

МОДЕЛИ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Рассмотрены некоторые проблемы построения моделей потенциальной эффективности сложных экологических систем. Дано описание законов Либиха–Шелфорда, Гаузе, Олли и др.

Ключевые слова: популяция, экосистема, потенциальная эффективность, модель.

Можно считать, что теоретические популяционные исследования ведут свою историю с работ Леонардо из Пизы (Фибоначчи; 1202 г.), т.е. имеют 800-летнюю историю, но лишь вторая четверть XX века справедливо может быть названа «золотым веком теоретической экологии» в рамках популяционного подхода (The Golden Age., 1978; Гиляров, 1998). Имеется ряд обзорных работ, наиболее полно описывающих становление, и теоретические основы популяционной экологии (например, Harper, 1977; Гиляров, 1990, и др.).

Популяция, как и любая сложная система, характеризуется динамикой, структурой, взаимодействием компонент и системными (групповыми) свойствами-характеристиками. При этом чаще всего оперируют такими параметрами (Розенберг и др., 1999), как плотность популяции (средняя и экологическая), рождаемость и смертность (максимальная, экологическая и удельная), возрастной состав, виталитет (Злобин, 1989), половая структура, устойчивость (в т.ч. надежность, упругость, живучесть и пр.; см. Розенберг, 1986; Краснощеков, Розенберг, 1992) и др.

Аналитическое моделирование получило широкое распространение в экологии: именно с успехами применения этого подхода связано возникновение нового научного направления — *математической экологии*. Построение аналитических моделей и их анализ «на кончике пера» является, пожалуй, одним из наиболее красивых методов моделирования экологических систем. Действительно, аналитическая модель, построенная методами дедукции на основе небольшого числа достаточно правдоподобных гипотез, полностью находится в руках исследователя. Качественный анализ такой модели претендует на выполнение объяснительной функции теории моделируемого класса систем, а так как эта функция — одна из наиболее важных, то многие исследователи считают, что аналитические модели и представляют собой собственно математическую теорию изучаемых объектов (ведь под теорией чаще всего понимают такое логическое построение, которое позволяет описать явление или систему существенно проще и короче, чем это удастся сделать при непосредственном наблюдении; Налимов, 1971). Компактность представления исходной информации — это одна из наиболее сильных сторон аналитического моделирования.

Математические модели динамики биологических популяций — наиболее разработанный раздел математической экологии: многочисленные исследования,

проводимые в этой области, обобщены в целом ряде монографий, обзор и соответствующие ссылки на которые можно найти в работах Э. Пилу (Pielou, 1974, 1977), Ю.М. Свирежева и Д.О. Логофета (1978), Г.С. Розенберга (1984), А.Д. Базыкина (1985), Ю.П. Фролова и Г.С. Розенберга (2002), Э.В. Ивантера и А.В. Коросова (2003) и многих других.

Прежде чем перейти к рассмотрению конкретных моделей процессов в популяциях, подчеркнем одно обстоятельство. Численность или общая биомасса популяции всегда конечны, и на динамику этих параметров в той или иной степени всегда оказывают влияние случайные факторы. Таким образом, формально модели динамики популяций должны быть стохастическими и зачастую дискретными (в частности, для описания динамики численности популяции необходимо иметь дело с целочисленными величинами); однако на практике исследователь чаще всего строит детерминированные и непрерывные модели. При этом он предполагает, что количество особей (или биомасса) в популяции в целом или в отдельных ее группах (возрастных, половых и пр.) настолько велико, что отказ от целочисленности не приводит к заметным ошибкам. Поскольку при возрастании численности популяции имеет место сходимость по вероятности этой случайной численности к своей средней величине (Свирежев, Логофет, 1978), то поведение популяции высокой численности (биомассы) удовлетворительно описывается детерминированной динамикой средних величин. Кроме того, целью построения экологической теории в рамках аналитических моделей является объяснение лишь основных механизмов моделируемых явлений и тенденций развития экосистем, что также позволяет описывать их детерминировано, например, в виде систем дифференциальных уравнений. Наконец, выбор того или иного математического аппарата для построения аналитической модели «...во многом зависит от уровня интеллектуального эстетизма» (Налимов, 1971, с. 15), т.е. исследователь, лучше знакомый с дифференциальными уравнениями, будет строить непрерывную и детерминированную модель, а с теорией вероятностей — стохастическую.

Действительно, в самом широком плане вопрос формализации основных теоретических конструкций современной экологии неизбежно упирается в выбор соответствующего аппарата математического моделирования. Правда, обсуждение роли моделирования в экологических исследованиях (особенно при создании экологической теории) встречает как резкий пессимизм и критицизм (например, Pielou, 1981; Simberloff, 1981), так и преувеличенный оптимизм (Yodzis, 1989). Эта ситуация, фактически, отражает то сложившееся в экологии положение, согласно которому существующая методология математического моделирования за последние 25–30 лет не смогла убедить практиков в постулируемых широких возможностях моделирования, а теоретиков-модельеров во многом привела к потере связи с практиками (современная «математическая экология» — это в большей степени раздел математики, чем экологии; примером могут служить формализация сукцессии и моноклимакса или описание структурной устойчивости фитоценозов марковскими моделями).

Анализ методов моделирования, используемых в экологических исследованиях (см. обзор Розенберг, 1984), позволяет предложить для формализации экологических концепций построение аналитических («концептуальных», «стратегических», «феноменологических») моделей, которые претендуют на выполнение объяснительной функции теории (они понятны, управляемы и позволяют проведение полного анализа). Это исключает использование как эмпирико-статистических и самоорганизующихся регрессионных моделей (получение кор-

реляций и построение регрессий мало что дает для объяснения), так и сложных имитационных моделей (поведение таких моделей не может быть исследовано полностью). Построение аналитической модели — это решение задачи «об упрощении» — «...в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению» (Эшби, 1966. С. 177). Желание понять (объяснить) сложные, запутанные системы подразумевает их упрощение посредством абстракции до тех пор, пока их можно будет «охватить одним взглядом». Но на этом пути есть опасность «выплеснуть с водой ребенка» и уйти от реальности в сторону теоретизирования с той или иной степенью приближения к этой реальности.

Подтверждая вышеизложенные положения, В. Гримм (Grimm, 1994. Р. 646) называет модели, связанные с концепцией экологической ниши: поток теоретических работ вызвал и поток экспериментальных исследований. Это позволяет Гримму различать модели «свободного стиля» (англ. free-style models) — модели высокого уровня общности с отсутствием требования контролируемости, и модели, «ориентированные на образец» (англ. pattern-oriented models), — меньшая общность и получение поддающихся проверке прогнозов. Выбор «образца» из реальных экологических систем автоматически ограничивает общность модели и в то же время увеличивает ее прогностическую силу: классические модели В. Вольтерра (1976) «хищник — жертва» и конкуренции — это модели «фристайла», модели системы «зайцы — рыси» (Gilpin, 1973) и конкуренции *Trifolium repens* и *T. fragiferum* (Розенберг, 1984, с. 207) — модели «ориентированные на образец». Реалистичность такого деления подтверждает и высказывание Ю.М. Свирежева (1976, с. 250): «...целью Вольтерра являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации, а исследование общих свойств этих систем».

Системология для построения теории сложных систем использует дедуктивный подход (движение от общего к частному), опирающийся на три основных принципа (Флейшман, 1982; Розенберг, 1984). В соответствии с первым принципом (формирования законов) постулируются осуществимые модели, из которых в виде теорем выводятся законы сложных систем. Второй принцип (рекуррентного объяснения) задает вывод свойств систем данного уровня исходя из постулируемых свойств элементов — систем непосредственно нижестоящего уровня и связей между ними. Третий принцип (минимаксного построения моделей) указывает, что теория должна состоять из простых моделей систем, каждая из которых хотя бы в минимальной (min) степени отражает нарастающий (max) уровень сложности поведения систем. Иными словами, рекомендуется строить простые модели сложных систем, структура и поведение которых оптимальны в некотором смысле. Эти модели будут выполнять роль законов потенциальной эффективности поведения сложных систем.

Теория потенциальной эффективности сложных систем представляет собой один из наиболее интересных инструментов моделирования структуры и динамики популяций и последовательно разрабатывается Б.С. Флейшманом (1971, 1982), основополагающие результаты которого и будем использовать при построении законов теоретической экологии на популяционном уровне. Ниже укажем лишь общую форму предельного закона потенциальной эффективности, которая в различных ситуациях будет «нагружаться» разным экологическим содержанием.

Взаимодействие системы A со средой B можно представить как серию обменов некоторого количества расходуемых ресурсов U на некоторое количество потребляемых ресурсов V ; Флейшман такой обмен называет $(U;V)$ -обменом

(примером может служить увеличение фитомассы растительного сообщества V при внесении минеральных удобрений U). Таким образом, система A характеризуется параметрами U и V , и ее целью A_0 можно считать наиболее выгодный $(U;V)$ -обмен, т.е. система стремится получить больше, отдавая при этом меньше (для каждого фиксированного U система путем изменения своей структуры и поведения стремится максимизировать V). При стохастическом подходе к моделированию сложных систем (тот факт, что для экологических систем стохастическая составляющая структуры и поведения играет большую и важную роль, сейчас ни у кого не вызывает сомнений) целесообразно говорить о некоторой вероятности $P(U;V)$ достижения системой A своей цели A_0 .

Замечательным фактом теории потенциальной эффективности сложных систем при их стохастическом описании является возможность выражения этой теории в единой форме через вероятность $P(U;V)$: при достаточно больших значениях U и соответствующих им больших значениях V вероятность выгодного $(U;V)$ -обмена имеет следующее асимптотическое поведение:

$$P(U;V) \rightarrow 0, \text{ при } V > V_0,$$

$$P(U;V) \rightarrow 1, \text{ при } V < V_0,$$

где V_0 — количество ресурса, получаемого оптимальной по данному качеству системой A_0 . Таким образом, системе не выгодно получение величины ресурса $V > V_0$ (жадность до добра не доведет). Общее асимптотическое поведение вероятности $P(U;V)$ обосновывается глубокой математической закономерностью, лежащей в основе поведения всех стохастических моделей потенциальной эффективности сложных систем, — вероятностями больших уклонений (строгое доказательство приводится Флейшманом [1971. С. 202–210]). Некоторые примеры построения потенциально-эффективных моделей фитоценологических систем обсуждались ранее (Розенберг, 1984, 1999, 2000, 2003, 2005а,б); далее рассмотрим как «старые», так и новые модели для описания структуры и динамики популяций и экосистем.

Принцип лимитирующих факторов Либиха–Шелфорда — закон, являющийся расширением и объединением **закона минимума Ю. Либиха** (J. Liebig, 1840 г.) и **закона толерантности В. Шелфорда** (V. Shelford, 1913 г.), согласно которым при «стационарном состоянии» вида факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальные значения (наиболее удаленные от оптимума), в максимальной степени ограничивают возможность существования вида в данных условиях несмотря на оптимальное соотношение остальных факторов среды (в первую очередь это касается фундаментальных экологических факторов). В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем (Флейшман, 1982) при наличии конечного набора параметров $X = \{X_i, i = 1, n\}$, называемых X -качествами (ресурсы или факторы воздействия), сложную систему A (по-

пуляцию) и ее стратегическую цель \underline{A} можно рассматривать как наборы соответствующих X -сечений системы $A = \{A_X\}$ (зависимость популяции от отдельных параметров среды или факторов воздействия X_i и тактических целей $\underline{A} = \{\underline{A}_X\}$). Тогда, используя неравенство Буля¹, для вероятности достижения цели $P(\underline{A})$ получим следующее соотношение:

$$1 - \sum_{i=1}^n [1 - P(\underline{A}_X)] < P(\underline{A}) < \min_{X_i} P(\underline{A}_X).$$

Таким образом, эффективность сложной системы (вероятность достижения цели $\underline{A} = \{\underline{A}_X\}$) определяется эффективностью самого «слабого» ее X -сечения. Именно в этом смысле построенное общесистемное соотношение экологически интерпретируется как закон минимума Либиха.

Закон критических величин фактора: если один из экологических факторов выходит за пределы критических (пороговых или экстремальных) значений, то особям грозит смерть несмотря на оптимальное сочетание других факторов. Такие факторы (иногда называемые *экстремальными*) приобретают первостепенное значение в жизни вида (его популяций) в каждый конкретный отрезок времени. Классический пример — Всемирный потоп.

Один из вариантов формализации этого закона предложили Д.О. Логофет и Ю.М. Свиричев (1976) при описании динамики изолированной популяции при воздействии случайных флуктуаций среды, что позволило оценить вероятность снижения численности ниже заданного уровня в зависимости от емкости среды для данного вида. При описании динамики численности популяции N логистическим уравнением роста вероятность падения численности популяции ниже некоторого граничного значения N_{KP} за конечное время t оценивается по формуле:

$$P \cong 1 - 2 \cdot \Phi_0 \left(\frac{1 - N_{KP}/N_0}{\sigma \cdot K \cdot t} \right),$$

¹ Неравенство Буля (Флейшман, 1971; Розенберг, 1984) интерпретируется как вероятностное описание закона Либиха. При наличии конечного набора ресурсов или факторов воздействия $X = \{X_i, i = 1, n\}$ сложную систему A (популяция) и ее стратегическую цель \underline{A} (например, выживание) можно рассматривать как наборы соответствующих зависимостей \underline{A}_i популяции от отдельных параметров среды X_i . Тогда, ослабляя нижнюю оценку неравенства Буля, имеем:

$$1 - n \cdot \max_{X_i} [1 - P(A_i)] < P(\underline{A}) < \min_{X_i} P(\underline{A}_i),$$

где $P(\underline{A})$ — вероятность выживания (совместного осуществления событий $A_i, i = 1, n$); $P(\underline{A}_i)$ — вероятность осуществления события \underline{A}_i . Это неравенство позволяет оценить вероятность пересечения зависимых событий, не вдаваясь в сложную природу их зависимости.

где Φ_0 — стандартный интеграл вероятности, K — «емкость среды» логистического уравнения роста, σ — коэффициент, отражающий интенсивность случайных флуктуаций, оказывающих влияние на скорость естественного прироста популяции, N_0 — начальное значение численности популяции в момент времени $t = 0$.

В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем для формализации данного закона воспользуемся описанием надежности (устойчивости) экосистемы (Флейшман, 1982). Пусть в момент времени t система A состоит из элементов $e_i (i = 1, n(t))$, каждый из которых независимо от других в результате взаимодействия с некоторым фактором среды погибает с вероятностью p_i . Система A «обнаруживает» свое состояние (живые и погибшие элементы) с опозданием на интервал времени, принятый за единицу. Живая система A может пополниться любым числом элементов (миграция) или воспроизвести их, при этом внешняя к системе среда ей «не мешает» (индифферентна). Гибель системы A фиксируется в момент времени t , когда погибают все ее элементы $n(t) = 0$. Цель системы R — выжить, то есть просуществовать как можно дольше. Можно считать, что система A_R (система A с целью R) «приобретает» у среды время жизни t , «оплачивая» его гибелью своих элементов n . В этом случае можно говорить о существовании (n, t) -обмена и решать задачу об определении потенциально-эффективного (n, t_0) -обмена: до какого минимального числа элементов $n(t)$ должна пополняться система A_R , компенсируя погибшие в момент $(t - 1)$ элементы, чтобы с вероятностью сколь угодно близкой к единице существовать длительное время, не менее t_0 ?

Б.С. Флейшманом получена оценка потенциально-эффективного (n, t) -обмена, который имеет место при

$$t_0 = t(n) = \exp[C_R \cdot n(t)],$$

где $C_R = C_R(\{p_i\})$ — фундаментальная константа, зависящая от вероятностей $\{p_i\}$ гибели элементов. Другими словами, для неограниченно долгого существования $t > t_0$ системы A_R необходим, по крайней мере, логарифмический со временем t рост числа ее элементов. Сложные системы с фиксированным числом элементов — смертны.

Принцип агрегации особей Олли. Одна из основных задач моделирования структурной организации популяций — это описание механизмов формирования агрегаций особей. Принцип У. Олли (W. Allee, 1931 г.) сформулирован в следующем виде: скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой — приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Таким образом, как «перенаселенность», так и «недонаселенность» могут выступать в каче-

стве лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания (Одум, 1975).

Лучше всего положительное влияние объединения в группу на выживание сказывается на животных: стаи рыб (выдерживают более высокие дозы токсических нагрузок, обладают большей эффективностью в поисках агрегированной пищи), колониальные птицы (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественные насекомые (рой пчел способен в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т.д. Принцип Олли постулирует (Одум, 1975, с. 270) «...начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)». С этих позиций «городская агрегация» (с учетом, конечно, специфических особенностей биологического и социального уровней организации) благоприятна для человека только до определенных размеров города. Это ставит на повестку дня вопрос об определении оптимальной величины городского поселения (в зависимости от величины природно-ресурсного потенциала территории и возможной антропогенной нагрузки на нее — примером могут служить комплексные исследования эколого-экономической системы г. Тольятти; Розенберг и др., 1995).

Закон максимизации размера целостной стаи (Флейшман, 1982) — следствие из математических формализмов информационной модели стаи с учетом агрегирования среды. Построенная для оптимизационного описания стайного поведения рыб (ясно, что в условиях агрегированности пищи-среды очень «маленькая стая» не сможет эффективно ее обнаружить, а очень «большая стая» не сможет прокормиться; таким образом, должен существовать оптимум по размеру стаи в зависимости от характеристик агрегированности пищи и «информационной обеспеченности» рыб), эта модель позволяет интерпретации и более общего экологического плана (например, для популяции растений). В основе модели Б.С. Флейшмана лежат следующие гипотезы:

- система (m -стая) состоит из m элементов (m особей);
- элементы m -системы находятся во взаимоотношениях друг с другом и под воздействием факторов среды;
- среда (B), в которой функционирует эта m -система, имеет размерность α (α -мерная экологическая ниша или α -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух «частей»: полезной B_1 и вредной B_2 для m -системы (по-видимому, подобное разделение экологической ниши приемлемо для любых популяций);
- интенсивность сигнала-воздействия $E(x)$ с ростом расстояния x от источника затухает (по экспоненте или по показательному закону), а вероятность обнаружения сигнала-воздействия не зависит (при $x \rightarrow x_0$) от вида зависимости $E(x)$;
- задается «потенциальный рацион» особи, который представляет собой показатель доступности ресурса, отражает внутривидовую конкуренцию и лимитирующее влияние процесса расселения;
- наконец, рассматриваются два режима поиска пищи:

- ◇ «зрячий облов» ($1 < r_m$) и
- ◇ «слепой рыск» ($1 > r_m$).

Эти гипотезы позволяют построить модель потенциальной эффективности и оценить размер m -системы при оптимизации ряда ее параметров: максимизация вероятности целостности m -системы, минимаксная защита от губительных воздействий среды (взаимодействие «хищник — m -система»), оптимизация потребления m -системой агрегированных в среде ресурсов.

Принцип конкурентного исключения Гаузе: два вида не могут существовать в одной и той же экологической нише, если их экологические потребности совпадают. Данный принцип был сформулирован и экспериментально доказан на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) в 1934 г. Г.Ф. Гаузе (см.: Гиляров, 1990; Розенберг и др., 1999; Гаузе, 2002).

В терминах теории потенциальной эффективности сложных систем (Флейшман, 1971, 1982) принцип конкурентного исключения Гаузе формализуется следующим образом. Рассмотрим конфликтную ситуацию между системами A и B ; конфликт сводится к борьбе за некоторый важный для систем ресурс, имеющийся в ограниченном количестве $K = const$. До начала борьбы это количество ресурсов распределено между системами следующим образом: система A имеет K_A ресурсов, а система B имеет $K_B = 1 - K_A$ ресурсов. Борьба ведется отдельными «схватками» за некоторую порцию ресурсов в последовательные и дискретные моменты времени $(1, 2, \dots, t, \dots)$.

Системы A и B имеют совокупность возможных «действий», соответственно, $X = \{x\}$ и $Y = \{y\}$; на каждой паре действий (x, y) определена некоторая функция выигрыша $M(x, y)$, означающая порцию ресурса, переходящего к системе A , если системы A и B выбрали действия x и y соответственно; естественно, что система B «получает» $-M(x, y)$ ресурсов (иными словами, B теряет эту долю ресурсов). Предполагается также, что $|M(x, y)| < \min(K_A, K_B)$, то есть при каждой «схватке» разыгрывается лишь малая доля ресурса. Борьба во времени не ограничена и заканчивается полным истощением первоначального количества ресурсов (K_A или K_B) у одной из систем, что и позволяет рассматривать эту ситуацию как интерпретацию принципа конкурентного исключения Гаузе.

Действия из наборов $X = \{x\}$ и $Y = \{y\}$ системы A и B выбирают случайно, что позволяет, в общем случае, рассматривать не сами действия x и y , а вероятности их использования $p_A(x)$ и $p_B(y)$ системами A и B соответственно. В этом случае оптимальными (цель C) будут такие стратегии систем A_C и B_C , при которых

$$\max_{x \in X} \min_{y \in Y} M(x, y) = c_*, \quad \min_{y \in Y} \max_{x \in X} M(x, y) = c^*, \quad c_* \leq c^*$$

Смысл этих соотношений состоит в том, что при любой стратегии y системы B_C система A_C получит выигрыш не меньше величины

$$\min_{y \in Y} M(x, y).$$

При этом система A_C может выбирать любую стратегию x . Если для некоторых стратегий x_0 и y_0 имеем $c = c^*$, то стратегию (x_0, y_0) называют оптимальной, и оптимальное количество ресурса, которое может быть получено в этом случае, будет $M(x_0, y_0) = C_C$. Оптимальными, в этом случае, будут и вероятности $p_A^0 = p_A(x_0)$ и $p_B^0 = p_B(y_0)$.

Фиксированное значение ресурса K может быть «выиграно системой» A_C (или B_C) с вероятностью близкой к единице за случайное время t , то есть $K \cong t \cdot C_C$. Таким образом, в терминологии (u, v) -обмена можно считать, что за приобретение некоторого количества ресурсов системы «расплачиваются» некоторым средним интервалом времени своего существования, и мы вправе говорить о (t, K) -обмене и решать вопрос о потенциально-эффективном (t, K_0) -обмене. Другими словами, какое при фиксированном среднем времени борьбы t_0 максимальное количество ресурса K_0 почти достоверно может выиграть одна из систем?

Ответ на этот вопрос получен Б.С. Флейшманом (1971): потенциально-эффективный (t, K_0) -обмен имеет место при:

$$K_0 = t_0 \cdot C_C = t_0 \cdot \max_{p_A} \min_{p_B} \left\{ \sum_{x \in X} \sum_{y \in Y} M(x, y) p_A(x) p_B(y) \right\}.$$

При этом вероятность «разорения» одной из систем (конкурентного исключения) в зависимости от времени t оценивается:

$$PC(t) \begin{cases} \leq 1 - 2^{-kt + O(\log t)} & \text{при } K_0 < |H_C| \cdot t, \text{ вытесняется } A_C \\ > 2^{-kt + O(\log t)} & \text{при } K_0 > |H_C| \cdot t, \text{ вытесняется } B_C \end{cases}$$

где

$$k = \Theta_1 \cdot \log(\Theta_1/p) + (1 - \Theta_1) \cdot \log[(1 - \Theta_1)/(1 - p)],$$

$$0 \leq \Theta_1 = (K_0/t - a)/(1 - a) \leq 1,$$

где для конкурентно равноценных видов $M(x, y) = M(y, x)$ оптимальные стратегии являются равномерными распределениями с вероятностью $p = 0,5$, a — любое число, отличное от 1, H_C — математическое ожидание $M(x, y)$ при про-

извольных стратегиях; $H_C = (a+1)/2$ (для дискретной бинарной игры); C_C — как уже отмечалось выше, математическое ожидание $M(x, y)$ при оптимальных в минимаксном смысле стратегиях. Условия вытеснения A_C и B_C будут, соответственно:

$$C_C < H_C < 0 \quad \text{и} \quad 0 < H_C < C_C.$$

Фундаментальная константа C_C (величина одношаговой игры в терминологии теории игр) при основном допущении, что $|M(x, y)| \ll \min(K_A, K_B)$, имеет смысл коэффициента линейной функции среднего накопления ресурсов от средней продолжительности игры соответствующей системы.

Законы системы «хищник–жертва» В. Вольтерра (Вольтерра, 1976). Рассмотрим биоценоз как сложную систему A , определяемую ее структурой $|A|$ и поведением \underline{A} , которая функционирует в системе-среде $B(|B|$ и $\underline{B})$. Пусть гибель особи биоценоза зависит от n случайных независимых событий (заморы, хищничество, паразитизм, естественная смертность, нехватка пищи и пр.) с вероятностью q_i (очевидно, что особь гибнет только от одной из причин — не может быть убита многократно). Б.С. Флейшманом было показано, что вероятность гибели особи

$$Q = \left\{ 1 + \left[\sum_{i=1}^n (q_i^{-1} - 1)^{-1} \right]^{-1} \right\}^{-1}.$$

Если $q_i = q = const$, то может быть получена следующая асимптотика изменения вероятности гибели особи:

$$Q(n) = \frac{1}{1 + (1-q)/nq} \begin{cases} 0, & \text{если } q \sim O(n^{-\gamma}), \gamma > 1 \\ const, & \text{если } q \sim const/n \\ 1, & \text{если } q \sim O(n^{-\gamma}), 0 < \gamma < 1 \end{cases}.$$

Таким образом, при неограниченном росте числа причин смертности для того, чтобы вероятность гибели стремилась к нулю, необходимо «уменьшать» вероятность гибели особи от одной причины существенно быстрее, чем $1/n(n^{-\gamma}, \gamma > 1)$. Вероятность гибели система (особь) может уменьшить только путем расходования каких-либо ресурсов. Отсюда следует, что для выживания системы необходимо воспроизводство ресурсов с более высокой скоростью, чем скорость прироста числа причин смертности. Этот факт, полученный из модели потенциальной эффективности, интерпретируется как *более быстрый рост численности жертвы по сравнению с хищником*.

Представляет интерес и такая интерпретация вероятности Q для $n = 2$:

$$Q(2) = (q_1 + q_2 - 2q_1q_2)/(1 - q_1q_2),$$

где q_1 — вероятность гибели особи от внутрибиотических причин (т.е. под воздействием системы), q_2 — вероятность гибели под воздействием факторов среды (системы B).

Модель нормального функционирования биоценоза. Рассмотрим биоценоз как сложную систему A , определяемую ее структурой $|A|$ и поведением \underline{A} , которая функционирует в системе-среде $B(|B| \text{ и } \underline{B})$. Будем считать, что «целью» такого биоценоза является нормальное функционирование на протяжении некоторого интервала времени $[0, t]$, где t может быть конечной, бесконечной или же случайной величиной. Функционирование биоценоза, как уже отмечалось, протекает в среде, в которой могут возникнуть события, представляющие угрозу его нормальному функционированию — будем называть их *катаклизмами*.

Условие нормального функционирования биоценоза на протяжении интервала времени $[0, t]$ состоит в осуществлении одного из двух следующих событий:

- случайная величина X — «время до наступления катаклизма» примет значение больше t ($X > t$), т.е. катаклизм на протяжении рассматриваемого интервала времени не наступит;
- случайная величина X примет значение больше того, которое примет случайная величина $Y + Z$ — «время, необходимое системе для распознавания и предотвращения катаклизма», и меньше $t - \{(Y + Z) < X < t\}$, т.е. система успеет подготовиться к наступлению катаклизма.

Тогда вероятность нормального функционирования биоценоза на протяжении рассматриваемого интервала времени имеет вид (Брусиловский, Розенберг, 1979):

$$P = P(X > t) + P\{(Y + Z) < X < t\}.$$

Пусть гибель особи биоценоза зависит от n случайных независимых событий (заморы, хищничество, паразитизм, естественная смертность, нехватка пищи и пр.) с вероятностью q_i (очевидно, что особь гибнет только от одной из причин — не может быть убита многократно). Как уже говорилось выше и было показано Б.С. Флейшманом (1982. С. 236), вероятность гибели особи будет

$$1 - P(X > t) = Q = \left\{ 1 + \left[\sum_{i=1}^n (q_i^{-1} - 1)^{-1} \right]^{-1} \right\}^{-1}.$$

Обозначим законы распределения случайных величин X и $(Y + Z)$, соответственно, $F_X(\tau)$ и $F_{Y+Z}(\tau)$. Тогда

$$P\{(Y + Z) < X < t\} = 1 - F_X(t) + \int_0^t F_{Y+Z}(\tau) dF_X(\tau).$$

При этом Z (время на предотвращение катаклизма) случайно только в силу случайной природы факторов, действующих на время подготовки. Учитывая это соотношение, q_i раскрываются в рамках нашей модели следующим образом:

$$q_i = 1 - p_i = F_{X_i}(t) - \int_0^t F_{Y_i+Z_i}(\tau) dF_{X_i}(\tau),$$

где X_i, Y_i, Z_i имеют прежний смысл применительно к i -й катастрофе, причем все они — независимы между собой. Задача предотвращения катастроф как вероятностная «задача успевания» была сформулирована П.М. Брусиловским (1975). Задавая различные законы функциям распределения $F_{X_i}(t)$ и $F_{Y_i+Z_i}(t)$, можно синтезировать некоторые «индексы климатической адаптации» для ранжирования экосистем по оси их устойчивости (Брусиловский, Розенберг, 1979).

Данная модель может иметь и такую интерпретацию. Р. Уиттекер (1980) различает пять типов климатического сообщества (относительно длительно стабильных состояний экосистем) в зависимости от их устойчивости, которая является, фактически, функцией двух основных показателей: времени генерации доминантов (Z) и продолжительности циклов резких изменений условий среды (X):

- акклиматическое сообщество ($Z > X$) — флуктуации среды беспрестанно, устойчивые сообщества неотличимы от серийных (неустойчивые сообщества, находящиеся постоянно в процессе развития; например, сообщества фитопланктона);
- циклоклиматическое сообщество ($Z \cong X$) — климатические сообщества также неотличимы от серийных (например, сообщества однолетников в пустыне);
- катаклиматическое сообщество ($Z < X$) — в большей или меньшей степени различимые климатические сообщества (восстановление растительности после пожаров, заносов и т.д.);
- суперклиматическое сообщество ($Z \ll X$) — климатические сообщества неотличимы от серийных, биомасса сообществ низка, изменения среды незначительны (скорее, стрессы, а не катаклизмы; например, экосистемы тундры);
- еуклиматическое сообщество ($Z < X$) — классический климатический тип, климатические сообщества хорошо отличимы от серийных, биомасса высока (сукцессии, приводящие к климатической лесной растительности).

Для четырех типов климатического сообщества (исключая акклиматическое), если считать параметры X и Z случайными величинами, то вероятность достижения климатического состояния будет описываться аналогичной, рассмотренной выше, моделью:

$$P(Z < X) = 1 - F_X(t) + \int_0^t F_Z(\tau) dF_X(\tau). \quad (1)$$

Пусть X_i — время до возникновения катаклизма по i -й причине ($i = 1, n$). Величины X_i являются случайными (это обусловлено случайным характером функционирования внешней среды); предположим их независимость друг от дру-

га и подчиненность одному и тому же закону распределения $F_Z(\tau)$. Время до существенного изменения условий внешней среды

$$X = \min\{X_1, X_2, \dots, X_n\}.$$

На практике время до наступления каждого из возможных для экосистемы катаклизмов больше некоторой величины Θ , так что $P(X_i < \Theta) = F_{X_i}(\Theta) = 0$, но для некоторого $h > 0$ $F_{X_i}(\Theta + h) > 0$. Пусть при малых h справедливо равенство:

$$F_{X_i}(\Theta + h) = (c + \varepsilon_h)h^\alpha,$$

где c и α — некоторые постоянные, $\varepsilon_h \rightarrow 0$ при $h \rightarrow 0$. Это равенство накладывает ограничения на поведение функции $F_{X_i}(\tau)$ лишь в h -окрестности точки Θ ; в остальном эта функция может быть совершенно произвольной. Данное предположение справедливо для широкого класса функций распределения, плавно изменяющихся вблизи своего нулевого значения.

При достаточно большом n и выполнении последнего равенства случайная величина X подчиняется закону распределения Вейбулла (распределение третьего типа для крайних членов последовательности независимых величин):

$$F_x(\tau) = \begin{cases} 1 - \exp\left\{-\left[(\tau - \Theta)/(\tau - \tau_0)\right]^{-\alpha}\right\}, & \tau \geq \Theta \\ 0, & \tau < \Theta \end{cases} \quad (2)$$

где τ_0 — время, в течение которого вероятность существенного изменения состояния среды равна $F_x(\tau_0) = 1 - e^{-1} = 0,63212$.

Параметры Θ , α , τ_0 , которые определяют вероятность существенного изменения состояния внешней среды, могут быть оценены путем компьютерной имитации функционирования экосистемы по специальной методике (Гумбель, 1965). Значение параметра Θ определяет границу интервала $[0, \Theta]$, на протяжении которого катаклизмы не происходят с вероятностью равной единице.

Возможно следующим образом схематизировать процесс генерации доминантов. Пусть $B(t)$ — удельная биомасса доминирующего вида в момент времени t . Для простоты допустим, что $B(t_0) = 1$. Будем считать, что прирост биомассы за некоторый малый промежуток времени $\Delta t = t_{i+1} - t_i$ пропорционален достигнутой биомассе:

$$B(t_{i+1}) - B(t_i) = \xi_i B(t_i),$$

где ξ_i — случайная величина, независимая от остальных ξ_j и от величин $B(t_i)$. Тогда

$$\sum_{i=0}^m \xi_i = \sum_{i=0}^m [B(t_{i+1}) - B(t_i)] / B(t_i) \approx \int_{t(0)}^{t(m+1)} dB/B.$$

Обозначив t_{m+1} через t и учитывая, что $t = m\Delta t$, получим:

$$\ln B(t) = \eta_m = \sum_{i=0}^m \xi_i,$$

так как по предположению $B(t_0) = 1$ и $\ln B(t_0) = 0$. При достаточно большом m в силу центральной предельной теоремы теории вероятностей случайная величина η_m распределена асимптотически нормально. Подобная схема возникновения логарифмически нормального распределения была подробно описана (Karpeyn, 1903).

Будем считать, что генерация доминантного вида происходит только тогда, когда удельная биомасса $B(t)$ превысит некоторый порог B_0 . Случайная величина Z — время генерации доминантного вида — примет значение меньше t , если при некотором $\tau \sim [0, t]$ осуществится случайное событие ($B(\tau) > B_0$), или, что одно и то же, событие ($\ln B(\tau) > \ln B_0$), или, что одно и то же, событие ($\eta_Q > q$), где Q — некоторая случайная величина (количество слагаемых, приводящих к первому переходу суммы)

$$\sum_{i=0}^q \xi_i$$

через порог $q = \ln B_0$. Поэтому

$$P(Z < t) = P\{B(\tau) > B_0\} = P\{\ln B(\tau) > \ln B_0\} = P\{\eta_Q > q\} = P\{q > m\}. \quad (3)$$

Случайная величина Q (а следовательно, и Z) асимптотически подчиняется закону распределения Вальда (Башаринов, Флейшман, 1962; Крапивин, 1965). Используя соотношения (1), (2) и (3), можно легко построить оценку для вероятности $P(Z < X)$, которую можно рассматривать как своеобразный индекс климатической адаптации растительного сообщества и использовать его для ранжирования экосистем по оси их устойчивости к катаклизмам.

В концепции устойчивости популяций (Гиляров, 1990; Розенберг и др., 1999) различают два основных подхода — *регуляционизм* (относительно стабильные популяции контролируются, в основном, зависимыми от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности) и *стохастизм* (базируется на другой гипотезе: считается, что «равновесный уровень численности» — это артефакт усреднения за длительный срок). Во втором случае популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций.

Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами (в нашем случае — вероятностью $P(Y + Z < X)$); сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика — биотическими (как правило, зависящими от плотности; Гиляров, 1990).

Рассмотренная модель потенциальной эффективности вполне соответствует представлениям стохастизма при описании структуры и динамики популяций.

Заключение. Начиная с классических работ А. Лотки (A. Lotka), В. Вольтерра (V. Volterra), А.Н. Колмогорова, В.А. Костицына и др., в математической экологии сформировалось направление (вольтерровская математическая теория конкуренции, ВМТК), в основе которого лежат представления о примате характера взаимодействия между популяциями и уравнения вольтерровского вида. Современное состояние изученности моделей ВМТК и их приложение к задачам экологии было основным предметом рассмотрения этого раздела. При этом следует подчеркнуть:

- ♦ изученность условий устойчивости, определяемой только характером взаимодействий конкурирующих популяций;

- ♦ пределы перекрывания экологических ниш;

- ♦ известную абстрактность всех этих построений;

- ♦ полезность ВМТК для развития самой математической экологии.

Среди недостатков ВМТК называют:

- ♦ наиболее часто используемый линейный вид функции конкуренции;

- ♦ слабую экологическую обусловленность вводимых в модели нелинейных эффектов;

- ♦ отсутствие гарантий, что при изменении внешних условий вид функции конкуренции не изменится (более того, было показано, что в результате совместной динамики сообщества и среды может меняться не только интенсивность, но и знак взаимодействий одних и тех же видов; Дегерменджи, Терсков, 1984);

- ♦ наконец, основная причина разного рода несоответствий в ВМТК связана с отрывом рассматриваемых сообществ от динамических процессов внешней среды (иными словами, ВМТК описывает феномены абстрактных биоценозов).

Новый теоретический подход (математическая теория трофической конкуренции, МТТК) стал развиваться с конца 60-х — начала 70-х годов в работах Р. Мак-Артура и И.А. Полетаева (Абросов, Боголюбов, 1988; Боголюбов, 1989). В основу МТТК положен принцип Либиха, и, следовательно, предполагается, что скорость роста популяции лимитируется концентрацией некоторого элемента питания в среде. При этом подчеркивается, что «...лимитирование некоторым ресурсом скорости роста и возобновления популяции не исключает потребления остальных ресурсов, необходимых для жизнедеятельности особей» (Боголюбов, 1989. С. 7]. Пространственное перераспределение особей и популяций приводит к потере устойчивости точечных моделей, однако при этом возможно возникновение устойчивости особого рода — пространственно равновесных структур.

Особенностью МТТК, выгодно отличающей ее от ВМТК, является возможность постановки параллельных экспериментов для проверки теоретических выводов (путем изменения внешних условий). Недостаток — предположение о том, что параметры экосистем считаются равномерно распределенными по простран-

ству и поэтому для их описания достаточно построения точечных моделей. Естественно, что это большая идеализация; можно описать как минимум еще один механизм, оказывающий в ряде случаев существенное влияние на разногодичные изменения в сообществах и связанный с их пространственным распределением — механизм миграции. Пространственное перераспределение особей и популяций приводит к потере устойчивости точечных моделей, однако при этом возможно возникновение устойчивости особого рода — пространственно равновесных структур. Анализ подобных моделей, число которых в настоящее время также начинает резко возрастать, — это предмет специального обсуждения.

Естественно, следует еще раз подчеркнуть и **высокую работоспособность моделей теории потенциальной эффективности сложных систем (ТПЭСС)**, которые позволяют получить вероятностные оценки ограничений в развитии экосистем. Особенностью ТПЭСС является единая форма выражения ее законов. Системология для построения теории сложных систем использует дедуктивный подход (движение от общего к частному), опирающийся на три основных принципа (Розенберг, 1984, 2000, 2003). В соответствии с **первым принципом** (формирования законов) постулируются осуществимые модели, из которых в виде теорем выводятся законы сложных систем. **Второй принцип** (рекуррентного объяснения) задает вывод свойств систем данного уровня исходя из постулируемых свойств элементов — систем непосредственно нижестоящего уровня и связей между ними. **Третий принцип** (минимаксного построения моделей) указывает, что теория должна состоять из простых моделей систем, каждая из которых хотя бы в минимальной (min) степени отражает нарастающий (max) уровень сложности поведения систем. Иными словами, рекомендуется строить простые модели сложных систем, структура и поведение которых оптимальны в некотором смысле. Эти модели и будут выполнять роль законов ТПЭСС.

Любые модели как некоторые абстрактные и упрощенные отражения моделируемых объектов характеризуются реалистичностью, точностью и общностью (Розенберг, 1984). Реалистичность рассмотренных моделей подтверждается существующими экологическими представлениями и качественным соответствием модельных траекторий реальной динамике популяций и сообществ. Что касается точности и общности моделей, то эти два критерия в рамках системологии (теории сложных систем) связаны обратной зависимостью — принцип несовместимости простоты и точности описания сложных систем. Аналитические модели, как правило, строятся по незначительному числу обобщенных переменных, и потому трудно ожидать, что все количественные черты модели будут соответствовать динамике моделируемой экосистемы. Выбор тех или иных переменных для построения модели должен определяться, в первую очередь, целями моделирования. Неизбежные и многочисленные упрощения при построении объяснительных аналитических моделей крайне неутешительно наблюдать практикам фитоценологам и экологам. Однако при анализе таких моделей следует четко отдавать себе отчет в том, для каких целей эти модели построены. Э. Пилу (Pielou, 1977) формулирует три главных мотива построения аналитических моделей в экологии:

- ◆ исследование более или менее правдоподобных предположений и гипотез о характере роста отдельных популяций и сообществ видов;
- ◆ исследование совместимости этих гипотез с наблюдаемым поведением реальных систем в природе;
- ◆ качественное прогнозирование изменений естественных сообществ при различных режимах воздействия на них.

Для решения всех этих задач большая часть допускаемых упрощений выглядит оправданной, и аналитические модели в форме моделей потенциальной эффективности по праву претендуют на роль объяснительной математической теории в экологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.* Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 333 с.
- Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
- Башаринов А.Е., Флейшман Б.С.* Методы статистического последовательного анализа и их приложения. М.: Сов. радио, 1962. 350 с.
- Боголюбов А.Г.* О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биол. науки. 1989. № 11. С. 5–18.
- Брусилловский П.М.* О вероятности выживания системы, готовящейся к наступлению катастроф // Модели организации, управления и методы их исследования. Уфа: Изд-во БГУ, 1975. С. 17–26.
- Брусилловский П.М., Розенберг Г.С.* Вероятностные модели предотвращения катаклизмов: Препринт Института биологии БФАН СССР. Уфа: БФАН СССР, 1979. 28 с.
- Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 286 с.
- Гаузе Г.Ф.* Борьба за существование. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исслед., 2002. 160 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гиляров А.М.* Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. 1998. № 3. С. 73–82.
- Гумбель Э.* Статистика экстремальных значений. М.: Мир, 1965. 287 с.
- Дегерменджи А.Г., Терсков И.А.* Новый способ классификации взаимодействий в смешанных культурах // Докл. АН СССР. 1984. Т. 226, № 3. С. 746–749.
- Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений / Учебно-методическое пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 96 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск, ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Крапивин В.Ф.* Таблицы распределения Вальда. М.: Наука, 1965. 183 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.* Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 40–51.
- Логофет Д.О., Свирижев Ю.М.* Устойчивость в моделях взаимодействующих популяций // Проблемы кибернетики. 1976. Вып. 32. С. 132–140.
- Налимов В.В.* Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 207 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 256 с.
- Розенберг Г.С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические проблемы гомеостаза в биогеоценозе. Уфа: БФАН СССР, 1986. С. 120–130.
- Розенберг Г.С.* Модели потенциальной эффективности сложных систем как инструмент анализа экологических феноменов // Проблемы управления и моделирования в сложных системах. Труды международной конференции. Самара: СНЦ РАН, 1999. С. 333–338.
- Розенберг Г.С.* Методы моделирования колебательных процессов в экосистемах // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. С. 55–88.

- Розенберг Г.С.** О моделях потенциальной эффективности экологических систем // Изв. СамНЦ РАН. 2003. Спец. вып. «Проблемы современной экологии». Вып. 1. С. 34–43.
- Розенберг Г.С.** Потенциальная эффективность в моделировании структуры и динамики популяций // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара (Н. Новгород, 11–15 апреля 2005 г.). Н. Новгород: ННГУ, 2005а. С. 348–351.
- Розенберг Г.С.** Потенциально эффективные модели структуры и динамики популяций // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005б. С. 173–180.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Сульдмиров Г.К.** Экологические проблемы города Тольятти. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1995. 222 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара: СамНЦ РАН, 1999. 396 с.
- Свирижев Ю.М.** Вито Вольтерра и современная математическая экология // Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. С. 246–286.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Флейшман Б.С.** Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. М.: Сов. радио, 1971. 224 с.
- Флейшман Б.С.** Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Фролов Ю.П., Розенберг Г.С.** Управление биологическими системами. Надорганизменный уровень. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2002. 192 с.
- Эшби У.Р.** Несколько замечаний // Общая теория систем. М.: Мир, 1966. С. 171–178.
- Grimm V.** Mathematical models and understanding in ecology // Ecol. Model., 1994. V. 75/76. P. 641–651.
- Harper J.L.** Population Biology of Plants. London et al.: Acad. Press, 1977. – 892 p.
- Karpeyn J.C.** Skew Frequency Curves in Biology and Statistics. Gromingen, 1903. 312 p.
- Pielou E.C.** Population and Community Ecology: Principles and Methods. New York: Gordon and Breach, 1974. 424 p.
- Pielou E.C.** Mathematical Ecology. New York: Wiley, 1977. 383 p.
- Pielou E.C.** The usefulness of ecological models: a stock-taking // Q. Rev. Biol., 1981. V. 56. P. 17–31.
- Simberloff D.** The sick science of ecology: symptoms, diagnosis and prescription // Eidema, 1981. V. I. P. 49–54.
- The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940.** A Collection of Works by Volterra, Kossitzin, Lotka and Kolmogoroff. / Eds. Scudo F.M., Ziegler J.R. Berlin; N.Y.: Springer Verlag, 1978. 420 p.
- Yodzis P.** Theoretical Ecology. N.Y.: Harper & Row, 1989. 388 p.