

УДК 574

ПРИНЦИП М.С. ГИЛЯРОВА, ИЛИ ПРАВИЛО ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ БИОМАССЫ, КАК ОДИН ИЗ ЗАКОНОВ СОХРАНЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ

© 2018 г. Л. В. Полищук

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
биологический факультет, кафедра общей экологии*

119991 Москва, Ленинские горы

E-mail: leonard_polishchuk@hotmail.com

Поступила в редакцию 20.11.2017 г.

Может показаться неожиданным, но в экологии, как и в физике, имеются законы сохранения, хотя и выполняющиеся с меньшей, чем в физике, точностью и только в среднем, то есть в макромасштабе (макроэкология). Одним из таких законов является полученное Шелдоном с коллегами и подтвержденное В.Б. Цейтлиным и другими авторами правило эквивалентности биомассы. Согласно этому правилу, в равных интервалах размеров тела (на логарифмической шкале размеров), в диапазоне размеров от бактерий до китов, биомасса населения пелагиали океана примерно одинакова. Однако еще раньше, и на это первым обратил внимание В.Б. Цейтлин, сходная закономерность на материале почвенных организмов была обнаружена М.С. Гиляровым, который в 1944 г. писал: «“[Б]иомасса” почвенных организмов различных естественных размерных групп представляет величины приблизительно одного порядка: величина произведения общего числа организмов данных размеров на их линейные размеры, возведенные в куб, колеблется в небольших пределах». В настоящей работе мы показываем, что “естественные” размерные группы М.С. Гилярова, в диапазоне размеров тела от бактерий до многоножек и насекомых, охватывают примерно равные интервалы на логарифмической шкале размеров. Получается, что в равных логарифмических интервалах размеров тела биомассы примерно равны, причем это относится как к почвенным, так и к пелагическим организмам. Приоритет в открытии этой закономерности принадлежит М.С. Гилярову. Вслед за В.Б. Цейтлиным мы предлагаем называть ее принципом М.С. Гилярова. Можно предположить, что принцип М.С. Гилярова выполняется не только для организмов почвы и пелагиали океанов, но и для населения других достаточно однородных и протяженных биотопов.

Памяти А.М. и М.С. Гиляровых¹

DOI: 10.7868/S0044459618030028

ПРИНЦИП М.С. ГИЛЯРОВА

Трудно, конечно, судить, но, думаю, 1943–1944 гг. были одними из самых счастливых в жизни Меркурия Сергеевича Гилярова. В мае 1943 г. у него родился сын Алеша, впоследствии профессор биологического факультета МГУ Алексей Меркурьевич Гиляров, сказавший о своем отце пронзительные и трогательные слова (Гиляров, 2002). А в 1944 г. в “Докладах Академии наук СССР”, по представлению академика И.И. Шмальгаузена,

Меркурий Сергеевич опубликовал небольшую, менее двух страниц печатного текста плюс один график, статью “Соотношение размеров и численности почвенных животных”. Несмотря на скромные размеры, эта работа содержала ряд важных положений, одно из которых, без преувеличения, было революционным. Это положение звучит так: «“[Б]иомасса” почвенных организмов различных естественных размерных групп представляет величины приблизительно одного порядка: величина произведения общего числа организмов данных размеров на их линейные размеры, возведенные в куб, колеблется в небольших пределах» (Гиляров, 1944, с. 284). (Слово “биомасса” в тексте М.С. Гилярова стоит в кавычках – в те времена к этому слову, видимо, еще не привыкли.) И дело, по мысли М.С. Гилярова, не ограничивается только почвенными организмами. В заключительном

¹ Меркурий Сергеевич Гиляров (1912–1985) – зоолог, эколог, эволюционист, академик АН СССР, главный редактор “Журнала общей биологии” в 1967–1985 гг. Алексей Меркурьевич Гиляров (1943–2013) – эколог, гидробиолог, популяризатор науки, профессор биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, член редколлегии, заместитель главного редактора “Журнала общей биологии” в 1988–2006 гг.

абзаце цитируемой работы читаем: “Выявляемая закономерность соотношений между размерами и численностью животных компонентов проявляется особенно резко в почвенных биоценозах, но она имеет, несомненно, более общий характер и в основном справедлива для всех биоценозов” (Гиляров, 1944, с. 285). Самое место этой фразы в тексте — она, повторим, завершает работу — показывает, что М.С. Гиляров ясно осознавал универсальный характер обнаруженной им закономерности: постоянство биомассы в разных “естественных” размерных группах организмов.

Вадим Борисович Цейтлин в богатой идеями работе “Энергетика глубоководных пелагических сообществ” (1986), вышедшей через год после кончины М.С. Гилярова, был, по-видимому, первым, кто указал на приоритет М.С. Гилярова в этой области. Закономерность, открытую М.С. Гиляровым для почвенных организмов, он поставил в один ряд с наблюдениями и расчетами Шелдона с соавт. (Sheldon et al., 1972), которые через 28 лет после работы М.С. Гилярова обнаружили, что для населения океанической пелагиали выполняется похожее правило: в равных логарифмических интервалах размеров тела (т.е. в равных интервалах на логарифмической шкале размеров) биомасса организмов примерно одинакова. Это последнее правило было подтверждено в работах В.Б. Цейтлина (1981, 1986) и многих других работах; для пелагических организмов в настоящее время оно является общепринятым (Marquet et al., 2005; Sprules, Barth, 2016).

Отдавая должное приоритету М.С. Гилярова, потому что “он был первым, кто обратил на [эту закономерность] внимание” (Цейтлин, 1986, с. 20), В.Б. Цейтлин назвал положение о постоянстве биомассы в разных размерных группах организмов “закономерностью [М.С.] Гилярова”. Я бы назвал эту закономерность “принципом М.С. Гилярова”, поскольку, на мой слух, “принцип” звучит более выразительно. Этой закономерности можно дать и другое название. Поскольку речь идет о постоянстве биомассы в некоторых размерных интервалах и по аналогии с уже имеющимся в экологии “правилом энергетической эквивалентности” (energetic equivalence rule; Damuth, 1981, 1987), принцип М.С. Гилярова можно также назвать “правилом эквивалентности биомассы” (biomass equivalence rule, Polishchuk, 1994; Damuth, 1994).

Почти одновременно с работой М.С. Гилярова (1944) были выполнены по меньшей мере еще две работы, авторы которых оценивали численность или биомассу организмов разных размеров. В первой из них (Mohr, 1940) речь шла о популяциях

млекопитающих, во второй (Williams, 1941) — о почвенных беспозвоночных, обитающих в лесной подстилке в тропическом лесу на о-ве Барро-Колорадо (Панама). Ни в одной из этих работ не было сформулировано правило, подобное принципу М.С. Гилярова. В первой работе находили биомассу отдельных видов (популяций), а не биомассу размерных групп. Во второй работе находили численность размерных групп безотносительно к таксономической принадлежности входящих в них видов. Более того, как показал В.Б. Цейтлин (1986, с. 17–18), данные из этой работы хорошо согласуются с правилом эквивалентности биомассы. Однако сам Вильямс (Williams, 1941) не обнаружил эту закономерность на своем материале.

Шелдон (Sheldon et al., 1972) и В.Б. Цейтлин (1986), с одной стороны, и М.С. Гиляров (1944), с другой, использовали разные методические подходы. (Мы опираемся на работу В.Б. Цейтлина (1986), потому что она была одной из первых, в которой методическая сторона оценки биомассы в равных логарифмических интервалах размеров тела изложена наиболее ясно и полно.) Подход Шелдона и В.Б. Цейтлина состоял в том, чтобы разбить полный размерный диапазон организмов, присутствующих в планктонной пробе, на равные логарифмические интервалы, а потом найти распределение числа особей, независимо от их видовой принадлежности, по этим интервалам; подход М.С. Гилярова — в том, чтобы выделить основные размерные группы почвенных организмов, в диапазоне размеров тела от бактерий до многоножек и дождевых червей, и оценить их численность (плотность населения). М.С. Гиляров (1944, с. 284) называл эти группы естественными, очевидно, потому, что наиболее массовые таксономические группы почвенных организмов можно распределить по нескольким непересекающимся и не обязательно соприкасающимся размерным интервалам, причем организмы включаются в состав данной размерной группы “независимо от [их] систематического положения и характера питания” (Гиляров, 1944, с. 283); например, в первую размерную группу были включены дождевые черви, многоножки и насекомые, а во вторую — клещи и ногохвостки. Тот факт, что к одной размерной группе относятся организмы разного систематического положения, сближает подходы Шелдона и В.Б. Цейтлина, с одной стороны, и М.С. Гилярова, с другой. Однако они остаются различными, поскольку в первом случае речь идет о размерных группах, занимающих равные интервалы на логарифмической шкале размеров, а во втором — просто о неких “естественных” размерных группах. Тем не менее результаты оказались сходными:

биомассы организмов в равных размерных интервалах (Шелдон) или биомассы разных размерных групп (М.С. Гиляров) получились примерно равными.

В настоящей работе мы ставим перед собой задачу выяснить, соответствует ли обнаруженное М.С. Гиляровым (1944) равенство биомасс выделенных им размерных групп гораздо более поздним данным Шелдона (Sheldon et al., 1972), В.Б. Цейтлина (1981, 1986) и других авторов о равенстве биомасс в равных логарифмических интервалах размеров тела. Другими словами, мы хотим ответить на вопрос, занимают ли размерные группы М.С. Гилярова равные интервалы на логарифмической шкале размеров. Поскольку ответ на этот вопрос оказался положительным, наша вторая задача состоит в том, чтобы утвердить научный приоритет М.С. Гилярова в отношении этой закономерности — равенства биомасс в равных логарифмических интервалах размеров тела. Поскольку это равенство, по-видимому, имеет фундаментальный характер, его можно было бы назвать “принципом М.С. Гилярова” или, по-другому, правилом эквивалентности биомассы. Наша третья задача — поместить правило эквивалентности биомассы в более общий макроэкологический контекст. В этом контексте это правило, наряду с правилом энергетической эквивалентности (Damuth, 1981, 1987), выступает как закон сохранения в экологии, до некоторой степени аналогичный известным законам сохранения в физике (массы, энергии и другим).

СТАТИСТИЧЕСКОЕ ПОДТВЕРЖДЕНИЕ ПРИНЦИПА М.С. ГИЛЯРОВА

Центральное место в работе М.С. Гилярова (1944) занимает график, представленный на нашем рис. 1. На график нанесены 14 точек, распадающихся на семь пар; каждая пара точек репрезентирует определенную размерную группу организмов. По осям графика в логарифмическом масштабе отложены характерные линейные размеры особей и численность (плотность населения) соответствующих размерных групп. К сожалению, обозначения осей на графике и в тексте М.С. Гилярова не соответствуют друг другу: на графике на оси абсцисс указана численность, а на оси ординат — размер тела, а в тексте сказано, что на оси абсцисс отложен размер тела, а на оси ординат, соответственно, численность. К счастью, около каждой пары точек на графике указано название входящих в данную размерную группу таксономических групп организмов; поскольку бактерии — мелкие и многочисленные, а дождевые черви — крупные

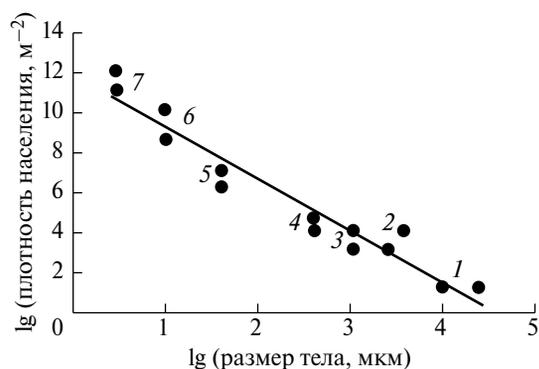


Рис. 1. Зависимость численности размерных групп почвенных организмов (под м² в слое глубиной около 25 см) от размеров тела (мкм) по данным М.С. Гилярова (1944). Уравнение регрессии приведено в тексте (уравнение (1)). Массив точек (их 14) распадается на семь пар; каждая пара точек соответствует определенной размерной группе. Номера размерных групп и относящиеся к ним организмы (по: Гиляров, 1944): 1 — дождевые черви, многоножки, насекомые; 2 — клещи и ногохвостки; 3 — энхитреиды; 4 — нематоды; 5 — инфузории; 6 — жгутиковые; 7 — бактерии. Точки отнесены к одной размерной группе на основании более поздней работы Гилярова (Ghilarov, 1967, рис. 2), в которой воспроизведен рисунок из исходной работы (Гиляров, 1944) с тем изменением, что точки, относящиеся к одной группе, соединены отрезками прямых.

и относительно немногочисленные, из расположения точек становится понятным, что на графике оси обозначены правильно, а в тексте — нет. Наш рисунок 1 построен в соответствии с обозначениями осей на графике (а не в тексте) М.С. Гилярова (1944), однако расположение осей изменено на противоположное: по оси абсцисс отложен размер тела, а по оси ординат — численность. Такое расположение осей является в настоящее время общепринятым, поскольку численность считается функцией размера, а не наоборот (сравни Cohen et al., 2003).

График М.С. Гилярова дает представление о зависимости численности от размеров тела. Из него видно, что эта зависимость является убывающей: крупные организмы относительно немногочисленны по сравнению с мелкими. Впрочем, вряд ли это наблюдение представляет собой новое знание, поскольку понятно (и было понятно в 1944 г.), что бактерий, в расчете на единицу площади или объема, должно быть гораздо больше, чем дождевых червей. Гораздо больший интерес представляет правильное расположение точек, которые на

графике образуют почти идеальную прямую линию. И еще более важен, как мы увидим ниже, наклон этой линии. Современный читатель, естественно, ожидает, что по эмпирическим точкам будет построена линейная регрессия. Однако линии регрессии на графике М.С. Гилярова нет. Ее нет и в тексте. Это не должно нас удивлять, поскольку в 1944 г. канон статистической обработки данных в экологии еще не сложился (построение линейной регрессии по эмпирическим точкам, несомненно, входит в этот канон). Добавим к этому ограниченность материала, которым располагал Меркурий Сергеевич, и неопределенность самих исходных данных, особенно оценок численности. В этих условиях остается лишь отдать должное интуиции и научной смелости М.С. Гилярова, не только “увидевшему” в этих данных равенство биомасс разных размерных групп, но и предположившему, что эта закономерность носит универсальный характер (“в основном справедлива для всех биоценозов”).

Мы сняли координаты точек с графика М.С. Гилярова (график был оцифрован программой ImagePro; я благодарю Илью Копнина, выполнившего оцифровку) и с помощью функции lm в программной среде R (R Core Team, 2015) построили линейную регрессию логарифма численности на логарифм линейных размеров. Эта зависимость имеет вид (логарифмы везде десятичные, рис. 1)

$$\lg N = -2.60 \cdot \lg L + 11.9 \quad (r^2 = 0.935, P < 0.001), \quad (1)$$

где L – размер тела в мкм, N – плотность населения (под м^2 в слое почвы глубиной примерно 25 см), или после потенцирования и перехода от мкм к мм

$$N = 12600 \cdot L^{-2.60}. \quad (2)$$

Согласно В.Б. Цейтлину (1986, с. 18), для почвенных беспозвоночных зависимость массы тела от линейных размеров описывается уравнением

$$W = 0.0028 \cdot L^{2.69}, \quad (3)$$

где L – размер тела в мм, W – масса тела в мг. Выражая L через W из уравнения (3) и подставляя полученное выражение в уравнение (2), получаем

$$N = 42.9 \cdot W^{-0.97}. \quad (4)$$

С учетом того, что ошибка коэффициента -2.60 при $\lg L$ в регрессии (1) (она же ошибка показателя степени в уравнении (2)) равна 0.20 и ошибка показателя степени 2.69 в уравнении (3) равна 0.04 (Цейтлин, 1986), ошибка показателя степени в итоговом уравнении (4) составляет 0.09 (использовано правило, согласно которому относительная ошибка частного, здесь $0.97 = 2.60/2.69$, равна сумме относительных ошибок делимого и делителя). Полученный показатель степени в уравнении

зависимости численности (плотности населения) от массы тела, -0.97 ± 0.09 , практически совпадает с -1 (с учетом ошибки достоверно не отличается от -1). Таким образом, данные М.С. Гилярова (1944) действительно показывают, что численность обратно пропорциональна массе тела, и, следовательно, биомасса выделенных им размерных групп практически постоянна (не зависит от размеров тела). Тем самым проведенный статистический анализ полностью подтверждает положение М.С. Гилярова (1944) о равенстве биомасс основных размерных групп почвенных организмов.

АЛГОРИТМ ШЕЛДОНА–ЦЕЙТЛИНА ДЛЯ ПРОВЕРКИ РАВЕНСТВА БИОМАСС В РАВНЫХ ЛОГАРИФМИЧЕСКИХ ИНТЕРВАЛАХ РАЗМЕРОВ ТЕЛА

Шелдон и его коллеги (Sheldon et al., 1972), очевидно, ничего не зная о работе М.С. Гилярова (1944), использовали совсем другой подход: они оценивали биомассу организмов в равных логарифмических интервалах размеров тела. Эти авторы воспользовались новыми техническими возможностями, открывшимися во второй половине 1960-х годов и связанными с появлением электронного счетчика частиц Coulter Counter. (Хотя у него были и существенные недостатки, прежде всего невозможность отличить частицы мертвого детрита от живых клеток; Шелдон полагал, что соотношение обилия живой и мертвой фракций одинаково для всех размеров.) С помощью этого счетчика Шелдон и его коллеги измерили биомассу мелких, от 1 до 100 мкм, организмов в пробах океанического планктона (микропланктон) и дополнительно оценили, хотя весьма приблизительно, биомассу крупных морских организмов, в общем диапазоне размеров тела, по их выражению, от бактерий до китов. Оказалось, что независимо от размера тела биомасса (т.е. суммарная масса всех организмов, попадающих в данный размерный интервал) в равных логарифмических интервалах размеров примерно одинакова. Точнее, итоговый рисунок из цитируемой работы (Sheldon et al., 1972, рис. 12) показывает примерно 4-кратный разброс биомасс при разбросе размеров тела на 6 порядков, хотя локально, в отдельных пробах, обработанных с помощью счетчика частиц, разброс биомасс был гораздо больше. Учитывая последнее обстоятельство, приходится лишь удивляться, что Шелдон с соавторами не провели статистическую оценку своих результатов. Несмотря на этот недостаток (хотя, кто знает, может быть, благодаря ему, – их работа не была перегружена техническими деталями), работа Шелдона с коллегами

положила начало новому направлению — анализу размерных спектров (недавние обзоры: Sprules, Barth, 2016; Guinet et al., 2016; Blanchard et al., 2017).

В.Б. Цейтлин (1986) предложил строгий алгоритм для оценки того, действительно ли данные свидетельствуют о равенстве биомасс в равных логарифмических интервалах размеров тела. Этот алгоритм можно изложить в виде трех пунктов: 1) разбить диапазон линейных размеров тела всех имеющихся в пробе организмов на равные логарифмические интервалы; 2) подсчитать численность организмов, попадающих в каждый размерный интервал, независимо от их видовой принадлежности; 3) построить зависимость такой “интервальной численности” N_{int} от среднего линейного размера организмов L_m , аппроксимируя ее степенной функцией. Для этого строится регрессия логарифма интервальной численности, $\lg N_{int}$, на логарифм среднего размера в данном размерном интервале, $\lg L_m$, где $\lg L_m = (\lg L_a + \lg L_b)/2$, и L_a и L_b — начальный и конечный размеры этого интервала. Таким образом, L_m представляет собой не среднее арифметическое, а среднее геометрическое (квадратный корень) из L_a и L_b .

Если показатель степени в зависимости N_{int} от L_m окажется равным по абсолютной величине и противоположным по знаку показателю степени в зависимости массы тела от линейных размеров, то биомассы организмов, относящихся к равным интервалам, равны, или, по-другому, интервальная биомасса B_{int} не зависит от размеров тела. Например, если численность N_{int} пропорциональна L^{-3} , а масса тела W пропорциональна L^3 , то $B_{int} = N_{int} \cdot W \sim L^{-3} \cdot L^3 = L^0$ — не зависит от размеров тела (знак \sim обозначает пропорциональность). Еще одна эквивалентная формулировка этого утверждения: показатель степени в зависимости интервальной численности от массы тела равен -1 (ср. с уравнением (4), в котором, однако, стоит не интервальная численность, а численность размерной группы). Мы называем этот алгоритм алгоритмом Шелдона–Цейтлина. Заметим, что пункт 1 присутствует в описанном выше подходе Шелдона с соавторами, а пункты 2 и 3 являются новыми (в них не было необходимости, потому что Coulter Counter дает концентрацию частиц в объемных единицах, т.е. при плотности частиц, равной плотности воды, сразу в единицах массы на единицу объема; Sheldon et al., 1972). Дальнейшее развитие статистических методов аппроксимации размерных спектров степенной функцией можно найти в работе Эдвардса с соавторами (Edwards et al., 2017).

Рисунок 2, заимствованный из работы В.Б. Цейтлина (1986, рис. 1), иллюстрирует описанный алгоритм. Рассматривается зоопланктон (мезопланктон)

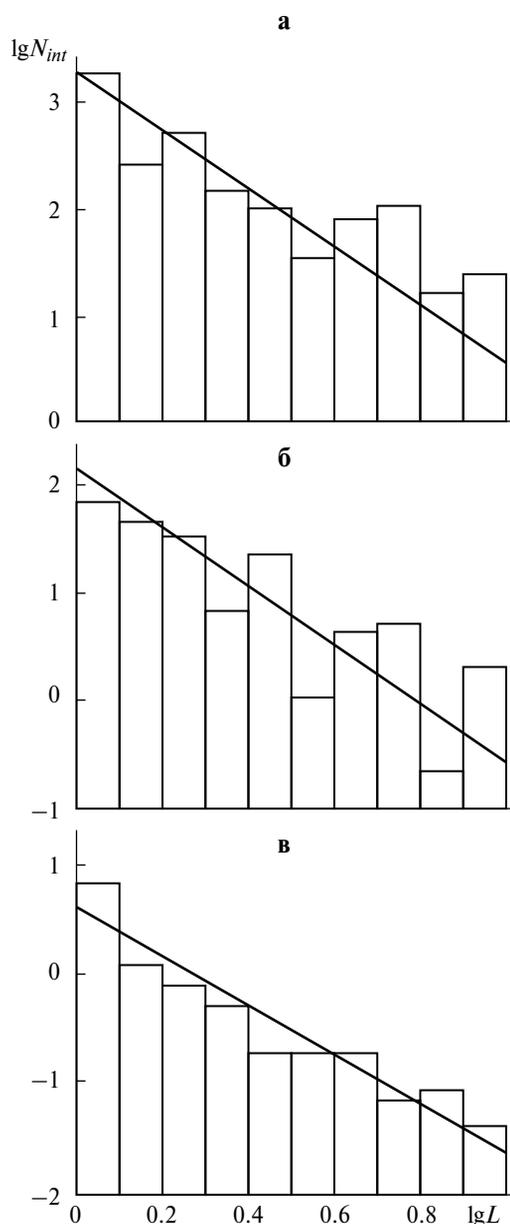


Рис. 2. Пример использования алгоритма Шелдона–Цейтлина для мезопланктонных животных в тропической части Тихого океана: распределение среднесуточной численности по равным логарифмическим интервалам размеров тела и линии регрессии логарифма интервальной численности, $\lg N_{int}$, на логарифм среднего размера в данном размерном интервале, $\lg L_m$. Панели а, б и в относятся к вертикальным слоям 0–100 м, 100–200 м и 200–500 м, соответственно. Численность N_{int} в экз · м⁻³, размер тела L в мм. Логарифмы десятичные. Источник: Цейтлин, 1986, с. 12, рис. 1.

в диапазоне размеров тела от 1 до 10 мм из тропических районов Тихого океана в трех слоях по глубине. Построены зависимости интервальной численности N_{int} от среднего размера особей L_m . График построен в двойных логарифмических координатах, поэтому показатель степени в зависимости численности от размера равен наклону (угловому коэффициенту) линии регрессии на графике. Для слоя 0–100 м этот наклон равен $k = -2.7 \pm 0.4$, для слоя 100–200 м $k = -2.7 \pm 0.5$, для слоя 200–500 м $k = -2.4 \pm 0.5$ (Цейтлин, 1986). Для всех имеющихся данных по мезопланктону (не только представленных на этом рисунке) среднее значение $k = -2.7 \pm 0.5$ (Цейтлин, 1986). Построенная В.Б. Цейтлиным (1986, с. 13) для морских организмов зависимость массы тела от линейных размеров имеет показатель степени 2.75 ± 0.04 . Тогда показатель степени в зависимости численности от массы тела равен -1.0 ± 0.2 (численно он равен $-0.98 = -2.7/2.75$, однако с учетом того, что ошибка заключена уже в первом десятичном знаке, округляется до -1.0). Как видим, показатель степени значительно не отличается от -1 , что означает, что биомассы в равных логарифмических интервалах равны (не зависят от размеров тела).

В.Б. Цейтлин (1986) последовательно применял описанный алгоритм ко всем имевшимся у него материалам, в том числе и к данным М.С. Гилярова (1944). Организмы, представленные на графике М.С. Гилярова, распределялись (приблизительно, конечно) по равным логарифмическим интервалам размеров тела, и их численность ставилась в соответствие серединам соответствующих интервалов. Получилось, что показатель степени в зависимости интервальной численности от линейного размера тела равен -2.5 ± 0.4 , что дает показатель степени в зависимости численности от массы -0.9 ± 0.2 (с учетом показателя степени в зависимости массы от размера в уравнении (3)). Последняя величина значительно не отличается от -1 . Таким образом, применение к данным М.С. Гилярова алгоритма Шелдона–Цейтлина позволяет заключить, что эти данные согласуются с равенством биомасс в равных логарифмических интервалах. Обратим, однако, внимание, что еще лучше они согласуются с равенством биомасс размерных групп, выделенных самим М.С. Гиляровым. Это видно из того, что величина показателя степени, -0.97 ± 0.09 , в уравнении зависимости численности от массы, полученная выше непосредственно по данным М.С. Гилярова (уравнение (4)), ближе к -1 , чем величина, полученная В.Б. Цейтлиным, а ее ошибка в 2 раза меньше. Может быть, дело в том, что В.Б. Цейтлин снимал данные с графика

М.С. Гилярова вручную, без применения современных компьютерных программ оцифровки, использованных в настоящей работе? (Таких программ в середине 1980-х годов еще не было.) Вряд ли. Ручная обработка требует больших затрат времени, но вряд ли сказывается на качестве результата. Скорее, дело в другом. Сами данные М.С. Гилярова как бы сопротивляются применению к ним алгоритма Шелдона–Цейтлина. Размерные группы М.С. Гилярова не соприкасаются на оси размеров, тогда как алгоритм Шелдона–Цейтлина подразумевает соприкасающиеся размерные интервалы (как показано на рис. 2). “Насильственное” распределение организмов из несоприкасающихся размерных групп по соприкасающимся размерным интервалам позволяет лишь *приблизительно* оценить численность в этих интервалах, тогда как равенство биомасс размерных групп, выделенных М.С. Гиляровым, выполняется с высокой точностью (показатель степени в уравнении (4) очень близок к -1). Возможно, конечно, что равенство биомасс, обнаруженное М.С. Гиляровым, — это некое уникальное свойство, характерное именно и только для выделенных им размерных групп. Но ведь сам Меркурий Сергеевич так не считал. Он полагал (и был прав), что имеет дело с некоторой общей закономерностью. Вопрос состоит в следующем: та же ли это закономерность, которая лежит в основе правила эквивалентности биомассы в понимании Шелдона и В.Б. Цейтлина? Или, по-другому: охватывают ли размерные группы М.С. Гилярова равные интервалы на логарифмической шкале размеров? В поисках ответа на этот вопрос мы обратились к еще одной замечательной работе: “Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов” Леонида Леонидовича Численко (1981).

РАЗМЕРНЫЕ ГРУППЫ, ВЫДЕЛЕННЫЕ М.С. ГИЛЯРОВЫМ, ЗАНИМАЮТ РАВНЫЕ ИНТЕРВАЛЫ НА ЛОГАРИФМИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ РАЗМЕРОВ

Основной задачей работы Л.Л. Численко (1981) было установить наличие регулярной размерной структуры в пределах крупных таксонов живых организмов (млекопитающих, рыб, насекомых, простейших, цветковых растений и т.п., включая даже бактерий и вирусы). Под размерной структурой понимаются расстояния на логарифмической шкале линейных размеров между средними (модальными) размерами таксонов более низкого ранга в пределах таксонов более высокого ранга (например, между отрядами в пределах класса). В некоторых, немногих случаях эти расстояния оказались

Ширина диапазона размеров тела таксономических групп, на базе которых построена зависимость численности от размеров тела размерных групп почвенных организмов (см. рис. 1)

Номер	Группа	σ	n	Географическое распространение или биотоп, к которому относится выборка видов	Источник данных (Численко, 1981)
1a.1	Многоножки – Двупарноногие (Diplopoda)	0.28	113	Центральная Европа	рис. 54 (размеры), с. 147 (n)
1a.2	Многоножки – Губоногие (Chilopoda)	0.34	54	Центральная Европа	рис. 54 (размеры), с. 147 (n)
16.1	Насекомые – Жуки (Coleoptera)	0.31	4875	Европейская часть СССР	табл. 38
16.2	Насекомые – Двукрылые (Diptera)	0.31	7326	Европейская часть СССР	табл. 38
2a	Клещи (Acari)	0.41	1086	Центральная Европа	рис. 54 (размеры), с. 147 (n)
2б	Ногохвостки (Collembola)	0.27	209	Европейская часть СССР	табл. 38
3	Энхитреиды (Enchytraeidae)	0.30	267	Всесветный охват	рис. 57 (размеры), с. 150 (n)
4	Нематоды (Nematoda)	0.30	281	Всесветный охват	рис. 57 (размеры), с. 151 (n)
5	Инфузории (Ciliata)	0.29	689	Пелагиаль Мирового океана	табл. 48
6	Жгутиковые (Flagellata)	0.46	322	Пелагиаль Мирового океана	табл. 48
7	Бактерии (Bacteria)	0.46	867	Всесветный охват	табл. 42
7a	Актиномицеты (Actinomycetes)	0.40	237	Всесветный охват	табл. 42

Примечание. Мерой ширины диапазона размеров тела является величина среднеквадратического отклонения σ размерного распределения видов в составе таксономической группы. n , число видов. Размеры прологарифмированы (логарифм десятичный). Номера соответствуют таковым на рис. 1. Если на рис. 1 под одним номером в составе данной размерной группы указаны несколько таксономических групп или же если, как в случае насекомых и многоножек, в нашей таблице приведены диапазоны размеров для более низких таксономических подразделений (отрядов в составе классов), номера соответствующим образом модифицированы. Представлены данные по всем таксономическим группам, указанным на рис. 1, кроме дождевых червей, однако не всегда эти данные относятся к почвенным организмам. Исходные данные по размерам тела взяты из работы Л.Л. Численко (1981).

нулевыми, т.е. размерные распределения сравниваемых групп примерно совпадают. Однако в большинстве случаев моды расходятся, и характерное расстояние между модами соседних размерных распределений, согласно Л.Л. Численко (1981), составляет 0.5 единиц логарифмической шкалы или кратно этой величине (логарифмы десятичные). Мы не будем здесь подробно останавливаться на этом главном, с точки зрения Л.Л. Численко, результате его работы. Скажем только, что, по-видимому, им были нащупаны некоторые общие закономерности размерной структуры, о которых до его работы даже не подозревали (и в этом отношении его работу можно сравнить с работой М.С. Гилярова (1944)). Для нас работа Л.Л. Численко (1981) является прежде всего уникальным источником единообразно собранных данных по размерам тела самых разных организмов и, кроме того, примером того, как весьма общие результаты можно попытаться объяснить на описательном

уровне в ситуации, когда в распоряжении исследователя нет адекватных математических моделей.

Размерные группы М.С. Гилярова включают одну (группы 3–7) или несколько (группы 1 и 2, см. подпись к рис. 1) таксономических групп разного систематического уровня, в диапазоне от семейства (например, энхитреиды) до домена (бактерии). За исключением дождевых червей, для всех таксономических групп, указанных на графике М.С. Гилярова (рис. 1), в работе Л.Л. Численко (1981) можно найти данные по размерам тела (таблица). Наша задача состоит в том, чтобы определить протяженность размерных групп, выделенных М.С. Гиляровым (1944), опираясь на данные по размерной протяженности таксономических групп из работы Л.Л. Численко (1981).

Конечно, совпадение названий таксономических групп в работах М.С. Гилярова (1944) и Л.Л. Численко (1981) — отнюдь не гарантия соответствия между

ними. Среди многих потенциальных источников несоответствия укажем на один, возможно, самый важный или, по крайней мере, лежащий на поверхности: за исключением трех групп, именно, многоножек, ногохвосток и энхитреид, которые обитают преимущественно в почве, данные Л.Л. Численко не относятся исключительно или преимущественно к почвенным организмам. Это несоответствие может, конечно, привести к тому, что мы не поймем сигнал, присутствующий в данных. С другой стороны, большие выборки (таблица) почти исключают ложное появление сигнала. Поэтому если сигнал все же проявится, т.е. если обнаружится некоторая устойчивая протяженность выделенных М.С. Гиляровым размерных групп, она наверняка существует в реальности.

Данные Л.Л. Численко (1981) представляют собой распределения линейных размеров видов в составе таксона; в таблицах или на графиках приводятся логарифм линейных размеров и соответствующее ему число или доля видов с данным размером тела от общего числа видов в составе таксона. В качестве меры протяженности размерного распределения мы использовали среднеквадратическое отклонение (корень квадратный из дисперсии) σ . Общая протяженность распределения должна быть примерно пропорциональна σ ; ее можно считать равной 4σ или 6σ в случае нормального распределения и равной 6σ в случае произвольного одномодального распределения (Высочанский, Петунин, 1979; в наиболее общем случае пропорциональность сохраняется в силу неравенства Чебышёва). Поскольку и отдельные измерения (характерный размер тела особей данного вида), и среднее значение выражены в логарифмических единицах, величина σ представляет собой относительную протяженность данной группы на шкале размеров, т.е. имеет тот же смысл, что и ширина отдельного размерного класса на оси абсцисс на рис. 2.

Если в состав данной размерной группы входит только одна таксономическая группа, то их размерные протяженности, очевидно, совпадают (это случай размерных групп 3–7). Если же в состав размерной группы входят несколько таксономических групп (случай размерных групп 1 и 2), то, поскольку модальные размеры последних примерно равны, общую протяженность размерной группы находили как средневзвешенную из значений σ для отдельных таксономических групп, где “вес” — доля видов в соответствующей таксономической группе от общего числа видов в размерной группе. Аналогичным образом рассчитывали среднее значение σ для таксона более высокого

ранга (входящего в состав данной размерной группы) в том случае, когда по данным Л.Л. Численко можно найти σ для составляющих его таксонов более низкого ранга.

Начнем с более простых случаев. Хочу подчеркнуть, что я не являюсь почвенным зоологом, поэтому мои суждения неизбежно носят довольно поверхностный характер. Многоножки встречаются почти исключительно в почве (Гиляров, 1949, с. 201; Гиляров, Криволицкий, 1985, с. 75), поэтому можно думать, что в этом случае имеет место наиболее полное соответствие данных М.С. Гилярова и Л.Л. Численко. Значения σ для двух наиболее массовых (по числу видов) классов в составе многоножек, двупарноногих (Diplopoda) и губоногих (Chilopoda), весьма близки (таблица); для многоножек в целом средневзвешенное $\sigma = 0.30$, где мерой “веса” служит число видов в составе двупарноногих и губоногих, 7850 и 3100 соответственно (Zhang, 2013, с. 19; Догель, 1981, с. 339). Практически такая же величина, $\sigma = 0.31$, получится, если мы просто возьмем среднее арифметическое из значений σ для двупарноногих и губоногих (поскольку значения σ для этих групп близки).

Ногохвостки (коллемболы) и энхитреиды также в большой степени приурочены к почве. Хотя среди первых имеются виды, живущие на поверхности растений, а среди вторых — в воде, почвенные формы в обеих группах преобладают (ногохвостки: Гиляров, 1949, с. 201; Бей-Биенко, 1980, с. 160; энхитреиды: Жизнь животных, 1968, с. 499). Для ногохвосток величина σ составляет 0.27, для энхитреид — 0.30 (таблица), т.е. она близка или даже совпадает с таковой для многоножек.

Многоножки входят в состав первой размерной группы М.С. Гилярова, которая включает также насекомых и дождевых червей (для последних у нас нет данных). Насекомые, как известно, чрезвычайно разнообразны и богаты видами и включают представителей многих отрядов. Какие из них должны быть включены в наше рассмотрение? М.С. Гиляров (1949, с. 21) указывает как на наиболее характерных представителей почвенной фауны из числа крылатых насекомых следующие отряды: Isoptera, Coleoptera, Diptera и сем. Formicidae. В материале Л.Л. Численко Isoptera (термиты) представлены лишь двумя видами, данные отдельно по муравьям отсутствуют (есть только данные для всех перепончатокрылых, для которых $\sigma = 0.18$; заметим, что по числу видов муравьи составляют лишь малую часть всех перепончатокрылых), так что остаются жуки и двукрылые. Однако большая часть жуков, связанных с почвой, входит в состав почвенной фауны на стадии

личинки. То же относится к двукрылым (Гиляров, 1949, с. 202–205). Между тем Л.Л. Численко приводит размеры только для взрослых. Это вносит неустрашимую условность в наши оценки протяженности размерных распределений для этих организмов. Имея в виду эту условность (которая, как всякое отклонение от единого подхода, должна скорее разрушить, чем искусственно создать некоторую общую закономерность), посмотрим, каковы значения σ для этих групп. Для жуков и двукрылых они равны и составляют 0.31 (таблица) — и эта же величина получена нами для многоножек. Даже если не принимать эти данные во внимание, а учитывать только данные по многоножкам, получаем, что размерная протяженность первой размерной группы М.С. Гилярова (в состав которой входят многоножки) равна размерной протяженности третьей размерной группы (представленной энхитреидами); для обеих групп $\sigma = 0.30$.

Среди нематод, составляющих четвертую размерную группу М.С. Гилярова, наряду с почвенными имеются свободноживущие водные, в основном морские, и паразитические формы. В целом почвенные виды составляют лишь малую часть общего видового богатства нематод (Гиляров, 1949, с. 196; Гиляров, Кривоуцкий, 1985, с. 79), однако выборка Л.Л. Численко, по-видимому, смещена как раз в сторону почвенных видов, поскольку в ней представлены только почвенные и пресноводные формы (Численко, 1981, с. 151). Величина σ для нематод, $\sigma = 0.30$, получилась такой же, как для многоножек, энхитреид, коллембол, жуков и двукрылых (таблица). Таким образом, размерные протяженности третьей и четвертой размерных групп М.С. Гилярова равны.

Среди клещей, входящих в состав второй размерной группы М.С. Гилярова, имеются как почвенные (прежде всего, орибатиды), так и свободноживущие наземные и паразитические формы. Выборка Л.Л. Численко включает 1086 видов клещей, из них 224 вида орибатид (Численко, 1981, с. 147); другую большую группу, 399 видов, составляют галловые клещи — паразиты растений (для отдельных групп клещей, в частности орибатид, размерная структура, к сожалению, не приводится). М.С. Гиляров и Д.А. Кривоуцкий (1985, с. 87) указывают, что общее число видов почвенных клещей примерно в 2 раза больше числа видов орибатид. Если принять, что это соотношение выполняется для выборки Л.Л. Численко, то доля почвенных клещей в ней составляет 41%, т.е. меньше половины. Величина σ для клещей, $\sigma = 0.41$, получилась больше таковой для всех рассмотренных

выше таксономических групп (таблица). По-видимому, это объясняется тем, что размерное разнообразие клещей в выборке Л.Л. Численко превосходит размерное разнообразие почвенных клещей.

Клещи вместе с ногохвостками составляют вторую размерную группу М.С. Гилярова. Поскольку в мировой фауне насчитывается около 50000 видов клещей (Гиляров, Кривоуцкий, 1985, с. 87) и 8150 видов коллембол (Zhang, 2013, с. 19), для второй группы $\sigma = 0.39$. Это на 30% выше, чем значение $\sigma = 0.30$ для первой, третьей (энхитреиды) и четвертой (нематоды) размерных групп.

Ситуация с простейшими и бактериями наиболее сложная. Простейших, приуроченных только к почве, по-видимому, нет или почти нет (Гиляров, 1944, с. 284; обзор Гельцер, Корганова, 1980); “специфических почвенных форм простейших, таких, которые бы не встречались в пресных водах, в почве не встречается (кроме *Amoeba terricola*)” (Гиляров, 1949, с. 194). При этом разнообразие простейших в почве относительно невелико. М.С. Гиляров и Д.А. Кривоуцкий (1985, с. 76) отмечают, что в почвах Европы обнаружены только 34 вида жгутиковых и 32 вида инфузорий. Следует, однако, иметь в виду, что современная таксономия простейших, особенно на уровне крупных таксонов, гораздо сложнее, чем была несколько десятилетий назад (Adl et al., 2005); тем не менее представление об относительной видовой бедности почвенных простейших вряд ли изменилось. Данные Л.Л. Численко (1981, с. 131) относятся к морским растительным жгутиконосцам и, строго говоря, не имеют отношения к почвенным формам. Тем не менее мы полагаем, что в силу большого числа включенных в рассмотрение видов (таблица), эти данные в какой-то мере отражают размерную структуру жгутиковых в целом и при этом, по той же причине, их размерное разнообразие должно быть выше размерного разнообразия трех десятков почвенных видов. Действительно, для жгутиковых мы получили $\sigma = 0.46$, что в 1.5 раза выше значений σ для других почвенных организмов. Жгутиконосцы образуют шестую размерную группу М.С. Гилярова.

Казалось бы, для инфузорий должна наблюдаться сходная картина: в работе Л.Л. Численко рассматриваются исключительно морские формы, и выборка включает большое число видов (таблица). Однако для инфузорий $\sigma = 0.29$, что совпадает со значениями σ для почвенных организмов (таблица). Возможно, размерное разнообразие инфузорий в выборке Л.Л. Численко невелико в силу того, что они представлены только одной таксономической группой — морскими тинтинноидеями

(Численко, 1981, с. 131). Но тогда получается, что размерная протяженность морских тинтинноидей совпадает с размерной протяженностью основных групп почвенных организмов. Можно лишь предположить, что протяженность размерного распределения является устойчивой константой не только для важнейших таксонов почвенных организмов, но и для многих других таксономических групп, играющих большую роль в “экономии природы”. Это предположение требует специальной проверки. Инфузории составляют пятую размерную группу М.С. Гилярова.

Данные Л.Л. Численко (1981, с. 105) по размерам бактерий относятся к 4 группам (“классам”): актиномицеты (237), эубактерии (528), миксобактерии (64) и спирохеты (38) (в скобках указано число видов; мы осознаем условность этого понятия применительно к бактериям, особенно когда дело касается старых данных). Эти данные приводятся по “Определителю бактерий и актиномицетов” Н.А. Красильникова 1949 г. издания. Понятно, что с тех пор классификация бактерий сильно изменилась; например, термин “эубактерии” приобрел совсем другой смысл (современные эубактерии противопоставляются археям), а три другие группы, обозначенные Л.Л. Численко как классы, имеют очень разный таксономический статус в составе домена *Bacteria* (Нетрусов, Котова, 2006). В этом случае мы сочли возможным рассчитать среднеквадратическое отклонение для объединенной группы ($n = 867$), а не вычислять среднее значение σ как средневзвешенное из значений σ для групп более низкого ранга (поскольку сам этот ранг слишком различен). Затем мы рассчитали σ только для актиномицетов, поскольку материал это позволяет (Л.Л. Численко приводит размерные распределения для отдельных групп бактерий) и поскольку актиномицеты обитают преимущественно в почве (Зенова, 1992).

Для бактерий $\sigma = 0.46$, что совпадает с величиной σ для жгутиконосцев (таблица). Возможно, в отношении бактерий имеет место та же ситуация, что в отношении жгутиковых, т.е. эта оценка σ является завышенной для почвенных форм в силу того, что размерное разнообразие бактерий в почве меньше их разнообразия в целом. Действительно, для актиномицетов, которые как группа приурочены в основном к почве, $\sigma = 0.40$, т.е. ниже, чем для бактерий в целом (таблица). Бактерии составляют седьмую размерную группу М.С. Гилярова, и, если считать что почвенные бактерии представлены в основном актиномицетами, получаем, что протяженность седьмой размерной группы

равна протяженности второй размерной группы и на треть превосходит протяженность первой, третьей и четвертой размерных групп.

Таким образом, для большинства организмов, которые обитают только или преимущественно в почве (многоножки, ногохвостки, энхитреиды) или в отношении которых есть основания полагать, что в выборке Л.Л. Численко (1981) они представлены в основном почвенными формами (нематоды), протяженность размерного распределения получилась практически одинаковой ($\sigma \approx 0.30$). Размерная протяженность обитающих преимущественно в почве актиномицетов ($\sigma = 0.40$) получилась на треть выше размерной протяженности других групп почвенных организмов. Размерная протяженность клещей, жгутиковых простейших и бактерий в целом получилась еще выше (σ от 0.41 до 0.46), однако это легко объяснить большим разнообразием этих форм в выборке Л.Л. Численко (1981) по сравнению с их размерным разнообразием в почве. Особняком, казалось бы, должны стоять данные по размерному распределению имаго жуков и двукрылых, а также морских инфузорий-тинтинноидей, не являющихся обитателями почвы. Однако и для них σ равняется примерно 0.30.

Получается, что размерная протяженность основных таксономических групп почвенных организмов является примерно одинаковой ($\sigma = 0.30$ или немногим больше). Более того, размерная протяженность отрядов жуков и двукрылых, в основном связанных с почвой на личиночной стадии, и морских инфузорий, вообще не связанных с почвой, составляет ту же самую величину.

Протяженность семи размерных групп почвенных организмов, выделенных М.С. Гиляровым (1944), также оказывается примерно одинаковой: при самой осторожной оценке разброс σ не превосходит двукратного, а фактически вряд ли превышает полуторный (таблица), тогда как разброс линейных размеров составляет около 4 порядков (рис. 1). Это означает, что равные биомассы почвенных организмов приходится на равные логарифмические интервалы их размеров, т.е. утверждение М.С. Гилярова (1944) о равенстве биомасс естественных размерных групп почвенных организмов равносильно – и при этом исторически предшествует – правилу эквивалентности биомассы (Sheldon et al., 1972) для морских пелагических организмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основные положения настоящей работы

Основное содержание нашей работы сводится к трем главным положениям. Во-первых, по данным М.С. Гилярова (1944), численность основных размерных групп почвенных организмов, в диапазоне размеров тела от бактерий до многоножек и дождевых червей, находится в обратной, с показателем степени около -1 , зависимости от массы тела. Отсюда следует, что биомасса этих групп примерно постоянна (не зависит от массы). Последнее положение было ясно и недвусмысленно высказано самим М.С. Гиляровым (1944), хотя и не подкреплено статистическими расчетами. Статистическую обработку данных М.С. Гилярова провел В.Б. Цейтлин (1986) – и обосновал утверждение М.С. Гилярова. Мы обработали данные М.С. Гилярова другим способом – и вновь подтвердили, что численность обратно пропорциональна индивидуальной массе. Во-вторых, опираясь на данные Л.Л. Численко (1981) по размерной структуре разных таксономических групп, мы обнаружили, что размерные группы почвенных организмов, выделенные М.С. Гиляровым, имеют примерно одинаковую протяженность на логарифмической шкале размеров. Это означает, что равные биомассы почвенных организмов приходятся на равные отрезки логарифмической шкалы размеров. Отдавая должное научной смелости и интуиции М.С. Гилярова, мы, вслед за В.Б. Цейтлиным (1986), называем это утверждение принципом М.С. Гилярова. В-третьих, имеется полное соответствие между равенством биомасс в равных логарифмических интервалах размеров тела для почвенных организмов, или принципом М.С. Гилярова, и аналогичным равенством для населения океанической пелагиали, или правилом эквивалентности биомассы Шелдона (Sheldon et al., 1972). При этом приоритет М.С. Гилярова в этом вопросе бесспорен: “эквивалентность биомассы” была обнаружена Шелдоном с коллегами (Sheldon et al., 1972) почти через 30 лет после работы М.С. Гилярова (1944).

Принцип М.С. Гилярова нашел подтверждение не только в работах Шелдона с коллегами (Sheldon et al., 1972) и В.Б. Цейтлина (1981, 1986), но и во многих других работах (обзоры: Brown, Gillooly, 2003; Sprules, Barth, 2016; Guiet et al., 2016; Blanchard et al., 2017). Хотя большинство из них выполнены на морских и пресноводных пелагических организмах, сходные результаты получены и для населения почвы (Цейтлин, 1986). В недавнее время зависимость численности от массы тела почвенных организмов исследовалась в работах

Малдера с соавторами (Mulder et al., 2005, 2006). Так, в одной из этих работ (Mulder et al., 2006) построены 99 зависимостей численности от массы; каждая зависимость относится к одному почвенному участку; участки различаются по уровню антропогенного воздействия и продуктивности наземной растительности. В 23 случаях показатель степени при массе оказался статистически неотличимым от -1 , в остальных случаях он был другим (хотя всегда отрицательным). К сожалению, результаты этих авторов трудно интерпретировать, поскольку значения численности и массы относятся к родам, а не к видам (тогда эти результаты можно было бы связать с правилом энергетической эквивалентности, см. ниже) и не к размерным группам, занимающим равные отрезки на логарифмической шкале размеров (тогда эти результаты можно было бы интерпретировать в контексте правила эквивалентности биомассы). Кроме того, данные Малдера с коллегами относятся к локальным сообществам, тогда как оба указанных правила представляют собой макроэкологические зависимости (см. ниже). Можно предположить, что принцип М.С. Гилярова, или, что то же самое, правило эквивалентности биомассы, выполняется для достаточно однородных и протяженных биотопов; почва и пелагиаль океана, рассматриваемые на большом пространственном протяжении, являются примерами таких биотопов. Поскольку в равных логарифмических интервалах размеров тела биомасса организмов поддерживается примерно постоянной, принцип М.С. Гилярова представляет собой проявление законов сохранения в экологии.

Хотя принцип М.С. Гилярова, как и равносильное ему правило эквивалентности биомассы, относится к размерным группам организмов независимо от их таксономической принадлежности, наши оценки протяженности размерных групп базируются на оценках размерной протяженности таксономических групп. Размерная протяженность ряда основных таксономических групп почвенных организмов – многоножек, коллембол, энхитреид и нематод – и некоторых других организмов, например морских инфузорий-тинтинноидей, оказалась примерно одинаковой (таблица). Это позволяет предположить, что не только основные таксономические группы почвенных организмов, но и многие другие важные в экологическом отношении таксономические группы занимают равные диапазоны на логарифмической шкале размеров. Эта гипотеза требует проверки. Можно предположить, что она будет выполняться для организмов, населяющих более или менее однородные биотопы, подобные почве, например пелагиаль и отдельно бенталь

Мирового океана. Единообразии ширины размерного распределения таксономических групп, играющих важную роль в “экономии природы”, если бы оно подтвердилось, было бы новым и, на наш взгляд, неожиданным свойством размерной структуры живых организмов.

Правило эквивалентности биомассы vs. правило энергетической эквивалентности

Правило эквивалентности биомассы, как отмечено выше, представляет собой один из законов сохранения. Наряду с ним в экологии имеются и другие законы сохранения. В качестве примера можно привести правило Рубнера, согласно которому “сохраняется”, т.е. не зависит от массы тела, произведение интенсивности обмена (эта величина пропорциональна $W^{-0.25}$) на среднюю продолжительность жизни (эта величина пропорциональна $W^{0.25}$); это произведение называют константой Рубнера (например, Цейтлин, 1986, с. 32). Однако это правило, как и ряд других (Peters, 1983), относится скорее к физиологическим признакам, и константа Рубнера является физиологической константой. Физиологические же характеристики вообще гораздо устойчивее экологических (в качестве примера можно привести оксикалорийный коэффициент В.С. Ивлева, см. Алимов, 1989; Polishchuk, 1992).

Собственно экологическим законом сохранения, и при этом очень похожим на правило эквивалентности биомассы, хотя и отличным от него, является правило энергетической эквивалентности (Damuth, 1981, 1987). Дамут установил, что плотность популяции (средняя численность отдельных видов в расчете на единицу реально занимаемого пространства, или “экологического ареала”) растительноядных млекопитающих пропорциональна массе тела с показателем степени -0.75 . А поскольку скорость обмена (скорость потребления кислорода одной особью) пропорциональна массе тела с показателем степени $+0.75$ (Винберг, 1956; Hemmingsen, 1960; West et al., 1997), поток энергии через популяцию, равный произведению скорости потребления кислорода одной особью на плотность популяции, является постоянной величиной, не зависящей от массы тела в диапазоне значений массы “от мыши до слона”. Эта закономерность называется правилом энергетической эквивалентности.

Дамут (Damuth, 2007) полагает, что степенная зависимость численности (плотности популяции) от массы тела с показателем степени -0.75 является характерной не только для млекопитающих, но и вообще для всех организмов (рис. 3).

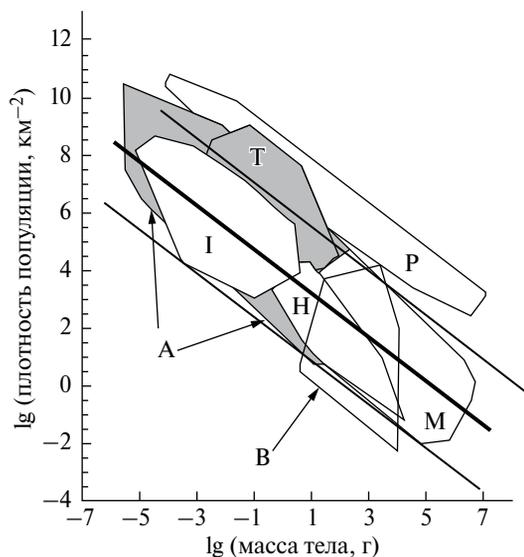


Рис. 3. Зависимость плотности популяции от массы тела в разных группах организмов. Обозначения: А – водные организмы, В – птицы, Н – амфибии и рептилии, I – наземные беспозвоночные, М – нелетающие наземные млекопитающие, Р – наземные сосудистые растения (в этом случае на оси абсцисс отложена средняя масса надземной части одного растения), Т – литоральные морские организмы. Для численности эктотермных организмов введена понижающая поправка (Damuth, 1987). Толстая линия передает основную линию тренда для наземных животных (ее наклон соответствует угловому коэффициенту -0.75). Тонкие линии показывают примерные доверительные интервалы вокруг основной линии тренда. Многоугольники, изображенные на рисунке, – это минимальные выпуклые многоугольники, охватывающие массив точек для соответствующей группы организмов, причем каждая точка представляет один вид (отдельные видовые точки не показаны). Источник: Damuth, 2007, p. 622, fig. 1. Публикуется с разрешения University of Chicago Press. © 2007 by The University of Chicago.

Зависимость обмена от массы с показателем степени 0.75 также является весьма универсальной (Винберг, 1956; Hemmingsen, 1960; West et al., 1997). Однако “энергетическая эквивалентность” выполняется только для популяций, которые можно описать единым уравнением зависимости численности от массы и единым уравнением зависимости обмена от массы. Это означает, что общим для всех популяций в каждом из этих уравнений должен быть не только показатель степени, но и коэффициент при массе, возведенной в соответствующую степень (т.е. свободный член логарифмированного уравнения). Поэтому потоки энергии

через популяции эктотермов и эндотермов будут, конечно, различаться (поскольку различаются их уровни обмена, Hemmingsen, 1960), и потоки энергии через популяции растительноядных и плотоядных млекопитающих также будут различаться (поскольку различаются их уровни популяционной плотности, Damuth, 1987). Другими словами, потоки энергии могут быть одинаковыми только для популяций одного типа обмена (эктотермов или эндотермов) и одного трофического уровня. Последнее означает, что “энергетически эквивалентные” популяции (т.е. популяции, через которые проходят равные потоки энергии) могут вступать в отношения межвидовой конкуренции за доступную энергию (пищу).

Правило энергетической эквивалентности имеет простое истолкование: в пределах той группы популяций, для которых характерен одинаковый поток энергии, ни одна популяция не имеет энергетического преимущества перед другими только на основании своих размеров; все популяции как крупных, так и мелких видов получают равную долю общего “энергетического пирога”, все они “энергетически эквивалентны”. Можно сказать и по-другому: с энергетической точки зрения крупный размер не является конкурентным преимуществом; никто не выигрывает и не проигрывает в конкурентной борьбе только на основании своих размеров. Во сколько раз особь более крупного вида потребляет больше энергии по сравнению с особью мелкого вида, во столько же раз численность крупного вида меньше, чем мелкого.

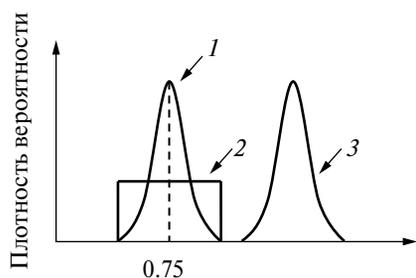
Остановимся на различии и сходстве между правилом эквивалентности биомассы и правилом энергетической эквивалентности. Различие состоит в том, что первое правило относится к численности размерных групп (в равных логарифмических интервалах размеров тела), в состав которых входят представители разных видов, второе — к численности отдельных видов. Две этих численности по-разному зависят от массы тела: в первом случае показатель степени равен -1 , во втором он равен -0.75 . Это приводит к тому, что в первом случае сохраняется биомасса, во втором — поток энергии. На контраст между зависимостью численности от массы для многовидовых размерных групп и для популяций отдельных видов впервые обратил внимание Дамут (Damuth, 1994; см. также Polishchuk, 1994).

Фундаментальное сходство между рассматриваемыми правилами состоит в том, что оба они относятся к области макроэкологии. Макроэкология — это экология больших пространств (сравнимых по размерам с размерами континентов или

океанических акваторий), больших времен (сравнимых с эволюционными временами) и больших совокупностей видов (Brown, Maurer, 1989; Полищук, 2011). Макроэкологические зависимости не выполняются локально, в масштабе отдельных сообществ или небольших экосистем, например, данного озера или луга. В частности, правило энергетической эквивалентности не выполняется в локальном масштабе (White et al., 2007); недавно это было показано также и на почвенных беспозвоночных (Ehnes et al., 2014). Поэтому не следует ожидать, что обследовав почвенную фауну, скажем, отдельного березового колка в лесостепи, мы найдем подтверждение принципа М.С. Гилярова. В то же время усредненные данные по численности почвенных беспозвоночных, с учетом их характерных размеров, в экосистемах тундры, северной тайги, смешанного леса и лесостепи дают хорошее согласие с этим принципом (Цейтлин, 1986, с. 19, табл. 1).

О смысле экологических констант

Поскольку макроэкологические зависимости, в частности, правила эквивалентности биомассы и энергетической эквивалентности, выполняются не точно, а с определенной статистической погрешностью, или, как говорят, “в среднем”, возникает вопрос, не сталкиваемся ли мы здесь с известной — и малоинтересной — ситуацией “средней температуры по больнице” (см. Виленкин, 1978). Другими словами, насколько информативны макроэкологические константы? (Константы и устойчивые зависимости — это равносильные понятия; например, правило эквивалентности биомассы подразумевает наличие двух констант — показателя степени при массе равного -1 и постоянной величины биомассы в данном интервале размеров тела.) Информативность в первом приближении — это и есть устойчивость или воспроизводимость, поскольку, если некоторая экологическая характеристика воспроизводится в работах разных исследователей на разном материале, значит, за ней наверняка стоит какой-то экологический или эволюционный механизм. (Так бывает часто, но все же не всегда: “средняя температура по больнице” тоже хорошо воспроизводится, но никакого интересного механизма за ней нет. Здесь мы говорим только о воспроизводимости; о возможном механизме, порождающем правило эквивалентности биомассы, речь пойдет в следующем разделе.) В контексте настоящей работы вопрос состоит в следующем: насколько воспроизводимы показатель степени -1 в зависимости численности многовидовых размерных групп от массы и показатель степени -0.75 в зависимости численности



Частные значения экологической константы

Рис. 4. График, иллюстрирующий статистическую воспроизводимость экологических констант. По оси абсцисс отложены частные значения экологической константы, которые получают разные авторы на разном материале; по оси ординат — плотность вероятности соответствующих распределений. Экологическая константа представляет собой случайную величину с определенным средним значением и определенной дисперсией (кривая 1; в качестве примера взята константа со средним значением 0.75). Если бы это была физическая константа, ее дисперсия была бы близка к нулю (она не равна нулю в силу ошибки измерения). Дисперсия экологической константы не равна нулю в силу природы вещей, но все же она не слишком велика; по крайней мере, она меньше дисперсии, которая была бы при равномерном распределении (кривая 2). Несмотря на значительную дисперсию, константу с одним средним значением (кривая 1) можно отличить от константы с другим средним значением (кривая 3).

отдельных видов от массы? В масштабе макроэкологии эти показатели достаточно устойчивы, о чем свидетельствует, например, то, что правило эквивалентности биомассы выполняется как для почвенных организмов, так и для населения пелагиали. Тем не менее они являются лишь “константами в среднем”, или, что то же самое, “константами в статистическом смысле”. Эти выражения означают, что у макроэкологических констант, помимо среднего значения, имеется также и заметная дисперсия, поскольку разные авторы на разном материале получают все-таки разные частные значения соответствующего показателя. Статистическое распределение отдельных значений показателя обычно имеет вид характерной колоколообразной кривой вокруг определенного среднего значения (которое принимается в качестве “истинного” значения константы). Эта кривая отличается как от возможного распределения с гораздо большей дисперсией вокруг данного среднего значения (например, равномерного распределения), так и от распределения с той же дисперсией, но вокруг

другого среднего (рис. 4). Макроэкологические константы являются устойчивыми (воспроизводимыми) именно в этом, статистическом, смысле: их частные значения группируются вокруг определенной величины (а не какой-либо другой) и их дисперсия относительно невелика (чем она меньше, тем надежнее константа).

Как возникает “эквивалентность биомассы”: поиск объяснения

Как нам представляется, предложить механизм возникновения правила эквивалентности биомассы означает построить математическую модель, объясняющую возникновение этого правила “из первых принципов”. Первая попытка такого рода была предпринята в работе Керра (Kerr, 1974; обзор Sprules, Barth, 2016). Предложенная модель удовлетворительно объясняет равенство биомасс последовательных трофических уровней (Цейтлин, 1986, с. 38–39). Другое объяснение было предложено В.Б. Цейтлиным, однако и оно построено на предположении, что последовательные “трофические уровни занимают равные интервалы на логарифмической шкале весов” (Цейтлин, 1986, с. 40). Однако правило эквивалентности биомассы имеет более универсальный характер. Дождевые черви, которые входят в состав первой размерной группы М.С. Гилярова, не питаются клещами и ногохвостками, составляющими вторую группу, а энхитреиды (третья размерная группа) не потребляют нематод (четвертая размерная группа; см. рис. 1). Между тем именно для этих групп выполняется равенство биомасс в почве. Приемлемое объяснение правила эквивалентности биомассы должно быть пригодным для широкого круга организмов, в том числе таких, которые не образуют трофическую цепь и не соотносятся между собой как жертва и хищник (или корм и потребитель).

В каком направлении следует вести поиск объяснения правила эквивалентности биомассы? Для ответа на этот вопрос могут помочь общие соображения, высказанные Л.Л. Численко (1981) в многократно цитируемой здесь работе. Л.Л. Численко полагает, что наиболее общие характеристики размерной структуры населения однородных биотопов (к которым принадлежат и почва, и пелагиаль океана) должны определяться наиболее общими биотическими отношениями между организмами, к которым относятся межвидовая конкуренция и разделение ниш. Идея о том, что в макроэкологическом масштабе никто не выигрывает в конкурентной борьбе только на основании своих размеров, хорошо работает для правила энергетической эквивалентности (сравни Damuth, 2007).

Попытаемся применить ее к правилу эквивалентности биомассы. За что может происходить конкуренция между размерными группами, включающими разные в трофическом отношении виды (среди представителей одной размерной группы могут быть как растительноядные, так и хищники)? В самом общем виде – за пространство. При этом дождевым червям, энхитреидам и нематодам совсем не требуется буквально “толкаться локтями”; речь может идти не о физическом пространстве, а о пространстве экологической ниши. Можно предположить, по аналогии с правилом энергетической эквивалентности, что и в этом случае никто не выигрывает только на основании своих размеров; все размерные группы довольствуются равным объемом пространства ниши (сходные идеи развиты в работе Токешы и Шмида (Tokeshi, Schmid, 2002), но не в отношении размерных групп, а в отношении видов). Но что является мерой занимаемого пространства? В случае популяций, принадлежащих к одному трофическому уровню и конкурирующих за общий ресурс, такой мерой может быть поток энергии через популяцию, откуда следует правило энергетической эквивалентности. В случае размерных групп, включающих разные в трофическом отношении виды, естественной мерой занимаемого пространства может быть биомасса. И тогда мы приходим к правилу эквивалентности биомассы, из которого уже чисто арифметически следует, что численность размерной группы обратно пропорциональна массе тела.

Конечно, данное рассуждение не претендует на роль “механистического” объяснения. Оно лишь показывает, что в основе законов сохранения в экологии, именно – правила эквивалентности биомассы и правила энергетической эквивалентности, могут лежать конкурентные взаимодействия. Математическая модель глобальной конкуренции за пространство экологической ниши могла бы объяснить, как возникает или почему выполняется правило эквивалентности биомассы. В экологии имеется целая серия моделей межвидовой конкуренции: классическая “безресурсная” модель Вольтерры–Лотки, которую можно найти в учебниках экологии (например, Гиляров, 1990); незаслуженно забытые модели простой и осложненной конкуренции В.С. Ивлева (1955); наконец, наиболее популярная в настоящее время ресурсная теория конкуренции Тильмана (Tilman, 1982). В какой мере эти модели (в большинстве из которых под ресурсом понимается пища) окажутся полезными для построения модели конкуренции за пространство ниши и тем самым для объяснения правила

эквивалентности биомассы – покажет будущее. Заметим, что объяснение, основанное на моделях межвидовой конкуренции, было бы альтернативным по отношению к объяснениям, основанным на взаимоотношениях типа корм–потребитель, которые наиболее популярны в настоящее время.

**“Жизнь и судьба” работы М.С. Гилярова
 “Соотношение размеров
 и численности почвенных животных” (1944)**

В настоящей работе мы, вслед за В.Б. Цейтлиным (1986), подтверждаем приоритет М.С. Гилярова как первооткрывателя правила эквивалентности биомассы. В силу этого и, конечно, в силу важности самой этой закономерности мы, опять же следуя В.Б. Цейтлину (1986), предлагаем называть ее принципом М.С. Гилярова. Нельзя сказать, что работа М.С. Гилярова (1944), которой в 2019 г. исполнится 75 лет, совсем выпала из поля зрения исследователей. Согласно базе данных Web of Science и поисковику Google Scholar, она цитируется в таких известных обобщающих работах как сводка Рапопорта (Rapoport, 1982) и обзорная статья Марке (Marquet et al., 2005). Однако общее число ссылок совсем невелико. В литературе на русском языке эта работа была воспроизведена в том “Избранных трудов” М.С. Гилярова, выпущенном к 100-летию со дня его рождения (Гиляров, 2012). Она также отмечена в редакционном предисловии журнала “Природа” к уже упоминавшейся статье А.М. Гилярова (2002), вышедшей к 90-летию со дня рождения Меркурия Сергеевича, как одно из первых “документированных свидетельств отрицательной корреляции между массой тела организмов и плотностью их популяций” (Основатель школы почвенной зоологии ..., 2012). Примерно в том же ключе ссылаются на нее и иностранные авторы (Cousins, 1980; Marquet et al., 2005; Mulder et al., 2006). Однако значение работы М.С. Гилярова (1944) далеко выходит за пределы документирования указанной корреляции. Ни в одной известной нам работе, кроме работы В.Б. Цейтлина (1986), не отмечено ясно сформулированное М.С. Гиляровым равенство биомасс основных размерных групп почвенных организмов. Не будет преувеличением сказать, что значение работы М.С. Гилярова (1944) остается недооцененным или, может быть, просто непонятым.

Сам Меркурий Сергеевич, по-видимому, нечасто возвращался к своей работе 1944 г. Замечательный график из этой работы (на базе которого построен рис. 1) был воспроизведен, с небольшими изменениями, в более позднем обзоре М.С. Гилярова (Ghilarov, 1967). Комментарии к этому

графику в этой работе в общем также следуют тексту 1944 г. В другой, еще более поздней работе (Ghilarov, 1977, с. 596) Меркурий Сергеевич, ссылаясь на работу 1944 г., пишет: "...Существует четко выраженная общая закономерность, согласно которой между размером тела и плотностью населения организмов разных размерных групп имеется отрицательная корреляция". И ни слова о гораздо более неожиданном равенстве биомасс этих групп! Рискну предположить, что по тем или иным причинам с течением времени Меркурий Сергеевич в значительной степени утратил интерес к работе 1944 г. или по крайней мере к ее важнейшему результату – равенству биомасс основных размерных групп почвенных организмов. Нам представляется важным в меру сил способствовать привлечению большего внимания к этой работе.

Мы уже говорили, что высказанное в работе М.С. Гилярова (1944) положение об универсальном характере правила эквивалентности биомассы представляется нам примером научной смелости и интуиции. Понятно, что интуиция сопровождает всякое научное открытие, но почему научная смелость? Для ответа на этот вопрос надо взглянуть на работу 1944 г. в исторической перспективе. Семьдесят лет назад в экологии еще не получили распространения столь привычные сейчас сравнительно-видовые аллометрические зависимости (зависимости от размеров тела, прежде всего от массы). Первая такая зависимость – скорости обмена от массы тела, – включающая менее 10 видов птиц и млекопитающих (в том числе человека), была построена Максом Кляйбером в 1932 г. (Kleiber, 1932). Нам неизвестно, был ли Меркурий Сергеевич на момент выполнения работы 1944 г. знаком с работой Кляйбера или с более обширной сводкой Фрэнсиса Бенедикта (Benedict, 1938 – цит. по: Гильманов, 1987), содержавшей знаменитую кривую “от мыши до слона”, или же он шел своим собственным путем. В любом случае сама идея о том, что биологически разные организмы “независимо от [их] систематического положения и характера питания” (Гиляров, 1944, с. 283) можно поместить на один график и включить в общую зависимость, могла представляться в то время едва ли не революционной. В этой связи представляет интерес реакция на работу Г.Г. Винберга, который в 1950 г. впервые опубликовал зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у ракообразных (Винберг, 1950). Эта его работа встретила резкое неприятие. Вот как описывает ситуацию вокруг нее А.М. Гиляров (2005, с. 51): “Эта работа, воспринимаемая сейчас как классическая, была крайне настойчиво встречена современниками.

Некоторых просто возмутило, что на одну линию были нанесены точки, соответствующие крошечным циклопам и огромным омарам. Сам факт, что они легли на одну линию, казался каким-то математическим трюком, поскольку были проигнорированы колоссальные различия в размерах, форме и образе жизни отдельных представителей ракообразных”. Впрочем, критика 1950 г. могла быть связана с общим разгулом мракобесия в это время, которое в биологии приняло форму лысенковщины; в 1944 г., во время войны, лысенковщина на время отступила. Как бы то ни было, обнаруженное Меркурием Сергеевичем Гиляровым равенство биомасс основных размерных групп почвенных организмов, которое, как показано в настоящей работе, представляет собой равенство биомасс в равных логарифмических интервалах размеров тела, или, по-другому, правило эквивалентности биомассы, было в 1944 г. еще более новаторским, чем может показаться с позиций сегодняшнего дня.

Я благодарен слушателям моего курса “Концепции экологии” (кафедра зоологии позвоночных, весенний семестр 2017 г.): Александре Нечаевой, Анне Кореньковой, Александру Головлеву и Илье Копнину, без которых эта работа не была бы написана. Выражаю особую благодарность Илье Копнину за оцифровку графика из работы М.С. Гилярова (1944). Я очень признателен С.В. Малицкому за помощь в подготовке к печати рис. 2 и 3. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-01143.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Бей-Биенко Г.Я., 1980. Общая энтомология. М.: Высш. шк. 416 с.
- Виленкин Б.Я., 1978. Взаимодействующие популяции // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука. С. 5–16.
- Винберг Г.Г., 1950. Интенсивность обмена и размер ракообразных // Журн. общ. биологии. Т. 11. № 5. С. 367–380.
- Винберг Г.Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та. 253 с.
- Высочанский Д.Ф., Петунин Ю.И., 1979. Обоснование правила 3-sigma для одномодальных распределений // Теория вероятностей и мат. статистика. Вып. 21. С. 23–35.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., 1980. Адаптация простейших к жизни в почве и их индикационное значение // Почвенные простейшие. Л.: Наука. С. 36–51.

- Гильманов Т.Г., 1987. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику наземных позвоночных. М.: Изд-во МГУ. 180 с.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Гиляров А.М., 2002. О моем отце // Природа. № 12. С. 10–24.
- Гиляров А.М., 2005. Феномен Винберга // Природа. № 12. С. 47–60.
- Гиляров М.С., 1944. Соотношение размеров и численности почвенных животных // Докл. АН СССР. Т. 43. № 6. С. 283–285.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 279 с.
- Гиляров М.С., 2012. Экологические принципы эволюции наземных животных. Избр. труды. М.: Т-во науч. изд. КМК. 594 с.
- Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А., 1985. Жизнь в почве. М.: Молодая гвардия. 191 с.
- Догель В.А., 1981. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк. 606 с.
- Жизнь животных, 1968 / Под ред. Зенкевича Л.А. Т. 1. М.: Просвещение. 579 с.
- Зенова Г.М., 1992. Почвенные актиномицеты. М.: Изд-во МГУ. 78 с.
- Нетрусов А.И., Котова И.Б., 2006. Микробиология. М.: Изд. центр “Академия”. 350 с.
- Ивлев В.С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 2-е изд. Киев: Наук. думка. 1977. 272 с.
- Основатель школы почвенной зоологии. К 90-летию Меркурия Сергеевича Гилярова, 2012 // Природа. № 12. С. 9.
- Полищук Л.В., 2011. Шесть фактов из области макроэкологии, или размер имеет значение // Троицкий вариант – Наука. № 19 (88). С. 12.
- Цейтлин В.Б., 1981. Размерное распределение пелагических организмов в тропических районах океана // Океанология. Т. 21. № 1. С. 125–131.
- Цейтлин В.Б., 1986. Энергетика глубоководных пелагических сообществ. М.: Наука. 113 с.
- Численко Л.Л., 1981. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ. 208 с.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. V. 52. № 5. P. 399–451.
- Blanchard J.L., Heneghan R.F., Everett J.D., Trebilco R., Richardson A.J., 2017. From bacteria to whales: using functional size spectra to model marine ecosystems // Trends Ecol. Evol. V. 32. № 3. P. 174–186.
- Brown J.H., Gillooly J.F., 2003. Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 100. № 4. P. 1467–1468.
- Brown J.H., Maurer B.A., 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents // Science. V. 243. P. 1145–1150.
- Cohen J.E., Jonsson T., Carpenter S.R., 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 100. № 4. P. 1781–1786.
- Cousins S.H., 1980. A trophic continuum derived from plant structure, animal size and a detritus cascade // J. Theor. Biol. V. 82. P. 607–618.
- Damuth J., 1981. Population density and body size in mammals // Nature. V. 290. P. 699–700.
- Damuth J., 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use // Biol. J. Linnean Soc. V. 31. № 3. P. 193–246.
- Damuth J., 1994. No conflict among abundance rules // Trends Ecol. Evol. V. 9. № 12. P. 487.
- Damuth J., 2007. A macroevolutionary explanation for energy equivalence in the scaling of body size and population density // Am. Nat. V. 169. № 5. P. 621–631.
- Edwards A.M., Robinson J.P.W., Plank M.J., Baum J.K., Blanchard J.L., 2017. Testing and recommending methods for fitting size spectra to data // Methods Ecol. Evol. V. 8. P. 57–67.
- Ehnes R.B., Pollierer M.M., Erdmann G., Klarner B., Eitzinger B., Digel C., Ott D., Maraun M., Scheu S., Brose U., 2014. Lack of energetic equivalence in forest soil invertebrates // Ecology. V. 95. № 2. P. 527–537.
- Ghilarov M.S., 1967. Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones // Secondary productivity of terrestrial ecosystems: principles and methods / Ed. Petrusewicz K. Warszawa-Kraków: Państwowe Wydawnictwo Naukowe. P. 611–629.
- Ghilarov M.S., 1977. Why so many species and so many individuals can coexist in the soil // Ecological Bulletins (Stockholm). V. 25. P. 593–597.
- Guiet J., Poggiale J.-C., Maury O., 2016. Modelling the community size-spectrum: recent developments and new directions // Ecol. Model. V. 337. P. 4–14.
- Hemmingsen A.M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulinlaboratorium. V. 9. № 2. P. 1–110.
- Kerr S.R., 1974. Theory of size distribution in ecological communities // J. Fish. Res. Board Canada. V. 31. № 12. P. 1859–1862.
- Kleiber M., 1932. Body size and metabolism // Hilgardia. V. 6. № 11. P. 315–353.
- Marquet P.A., Quiñones R.A., Abades S., Labra F., Tognelli M., Arim M., Rivadeneira M., 2005. Scaling and power-laws in ecological systems // J. Exp. Biol. V. 208. № 9. P. 1749–1769.

- Mohr C.O.*, 1940. Comparative Populations of Game, Fur and Other Mammals // *The American Midland Naturalist*. V. 24. № 3. P. 581–584.
- Mulder C., Cohen J.E., Setälä H., Bloem J., Breure A.M.*, 2005. Bacterial traits, organism mass, and numerical abundance in the detrital soil food web of Dutch agricultural grasslands // *Ecol. Lett.* V. 8. P. 80–90.
- Mulder C., Hollander H., den, Schouten T., Rutgers M.*, 2006. Allometry, biocomplexity, and web topology of hundred agro-environments in The Netherlands // *Ecological Complexity*. V. 3. № 3. P. 219–230.
- Peters R.H.*, 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 344 p.
- Polishchuk L.V.*, 1992. Population analysis and production approach: two trends in aquatic ecology // *Russian J. Aquatic Ecology*. V. 1. № 1. P. 3–8.
- Polishchuk L.V.*, 1994. Energetic or biomass equivalence rule? // *Trends Ecol. Evol.* V. 9. № 7. P. 264.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. (<http://www.R-project.org/>)
- Rapoport E.H.*, 1982. *Areography: geographical strategies of species*. Oxford: Pergamon Press. 269 p.
- Sheldon R.W., Prakash A., Sutcliffe W.H., Jr.*, 1972. The size distribution of particles in the ocean // *Limnol. Oceanogr.* V. 17. № 3. P. 327–340.
- Sprules W.G., Barth L.E.*, 2016. Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 73. № 4. P. 477–495.
- Tilman D.*, 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton Univ. Press. 296 p.
- Tokeshi M., Schmid P.E.*, 2002. Niche division and abundance: an evolutionary perspective // *Popul. Ecol.* V. 44. P. 189–200.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.*, 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. V. 276. P. 122–126.
- White E.P., Ernest S.K.M., Kerkhoff A.J., Enquist B.J.*, 2007. Relationships between body size and abundance in ecology // *Trends Ecol. Evol.* V. 22. № 6. P. 323–330.
- Williams E.C., Jr.*, 1941. An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest // *Bull. Chicago Acad. Sci.* V. 6. № 4. P. 63–124.
- Zhang Z.-Q.*, 2013. Phylum Arthropoda // *Zootaxa*. V. 3703. № 1. P. 17–26.

M.S. Ghilarov's Principle, or biomass equivalence rule, as one of conservation laws in ecology

L. V. Polishchuk

*M.V. Lomonosov Moscow State University Biological Faculty, Department of General Ecology
119991 Moscow, Leninskiye Gory
E-mail: leonard_polishchuk@hotmail.com*

It may seem surprising that in ecology as in physics there are conservation laws, though these laws are less accurate than in physics and hold only on average, that is, on large spatial scales (macroecology). One of such laws is a biomass equivalence rule, which was proposed by Sheldon and later confirmed by Tseitlin and others. According to the rule, in equal intervals of the logarithm of body size, spanning the range from bacteria to whales, the biomass of marine pelagic organisms remains approximately equal. However, as noted by Tseitlin long before Sheldon et al.'s work, a similar regularity was discovered by M.S. Ghilarov for soil organisms. In his 1944 paper, M.S. Ghilarov unequivocally wrote: "The biomass of soil organisms of different natural body-size groups is approximately of the same order of magnitude: the product of the number of organisms belonging to a given size group times their linear size cubed varies very little". Here, I show that M.S. Ghilarov's "natural" body-size groups, in the range from bacteria to myriapods and insects, occupy approximately equal size intervals on a logarithmic scale. It turns out that for both soil and pelagic, equal logarithmic intervals of body size contain approximately equal biomasses. The priority of the discovery of this rule belongs to M.S. Ghilarov. After Tseitlin, I propose to call it the M.S. Ghilarov principle. Furthermore, I suggest that the M.S. Ghilarov principle holds not only for soil and pelagic organisms but also for other organisms inhabiting sufficiently homogeneous and extended habitats.