2. Представление о ветвящихся процессах и самоподобном процессе синтеза иерархических уровней сообщества.

3. Демографическая динамика на основе динамических детерминистических и стохастических моделей.

4. Модели разделения ниш или другая группа моделей, основанная на делении одномерного пространства ниши.

5. Территориальное распределение особей разных видов в пространстве на

основе их возможных взаимодействий или на основе соотношения коэффициентов смертности/рождаемости, вероятности появления новых видов и иммиграции (нейтральная модель).

К этому списку можно добавить модель, обосновывающую ранговое распределение плотности видов через связь плотности с весом или энергетическим потоком (Пузаченко, Дроздова, 1986; Marguet, 2005), и связью видов с иерархической структурой ландшафта (Пузаченко, Дроздова, 1986). Наиболее широко используемые ранговые распределения приведены в табл. 1

Если принять, что исследуемая система состоит из элементов (особей), подразделяемых на классы (виды), и ранговое распределение с его параметрами есть описание всей системы, то мы имеем три возможных уровня их обоснования — микро-, мезо- и макро-. На микроуровне рассматриваются отношения между элементами, на мезоуровне — между классами элементов (например, видами), на макроуровне — отношения в системе в целом.

Практически во всех случаях в экологии обоснование формы ранговых распределений строится на основе моделей для мезоскопического уровня. В нишевом подходе строятся различные модели разделения экологического пространства на ниши с использованием представлений о конкуренции, порождающие различные распределения. В модели ветвящихся процессов генерируются правила разделения классов на подклассы. В объединённой нейтральной модели виды рассматриваются как потенциально равноценные, их конечное распределение строится на основе рекурсивной модели марковского процесса вероятности обнаружения каждого вида при фиксированной ёмкости среды, в которой виды имеют свои коэф-

Табл. 1. Теоретические основания и виды ранговых распределений по МакГиллу (McGill, 2007) с дополнениями.
 Table 1. Theoretical background and rank distributions shapes after McGill (2007), with additions.

Тип	Наименование	Вид	Комментарий
Статистический, ветвящийся процесс	Логарифмические серии	$p(r) = -\frac{\alpha^r}{\ln(1-\alpha) r}$ $p(r)$ — вероятность класса с рангом r α — параметр	Фишер и др. (1943) использовал гамма распределение по чисто эмпирическим причинам, а для дискретных выборов распределение Пуассона. Позже было показано, что и многие другие основания приводят к логарифмическим сериям (Watterson, 1974).
	Логнормальное распределение Престона	$p(r) = p(0) \exp(\alpha^2 r^2)$ $\alpha = 1 / \sqrt{2\delta}$ δ — среднеквадратичное отклонение логнормального распределения r — ранг вида	
	Распределение определяется генератором ветвления (фрактальные структуры)	Типичный процесс $n_{i+1} = \exp(\lambda(n_i - 1))$ n_i — число элементов в классе i	Yule (1925), критерий ветвления для процесса Гэлтона-Уотсона. (Аппе.1984; Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996).
	Распределение Циффа-Мандельброта	$p(r) = \alpha(r+d)^{-q}$ $\alpha = \sum_{r=1}^m (r+d)^{-q}$	Цифф вывел эмпирический закон на основе анализа текстов (Altman, 2002). Мандельброт модифицировал модель на основе оптимизации информации Шеннона для максимальной экономичности текста (Mandelbrot, 1966).

Табл. 1. Окончание.
Table 1. Ending.

	Геометрическое распределение ниш	$p(r) = k(1 - k)^{r-1}$ $\ln(p(r)) = a + br$ $p(r) = \exp(a + br) \text{ — распределение Гиббса}$	Распределение Мотомуры. Последовательное разделение среды единичного объёма на ниши с мощностью $k < 1$, $(1 - k)k$ и т. д.
Разделение ниш	Модель разломанного стержня	$p(r) = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^k \frac{1}{S - i + 1}$	Окружающая среда сравнивается со стержнем единичной длины, в который $p - 1$ точки брошены наугад. Стержень ломается в этих точках, и получающиеся сегменты — члены пропорции распространения n видов (MacArthur 1957).
	Случайное фракционирование. Варианты модели разломанного стержня		Различные варианты моделей с разными формами зависимости от следователного сегментирования от длины начальных сегментов с линейным и нелинейным стержнем и т. п.
Динамика популяции	Объединённая нейтральная теория	$\theta = 2Nv$ $\text{— важнейший параметр модели, } N \text{ — число индивидуумов в системе, } v \text{ — вероятность появления нового вида в метасообществе}$	Вероятности обнаружения вида моделируется на основе смертности, рождаемости, видообразования и иммиграции в форме марковского случайного процесса (Hubbell, 2001).

фициенты рождаемости и смертности, при определённом потоке эмигрантов и вероятности возникновения новых видов.

Последний параметр имеет принципиальное значение и фактически определяет форму рангового распределения, но именно он и имеет наиболее спекулятивный характер. Очевидно, что можно предложить очень много нишевых моделей. Так, Максимов (цит. по: Левич, 1980) построил модель разломанного стержня для экспоненциального пространства ресурса. С таким же успехом можно построить её и для логарифмически описываемого пространства. Можно также вводить различные модели перекрытия и форм взаимодействия видов. Во всех таких случаях будут получены вполне реалистичные модели. Доказать, какая модель более соответствует реальности, довольно сложно, так как стандартные методы параметрических и непараметрических статистик учитывают вес состояний, пропорциональный числу элементов в классе. Поэтому вклад в статистические оценки наиболее обычных и тем более наиболее редких видов будет относительно невелик, в то время как именно эти виды в существенной степени определяют форму распределения.

Все модели ранговых распределений по условию воспроизводят систему в состоянии равновесия или стационарности. Очевидно, что это идеальные предельные состояния, в то время как реальные системы могут быть весьма далёкими от равновесия и находиться в стадиях активного преобразования. Следует отметить, что этот очевидный аспект практически не рассматривается в современной теории, т. к. на первом месте стоит отнесение «реального» распределения к той или иной модели.

Токеша (Tokeshi, 1993) отмечает проблемы в применении ранговых распре-

делений, возникающие в связи с неопределённостями, которые связаны: а) с понятием сообщества и выделения его на местности, б) с объединением в сообщество видов с разномасштабными территориальными отношениями и трофическими связями, в) с выбором размера пробных площадок и организации выборки. Каких-либо строгих общих рекомендаций на этот счёт, кажется, не существует.

2. Теория ранговых распределений как отображение отношений в макросистеме

Статистическая механика, или иначе термостатика, начиная с Больцмана представляет систему как ансамбль множества взаимодействующих частиц: таково макроскопическое представление системы. Уже в начале XX в. Гиббс обосновал ранговое распределение, описывающее распределение частиц по энергетическим уровням (рангам) как функцию свободной энергии и температуры. В.И. Вернадский определял живое вещество, ссылаясь на Гиббса, как статистический ансамбль организмов, распределённых по однородным совокупностям — видам (Пузаченко, 2013). Однако этот путь не был принят в экологии.

Идеологически подобный подход, но может быть даже с более общих теоретико-множественных позиций, был разработан во второй половине XX в. А.П. Левичем (1978, 1980). К настоящему времени он обобщил свои работы по этой и близким темам в специальной монографии (Левич, 2012).

Следуя за Левичем, будем ассоциировать сообщество с множеством элементов (например, особей), разбитым на классы (популяции видов). Мы полагаем, что сообщество имеет некоторое внутреннее устройство, пространственно-временное

строение, т. е. наделено некоторыми формами порядка. Предметом исследования, очевидно, являются совокупности способов преобразования множеств: постоянное обновление, смена, преобразование материального субстрата, энергии и т. п. при сохранении некоторого порядка — т. е. структуры. При всём мыслимом множестве таких преобразований существуют и очевидные ограничения — например, особи одного вида порождают особей того же вида. Очевидно, что рассматриваемые ранговые распределения есть структуры с определённым порядком, и мы ищем в некотором смысле «лучшую» структуру для данного сообщества из многих возможных.

А.П. Левич (1980) для моделирования таких структур предлагает применять аппарат теории категорий. Категория может трактоваться как множество отношений или морфизмов классов-объектов. Он выделяет две особенности теории категорий, делающие её наиболее адекватной для отображения реальности. Первая особенность — возможность оперировать сразу всей совокупностью одинаково структурированных множеств, что позволяет отождествить эту совокупность с пространством всех возможных состояний системы. Вторая особенность — та, что в категорию, наряду со структурированными объектами, равноправно и обязательно входят все допустимые их структурой способы изменения объектов, т. е. преобразования состояний системы. Это позволяет заменить теоретико-множественное идеализированное представление сообщества в виде «застывших» объектов на его адекватное представление процессами.

Итак, будем формально описывать систему категорией структурированных множеств. Категория представляет собой

объединение двух классов — класса объектов и класса морфизмов. Класс объектов — это совокупность всех одинаково структурированных множеств. На языке теории систем объект есть состояние системы. Таким образом, класс объектов представляет пространство состояний системы. Представления об изменчивости системы на языке теории категорий формализованы как изменения базового множества при сохранении его структуры (Левич, 1980). Отображения между категориями, сохраняющими структуру, называют функторами. Если обратиться к рассмотренным выше поискам обоснований ранговых распределений, то легко увидеть, что в моделях на основе ниш обосновываются допустимые морфизмы множества объектов в себя при априорно постулируемых отношениях с сохраняющимся типом структуры, определяемой моделью. Очевидным недостатком такого подхода является неопределённое возможное множество таких моделей.

Теория категорий накладывает ограничение на это множество. Я не буду рассматривать аппарат этой теории, вместо этого предлагаю читателям представить, пусть только в рамках экологии сообществ, всё множество объектов и всё возможное множество отношений между ними — это интуитивно очень близко к содержанию теории. Таким образом, «система — это некоторая категория, объединяющая класс объектов и класс морфизмов. Объекты категории эксплицируют состояния системы, морфизмы — допустимые способы перехода от одних состояний к другим (т. е. преобразование состояний)» (Левич, 1980, с. 149). Множество возможных морфизмов упорядочивается инвариантами $I_X(A)$ объекта A относительно объекта X , которое является мощностью, т. е. числом возможных морфизмов (преобразований)

X в A , сохраняющих структуру объекта. Всего может существовать четыре типа элементарных морфизмов: p — всюду определённые соответствия, f — функциональные соответствия, i — инъективные соответствия, s — сюръективные соответствия. Очевидно, они могут комбинироваться друг с другом с числом различных инвариантов по два, по три и по четыре и, соответственно, их общее возможное число шестнадцать. Так, инвариант, допускающий структуры, порождаемые всеми четырьмя соответствиями, будет иметь наибольшую мощность $I_{pfs}^X = X!$.

Теория позволяет естественным образом ввести понятие энтропии. Инвариант I_S^A есть количество преобразований состояний системы S из X в A , сохраняющих структуру этой системы. Таковую структуру системы S можно ассоциировать с её макросостоянием.

Преобразование можно рассматривать как множество элементарных преобразований состояний X в A , которые ассоциируются с микросостояниями. Инвариант состояния есть просто число микросостояний, сохраняющих макросостояние системы. Тогда обобщённая энтропия состояния A системы S (относительно состояния X той же системы) есть $S_S^X(A) = -\ln J_S^X(A)$, где $J_S^X(A)$ — удельный инвариант объекта A относительно объекта X .

Пример по Левичу:

$$S_S^X(A) = -\ln \frac{I_S^X(A)}{I_S^X(A)} = -\ln \frac{\prod_{i=1}^w n_{iA}^{n_{iX}}}{n_A^{n_X}} =$$

$$= -n_X \left(\sum_{i=1}^w \frac{n_{iX}}{n_X} \ln \frac{n_{iA}}{n_A} \right), \text{ где } n_{iX} \text{ и } n_{iA} \text{ — коли-}$$

чества элементов в классах разбиения множеств X и A , w — число классов в разбиении. Очевидно, что разным ин-

вариантам будут соответствовать и разные энтропии. Энтропия является мерой структуры: чем сильнее структура, тем больше энтропия. Можно предполагать, что система, предоставленная самой себе, эволюционирует в сторону максимально сильной структуры, наиболее плотно заполняющей пространство возможностей и, соответственно, со временем её энтропия растёт. Отсюда следует, что система максимизирует энтропию и в состоянии равновесия с ресурсами и/или пространством её энтропия будет максимальной.

Это допущение позволяет вывести ранговые распределения для естественных ограничений и конкретном инварианте.

А.П. Левич (1978) таким образом обосновывает вывод рангового распределения в прямой связи с экологией сообществ.

Дано: энтропия сообщества

$$\log J = N \left(\sum_{i=1}^w p_i \log p_i + \log N \right) \rightarrow \max$$

и пространство ресурсов

$$\sum_{i=1}^w l_k(i) n_i = L_k, \quad \sum_{i=1}^w n_i = N.$$

Экологическое сообщество состоит из W видов и n_i — численность вида i . Величины L_k — k -типов ресурсов, используемых видами сообщества, величина $L = \bigcup_i^k L_k$

может быть ассоциирована с многомерным экологическим пространством. Тогда $l_k(i)$ — потребность (чувствительность)

i -го вида к ресурсу k и $\bigcup_i^k l_k(i)$ — фундаментальная экологическая ниша.

Разрешение системы уравнений относительно n_i осуществляется с помощью методов множителей Лагранжа при допущении, что система равновесна и все производные равны нулю, а энтропия максимальна. В результате получаем ранговое распределение $p_i = n_i/N = e^{-\lambda_0 - \lambda_1 i - \lambda_2 i^2 - \dots - \lambda_n i}$.

Принимая гипотезу действия лимитирующего фактора, получаем, что доля i -го вида в сообществе $p_i = e^{-\lambda_0 - \lambda_1 i}$, где i есть ранг вида в сообществе.

Это ранговое распределение тождественно распределению Мотуморы и распределению Гиббса в статистической механике.

Если принять зависимость видов от ресурсов как $i \sim \ln(i)$, то получаем распределение Ципфа, а при $i \sim \ln \ln(i)$ — распределение разломанного стержня Макарута.

Легко увидеть, что ранговое распределение допускает естественные модификации. Допустим, что продолжительность жизни i -го вида есть функция его статуса в сообществе. Тогда можно записать $\lambda_i = \alpha \pm \gamma i$. При знаке (-), чем реже вид, тем выше его смертность, при знаке (+) наоборот. Очевидно, что и то, и другое возможно. Ранговое распределение приобретает вид $p_i = e^{\lambda_0 - (\alpha \pm \gamma i)}$. Это распределение нельзя признать равновесным, но оно является стационарным и энтропия его распределения будет меньше равновесного. В общем случае стационарные отношения могут возникать в результате и межвидовых положительных и отрицательных взаимодействий, и одновременного, но разномасштабного действия различных факторов, определяющих численность конкретных видов.

Таким образом, в рамках построений Левича можно записать три основных типа ранговых распределений:

1. Равновесные (*ecv*)
 - 1.1 Гиббса—Мотуморы
 $p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta i)$
 - 1.2 Ципфа—Мандельброта
 $p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta \ln(i + d))$
 - 1.3 Макарута
 $p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta \ln \ln(i + d))$

2. Стационарные (*st*)
 - 2.1 Гиббса—Мотуморы
 $p_i^{st} = \exp(\lambda + i(c + \beta i))$
 - 2.2 Ципфа—Мандельброта
 $p_i^{st} = \exp(\lambda + \ln(i + d)(c + \beta \ln(i + d)))$
 - 2.3 Макарута
 $p_i^{st} = \exp(\lambda + \ln \ln(i + d)(c + \beta \ln \ln(i + d)))$

Распределение может быть принято адекватным реальности, если информация Кульбака

$$I(p_i^r / p_i^{ecv(st)}) = \sum_i^w p_i^r \log(p_i^r / p_i^{ecv(st)}) > 0.$$

Из трёх вариантов распределений при удовлетворении этого первого условия выбирается то, которому соответствует максимальная энтропия, она должна быть обязательно больше реальной r :

$$H^{ecv} = -\sum_{i=1}^w p_i^{ecv} \log p_i^{ecv} > > H^{st} = -\sum_{i=1}^w p_i^{st} \log p_i^{st} > H^r = -\sum_{i=1}^w p_i^r \log p_i^r.$$

Эти соотношения являются прямыми следствиями неравновесной термодинамики (Стратонович, 1985). Таким образом получаем надёжные критерии выбора наиболее реалистичной модели из всех возможных.

В мировой литературе широко обсуждается зависимость числа обнаруженных видов от объёма выборки или площади, которая рассматривается вне прямой связи с ранговыми распределениями. А.П. Левич (1980) показал, что все наиболее известные формы легко выводимы из соответствующих ранговых распределений.

Для этого достаточно положить, что w -й самый редкий вид имеет $n_w = 1$. Тогда для линейной формы связи с ресурсом имеем $1 = Ne^{-\lambda_0 - \lambda_1 w}$ и $0 = \ln N - \lambda_0 - \lambda_1 w$. Соответственно, число видов $w = (\ln N - \lambda_0) / \lambda_1$.

Если принять, что $N = n^{av} A$, где n^{av} — средняя плотность особей на единицу площади и A — площадь, то получаем одну из форм зависимости числа видов от площади. Для логарифмической формы связи с ресурсами получаем наиболее широко распространённую зависимость числа видов от объёма выборки

$$w = \lambda_0 N^{\frac{1}{\lambda_1}}$$

и, соответственно, от площади $w = b \lambda_0 A^{\frac{1}{\lambda_1}}$, где b — плотность особей на единицу площади. Левич показывает, что существование ранговых распределений обязано ограниченности ресурсов. Если бы ресурсы были безграничны, то существовал бы только один вид.

Теория и методы анализа сообществ, разработанные Левичем с соавторами, имеет более широкое применение к решению задач экологии сообществ. Они сочетают в себе микроскопические, мезоскопические и макроскопические основания. Однако, к сожалению, публикация большей части его основополагающих работ на русском языке и в малотиражных изданиях привела к полному незнакомству с ними мировой науки и к очень слабой их апробации в отечественных исследованиях. Некоторые их положения использует Г. Розенберг (Шитиков и др., 2003) и Д. Гелашвили (Гелашвили и др., 2013). Ю. Пузаченко (Пузаченко и др., 2010) показал возможность использования ресурсной модели сообщества по отношению к координатам экологических шкал. Применительно к рассматриваемой теории ранговых распределений можно констатировать, что подход, предложенный А.П. Левичем, даёт хорошие макроскопические основания для экологической интерпретации эмпирически полученных ранговых распределений как морфизмов взимоотображения видовых

популяций друг в друга в заданном пространстве ресурсов.

3. Теормостатистические основания ранговых распределений

Если экологические сообщества можно рассматривать как термостатистические системы, то это существенно расширяет возможность трактовать физический смысл коэффициентов в ранговых распределениях и расширяет набор верифицируемых гипотез, вытекающих из общих законов термодинамики и теории самоорганизующихся систем.

Здесь следует рассмотреть один из фундаментальных принципов, сформулированный Э. Джейнсом (Jaynes, 1957), — принцип максимума энтропии (ПМЭ), который в настоящее время всё более широко рассматривается в экологии. Так, Мэттьюз и Уиттекер (Matthews, Whittaker, 2014), повторив уже рассмотренный выше обзор ранговых распределений в основном с позиции теории ниш, отмечают, что если задать форму ожидаемого распределения числа видов и общую численность, то с помощью ПМЭ и метода множителей Лагранжа удаётся определить параметры заданных распределений. В основном цель их работы — рекомендовать методы подбора ранговых распределений под полевые данные и статистического доказательства правильности выбора.

Сам Джейнс (Jaynes, 2003) обращает внимание на то, что теория информации обеспечивает конструктивный критерий для того, чтобы наиболее непредвзято настроить распределения вероятностей при ограниченном знании на основе максимума энтропии. При этом очевидно предполагается, что система равновесна. Трайбус (1970) подробно обсуждает общенаучное значение принципа максимума энтропии и даёт наиболее наглядную демонстра-

цию его применения. Харт (Hart, 2011) подробно рассматривает области применения принципа максимум энтропии в макроэкологии. Принцип максимума энтропии является частным случаем общего экстремального принципа в исследовании сложных систем (Голицын, Левич, 2004, 2006). Модель ранговых распределений Левича строится фактически на его основе, однако самостоятельная её ценность состоит в максимизации системы при заданных ограничениях по наиболее общему системному параметру — информационной энтропии.

В классической термостатике термодинамическая система представляет объект любой природы, как макроскопическую систему, состоящую из множества элементов, которые определяются импульсом и координатами, или массой и скоростью и, соответственно, действием или энергией ε_i . Возможна и другая трактовка. Мы мысленно разбиваем пространство (фазовое пространство), занятое системой, на равные ячейки. В каждой i -ой ячейке могут находиться n_i элементов с различными уровнями энергии (Трайбус, 1970). Нас интересует, какова вероятность обнаружить в системе элемент с уровнем энергии ε_i ($i = 1, 2, 3, \dots, n$) или со средним для ячейки $\langle E_i \rangle$. Предполагается, что наши элементы находятся в движении и сталкиваются друг с другом, перераспределяясь по ячейкам, и передают друг другу импульс и энергию. Обратим внимание на то, что это очень общая модель, в рамках которой при некотором воображении интерпретируема система любой природы. Поиск распределения энергии $\langle E_i \rangle$ между N тождественными системами по Шредингеру (1999) является основной проблемой термостатики.

Можно допустить, что особи разных видов в сообществе взаимодействуют

аналогично тому, как взаимодействуют, например, молекулы газа. В теории Левича этот тип взаимодействия может быть ассоциирован с линейным отношением вида и ресурса. В соответствии с каноническими представлениями физики будем рассматривать систему, равновесную относительно среды (термостата) с температурой T .

$$\text{Энергия термостата будет } \sum_{i=1}^w p_i \varepsilon_i = E$$

где ε_i — энергия i -го энергетического уровня, или ранг i ($i = 1, 2, 3, \dots, W$) и p_i — вероятность уровня i . Энтропия Больцмана,

$$\text{Гиббса, Шеннона есть } S_{BG} = -\sum_{i=1}^w p_i \ln p_i.$$

Ранговое распределение, получаемое методом множителей Лагранжа для условий равновесия $p_i = e^{-\lambda_0 - \lambda_i}$, $p(\varepsilon_i) = e^{-\frac{F - \varepsilon_i}{T}}$,

$$\text{или } p_i = \frac{e^{-\beta \varepsilon_i}}{Z_{BG}}, \text{ статистическая сумма}$$

$$Z_{BG} = \sum_{i=1}^w e^{-\beta \varepsilon_i} = \sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i, \text{ параметр Лагранжа}$$

есть $\beta = 1/kT$, где T — температура, k — постоянная Больцмана. Свободная энергия системы есть

$$F_{BG} = E - TS_{BG} = -\frac{1}{b} \ln Z_{BG} = kT \lambda_0.$$

Как указывалось выше, распределение Гиббса тождественно распределению Мотуморы и довольно часто описывает распределение видов в сообществе. Если мы допускаем термодинамическую интерпретацию сообщества, то энергию сообщества можно трактовать как безразмерный поток ресурса в систему, температуру — как параметр наклона распределения, причём чем меньше T , тем больше доля вида первого ранга, т. е. доминанта. Таким образом, понятию «перегретого» сообщества будет соответствовать распределение

с малыми различиями вероятностей видов разного ранга. Произведение энтропии на температуру есть связанная или бросовая энергия, т. е. энергия, не участвующая в создании полезной продукции. Свободная энергия есть часть энергии термостата, которая может быть преобразована в работу при равновесных (адиабатических) процессах. Вернадский (1989) и Бауэр (1935) считали, что эволюция живого вещества идёт в направлении увеличения свободной энергии. Очевидно, что увеличение энтропии при фиксированной температуре приводит к уменьшению полезной работы: это может в частности связываться с потерями энергии при увеличивающейся конкуренции.

Система может быть неравновесна и её неравновесность оценивается информацией Кульбака $I = \sum_{i=1}^w p_i^r \ln \frac{p_i^r}{p_i^{ecv}}$, где p_i^r — реально измеренная вероятность, p_i^{ecv} — вероятность в равновесном состоянии. Полезная работа системы (эксергия) тем больше, чем более система неравновесна. При этом она может быть стационарной (т. е. производные во времени близки к нулю) $Ex_{BG} = E - T(S_{BG} - I_{BG})$.

В современной экологии широко обсуждается гипотеза, согласно которой эволюция самоорганизующихся экологических систем в разных масштабах времени направлена на максимизацию эксергии (Jorgensen, Svirezhev, 2004). Следовательно, предполагается, что в системе максимизируется информация. Информация определяет существование внутренних корреляций, на поддержание которых требуются затраты энергии.

Если затраты энергии на поддержание структуры меньше получаемого общего приращения эксергии, то система должна быть стационарна. Все приведённые вы-

ше следствия термодинамического представления системы можно рассматривать как гипотезы, проверка которых возможна на основе измерений в реальных сообществах.

Модель Больцмана–Гиббса–Шеннона (БГШ) предполагает линейные взаимодействия между элементами. К. Тсаллис (Tsallis, 2009) предложил более общую модель, включающую и возможные нелинейные отношения.

Если отношения между элементами линейны, можно записать $\frac{dy}{dx} = 1(y(0) = 1$, то $y = 1 + x$ и обратное $y = x - 1$. Отношения могут иметь вид $\frac{dy}{dx} = y$ и, соответственно, $y = e^x$ и обратное $y = \ln x$, что удовлетворяет аддитивности $\ln(x_A x_B) = \ln x_A + \ln x_B$.

И, наконец, $\frac{dy}{dx} = y^q$ по Тсаллису позволяет обобщить все эти отношения.

Имеем $y = [1 + (1 - q)x]^{\frac{1}{1-q}} \equiv e_q^x$. Если $q = 1$, то $e_1^x = e^x$ и обратное отношение $y = \frac{x^{1-q} - 1}{1 - q} \equiv \ln_q x$ и при $x > 0$ $\ln_1 x = \ln x$, $\ln_q(x_A x_B) = \ln_q x_B + (1 - q)(\ln_q x_A)(\ln_q x_B)$.

Очевидно, что важной особенностью этой формы отношений $\ln_q x$ является её неаддитивность.

Таким образом рассматриваются линейные, экспоненциальные и степенные отношения между элементами. Последняя форма, по-видимому, весьма типична в реальных системах, т. к. в частности соответствует закону пропускной способности канала связи Шеннона

$$C = w \ln \left(1 + \frac{P}{wN_0} \right) \quad \text{или} \quad e^c = \left(1 + \frac{P}{wN_0} \right)^w,$$

где P — мощность сигнала, w — полоса частот, N_0 — белый шум. Очевидно, что если положить $w = 1/(1 - q)$, то закон пропускной способности канала связи точно соответствует e_q^x . Шеннон (1949) считал, что его закон применим для всех физических систем, а при выводе отмечал связь его с тем, что в настоящее время мы называем фрактальными множествами. Дело в том, что размерность передатчика сигнала всегда больше размерности системы, принимающей сигнал, а проекция пространства размерностью n на пространство с размерностью $n - k$ обязательно разрывна. В качестве наглядного примера можно привести неизбежную разрывность проекции поверхности земли из трёхмерного пространства на плоскость топографических карт. Можно полагать, что общность фрактальности и вытекающей из неё аллометрии определяется именно этими соотношениями: все процессы осуществляются в объёме, а взаимодействия между системами и системами со своим окружением осуществляются через поверхность.

Таким образом, если в модели Левича на микроскопическом уровне вводятся формы отношения видов с ресурсами, то в термодинамике Тсаллиса вводятся практически аналогичные формы отношений между элементами системы. Допущение, что в сложных биологических системах отношения между особями разных видов, скорее всего, существенно нелинейны, так же как нелинейны их отношения к ресурсам, пространству и времени, представляется вполне реалистичным, так что существующие формы отношений вполне оправдано могут быть предметом исследования.

С другой стороны, степенная форма взаимодействия между элементами приводит к тому, что существует область состояний переменной y , в которой она прак-

тически нечувствительна к изменениям x , и наоборот. В результате любой элемент может одновременно взаимодействовать с множеством других, фактически не различая их состояния. Такие взаимодействия неизбежно порождают корреляции между элементами, т. к. несколько относительно близких к друг другу элементов будут подобны по отношению ко многим другим. Если мы добавим к пространству координату времени, то степенные отношения создают основу для «памяти», т. к. на некотором интервале времени величины взаимодействий будут слабо изменяться. Это будет приводить к автокорреляции во временном ряду и, соответственно, к памяти о прошлом состоянии.

По аналогии с энтропией Больцмана–Гиббса при степенном типе взаимодействий энтропия Тсаллиса для равновероятностных событий есть

$$S_q^{\max} = k \ln_q W = \frac{W^{1-q} - 1}{1 - q}, \text{ где } W \text{ — число}$$

классов. На рис. 1 показана зависимость S_q от q при разном числе классов. Для распределения вероятностей p_i энтропия Тсаллиса есть

$$S_q^T = k \langle \ln_q (1 / p_i) \rangle = k \frac{1 - \sum_{i=1}^w p_i^q}{q - 1}.$$

Экспоненциальной форме отношений (Башкиров, 2006) соответствует энтропия Реньи

$$S_q^R = k \frac{1}{1 - q} \ln \sum_{i=1}^w p_i^q = \frac{\ln(1 + (1 - q)S_q^T)}{1 - q}$$

при $q = 1$ $S_{q=1}^T = S_{q=1}^R = S_{BG}$.

На рис. 2 показана зависимость энтропии Тсаллиса от величины q для системы из двух состояний $p(0)$ и $p(1) = 1 - p(0)$, а на рис. 3 — сравнение энтропии Тсаллиса и Реньи для той же системы. Как следует из рис. 2, при $q < 0$ энтропия стремится к

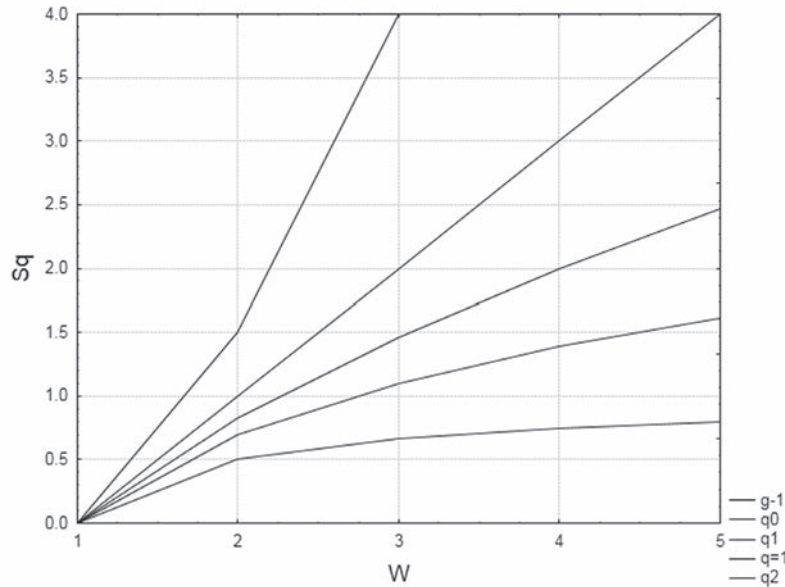


Рис. 1. Энтропия равных вероятностей, S_q – функция числа состояний W для типичных значений q . Для $q > 1$, S_q сходится к $1/(q - 1)$ если $W \rightarrow \infty$; для $q \leq 1$ ряд расходится.

Fig. 1. Entropy of equal probabilities, S_q is function of number of states of W for typical q values. For $q > 1$, S_q converges to $1/(q - 1)$ if $W \rightarrow \infty$; for $q \leq 1$, the row diverges.

максимуму при $p \rightarrow 0$, вогнута и не имеет предела. При $q > 0$ энтропия выпукла, но при $q \rightarrow 1$ приращение энтропии по мере приближения к максимуму тем меньше, чем больше q отлична от 1. Максимум энтропии Реньи совпадает с максимумом энтропии Больцмана–Гиббса, но при $q > 1$ приращение энтропии Реньи больше. Величина максимума энтропии Тсаллиса тем больше, чем меньше q .

Совместная энтропия объединённой неэкстенсивной системы будет $S_q(A, B) = S_q(B) - (1 - q)S_q(A)S_q(B)$. В отличие от энтропии Тсаллиса, энтропии Реньи двух независимых систем аддитивна.

Если $q = 1$, то система соответствует известному утверждению модели БГШ, что совместная энтропия двух независимых систем равна сумме их энтропий. В

модели Тсаллиса энтропии независимых систем неаддитивны. Если $q > 1$, систему называют субаддитивной, если $q < 1$ — супераддитивной. Соответственно, подразумевается, что между системами всегда есть взаимодействие (Beck, 2009).

Для неэкстенсивной энтропии информация Кульбака

$$I_q(A/B) = \sum_{i=1}^w p_i^r \frac{[p_i^r / p_i^{ev}]^{q-1} - 1}{q-1}$$

при $q = 1$ тождественна информации в термостатике БГШ.

Информация и энтропия в системе Тсаллиса неаддитивны, но общая схема взаимодействия систем в принципе остаётся той же.

Наиболее полной формой рангового распределения Тсаллиса для наиболее

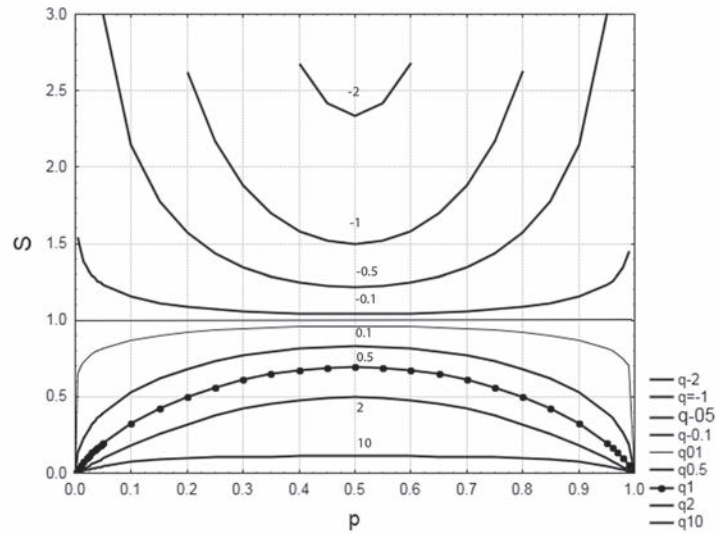


Рис. 2. Зависимость энтропии $S_q = [1 - pq - (1 - p) q] / (q - 1)$ от вероятности p при $W = 2$ для типичных значений q .
Fig. 2. Dependence of entropy $S_q = [1 - pq - (1 - p) q] / (q - 1)$ on probability p with $W = 2$ for typical q values.

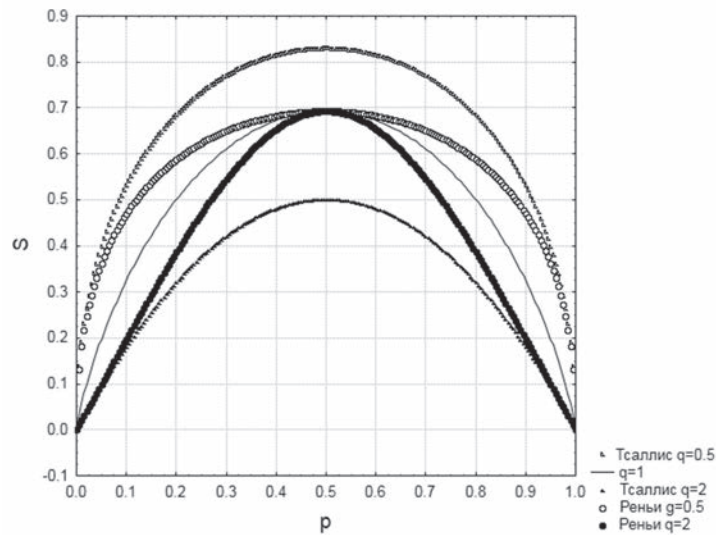


Рис. 3. Сравнение энтропий Тсаллиса и Реньи систем из двух классов. $q = 1$ — общая для энтропий Больцмана–Гиббса, Тсаллиса и Реньи.
Fig. 3. Comparison of Tsallis and Renyi entropies for systems of two classes. $q = 1$ is common for all Boltzman–Gibbs, Tsallis, and Renyi entropies.

общей формы действия на микрокопическом уровне будет

$$p_i^T = \frac{[1 - (1 - q)\beta_q(\varepsilon_i - E_q)]^{\frac{1}{1-q}}}{Z_q^*},$$

$$E_q = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \frac{p_i^q}{\sum_{i=1}^n p_i^q}$$

есть средняя энергия системы на класс (в нашем случае вид),

$\beta = \beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q$ — темпера рангового распределения Гиббса, статистическая сумма

$$Z_q^* = \sum_i^n e_q^{-\beta_q(\varepsilon_i - E)} = \left(\sum_{i=1}^w p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}, \text{ где}$$

$$e_q^{-\beta_q(\varepsilon_i - E)} = [1 + (1 - q)(-\beta_q(\varepsilon_i - E))]^{\frac{1}{1-q}} \text{ и}$$

$\sum_{i=1}^w p_i^q = 1 + (1 - q)S_q^T / k$, где k — аналог постоянной Больцмана.

Ранговое распределение Реньи имеет очень близкую форму

$$p_i^R = \frac{1}{Z_q^R} \left(1 - \frac{q-1}{q} \beta \varepsilon_i\right)^{\frac{1}{q-1}}.$$

Статистическая сумма

$$Z_q^R = \sum_{i=1}^w \left(1 - \beta \frac{q-1}{q} \varepsilon_i\right)^{\frac{q}{q-1}} = \left(\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q \right)^{\frac{q}{q-1}}.$$

Как и в случае модели Больцмана—Гиббса, имеем следующее соотношение основных термодинамических переменных

$$Z_q^R = \sum_{i=1}^w \left(1 - \beta \frac{q-1}{q} \varepsilon_i\right)^{\frac{q}{q-1}} = \left(\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q \right)^{\frac{q}{q-1}},$$

где $\ln_q Z_q = \ln_q Z_q^* - \beta E_q$ и E_q — энергия термостата или поглощённая энергия из среды.

Для неэкстенсивной (неаддитивной) энтропии Тсаллиса сохраняется второе начало термодинамики, приращение эн-

тропии $q \frac{dS_q}{dt} \geq 0$, ноль достигается в ус-

ловиях равновесия при максимуме энтропии и минимуме информации Кульбака.

Таким образом, в рамках термостатики, имея эмпирические ранговые распределения, мы можем определить все фундаментальные переменные термодинамической системы, получить экстремальное равновесное или стационарное распределение и оценить через информацию Кульбака близость реального распределения к равновесному. Параметр q содержит важную информацию о системе. Если $q > 0$, то в системе существуют корреляции (ρ) и она является самоорганизующейся ($q = 1/(1 - \rho)$). При $q < 0$ в системе уменьшается информация и увеличивается энтропия, уменьшается статистическая упорядоченность и увеличивается разупорядоченность в микросостояниях системы. Такой процесс приводит к деградации системы до установления другого стационарного состояния (Зарипов, 2002). Если рассматривать динамику системы, то переход системы от $q = 1$ к $q > 1$ можно трактовать как изменение фазового состояния системы и переход её к самоорганизации (Башкиров, 2006).

Также содержательной является информация Кульбака, позволяющая оценить расстояние реальной системы от гипотетического равновесного или стационарного состояния. Можно ожидать, что чем дальше система от равновесия, тем больше скорость преобразования её структуры. Формально, системы далёкие от равновесия, должны производить больше полезной работы, например, биомассы, однако в общем случае это необязательно. Система может быть выведена из равновесного состояния в результате разрушения, а не организо-

ванного изменения структуры, и в этом случае её функционирование может быть существенно ухудшено. Полезным дополнением к рассмотренным выше термодинамическим переменным можно отнести меру организации $R = 1 - S_r/S_{\max}$, (где S_r — измеренная энтропия), предложенную в шестидесятых годах прошлого века (Фёрстер, 1964). Так, система является самоорганизующейся, если $dR/dt > 0$. Самоорганизация может идти как за счёт уменьшения энтропии ($S_r/dt < 0$), так и за счёт появления новых видов ($dS_{\max}/dt > 0$) при неизменной энтропии S_r , а также в результате совместного протекания этих процессов. Отсюда в частности следует, что система с более выраженным видо-доминантом более высоко организована, а эволюция с возникновением новых видов, скорее всего, идёт по пути увеличения организации. Аналогично процесс организации можно рассматривать и в связи с внедрением в сообщество новых видов. В рамках неравновесной термодинамики организация должна быть каким-то образом связана с функционированием системы. В экологии аналогичный индекс ($EVEN = 1 - R$) обычно называется выравниваемостью. Он появился в литературе существенно позже меры организации и в основном оценивает именно степень выравниваемости распределения вероятностей участия видов в сообществе (Lloyd, Ghelardi, 1964). Очевидно, что содержание меры организации существенно богаче и следовательно её использование в экологии предпочтительней.

В ходе реальных исследований мы можем искать биологическую интерпретацию термодинамических переменных, сравнивая их, например, с фитомассой, листовым индексом, биологической продуктивностью, приходом солнечной радиации и т. п. В целом же можно полагать,

что подход к экологической системе с позиции статистической механики вкладывает в ранговое распределение физический (биологический) смысл и позволяет сформулировать гипотезы, опирающиеся на фундаментальные законы физики, которые могут быть верифицированы в ходе конкретного экологического исследования.

Отметим, что индексы разнообразия на основе q -энтропии достаточно давно используются в экологии. М. Хилл (Hill, 1973) предложил индекс разнообразия

$$D_H = \left(\sum_{i=1}^w p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}},$$

являющийся фактически редуцированной энтропией Тсаллиса. Он отметил теоретическую связь разнообразия в экологии с термодинамикой и энтропией Шеннона, обобщаемой на основе энтропии Реньи, но считал сравнимость разнообразий на основе предложенного им индекса для экологии более важной. В последующих исследованиях, направленных на повышение информативности и экологического содержания индексов, используется и энтропия Тсаллиса. Собственно, энтропия Тсаллиса и Реньи в экологии последнее время рассматриваются как более общие индексы разнообразия (Renio et al., 2008). В основном авторы отмечают информативность параметра q , однако отказываются интерпретировать полученные результаты измерений с термодинамических позиций.

В последнем обзоре этого направления Чао с соавт. (Chao et al., 2014) дают достаточно полный анализ развития мер разнообразия в значительной степени на основе q -алгебры. Анализ ранговых распределений они относят к параметрическим методам оценки разнообразия, а меры, подобные энтропии, — к непараметрическим, не устанавливая при этом

связи между ними. Они отмечают, что сравнение сообществ с разными ранговыми распределениями по их параметрам затруднительно, в то время как непараметрические меры свободны от этого ограничения. Они рассматривают энтропию Тсаллиса как обобщающую меру энтропии с параметром q , который управляет чувствительностью меры к относительным распространениям видов и отмечают большую эффективность метрик для выявления различий между сообществами, построенных на этой основе. В целом же можно констатировать, что в экологии при использовании термостатистических в своей основе мер разнообразия не обсуждаются их физические основания и не используются содержательные основания общей теории сложных систем.

Вместе с тем эта связь прямо продемонстрирована в теоретических основаниях А.П. Левича и интуитивно ясна из возможных отношений на микроуровне, положенных в основу неэкстенсивной (неаддитивной) термодинамики Тсаллиса. Она даёт основания для развития общего термодинамического подхода при исследовании экологических систем на различных уровнях их организации. Продемонстрируем эти возможности на основе конкретного примера.

4. Население птиц среднегорной тайги

В настоящем разделе рассмотрена термостатистическая характеристика населения птиц среднегорной тайги северо-восточного Алтая (по материалам Равкина, 1973).

Определять параметры рангового распределения будем методом нелинейной оценки в программе Statistics. Для этого перепишем основное ранговое распределение в удобную форму. Обозначим его

как $w = 1/(1 - q)$ и статистическую сумму Z_q запишем как $b_0 = 1/Z_q$. Тогда можно записать полную модель Тсаллиса T

$$p_i^T = \frac{[1 - (1 - q)\beta_q(\varepsilon_i - E)]^{\frac{1}{1-q}}}{Z_q^*} \quad \text{как}$$

$$\begin{aligned} p_i^T &= b_0(1 - w\beta_q(\varepsilon_i - E))^w = b_0(1 - w\beta_q\varepsilon_i + w\beta_qE)^w \\ &= b_0(-b_1\varepsilon_i + b_2)^w = b_0b_1^w(\varepsilon_i - D)^w = a(\varepsilon_i - D)^w \end{aligned}$$

где $b_1 = \beta qw$, $b_2 = 1 + w\beta qE$, $D = b_2/b_1$ и $a = b_0b_1w$.

Очевидно, что приведенные преобразования привели к модели Ципфа–Мандельброта (ЦМ).

Качество оценок параметров рангового распределения при прочих равных условиях тем выше, чем меньше число оцениваемых параметров. Этим требованиям в полной мере отвечает запись рангового распределения в форме ЦМ. На основе этой модели можно надёжно определить параметр w и, соответственно, q . Статистическую сумму и среднюю энергию, зная q , можно непосредственно определить на основе модельного рангового распределения.

Подставив в полную модель оценённое значение w , $1/Z_q$ и Eq , используя метод нелинейного оценивания, получаем значение температуры β_q и, соответственно, температуры T . Формально все параметры модели имеют физическую трактовку.

Методы нелинейного оценивания осуществляют оценку параметров в первую очередь по наибольшим величинам вероятности. Редкие события вносят в оценку очень малый вклад. Для того, чтобы исключить эти искажения, оправдано строить модель по логарифмической форме: $\ln(p_i) = \ln(a) + w\ln(i - D)$ и $\ln(p_i) = \ln b_0 + w\ln(1 - (\beta q/w)(i - Eq))$. После того как получены параметры w и q и, соответственно, модельное ранговое распределение, по

Табл. 2. Оценка параметров модели Ципфа–Мандельброта методом нелинейного оценивания. Коэффициент детерминации R^2 (%) = 97.181.

Table 2. Estimation of parameters of Zipf–Mandelbrot model by nonlinear estimating method. Determination coefficient R^2 (%) = 97.181.

Параметр	$\ln(b)$	w	D
Оценка	19.26188	-6.4727	-24.7860
Среднеквадратичное отклонение	0.60108	0.1591	1.4179
Критерий Стъдента t	32.04551	-40.6825	-17.4802
Уровень значимости p	0.00000	0.0000	0.0000

последнему определяем статистическую сумму и среднюю энергию и при подстановке их значений в $\ln(p_i) = \ln b_0 + w \ln(1 - (\beta_q/w)(i - E_q))$ оцениваем важный термодинамический параметр β_q (темпера).

Продемонстрируем последовательность действий оценки параметров ранговых распределений и термостатистических параметров на примере рангового распределения населения птиц в осиново-березовом лесу во второй половине лета 1962 г. в таёжном поясе северо-восточного Алтая (Равкин, 1973, табл. 29).

Шаг 1. Оцениваем параметры рангового распределения ЦМ в логарифмической форме $\ln(p_i) = \ln a + w \ln(i - D)$ (табл. 2). Очевидно, что модель соответствует реальности, т. к. параметр w в модели ЦМ определён с очень небольшой ошибкой.

Шаг 2. Рассчитаем собственно модельное ранговое распределение и, используя информацию Кульбака, энтропию Гиббса–Шеннона для исходного и модельного распределений и критерий χ^2 , оценим его соответствие реальности. Получаем

$$I = \sum_{i=1}^{55} p_i^r \ln(p_i^r / p_i^{rcv}) = 0.0463nit,$$

$$S_{mod} = 2.701nit \text{ и } S_r = 2.496nit.$$

Можем констатировать, что информация Кульбака положительна, а энтропия

равновесной модели больше энтропии реального распределения. Возможность признания реального распределения равновесным определяем по критерию χ^2 , сравнивая численности в реальном и ранговом распределениях. В результате получаем $\chi^2 = 108.2578$, число степеней свободы $df = 54$ и $p = 0.000017$, так что реальное распределение должно быть признано с высокой вероятностью неравновесным.

Шаг 3. Оценка термодинамических параметров. По распределению ЦМ надёжно оценивается параметр $w = 1/(1 - q) = -6.4727$. Соответственно, $q = 1.154$ и в системе существенен вклад положительных корреляций.

Определим статистическую сумму Z_q из модельного распределения при определённом выше $q = 1.154$ как $Z_q = (\sum_{i=1}^w p_i^q)^{\frac{1}{1-q}} = 0.669 - 6.4727 = 13.488$ и $\ln q Z_q = (13.488 - 0.154 - 1) / -0.154 = 2.1437$.

Среднюю энергию в системе оценим также на основе модельного рангового распределения

$$E_q = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i (p_i^q / \sum_{i=1}^n p_i^q) = 5.111.$$

Подставим вычисленные параметры во вторую логарифмическую форму $\ln(p_i)$

$= b + w \ln(1 - (\beta q/w)(i - Eq))$. Получаем $\ln(-p_i) = -2.602 - 6.4727 \ln(1 - (\beta q/w)(i - Eq))$ ($i = 5.111$), $b = \ln(1/Z_q) = -2.602$. Методом нелинейного оценивания по этому уравнению рассчитываем температуру βq . Получаем оценку 0.22532 со среднеквадратической ошибкой 0.00393. Соответственно, температура в термодинамической модели

$$\beta = \beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q = 0.225 * 0.669 = 0.1563$$

и температура $T = 6.410$.

Энтропия Тсаллиса для модельного распределения $S_q^{ecv} = \frac{1 - 0.669}{1.154 - 1} = 2.149$, энтропия реального распределения

$$S_q^r = \frac{1 - 0.694}{1.154 - 1} = 1.987,$$

максимальная энтропия

$$S_T^{\max} = \frac{55^{-0.154} - 1}{-0.154} = 2.99$$

и информация Кульбака $I_q = 0.0542$. Таким образом, связанная энергия в системе $T_q(S_T^{ecv} - I_q) = 6.41(2.149 - 0.0542) = 13.42$ и свободная энергия

$$F_q = U_q - TS_q = -T \frac{\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q}{1 - q} = -6.41 \frac{3.419}{-0.154} = 100.7.$$

Сумма свободной и связанной энергий даёт полную энергию на входе в систему и $U = 114.12$.

Таким образом, можем констатировать, что в системе 88% приходится на свободную энергию. Система формально неравновесна и не существует нелинейной модели, описывающей её стационарное состояние. Однако небольшое количество информации показывает, что она относительно близка к области равновесия, а относительно высокая температура определяет большую долю участия обычных видов и невысокое доминирование. Организация сообщества невысокая

$$R_q = 1 - \frac{S_q^r}{S_q^{\max}} = 1 - \frac{1.987}{2.990} = 0.335.$$

Эта величина организации теоретически оптимальна для сложных систем (статья А. Пузаченко в настоящем сборнике).

Конечно, оценки термодинамических переменных относительно и их физический смысл в рамках экологии может быть определён только при анализе большого объёма сопоставимых данных. Ниже в качестве примера приведены оценки параметров ранговых распределений и термодинамических переменных для населения птиц шести местообитаний.

В табл. 3 приведены значения параметров для распределения ЦМ. Как видно, все распределения удовлетворяют критериям качества. Ранговые распределения населения птиц лиственных и тёмнохвойных лесов существенно неравновесны и для них не удастся построить нелинейные ранговые распределения, отражающие стационарное состояние системы. Остальные распределения по информационному критерию близки к равновесию, но по критерию χ^2 строго равновесное распределение отмечено только в кедровой тайге. По параметру q распределение населения птиц тёмнохвойной тайги очень близко к распределению Гиббса, что указывает на низкие положительные корреляции в системе. В целом же в лиственных лесах положительные корреляции меньше, чем в лесах с господством кедра. Положительные корреляции, по-видимому, определяются стайным поведением гаички, пухляка, поползня и москочки.

В табл. 4 приведены термодинамические переменные сообществ птиц; рассмотрим через них отображение структуры сообществ птиц. На рис. 4–6 приведены распределения для каждого сообщества. В первую очередь обратим внимание на

Табл. 3. Параметры ранговых распределений логарифмической формы модели Ципфа–Мандельброта и оценки качества моделей.

Table 3. Parameters of rank distributions of logarithmic form of Zipf–Mandelbrot model and estimations of model quality.

Местообитания	R^2 (%)	$\ln(1/Z)$	$(b-1)/1 = M$	b	D	$m-1/(-1) = b$	$Sm(nit)$	$Srel(nit)$	$K(nit)$	df	χ^2
Лиственные леса	97.181	-2.721	-6.470	0.217	5.068	1.154	2.701	2.496	0.0463	54	108.2
Лиственно-еловые леса	98.415	13.61	-6.546	2.170	-28.92	1.152	2.929	2.597	0.1169	63	245.5
Тёмнохвойная тайга	86.158	11.059	-10.17	1.111	-22.24	1.098	2.194	1.759	0.1339	29	91.23
Пихтово-кедровые леса	95.642	0.8994	-2.857	1.282	-1.564	1.349	2.291	2.019	0.0566	39	45.77
Елово-кедровые леса	94.834	2.4625	-3.855	1.374	-3.765	1.259	2.220	1.908	0.0654	34	54.47
Кедровые леса	98.286	2.6797	-4.457	1.328	-3.449	1.224	2.013	1.929	0.0115	26	6.206

то, что термостатистические параметры надёжно описывают весьма тонкие различия в структуре ранговых распределений. Так, информация Кульбака хорошо отражает масштаб отклонения реального распределения от модельного и является хорошей мерой неравновесности. Температура системы хорошо отражает общий наклон рангового распределения: чем выше температура, тем больше участие в сообществе обычных и редких видов. В рассматриваемом примере температура в сообществах лиственных лесов примерно в два раза выше, чем в хвойных, что при внимательном рассмотрении видно и на соответствующих графиках. Точно так же в лиственных лесах выше энтропия модельного рангового распределения и реального распределения. Свободная и полная энергии максимальны у населения птиц елово-мелколиственных лесов. Эти же переменные практически одинаковы в сообществах лиственных и тёмнохвойных лесов, но существенно меньше в кедровых. По температуре тёмнохвойные леса, в которых значительно участие осины, ближе к хвойным и относительно высокое значение свободной и полной энергии и энтропии определяется близостью их к распределению Гиббса с $q \approx 1$ и высокой неравновесностью (напомним, что при прочих равных условиях энтропия тем ниже, чем больше q). Доля свободной энергии максимальна в наиболее неравновесных системах, однако она практически линейно связана с параметром экспоненты q : чем больше q , тем меньше доля свободной энергии. В пихтово-кедровых лесах с максимальным q и, соответственно, с максимальными внутренними корреляциями полная энергия и доля свободной энергии минимальны. Формально это означает, что значительные затраты энергии расходуется на поддержание структуры.

Организация в рассматриваемых примерах варьирует в ограниченных пределах с максимумом в тёмнохвойных лесах и минимумом в мелколиственных. Отметим, что число видов и плотность населения практически линейно положительно связаны с температурой и полной энергией системы, однако утверждать общность такого соотношения на основе столь ограниченных данных нет оснований.

Рассматриваемые леса расположены в одном высотном поясе и можно полагать, что их биологическая продукция отличается не столь значительно, как полная энергия населения птиц. В лиственных лесах полная энергия более чем в два раза выше в сравнении с хвойными. Соответственно, рассчитанная по ранговым распределениям полная энергия населения птиц не пропорциональна энергии, аккумулируемой в фитомассе, доступность последней для птиц определяется структурой экосистем и особенностями организации самого сообщества птиц, отражаемых термодинамическими параметрами. Демонстрационные возможности этого небольшого примера, конечно, ограничены, но вместе с тем представляется очевидным, что анализ экологических систем на основе неэкстенсивной статистической механики даёт тонкие количественные оценки структуры сообществ и создаёт основу для более глубокого понимания механизмов формирования их структуры.

5. Обсуждение

Рассмотренные три подхода к анализу ранговых распределений безусловно взаимодополняющие. Моделирование ранговых распределений на основе концепции экологических ниш можно отнести к мезоскопическому подходу, а подходы на основе теории категорий и термостатики — как макроскопические с формулиров-

Табл. 4. Термодинамические параметры сообществ птиц среднегорья северо-восточного Алтая во второй половине лета.
Table 4. Thermodynamic parameters of bird communities in the middle elevation NE Altai Mts in the second half of summer.

Наименование переменной	Индекс	Формула	БО	БЕ	Т	ПК	ЕК	К
Плотность населения на кв км	N		1041	899	356	434	450	286
Число видов	n		55	64	30	40	35	27
Коэффициент детерминации	$R^2(\%)$	модель	97.18	98.415	86.292	95.642	94.834	98.286
w			-6.473	-6.546	-10.179	-2.857	-3.855	-4.457
Параметр экспоненты	q	модель	1.154	1.152	1.098	1.349	1.259	1.224
Темпера	β_q		0.225	0.181	0.329	0.466	0.438	0.482
	β	$\beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q$	0.156	0.125	0.279	0.255	0.282	0.323
Температура	T	$1/\beta$	6.397	7.993	3.572	3.912	3.538	3.091
q – средняя энергия	E_q	$\frac{\sum_{i=1}^n p_i^q}{\sum_{i=1}^n p_i^{q-1}}$	5.111	6.316	3.480	2.814	2.987	2.641
q – энтропия модели	S_q	$\frac{1 - \sum_{i=1}^n p_i^q}{q-1}$	2.149	2.298	1.926	1.461	1.592	1.532
q – энтропия по данным	S_q^r	$\frac{n^{1-q} - 1}{1-q}$	1.981	2.037	1.535	1.291	1.370	1.467
q – максимальная энтропия	$S_{\max} = \ln n_q$	$\frac{\sum_{i=1}^n p_i (p_i / p_{\max})^{q-1} - 1}{q-1}$	2.987	3.079	2.891	2.072	2.322	2.329

Табл. 4. Окончание.
Table 4. Ending.

Наименование переменной	Индекс	Формула	БО	БЕ	Т	ПК	ЕК	К
q – информация Кульбака	I_q	$\sum_{i=1}^n p_i \frac{(p_i / p_{av})^{q-1} - 1}{q-1}$	0.524	0.136	0.1452	0.0744	0.080	0.014
Статистическая сумма	Z_q^*	$(\sum_{i=1}^n p_i^q)^{\frac{1}{1-q}}$	13.637	16.901	8.4624	7.7189	7.790	6.531
Связанная энергия	B_q	$T(S - I_q)$	13.358	17.272	6.363	5.422	5.349	4.692
Свободная энергия	F_q	$\sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}$	100.7	214.6	102.6	15.390	23.930	23.907
Полная энергия	U_q	$F_q + B_q$	114.058	231.872	108.963	20.812	29.279	28.599
Доля свободной энергии	$F_q^{\%}$	F_q / U_q	88	92	94	74	82	83
Организация	R_q	$I - S_f / S_{max}$	0.336	0.338	0.468	0.376	0.409	0.370

Обозначения. БО – берёзово-осиновый лес, БЕ – берёзово-еловый, Т – тёмнохвойный, ПК – пихтово-кедровый, ЕК – елово-кедровый, К – кедровый.

Abbreviations. БО – birch and spruce forest, БЕ – birch and spruce forest, Т – dark coniferous taiga, ПК – fir and Siberian pine forest, ЕК – spruce and Siberian pine forest, К – Siberian pine forest.

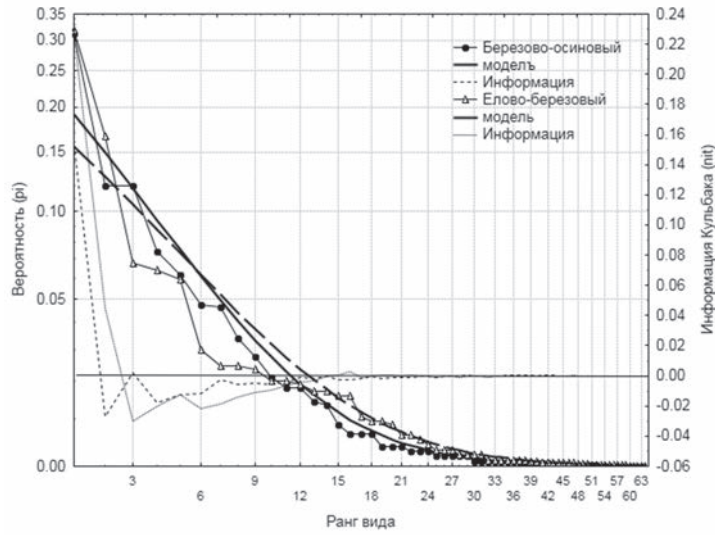


Рис. 4. Ранговые распределения населения птиц берёзово-осиновых и елово-берёзовых лесов.

Fig. 4. Rank distributions for bird population in birch and aspen and in birch and spruce forest.

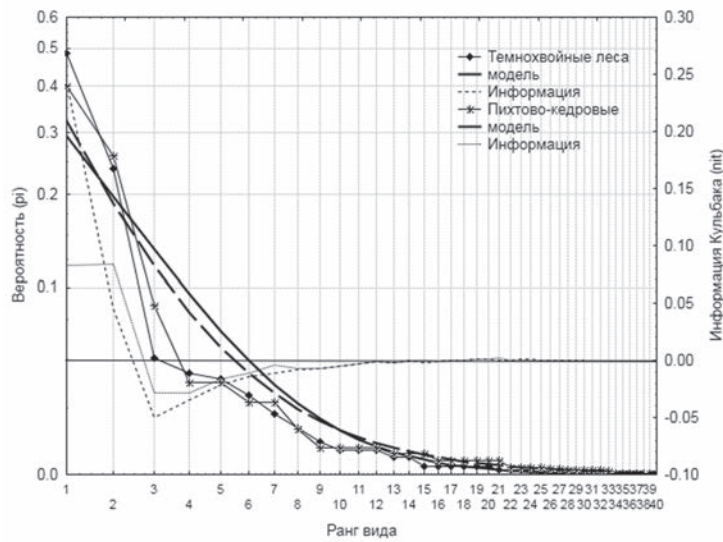


Рис. 5. Ранговые распределения населения птиц тёмнохвойных и пихтово-кедровых лесов.

Fig. 5. Rank distributions for bird population in dark coniferous taiga and in fir and Siberian pine forest.

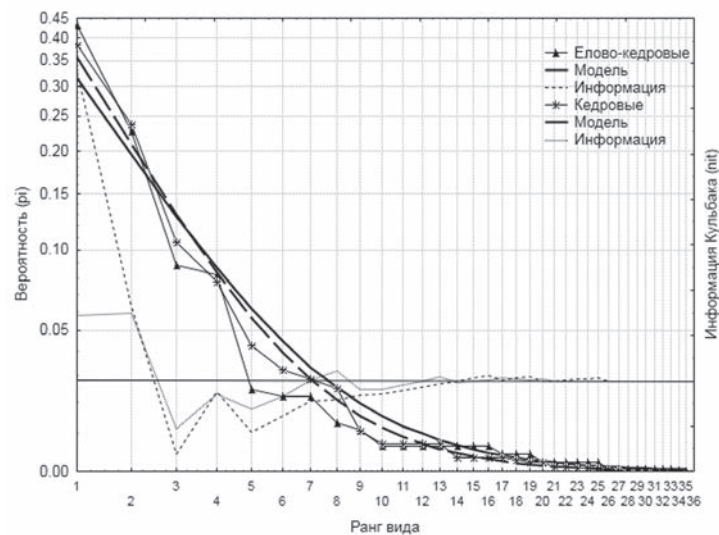


Рис. 6. Ранговые распределения населения птиц елово-кедровых и кедровых лесов.

Fig. 6. Rank distributions for bird population in spruce and Siberian pine forest and in Siberian pine forest.

кой гипотезы системных отношений на микрокосмическом уровне. Модель на основе теории категорий постулирует отношения с ресурсами, а на основе статистической механики — формы отношений между элементами. Хотя предложенная Тсаллисом модель обладает высокой универсальностью, она всё-таки не охватывает всех возможных форм отношений, при иных вариантах взаимодействия элементов существуют и другие модели энтропии (Тсаллис, 2009). Термостатистический подход даёт описание системы как целого. Однако от него естественен переход к мезо- и микроскопическому уровням исследования системы.

В принципе может быть определена программа исследований, использующая все три отображения следующим образом.

Для каждого сообщества из множества наблюдений, рассматриваемых как состояния большой системы, определяем термодинамические параметры и исследуем

их соотношения и связи со средой, формулируя гипотезы о возможной природе получаемых отношений (макроскопический подход).

Используя методы многомерного анализа, исследуем взаимное размещение видов в многомерном экологическом пространстве с вычислением виртуальных внешних факторов, выделяем группы положительно коррелирующих и независимо коррелирующих видов, выделяем наиболее далёкие от равновесия состояния и классы состояний сообществ. Ищем связи виртуальных факторов с независимо измеренными свойствами среды и на этой основе интерпретируем их содержание. Описываем экологические ниши видов от виртуальных факторов в непрерывной и дискретной форме.

Решаем обратную задачу построения ранговых распределений в ресурсной модели Левича, строя ранговые распределения как функции численности видов

от состояний факторов с допущением положительных и отрицательных связей между ними. При этом имеем ввиду, что термостатика отражает систему как целое, которое не обязано точно соответствовать его воспроизведению через модель, опирающуюся на логику редукционизма (мезоскопический подход).

Для исследования механизмов, порождающих мезо- и макроэкологические отношения, проводим исследования взаимодействий на уровне отношений особей разных видов, т. е. на микроуровне.

Сложным местом остаётся выбор размера пробной площади, которая рассматривается как состояние метасообщества. Здесь можно наметить лишь некоторые общие принципы. Так как подразумевается, что элементы системы взаимодействуют друг с другом, то пробная площадь должна быть соизмерима с потенциальным расстоянием этих взаимодействий, превышая их не более чем в два–три раза. При этом, очевидно, расстояние взаимодействия связано с рассматриваемым масштабом времени. Так, если для растительных сообществ рассматриваются суточные взаимодействия, то размер пробной площади может быть принят удвоенной высоте растений видов-доминантов. Для масштаба времени сукцессионных смен эти площади должны быть соизмеримы с расстояниями возможного переноса семян и косвенных взаимодействий, например, через влияние на микро- и мезоклимат. Такой подход требует выделения в экосистеме множества подсистем с собственными пространственно-временными масштабами.

В рассмотренном примере все термодинамические переменные оценены в безразмерных единицах. Формально единицу измерения энергии здесь можно определить как среднее число видов на единицу

площади, что может быть ассоциировано с массой. В отличие от классической термодинамики, в нашей системе не определена скорость взаимодействия, хотя она, конечно, существует. Аналог постоянной Больцмана, определяющей связь между температурой и энергией, в рассматриваемой системе равен единице. Соотношение между условной энергией, рассчитанной на основе рангового распределения и классической энергией, возможно можно получить на основе сравнения условной энергии с метаболизмом. Однако доказательство такой возможности требует обширных исследований для всех функционально-трофических и размерных групп всех организмов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского Научного Фонда, грант 14-27-00065.

Литература

- Бауэр Э.С. 1935. Теоретическая биология. Москва–Ленинград: Изд-во ВИЭМ. 206 с.
- Башкиров А.Г. 2006. Энтропия Реньи как статистическая энтропия для сложных систем. — Теоретическая и математическая физика, 149 (2): 299–317.
- Вернадский. В.И. 1989. Биосфера и ноосфера. Москва: Наука. 265 с.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородск. госуд. универ. 370 с
- Голицын Г.А., А.П. Левич. 2004. Вариационные принципы в научном знании. — Философские науки, 1: 105–136.
- Голицын Г.А., Левич А.П. 2006. Принцип максимума информации и вариационные принципы в научном знании. http://www.chronos.msu.ru/old/RREPORTS/golitsyn_princip.htm
- Зарипов Р.Г. 2002. Самоорганизация и необратимость в неэкстенсивных системах. Казань: Изд-во «Фэн». 251 с.

- Левич А.П. 1978. Информация как структура систем. — Семиотика и информатика, 10: 116–132.
- Левич А.П. 1980. Структура экологических сообществ. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 181 с.
- Левич А.П. 2012. Искусство и методы моделирования систем: вариационные методы в экологии сообществ, структурные и экстремальные принципы, категории и функторы. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований. 728 с.
- Пузаченко Ю.Г. 2013. Термодинамическая основа учения о биосфере и ноосфере В.И. Вернадского (к 150-летию академика В.И. Вернадского). — Известия РАН, Сер. Географич., 4: 5–20.
- Пузаченко Ю. Г., Дроздов Н.Н. 1986. Площадь охраняемых территорий. — Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. Москва: Наука. С. 72–109.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. 1996. Семантические аспекты биоразнообразия. — Журнал общей биологии, 57 (1): 5–43.
- Пузаченко Ю.Г., Тихонова Е.В., Солнцева О.Н., Носова Л.М. 2010. Мониторинг видового разнообразия травяного яруса смешанных лесов центра Русской равнины. — Экология, 2: 83–91.
- Равкин Ю.С. 1973. Птицы северо-восточного Алтая. Новосибирск: Наука (Сибирское отд.). 375 с.
- Стратонович Р.Л. 1985. Нелинейная неравновесная термодинамика. Москва: Наука. 478 с.
- Трайбус М. 1970. Термостатика и термодинамика. Москва: Энергия. 504 с.
- Фёрстер Г. 1964. О самоорганизующихся системах и их окружении. — Самоорганизующиеся системы. Москва: Мир. С. 113–139.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Инст. экологии Волжского бассейна РАН. 463 с.
- Шредингер Е. 1999. Статистическая термодинамика. Ижевск: Изд. дом «Удмурдский университет». 96 с.
- Beck C. 2009. Recent developments in superstatistics. — Brazilian Journal of Physics, 39 (2A): 357–363.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al. 2007. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. — Ecology Letters, 10: 995–1015.
- Gleason H.A. 1925. Species and area. — Ecology, 6 (3): 66–74.
- Gleason H.A. 1929. The significance of Raunkiaer's Law of frequency. — Ecology, 10 (4): 406–408.
- Chao A., Chiu Ch.-H., Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity differentiation measures through Hill numbers. — Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 45: 297–324.
- Harte J. 2011. Maximum entropy and ecology. A theory of abundance, distribution, and energetics. Oxford: Oxford Univ. Press. 257 p.
- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. — Ecology, 54 (2): 427–432.
- Hubbell S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 375p.
- Jaynes E.T. 1957. Information theory and statistical mechanics. — Physical Review, 106 (4): 620–630.
- Jaynes E.T., Bretthorst G.L. 2003. Probability theory: The logic of science. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 727 p.
- Jorgensen S.E, Svirezhev Y.M. 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Elsevier: Sinauer Assoc. 380 p.
- Magurran A. E. 2004. Measuring biological diversity. 215 p.
- MacArthur R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 43 (3): 293–295.
- Mandelbrot B. 1966. Information theory and psycholinguistics: A theory of word frequencies. — Lazarsfeld P.F., Henry N.W. (eds). Readings in mathematical social sciences. Cambridge: MIT Press. P. 350–368.
- Marquet P.A., Quiñones R.A., Abades S. et al. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. — The Journal of Experimental Biology, 208: 1749–1769.

- Monte L., Ghelardi R.J. 1964. A table for calculating the “equitability” component of species diversity. — *Journal of Animal Ecology*, 33 (2): 217–225.
- Renio S.M., Evangelista L.R., Thomas S.M. et al. 2008. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. — *Ecography*, 31 (4): 450–456.
- Shannon C. 1949. Communication in the presence of noise. — *Proceedings of the Electrical and Electronics Engineers*, 37 (1): 10–21.
- Thomas J.M., Whittaker R.J. 2014. Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. — *Frontiers of Biogeography*, 6 (2): 67–82.
- Tokeshi M. 1993. Species abundance patterns and community structure. — *Advances in Ecological Research*, 24. P 111–187.
- Tsallis C. 2009. *Introduction to nonextensive statistical mechanics*. Rio de Janeiro: Springer Science. 382 p.
- Watterson G.A. 1974. Models for the logarithmic species abundance distributions. — *Theoretical population biology*, 6 (2): 217–250.