

УДК 597—152.6

ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

В. А. Абакумов

Термин «популяция» впервые был предложен в 1903 г. выдающимся датским биологом В. Л. Йоганнсенем для обозначения совокупности особей одного вида неоднородной в генетическом отношении (Йоганнсен, 1935). И в наши дни в таком значении этот термин продолжает использоваться многими исследователями (Li, 1955, Haldane, 1959 и др.). Так, А. Мюнтцинг (1963) определяет популяцию как совокупность некоторого числа индивидов данного вида, принадлежащих к различным биотипам.

Однако постепенно наряду с этим утвердилось и иное понятие популяции как совокупности особей изолированной от соседних популяций и составляющей отдельную, потенциально скрещивающуюся единицу (Allee, 1931; Lissner, 1934; Allee, Emerson, Park O., Park Th, Schmidt, 1950; Майр, 1947, Завадский¹, 1952, 1967; Гиляров, 1954, 1959; Йогансен, 1959; Наумов, 1955; Арнольди, 1957; Odum, 1959; Ford, 1963; grant, 1964; Тимофеев-Ресовский, 1964 и др.). Четко это понятие популяции сформулировано, например, у В. А. Яблокова (1966), имеющего популяцией группу индивидуумов, внутри которой осуществляется панмиксия и которая на протяжении жизни более чем одного поколения генетически изолирована от других подобных групп. Г. Н. Монастырский (1952) под популяцией подразумевает стадо, занимающее определенный ареал как нагульный так и нерестовый. Некоторые авторы под популяцией понимают совокупность всех особей расы, подвида, вида и т. п. Так, Н. В. Лебедев (1967) пишет: «...искусственное дробление популяции подвида на многочисленные расы объясняется, на мой взгляд тем, что сама популяция настоящей расы не является биологически и морфологически гомогенной».

В настоящей работе популяция понимается как структурный элемент биогеоценоза выполняющий определенную регулирующую биогеоценозом функцию, организованный из группы индивидуумов одного вида, внутри которой осуществляется панмиксия и, которая в той или иной степени территориально или биологически изолирована от других подобных ей групп того же вида. Исходя из этого определения, популяция может быть рассмотрена как сложная система с присущей ей качественной определенностью, а также со стороны образующих

¹ В капитальном труде К. М. Завадского (1968), вышедшем в свет уже после того, как статья была подготовлена к печати, популяция определяется как относительно обособленное поселение, способное устойчиво, длительное время воспроизводиться в пределах освоенной территории и эволюировать.

ее структурных элементов, и, наконец, как структурный элемент более сложной системы. В этой статье мы ставим перед собой задачу рассмотреть лишь некоторые вопросы, связанные с временной структурой популяции.

Изучая структуру половозрелой части популяции, Г. Н. Монастырский (1940, 1949, 1952) выделил три типа «нерестовых популяций». Классификация популяций Г. Н. Монастырского основана на количественных соотношениях в нерестовом стаде пополнения (особи, размножающиеся первый раз в жизни) и остатка (особи, размножающиеся уже не первый раз). К первому типу Г. Н. Монастырский относит наиболее простые нерестовые популяции, представляющие собой пополнение в чистом виде, ко второму типу — нерестовые популяции, представленные не только пополнением, но и остатком, величина которого всегда меньше пополнения, к третьему типу — нерестовые популяции, в которых остаток всегда многочисленнее пополнения.

П. А. Дрягин (1953), а несколько позднее и В. Н. Майский (1953), указывали, что классификация, предложенная Г. Н. Монастырским, соответствует ранее принятой, различающей виды моноциклические, нерестовые популяции которых состоят из пополнения и не имеют остатка (первый тип по Г. Н. Монастырскому), полициклические, нерестовые популяции которых включают почти одинаковое число возрастных групп как в остатке, так и в пополнении, или даже с преобладанием их в остатке (третий тип по Г. Н. Монастырскому) и, наконец, переходная группа видов, нерестовые популяции коих состоят в основном из пополнения и очень малого остатка (второй тип по Г. Н. Монастырскому).

При более подробном изучении структуры популяций многие исследователи (Майский, 1953; Лапин, 1961; Никольский, 1965) сделали вывод о том, что классификация Г. Н. Монастырского чрезмерно формальна, так как тип популяции, определяющий по Г. Н. Монастырскому постоянство соотношения пополнения и остатка, неполно и неточно отражает структуру популяций. В. Н. Майский продемонстрировал на примере тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* (Nordman) и хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linné), что в разные годы в одних и тех же популяциях соотношение остатка и пополнения может быть весьма различным. Так, по данным А. А. Майоровой¹, в нерестовом стаде хамсы Черного моря в 1949, 1951 и 1952 гг. пополнение составляло от 79 до 95% общей численности нерестовой популяции, тогда как в 1950 г. — только 31%, а, по данным Р. М. Павловской (1963), с 1952 по 1962 г. пополнение составляло от 26 до 97%. Г. Н. Никольский (1965) показал, что границы условны не только между популяциями второго и третьего типов, но и между популяциями первого и второго типов: у атлантического лосося *Salmo salar* (Linné) бывают случаи стопроцентной гибели производителей. Условность типов нерестовых популяций Г. Н. Монастырского особенно четко была выявлена Ю. Е. Лапиным (1961), успешно применившим метод математического моделирования.

В предыдущей работе (Абакумов, 1969) было отмечено, что частота поколений является характерной особенностью вида, позволяющей судить о состоянии популяции в различные периоды ее существования. По частоте поколений различаются популяции моночастотные, в которых особи воспроизводят потомство в одном и том же возрасте и притом один единственный раз в своей жизни. (например, роды

¹ Цитировано по В. Н. Майскому (1953).

Aphya и *Pomatoschistus* из подсемейства собственно бычков, род *Ventrophilus* из подсемейства пуголовок); поличастотные с однократным актом воспроизводства, в которых особи воспроизводят потомство в различном возрасте, но один раз в своей жизни (например, дальневосточные лососи — род *Oncorhynchus*); поличастотные с многократными актами воспроизводства первого типа, в которых особи воспроизводят потомство не один раз в своей жизни, но первый акт воспроизводства (основной тон) у всех особей происходит в одном и том же возрасте (например, хамса, трехиглая колюшка — *Gasterosteus aculeatus* L.) и поличастотные с многократными актами воспроизводства второго типа, в которых особи воспроизводят потомство не один раз в своей жизни и первый акт воспроизводства у различных особей происходит в различном возрасте (например, семейство осетровых *Acipenseridae*).

Названные типы популяций в основном охватывают популяции рыб, но принцип классификации популяций по частоте поколений, разумеется, в полной мере применим и к другим организмам и в том числе к организмам, размножающимся делением, почкованием, спорообразованием, партеногенетически и с таким сложным чередованием поколений, как это наблюдается, например, у тли — *Aphidae*.

Нам представляется, что классификация популяций по частоте поколений более полно учитывает важнейшие особенности популяций, чем классификация Г. Н. Монастырского, поскольку смена поколений является фундаментальным свойством любой популяции. Какие бы временные изменения не происходили в структуре популяции под влиянием тех или иных факторов среды (например, промысла) поличастотные популяции будут всегда оставаться потенциально поличастотными, а моночастотные — потенциально моночастотными, если при этом не происходит существенных изменений генетической структуры популяции, которые в некоторых случаях могут привести к переходу популяции в другой тип. Однако классификация Г. Н. Монастырского и классификация популяции по частоте поколений не исключают, а дополняют друг друга как построенные на различных принципах.

В. И. Вернадский (1965) указывал, что именно смена поколений дает природную меру времени, свою, отличную для каждого организма. Моночастотные популяции обладают наиболее простой временной структурой, и прежде всего те из них, которые в каждый данный момент состоят из одной генерации. Одним из путей усложнения временной структуры моночастотных популяций является увеличение числа сосуществующих разновозрастных генераций. Усложнение временной структуры моночастотных популяций может быть связано и с порционностью икрметания, и с растянутостью нерестового периода, что находит отражение в «размывчатых» спектрах частот поколений. У рыб с одновременным икрметанием нерестовые периоды могут быть не менее продолжительными, чем у рыб с порционным икрметанием, однако достигается это при помощи различных механизмов: у первых — в результате неодновременного перехода самок из IV стадии зрелости в V стадию зрелости, а у вторых — путем выметывания нескольких порций икры всеми самками, составляющими всю нерестовую часть популяции (Кошелев, 1965).

Графически временную структуру моночастотной популяции, состоящей в каждый данный момент из одной генерации, можно представить хронограммой в виде сложного вектора, а временную структуру моночастотной популяции, состоящей одновременно из двух или более генераций, как и временную структуру поличастотных популяций, — в виде сложной хронограммы, представляющей собой систему парал-

лельных сложных векторов, отнесенных к общей координате (рис. 1). Подобного рода хронограммы применялись Ю. А. Урманцевым и Ю. П. Трусовым (1961) в общей теории времени и позднее нами (Абакумов, 1964а) при сопоставлении временной структуры онтогенезов европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Linné) и европейской ручьевой миноги *Lampetra planeri* (Bloch). Ю. А. Урманцев и Ю. П. Трусов, следуя за В. И. Вернадским (1932, 1939) и А. И. Опа-

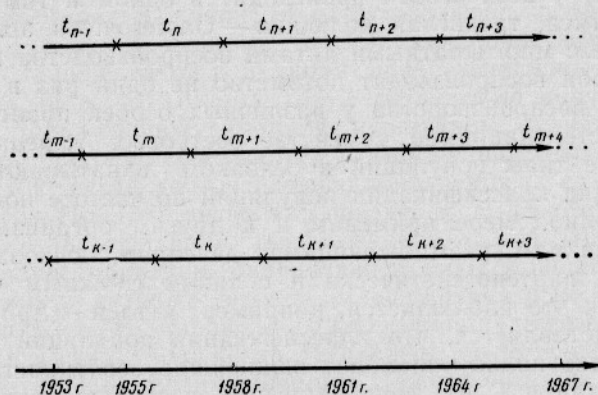


Рис. 1. Сложная хронограмма моночастотной популяции, состоящей в каждый данный момент из трех генераций (длина поколения t равна трем годам).

риным (1943, 1957)¹, предлагают время объекта на уровне его частей называть временной организованностью, рассматривая ее как функцию числа и характера времен частей.

В поличастотных популяциях усложнение временной структуры происходит как в направлении увеличения числа сосуществующих разновозрастных генераций, так и в направлении увеличения разнообразия длин поколений, т. е. в направлении усложнения спектра частот поколений. В поличастотных популяциях с многократными актами воспроизводства продолжительность жизненного цикла генерации значительно превосходит среднюю длину поколений. Наибольшей сложностью отличается временная структура поличастотных популяций с многократными актами воспроизводства второго типа, в которых самцы и самки созревают в различном возрасте, как, например, у севанской храмули — когака [*Varicorhinus capoëta sevangi* (Filippi)]. Самки севанской храмули становятся половозрелыми не ранее чем на 9-м году жизни, на 10-м году половозрелые самки составляют около 23%, на 13-м году около 3% всех самок этого возраста еще встречаются неполовозрелыми и только к 14 годам созревают все самки. Самцы севанской храмули созревают на много раньше самок. Некоторые из них достигают половой зрелости уже на 4-м году жизни, на 5-м году половозрелых самцов встречается около 30% от всех самцов этого возраста, а на 6-м году — около 50%. В 11-летнем возрасте все самцы севанской храмули половозрелые (Владимиров, 1940).

Факторы, оказывающие влияние на численность популяции, элиминируя некоторую ее часть, обладают по отношению к этой популяции определенным спектром поглощения. Факторы, характеризующиеся

¹ В. И. Вернадский и А. И. Опарин, в частности, придерживались убеждения, что пространственная организованность живых организмов отстает на второй план перед их временной организованностью.

спектром поглощения в области низких частот (например, промысел, селективно отбирающий в популяциях более крупных рыб старших возрастных групп) могут привести не только к увеличению средней частоты поколений, но и к упрощению временной структуры популяции, исключая из нее линии с наибольшей длиной поколений.

Рассмотрение временной структуры популяции неизбежно приводит к вопросу о популяционном времени. Популяционное время можно рассматривать как бы слагающимся из индивидуальных времен родословных линий в популяции, средняя длина поколений в которых совпадает с общей средней длиной поколений в этой популяции. Такие родословные линии по сравнению с другими являются как бы «привилегированными», так как связаны с системами отсчета, позволяющими более просто представить биологические процессы в данной популяции, чем системы отсчета, с которыми связаны родословные линии со средней длиной поколений не равной общей средней длине поколений в популяции. Таким образом, определение популяционного времени зависит от определения средней длины поколений в популяции. Сказанное естественно не противоречит постулату об относительности (Абакумов, 1969).

В процессе жизни генераций и смены поколений происходит реализация неопределенности¹, характеризующей организмы того или иного вида, в результате чего неопределенность организма как бы переходит в негэнтропию организма и продуктов его деятельности в самом широком смысле этого слова; при этом, по-видимому, проявляется самый общий закон сохранения — закон сохранения неопределенности — негэнтропии². Процесс реализации неопределенности протекает в пространстве — времени — вероятности (пятимерное многообразие).

Анализ временной структуры популяций позволяет говорить о диспропорциональности единого пятимерного многообразия (пространство — время — вероятность), выражающейся, в частности, сменой поколений. С этой точки зрения замечательное утверждение Гёте: «Leben ist die schönste Erfindung der Natur und der Tod ist ihr Kunstgriff Viel Leben zu haben» — представляется бесспорным в своей первой части, но ошибочным во второй («искусственное средство»). Как известно, понятие диспропорциональности пространства впервые было введено ботаником В. Н. Хитрово (1912) и в дальнейшем развито Б. Л. Личковым (1960) на основе идей о состоянии пространства Пьера Кюри (М. Curie, 1924) и В. И. Вернадского (1940, 1943). Орга-

¹ В предыдущих работах (Абакумов, 1969 а, б) все возможные для организма того или иного вида жизненные пути, начиная от зарождения и гибели в момент зарождения и кончая гибелью в физиологически предельном для него возрасте, рассматривались нами как полная схема событий $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$, каждое из которых имеет некоторую вероятность наступления: $P_1, P_2, P_3, \dots, P_n$. В таком случае конечная схема

$$\begin{matrix} A_1, A_2, A_3, \dots, A_n \\ P_1, P_2, P_3, \dots, P_n \end{matrix}$$

описывает состояние неопределенности организма, мерой которой служит энтропия поля A :

$$H(A) = - \sum_{i=1}^n P(A_i) \log_2 P(A_i).$$

² Если Ю. П. Сырников (1966) прав в том, что следует различать энтропию «физическую» и «математическую», то также следует различать и негэнтропию «физическую» и «математическую».

низму и популяции отвечают различные состояния пространства — времени — вероятности, уже поэтому простые аналогии между ними теряют свою ценность и становятся ошибочными.

Изложенное выше касалось в основном временной макроструктуры популяции. Временная микроструктура популяции связана с тем, что организмы каждого поколения в процессе онтогенеза проходят различные фазы, периоды, этапы и стадии развития. «Индивидуальное время пшеницы («длина» вегетационного периода) — пишут Ю. А. Урманцев, и Ю. П. Трусов (1961), рассматривая свойства времени, — рав-

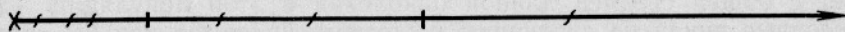


Рис. 2. Временная структура онтогенеза:
┆ — границы этапов; | — границы периодов.

но сумме времен ее фаз: зерна, прорастания, растения с одним, двумя, тремя листочками, кущения, стеблевания, колошения, цветения, молочной и восковой спелости, полной зрелости».

Анализ временной микроструктуры популяций осложняется большими разногласиями в номенклатуре ступеней онтогенеза. Важные шаги по унификации номенклатуры ступеней онтогенеза костистых рыб (Teleostei) были предприняты Т. С. Рассом (1946). В этом отношении большое значение имеют работы по овогенезу рыб В. М. Наумова (1956).

С. Г. Крыжановским (1956) была предложена система понятий, в основных чертах принятая многими ихтиологами. Согласно этой системе в онтогенезе различаются стадии, этапы и периоды. Стадиями именуется отдельные «моменты» развития, стадия двух blastomerov; этапами — интервалы развития, создаваемые чередованием последовательных стадий развития и характеризующиеся специфическими биологическими качествами, например, этап развития зародыша от конца гастрюляции до начала пульсации сердца, периодами — более длительные, чем этапы, интервалы развития, объединяющие несколько последовательных этапов развития, характеризующиеся общими биологическими качествами, например, период развития за счет желтка. Сообразно с этой схемой временную структуру онтогенеза, можно выразить графически хронограммой в виде сложного вектора (рис. 2).

Некоторые исследователи (Дрягин, 1961; Balon, 1960) считают целесообразным систему С. Г. Крыжановского дополнить понятием фазы, понимая под последней, «вполне отличимые разные состояния или ступени развития организма»: яйцо, эмбрион в оболочке, эмбрион свободный от оболочки (личинка с желточным мешком и с эндогенным питанием), личинка с экзогенным питанием, юность, созревание, зрелость, старение, смерть.

С. Г. Крыжановский (1956) в соответствии с предложенной им системой установил у салаки (*Clupea harengus membras* Linné) 8 этапов в эмбриональном периоде жизни следующей продолжительности: $t_1=1$ ч 45 мин (при температуре 17°C), $t_2=8$ ч (при температуре 17°C), $t_3=4$ ч 30 мин (при температуре 17°C), $t_4=12$ ч (при температуре 14°C), $t_5=13$ ч 40 мин (при температуре 14°C), $t_6=24$ ч (при температуре 11°C), $t_7=3$ суткам (при температуре 14°C), $t_8=3-4$ сутками (при температуре 14°C).

У судака *Lucioperca lucioperca* (Linné) этим же исследователем в

соавторстве с Н. Н. Дислером и Е. Н. Смирновым (1953) установлено 7 этапов в эмбриональном периоде развития; 5 — в личиночном и 2 — в мальковом периоде. У осетровых в зародышевом периоде развития Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург (1954) установили 36 стадий и 5 этапов. Эти исследования, перечень которых можно продлить, проливают свет и на временную структуру онтогенеза рыб. Так, на рис. 3 представлена составленная нами по материалам исследований С. Г. Крыжановского хронограмма эмбрионального периода жизни салаки.

В онтогенезе, как известно, происходят существенные изменения продолжительности отдельных этапов в зависимости от многих факторов. Так, А. И. Лисова (1967) установила, что растянутость этапа от

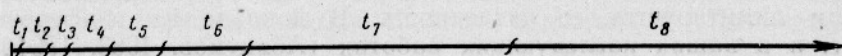


Рис. 3. Временная структура эмбрионального периода жизни салаки:
 | — границы этапов.

момента выплота до нападения на добычу самок *Phlebotomus rapatasii* и *Phlebotomus casucasicus* увеличивает продолжительность их жизни, вызывая замедление гонотрофического ритма. Это замедление вызывается и обстоятельствами, препятствующими свободному перелету, а также температурным фактором. Последний оказывает очень большое влияние на продолжительность эмбрионального развития, что хорошо известно не только в рыбоводстве. Например, в опытах Е. М. Шагова (1967) длительность эмбрионального развития *Perillus bioculatus* Fabr. (Heteroptera, Penatomidae) уменьшилась в среднем с 9,4 суток при температуре 21,5°С до 3,4 суток при температуре 37°С.

Изучая факторы, определяющие продолжительность жизни многоклеточных животных, А. Н. Северцов (Sewertzaff, 1917) пришел к выводу, что продолжительность отдельных периодов жизни животного изменяется в течение эволюции в значительной степени независимо друг от друга и что имеется взаимосвязь между продолжительностью жизни отдельных особей и изменениями числа особей, необходимых для процветания вида. Обосновывая последнее, А. Н. Северцов рассматривает простую зависимость:

$$S \frac{1}{E} + S \frac{n}{e} = S,$$

где S — число участвующих в размножении самок, слагающееся из рыб, достигших половой зрелости в данном году и созревших в предыдущие годы;

n — число потомков (самок), продуцируемое каждой половозрелой самкой;

$\frac{1}{E}$ — коэффициент гибели взрослых самок в промежутке между двумя периодами размножения;

$\frac{1}{e}$ — коэффициент гибели молоди самок в промежутке между двумя периодами размножения.

При этом А. Н. Северцов допускает некоторую неточность, утверждая, что число особей остается постоянным, если сумма коэффициентов гибели взрослых $\left(\frac{1}{E}\right)$ и молодых $\left(\frac{1}{e}\right)$ в этой формуле остается постоянной и равной единице, т. е. $\frac{1}{E} + \frac{1}{e} = 1$, но если оно становится

меньше или больше единицы, то численность уменьшается или увеличивается¹. В действительности же, как не трудно видеть, это утверждение справедливо при условии:

$$\frac{1}{E} + \frac{n}{e} = 1.$$

Нам представляется, что выводы А. Н. Северцова об общей продолжительности жизни животных и продолжительности отдельных периодов их развития могут получить дальнейшее развитие, если исходить из представлений об этапах лимитирующих численность генерации. Изучение динамики популяций различных видов привело нас к выводу о существовании в жизни каждой генерации одного особого этапа, на котором лимитируется ее численность. В докладе на конференции 1962 г. и в наших последующих работах (Абакумов, 1963, 1964б, в) эти этапы мы назвали критическими (к аналогичному заключению позднее пришел и И. А. Полетаев (1966) — «критические фазы»). Однако такое название вряд ли может быть признано удачным, поскольку термин «критические этапы» («критические периоды», «критические фазы») широко применяется в биологической литературе в самых различных значениях и притом принципиально отличных от того понятия, которое мы обозначили этим термином.

Фабр-Домерг и Бистри (Fabre—Domergue et Victrix, 1897) критическим периодом назвали этап смешанного питания у рыб. Дж. Йорт (Hjort, 1914, 1926) пришел к убеждению, что на этом этапе определяется величина поколений у многих видов рыб, в чем имеет много единомышленников. М. Н. Лишев, и Е. Я. Римш (1961) критическими этапами называют периоды высокой смертности, в течение которых в основном устанавливается численность будущего стада производителей. У балтийского лосося *Salmo salar* Linné они устанавливают два критических этапа: первый год жизни пестряток и первый год после ската смолтов в море. Марр (Marr, 1956) называет критическим период, на котором смертность резко возрастает, как, например, наблюдается, по данным Солейма (Soleim, 1942), у атлантической сельди — *Clupea harengus harengus* Linné и, по данным Алстрома (Alstrom, 1954), у калифорнийской сардины — *Sardinops sagax coerulea* Girard. Исходя из такого определения, у рыб с постоянным коэффициентом смертности на первом году жизни и у рыб с постепенным уменьшением коэффициента смертности критические периоды в понимании Марра отсутствуют.

Многие авторы критическими периодами называют те стадии раннего онтогенеза, на которых зародыши особенно чувствительны к действию неблагоприятных внешних условий. Так, зародыши осетровых наибольшей чувствительностью к действию неблагоприятных внешних условий обладают во время подготовки к дроблению и в начале дробления, на стадиях позднего дробления (до начала гастрюляции), на этапе гастрюляции, на стадиях закладки органов и перед началом выклева (Детлаф и Гинзбург, 1954). Некоторые авторы (Трифонова, 1948; Трифонова, Борисовская и Закиян, 1949; Королева и Федорова, 1951 и др.) отождествляют критические периоды в таком понимании с периодами дифференцировки, рассматривая ранний период онтогенеза животных в виде своеобразной схемы чередования процессов роста и процессов дифференцировки, периодов анаэробного гликолиза и пе-

¹ Этой ошибки, которая должна быть отнесена к опечаткам, возможно не следовало касаться, если бы она не проникла в дальнейшем и в собрание сочинений самого А. Н. Северцова (1945) и в работы некоторых других авторов.

риодов усиленного потребления кислорода, окисления и выделения продуктов анаэробного гликолиза.

В. И. Владимиров (1964) называет критическими «периоды реализации недостатков органогенеза». Он полагает, что у потомства одной самки может быть один или несколько критических периодов на различных стадиях развития, в зависимости от того, в каких органах реализуются дефекты органогенеза, зависящие от недостатков родителей, половых продуктов и условий эмбрионального развития, но, что у каждого вида критические периоды приурочены к одному времени. Так, у леща — *Abramis brama* (Linné) и тарани — *Rutilus rutilus heckeli* (Nordmann) такие критические периоды, согласно В. И. Владимирову, наблюдались с 12—14-го дня после вылупления, на стадиях появления мезенхимных зачатков спинного и анального плавников или непосредственно перед этим.

Из этого предельно краткого перечня (критический разбор увел бы нас слишком далеко от основной темы), очевидно, что и до наших работ термин «критические этапы» или «периоды» нес в биологии явно непосильную смысловую нагрузку. Дабы не усугублять возникшую терминологическую путаницу, мы отказываемся от обозначения им развиваемого в наших работах понятия этапов, на которых лимитируется численность популяции, и впредь эти этапы будем именовать лимитирующими этапами.

Итак, лимитирующим мы называем этап развития, на котором лимитируется численность генерации. Лимитирующий этап есть в жизни каждой генерации и при том только один. В различные периоды существования популяции лимитирующий этап может перемещаться на различные этапы развития. Причиной тому могут быть существенные изменения в среде. Лимитирующий этап, как это будет показано на простейших математических моделях, может совпадать, но может и не совпадать с этапом наибольшей смертности.

Совокупность особей в популяции, находящихся на одном и том же этапе развития, условимся называть лохосом (от греческого *λόχος*¹). Лохосы могут состоять как из особей, принадлежащих к одной генерации, так и из особей, принадлежащих к двум или нескольким генерациям. В последнем случае условимся говорить, что такие лохосы состоят из двух или нескольких эномотий (от греческого *ἐνωμοτία*¹). Обычно на ранних этапах развития лохосы состоят из одной эномотии. В популяциях многих видов организмов на более поздних этапах развития происходит усложнение лохосов путем объединения в один лохос нескольких эномотий.

Численность лохоса не может быть беспредельной. В конкретных условиях среды каждый раз существует какой-то предел численности каждого лохоса. Предельную в данных конкретных условиях среды численность лохоса условимся называть численностью насыщения.

Понятно, что на протяжении жизненного цикла организмов каждого вида существует столько лохосов, сколько этапов проходят организмы этого вида в процессе своего развития. Если численность насыщения для каждого из этих лохосов изобразить графически в виде прямоугольника, площадь которого будет прямо пропорциональна численности насыщения для данного лохоса, и расположить их последовательно сверху вниз, начиная с лохоса первичных половых клеток, то получим своеобразные фигуры насыщения, по которым можно со-

¹ Для наименования структурных элементов популяции в статье используются названия подразделений спартанской пехоты: лохос, эномотия, мора.

ставить наглядное представление о соотношениях численностей насыщения на протяжении всего жизненного цикла организмов, изучаемой популяции. Очевидно, что для первых лососей средой являются родительские организмы — лососы предыдущего поколения и, следовательно, численность насыщения для лососей первичных половых клеток,

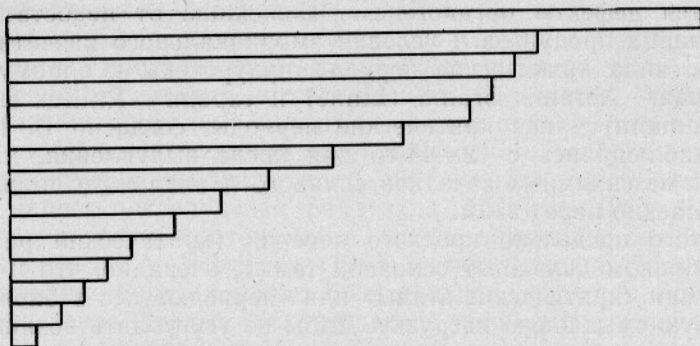


Рис. 4. Фигура насыщения с последовательно убывающей численностью насыщения.

овогоний, овоцитов первого порядка, овоцитов второго порядка, яйцеклеток, сперматогоний, сперматоцитов первого порядка, пресперматид или сперматоцитов второго порядка, сперматид, сперматозоидов, а у многих видов и для лососей оплодотворенной яйцеклетки и некоторых последующих лососей, определяется численностью и особенностью продуцирующих их лососей предыдущего поколения.

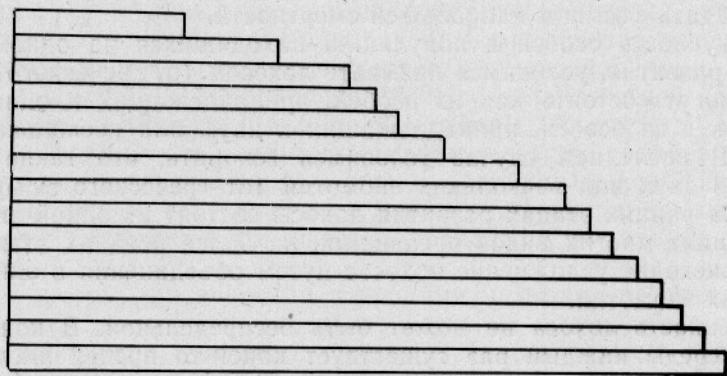


Рис. 5. Фигура насыщения с последовательно возрастающей численностью насыщения.

На рис. 4, 5, 6 и 7 представлены фигуры насыщения четырех гипотетических популяций на протяжении жизненного цикла одной генерации проходящих 15 этапов развития. На рис. 4 численность насыщения на каждом последующем этапе меньше, чем на предыдущем, а на рис. 5, наоборот, численность насыщения на каждом последующем этапе больше, чем на предыдущем, что в естественных условиях, видимо, встречается гораздо реже. На рис. 6 и 7 изображены фигуры насыщения, в которых этапами наименьшей численности насыщения являются соответственно 2 и 15 этапы развития.

В разные периоды существования популяции численность насыщения на различных этапах может значительно изменяться. На каждом этапе существуют факторы, лимитирующие численность насыщения. Изменения в численности насыщения на каждом этапе определяются изменениями величины лимитирующих факторов. В некоторых случаях существенное улучшение лимитировавших прежде факторов, или существенное ухудшение прежде не лимитировавших факторов, или одновременно то и другое, может привести на том или ином этапе к смене лимитирующих факторов, что, как правило, приводит к наиболее значительным изменениям в численности насыщения.

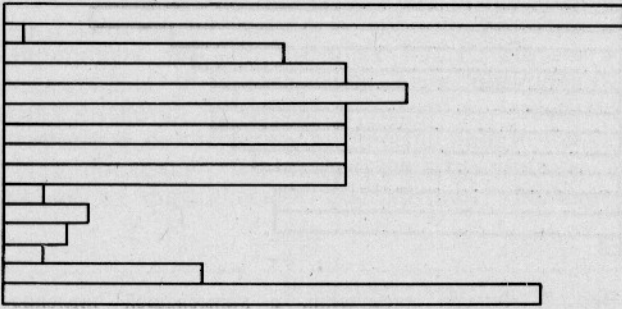


Рис. 6. Фигура насыщения с наименьшей численностью насыщения на 2-м этапе.

Особый интерес представляют изменения численности насыщения на лимитирующем этапе, но далеко не всегда таким этапом оказывается этап лохоса с наименьшей численностью насыщения, как это будет показано ниже на простейших математических моделях. Изменения в численности насыщения на различных этапах могут быть столь значительными, что этап наименьшей численности насыщения может переместиться на другой этап развития, произойдет инверсия насыщения.

Популяции, в которых редко происходят инверсии насыщения, находятся в состоянии устойчивой стратификации насыщения, а популяции, в которых имеют место частые инверсии насыщения, находятся в состоянии неустойчивой стратификации насыщения. Особенно большие флуктуации численности часто происходят в популяциях, находящихся в состоянии неустойчивой стратификации насыщения. Однако, как это будет показано на тех же простейших математических моделях, неустойчивая стратификация насыщения не единственная и не обязательная причина больших флуктуаций.

Рассмотрение различных фигур насыщения показывает, что фактическая абсолютная численность лохосов во многих случаях принципиально не может достигать и даже приближаться к численности насыщения. Так, в случае фигуры насыщения, изображенной на рис. 6, принципиально невозможно чтобы фактические абсолютные численности всех последующих лохосов, начиная с третьего, оказались равными или близкими к численности насыщения, ибо фактические абсолютные численности этих лохосов не могут быть больше численности насыщения для второго лохоса, а численность насыщения для него намного меньше численностей насыщения для последующих лохосов.

В случае фигуры насыщения, представленной на рис. 7, абсолютные численности второго, четвертого, девятого, тринадцатого и четыр-

надцатого лохосов не могут достигать численностей насыщения в силу того, что численность насыщения для первого лохоса меньше численности насыщения для второго лохоса, численность насыщения для третьего лохоса меньше численности насыщения для четвертого лохоса, численность насыщения для восьмого лохоса меньше численности насыщения для девятого лохоса и численность насыщения для двенадцатого лохоса меньше численностей насыщения для тринадцатого и четырнадцатого лохосов. Фактическая абсолютная численность десятого

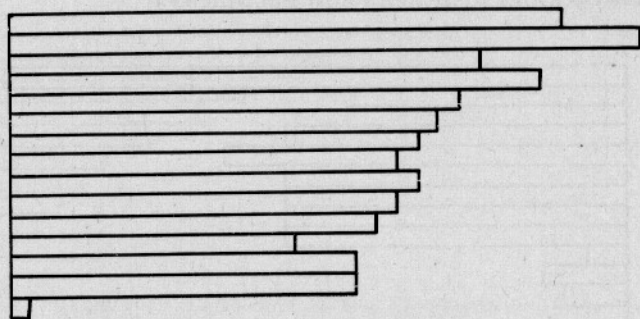


Рис. 7. Фигура насыщения с наименьшей численностью насыщения на 15-м этапе.

лохоса принципиально может достигать насыщения только в том случае, когда в восьмом, девятом и десятом лохосах будет полностью отсутствовать элиминация, ибо численность насыщения десятого лохоса равна численности насыщения восьмого лохоса.

В случае фигуры насыщения 5 (см. рис. 5) для всех лохосов, за исключением первого, абсолютная численность принципиально не может быть равной численности насыщения, и чем старше лохос, тем дальше отстоит его абсолютная численность от численности насыщения. Из всех рассмотренных случаев исключение представляет случай с 4 фигурой насыщения (см. рис. 4). В этом случае существует принципиальная возможность достижения абсолютной численностью каждого лохоса численности насыщения.

Совокупность лохосов, численность которых определяется одними и теми же лимитирующими факторами, условимся называть морями (от греческого *мор*). Как правило, для различных лохосов моря, эти лимитирующие факторы, обладают различной доступностью, которая в конкретных условиях и при конкретных соотношениях абсолютных численностей определяет численность насыщения для каждого лохоса. Встречаются и исключения из этого правила, но они сейчас нами не рассматриваются.

Состояние каждого лохоса во многом зависит от соотношения между его фактической абсолютной численностью и численностью насыщения для него. Это соотношение в полной мере характеризуется количественно вводимыми здесь впервые величинами дефицита численности и относительной численности лохоса. Дефицит численности лохоса представляет разность между численностью насыщения и фактической абсолютной численностью лохоса:

$$a = b - v,$$

где a — дефицит численности лохоса;
 b — численность насыщения лохоса;
 v — абсолютная численность лохоса.

Соотносительная численность лохоса представляет отношение фактической абсолютной численности лохоса к численности насыщения, выраженное в процентах:

$$Г = \frac{в}{б} 100\%,$$

где Г — относительная численность лохоса.

В данной статье мы не преследуем цели проанализировать динамику численности генерации на каких-нибудь конкретных примерах, а исходя из того положения, что при исследованиях в области динамики популяций четкое представление о ходе процесса, главным образом о его количественной стороне, может быть обеспечено математическим моделированием (Никольский, 1965), ограничимся построением простейших математических моделей (представленных ниже в виде табл. 1—14) подобных тем, на которых Ю. Е. Латин (1961) изучал структуру популяций. Оригинальным в этих построенных нами простейших моделях является то, что в их основу положены представления о лохосах и гипотезы о численности насыщения и регламентирующей элиминации. Под последней мы понимаем элиминацию, возникающую в тех случаях, когда фактическая абсолютная численность предыду-

Таблица 1

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации												
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	
		10%			15%			20%			25%			
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0			
2	400,0	360,0			340,0			320,0			300,0			
3	480,0	324,0			289,0			256,0			225,0			
4	200,0		200,0			200,0			200,0			168,8		
5	360,0		180,0			170,0			160,0			126,6		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0	50,0
7	100,0			45,0			42,5			40,0			40,0	37,5
8	120,0			40,5			36,1			32,0			32,0	28,1
9	480,0			36,5			30,7			25,6			25,6	21,1
10	400,0			32,8			26,1			20,5			20,5	15,8
11	70,0			29,5			22,2			16,4			16,4	11,9
		10% + 5 единиц			15% + 5 единиц			20% + 5 единиц			25% + 5 единиц			
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0			
2	400,0	355,0			355,5			315,0			295,0			
3	480,0	314,5			279,8			247,0			279,8			
4	200,0		200,0			200,0			196,2			157,2		
5	360,0		175,0			165,0			149,1			112,9		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0	50,0
7	100,0			40,0			37,5			35,0			35,0	32,5
8	120,0			31,0			26,9			23,0			23,0	19,4
9	480,0			22,9			17,8			13,4			13,4	9,5
10	400,0			15,6			10,2			5,7			5,7	2,1
11	70,0			9,0			3,6			0,0			0,0	0,0

Примечание. В этой таблице, как и в последующих, зоны регламентации того или иного лохоса обозначены соответствующими римскими цифрами; величина нерегламентирующей элиминации выражена в процентах и тех же условных единицах, что и численность насыщения и абсолютная фактическая численность лохосов.

шего лохоса оказывается больше численности насыщения последующего лохоса и приводящую фактическую абсолютную численность насыщения последующего лохоса в соответствие с его численностью насыщения.

Таблица 2

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации											
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI
		10%			15%			20%			25%		
1	800,0	800,0			800,0			800,0			800,0		
2	800,0	720,0			680,0			640,0			600,0		
3	960,0	648,0			578,0			512,0			450,0		
4	400,0		400,0			400,0			400,0		337,5		
5	720,0		360,0			340,0			320,0		253,1		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0
7	200,0			45,0			42,5			40,0			37,5
8	240,0			40,5			36,1			32,0			28,1
9	960,0			36,5			30,7			25,6			21,1
10	400,0			32,8			26,1			20,5			15,8
11	140,0			29,5			22,2			16,4			11,9
		10% + 5 единиц			15% + 5 единиц			20% + 5 единиц			25% + 5 единиц		
1	800,0	800,0			800,0			800,0			800,0		
2	800,0	715,0			675,0			635,0			595,0		
3	960,0	638,5			568,8			503,0			441,0		
4	400,0		400,0			400,0			397,4		325,9		
5	720,0		355,0			335,0			312,9		239,5		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0
7	200,0			40,0			37,5			35,0			32,5
8	240,0			31,1			26,9			23,0			19,4
9	960,0			22,9			17,8			13,4			9,5
10	400,0			15,6			10,2			5,7			2,1
11	140,0			9,0			3,6			0,0			0,0

Мы условимся все другие виды элиминации именовать нерегламентирующей элиминацией.

Примем, что

$$\rho_i = \frac{P}{100} X_{i-1} + K,$$

где ρ_i — нерегламентирующая элиминация i -го лохоса;

X_{i-1} — абсолютная численность $i-1$ лохоса;

P — процент нерегламентирующей элиминации, зависимой от абсолютной численности лохоса;

K — нерегламентирующая элиминация, независимая от абсолютной численности лохоса.

Тогда

$$\Delta X_i = \begin{cases} \rho_i, & \text{если } X_{i-1} \leq M_i + \rho_i, \\ X_{i-1} - M_i, & \text{если } X_{i-1} > M_i + \rho_i, \end{cases}$$

где ΔX_i — элиминация i -го лохоса;

M_i — численность насыщения i -го лохоса.

Таблица 3

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации											
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI
		10%			15%			20%			25%		
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0		
2	800,0	360,0			340,0			320,0			300,0		
3	960,0	324,0			289,0			256,0			225,0		
4	200,0		200,0			200,0			200,0		168,8		
5	720,0		180,0			170,0			160,0		126,6		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0
7	200,0			45,0			42,5			40,0			37,5
8	240,0			40,5			36,1			32,0			28,1
9	960,0			36,5			30,7			25,6			21,1
10	800,0			32,8			26,1			20,5			15,8
11	140,0			29,5			22,2			16,4			11,9
		10%+5 единиц			15%+5 единиц			20%+5 единиц			25%+5 единиц		
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0		
2	800,0	355,0			335,0			315,0			295,0		
3	960,0	314,5			279,8			247,0			216,3		
4	200,0		200,0			200,0			192,0		157,2		
5	720,0		175,0			165,0			149,1		112,9		
6	50,0			50,0			50,0			50,0			50,0
7	200,0			40,0			37,5			35,0			32,5
8	240,0			31,0			26,9			23,0			19,4
9	960,0			22,9			17,8			13,4			9,5
10	800,0			15,6			10,2			5,7			2,1
11	140,0			9,0			3,6			0,0			0,0

При этом

$$X_i = X_0 - \sum_{j=1}^i \Delta X_j,$$

где X_i — абсолютная численность i -го лохоса;

X_0 — абсолютная численность любого предыдущего i -му лохоса, принадлежащего той же генерации.

Исходя из этого, рассмотрим несколько гипотетических популяций, в которых между абсолютными фактическими численностями 1, 2, 3, ..., n лохосов ($A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$) выполняются соотношения:

$$A_n = A_1 / \prod_{i=1}^n \bar{A}_i;$$

$$A_1 / \prod_{i=1}^n = \prod_{i=1}^n \bar{A}_i.$$

В первой модели (см. табл. 1) рассматривается роль лимитирующего лохоса в связи с изменением нерегламентирующей элиминации на примере гипотетической генерации, состоящей во времени из 11 лохосов с произвольно заданными для них численностями насыщения, каждый из которых образует мору и состоит только из одной энототии.

Для популяций, в которых каждый лохос образует мору и состоит из одной энототии, характерны резкие циклические колебания численности, особенно четко выраженные в моночастотных популяциях, состоящих в каждый данный момент из одной генерации, т. е. в популя-

Лохосы	Численность насыщения	Зона регламентации первого лохоса	Зона регламентации четвертого лохоса	Зона регламентации шестого лохоса
Нерегламентирующая элиминация для всех лохосов 25%				
1	400,0	400,0		
2	400,0	300,0		
3	480,0	225,0		
4	200,0	168,8		
5	360,0	126,6		
6	50,0			50,0
7	100,0			37,5
8	120,0			28,1
9	480,0			21,1
10	400,0			15,8
11	70,0			11,9

Нерегламентирующая элиминация для первых пяти лохосов 10%, для остальных 25%

1	400,0	400,0		
2	400,0	360,0		
3	480,0	324,0		
4	200,0		200,0	
5	360,0		180,0	
6	50,0			50,0
7	100,0			37,5
8	120,0			28,1
9	480,0			21,1
10	400,0			15,8
11	70,0			11,9

циях с наиболее простой временной структурой. Эти циклические колебания численности по форме отчетливо отличаются от гармонических колебаний: с появлением нового поколения численность популяции резко возрастает, а затем в результате смертности постепенно снижается, достигая минимума ко времени появления следующего поколения. На различных этапах в период от появления одного поколения до появления другого численность популяции изменяется очень неравномерно: на одних этапах численность изменяется несоизмеримо быстрее, чем на других, что позволяет рассматривать эти колебания как разрывные. Математический анализ этих колебаний численности популяции, как происходящих в нелинейных системах, требует применения нелинейной теории колебаний, но этот анализ представляет самостоятельный интерес, и будет описан в отдельной статье.

Подобного рода колебательные процессы имеют большое распространение и в других биологических системах, например, спонтанная ритмическая активность, по утверждению Вейса (Weiss, 1941), имеющая местный характер в большей части центральной нервной системы, или процессы, связанные с изменением восприимчивости растений к свету в течение суток (Bünning, 1958). Эти колебательные процессы в биологических системах Поль (Van der Pol, 1926; Van der Pol and Van der Mark, 1928), подробно исследовавший их на примере сокращения сердца, назвал релаксационными, по аналогии с теми колебаниями, которые именуются релаксационными в физике. Последние колебания происходят в диссипативных системах, в которых энергия упорядоченного процесса переходит в энергию неупорядоченного процесса. Биологические системы конечно не могут быть отождествлены с диссипативными системами, так как в них имеет место приток энергии

Таблица 5

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации												
		10%			15%			20%			25%			
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	
1	400,0	400,0		25,0	400,0			400,0				400,0		
2	400,0	360,0		22,5	340,0			320,0				300,0		
3	480,0	324,0		20,3	289,0			256,0				225,0		
4	200,0		200,0	18,2		200,0			200,0			168,8		
5	360,0		180,0	16,4		170,0			160,0			126,6		
6	25,0			14,8			25,0			25,0				25,0
7	100,0						21,3			20,0				18,8
8	120,0						18,1			16,8				14,1
9	480,0						15,4			12,8				10,5
10	400,0						13,1			10,2				7,9
11	70,0						11,1			8,2				5,9
		10% + 5 единиц			15% + 5 единиц			20% + 5 единиц			25% + 5 единиц			
1	400,0	400,0		25,0	400,0			400,0				400,0		
2	400,0	355,0		17,5	335,0			315,0				295,0		
3	480,0	314,5		10,8	279,8			247,0				216,3		
4	200,0		200,0	4,7		200,0			192,6			157,2		
5	360,0		175,0	0,0		165,0			149,1			112,9		
6	25,0			0,0			25,0			25,0				25,0
7	100,0			0,0			16,3			15,0				13,8
8	120,0						8,8			7,0				5,3
9	480,0						2,5			0,6				0,0
10	400,0						0,0			0,0				0,0
11	70,0						0,0			0,0				0,0

извне, и даже в первом приближении они не могут рассматриваться как консервативные.

В дальнейшем изложении мы будем пользоваться термином «релаксационные колебания», имея в виду эти его особенности.

В первой модели, как и во всех рассмотренных вариантах последующих моделей, за исключением вторых вариантов в четвертой и восьмой моделях, нерегламентирующая элиминация принималась постоянной величиной для всех лохосов. В действительности нерегламентирующая элиминация является специфической величиной для каждого лохоса и связана с той специфической функцией, которую данный лохос выполняет в биоценозе, и с тем местом, которое он занимает во временной структуре популяции, выполняя соответствующую генеалогическую функцию. Однако это упрощение не имеет принципиального значения в разбираемых нами схемах, которые имеют назначение лишь в самом первом приближении осветить некоторые процессы, происходящие в популяции.

При нерегламентирующей элиминации, равной 10% в случае принятого нами соотношения между численностями насыщения, четко выделяются три лохоса: первый, четвертый и шестой, регламентирующие фактическую абсолютную численность следующих за ними лохосов. В этом случае все одиннадцать лохосов образуют как бы три группы или зоны, в каждой из которых численность регламентируется одним, младшим в этой группе, лохосом, именуемым нами регламентирующим лохосом. В зону регламентации первого лохоса входят три лохоса: первый, второй и третий; в зону регламентации четвертого

Таблица 6

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации																	
		I			IV			VI			I			IV			VI		
		10%			15%			20%			25%								
1	200,0	200,0			200,0			200,0			200,0			200,0					
2	400,0	180,0			170,0			160,0			150,0			145,0					
3	480,0	162,0			144,5			128,0			112,5			103,8					
4	100,0		100,0			100,0			100,0			100,0		90,2					
5	360,0		90,0			85,0			80,0			80,0		67,2					
6	25,0			25,0			25,0			25,0			25,0				25,0		
7	100,0			22,5			21,3			20,0			15,0				13,8		
8	120,0			20,3			18,1			16,0			7,0				5,3		
9	480,0			18,2			15,4			12,8			0,6				0,0		
10	400,0			16,4			13,1			10,2			0,0				0,0		
11	70,0			14,8			11,1			8,2			0,0				0,0		
				10%+5 единиц			15%+5 единиц			20%+5 единиц			25%+5 единиц						
1	200,0	200,0			200,0			200,0			200,0			200,0					
2	400,0	175,0			165,0			155,0			145,0			145,0					
3	480,0	152,5			135,3			119,0			103,8			103,8					
4	100,0		100,0			100,0			100,0			100,0		90,2					
5	360,0		85,0			80,0			80,0			80,0		67,2					
6	25,0			25,0			25,0			25,0			25,0				25,0		
7	100,0			17,5			16,3			15,0			15,0				13,8		
8	120,0			10,8			8,8			7,0			7,0				5,3		
9	480,0			4,6			2,5			0,6			0,6				0,0		
10	400,0			0,0			0,0			0,0			0,0				0,0		
11	70,0			0,0			0,0			0,0			0,0				0,0		

лохоса — два — четвертый и пятый, в зону регламентации шестого лохоса — шесть: шестой, седьмой, восьмой, девятый, десятый и одиннадцатый лохосы. Старший из регламентирующих лохосов и является лимитирующим. В данном примере лимитирующим лохосом оказывается шестой лохос с наименьшей численностью насыщения.

Как видно из данных табл. 1 (первая модель), в случаях не регламентирующей элиминации, равной 15 и 20%, зоны регламентации и регламентирующие лохосы остаются теми же, что и при нерегламентирующей элиминации, равной 10% для каждого лохоса. Однако в четвертом из рассматриваемых в таблице случае при нерегламентирующей элиминации, равной 25% для каждого лохоса, происходит перераспределение лохосов по зонам регламентации. Четвертый лохос теряет свою прежнюю регламентирующую роль и переходит вместе с пятым лохосом в зону регламентации первого лохоса, так как вследствие большей нерегламентирующей элиминации фактическая абсолютная численность четвертого лохоса становится меньше численности насыщения для него.

Из этого примера, в частности, видна вся условность термина «нерегламентирующая элиминация».

Во второй половине табл. 1 рассматриваются случаи, когда наряду с нерегламентирующей элиминацией, составляющей определенный процент от численности каждого лохоса, имеет место и постоянная нерегламентирующая элиминация, не зависящая от фактической численности лохоса и представляющая собой как бы постоянную дань, собираемую с каждого лохоса. В наших примерах эта постоянная

Таблица 7

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации											
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI
		10%			15%			20%			25%		
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0		
2	400,0	360,0			340,0			320,0			300,0		
3	480,0	324,0			289,0			256,0			225,0		
4	200,0		200,0			200,0			200,0		168,8		
5	360,0		180,0			170,0			160,0		126,6		
6	100,0			100,0			100,0			100,0	94,9		
7	100,0			90,0			85,0			80,0	71,2		
8	120,0			81,0			72,3			64,0	53,4		
9	480,0			72,0			61,4			51,2	40,0		
10	400,0			65,6			52,2			41,0	30,0		
11	70,0			59,1			44,4			32,8	22,5		
		10%+5 единиц			15%+5 единиц			20%+5 единиц			25%+5 единиц		
1	400,0	400,0			400,0			400,0			400,0		
2	400,0	355,0			335,0			315,0			295,0		
3	480,0	314,5			279,0			247,0			216,3		
4	200,0		200,0			200,0			192,6		157,2		
5	360,0		175,0			165,0			149,1		112,9		
6	100,0			100,0			100,0			100,0	79,7		
7	100,0			85,0			80,0			75,0	54,8		
8	120,0			71,5			63,0			55,0	36,1		
9	480,0			59,4			48,6			39,0	22,0		
10	400,0			48,4			36,3			26,2	11,5		
11	70,0			38,6			25,8			16,0	3,7		

нерегламентирующая элиминация равна пяти для каждого лохоса, в тех же самых условных единицах, в которых выражена и фактическая абсолютная численность насыщения лохосов и численность насыщения для них.

В случаях, когда нерегламентирующая элиминация равна 10% и 5 единицам и 15% и 5 единицам, регламентирующими лохосами оказываются первый, четвертый и шестой, но с дальнейшим увеличением нерегламентирующей элиминации (последний и предпоследний случаи рассматриваемые в табл. 1) происходит уже ранее наблюдавшееся нами явление объединения зон регламентации первого и четвертого лохосов. При этом происходит выпадение последнего лохоса, абсолютная численность которого оказывается равной 0. Как видно из данных табл. 1, фактические абсолютные численности регламентирующих лохосов во всех рассмотренных случаях нерегламентирующей элиминации оказываются одинаковыми и в то же время равными своим численностям насыщения.

В последующих моделях, сохраняя величины нерегламентирующей элиминации теми же, что и в первой, но произвольно меняя численность насыщения, проследим на наглядных примерах и роль лимитирующего и регламентирующих лохосов в регулировании численности генерации. В модели второй численность насыщения для шестого лимитирующего лохоса сохранена та же, что и в табл. 1, а численности насыщения для всех других десяти лохосов удвоены.

В случае нерегламентирующей элиминации, равной 10% для каждого лохоса, первые три лохоса образуют зону регламентации первого

Таблица 8

Лохосы	Численность насыщения	Зона регламентации первого лохоса	Зона регламентации четвертого лохоса	Зона регламентации шестого лохоса
Нерегламентирующая элиминация для всех лохосов 25%				
1	400,0	400,0		
2	400,0	300,0		
3	480,0	225,0		
4	200,0	168,8		
5	360,0	126,6		
6	100,0	94,9		
7	100,0	71,2		
8	120,0	53,4		
9	480,0	40,0		
10	400,0	30,0		
11	70,0	22,5		
Нерегламентирующая элиминация для первых пяти лохосов 10%, для остальных 25%				
1	400,0	400,0		
2	400,0	360,0		
3	480,0	324,0		
4	200,0		200,0	
5	360,0		180,0	
6	100,0			100,0
7	100,0			75,0
8	120,0			56,3
9	480,0			42,2
10	400,0			31,6
11	70,0			23,4

лохоса. При переходе от третьего к четвертому лохосу автоматически включается регламентирующая элиминация, приводящая фактическую абсолютную численность четвертого лохоса в соответствие с его численностью насыщения. Пятый лохос вместе с регламентирующим четвертым лохосом составляют вторую зону регламентации. При переходе от пятого к шестому лохосу вновь включается регламентирующая элиминация, приводящая фактическую абсолютную численность шестого лохоса в соответствие с его численностью насыщения. И здесь шестой лохос оказывается старшим среди регламентирующих лохосов и, следовательно, лимитирующим. В зону регламентации шестого лохоса входят все последующие лохосы этой генерации.

При нерегламентирующих элиминациях, равных 10% и 5 единицам, 15%, 15% и 5 единицам, 20%, в случае принятого в табл. 2 соотношения между численностями насыщения, сохраняются те же три зоны регламентации, что и при нерегламентирующей элиминации, равной 10%. С дальнейшим увеличением нерегламентирующей элиминации (в табл. 2) в случае с нерегламентирующей элиминацией, равной 20% и 5 единицам, 25%, 25% и 5 единицам) регламентирующая элиминация при переходе от третьего к четвертому лохосу автоматически выключается и образуются две зоны регламентации: зона регламентации первого лохоса, включающая 5 первых лохосов и зона регламентации шестого лохоса, включающая 6 последующих лохосов.

Сопоставление результатов вычислений, приведенных в табл. 1, 2 обнаруживает, что во всех рассмотренных случаях, начиная с лимитирующего лохоса, фактическая абсолютная численность всех последующих лохосов оказывается одинаковой в обеих таблицах, хотя в табл. 2

Таблица 9

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации											
		I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI	I	IV	VI
		10%			15%			20%			25%		
1	200,0	200,0			200,0			200,0			200,0		
2	200,0	180,0			170,0			160,0			150,0		
3	240,0	162,0			144,5			128,0			112,5		
4	100,0		100,0			100,0			100,0			84,4	
5	180,0		90,0			85,0			80,0			63,3	
6	50,0			50,0			50,0			50,0		47,5	
7	50,0			45,0			42,5			40,0		35,6	
8	60,0			40,5			36,1			32,0		26,7	
9	240,0			36,5			30,7			25,6		20,0	
10	200,0			32,8			26,1			20,5		15,0	
11	35,0			29,5			22,2			16,4		11,3	
		10%+5 единиц			15%+5 единиц			20%+5 единиц			25%+5 единиц		
1	200,0	200,0			200,0			200,0			200,0		
2	200,0	175,0			165,0			155,0			145,0		
3	240,0	152,5			135,3			119,0			103,8		
4	100,0		100,0			100,0		90,2			72,8		
5	180,0		85,0			80,0		67,2			49,6		
6	50,0			50,0			50,0	48,8			32,7		
7	50,0			40,0			37,5	34,0			19,2		
8	60,0			31,0			26,9	22,2			9,4		
9	240,0			22,9			17,8	12,7			2,0		
10	200,0			15,6			10,2	5,2			0,0		
11	35,0			9,0			3,6	0,0			0,0		

численность насыщения для всех лохосов за исключением лимитирующего вдвое больше, чем в первой.

В модели третьей численность насыщения для первого, четвертого и шестого лохосов сохранена та же, что и в модели 1, а численности насыщения для всех других лохосов увеличены вдвое. Как и в предыдущих двух таблицах, при относительно небольшой нерегламентирующей элиминации (случаи с нерегламентирующей элиминацией равной 10%, 10% и 5 единицам, 15%, 15% и 5 единицам, 20%) существуют три зоны регламентации, а при относительно большой нерегламентирующей элиминации — только две зоны регламентации, так как нерегламентирующая элиминация в зоне I настолько велика, что фактическая абсолютная численность четвертого лохоса становится меньше его численности насыщения и этот лохос перестает быть регламентирующим.

Сопоставление результатов вычислений, приведенных в табл. 1 и 3 показывает, что во всех рассмотренных случаях фактическая абсолютная численность всех лохосов одинакова в обеих таблицах. Причина этого явления в том, что в обоих моделях одни и те же регламентирующие лохосы с одними и теми же численностями насыщения. Из этого можно сделать вывод, что любые мероприятия, направленные на увеличение численности насыщения, для нерегламентирующихся лохосов не могут привести к увеличению фактической абсолютной численности этих лохосов. Аналогично в рассматриваемом примере мероприятия, направленные на уменьшение нерегламентирующей элиминации, для лохосов, входящих в зону регламентации первого и чет-

Таблица 11

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации																	
		I			II			VI			I			II			VI		
		10%			15%			20%			25%								
1	800,0	800,0			800,0			800,0			800,0								
2	400,0		400,0			400,0			400,0				400,0				400,0		
3	480,0		360,0			340,0			320,0				300,0				300,0		
4	400,0		324,0			289,0			256,0				225,0				225,0		
5	360,0		291,6			245,7			204,8				168,8				168,8		
6	100,0			100,0			100,0			100,0				100,0			100,0		
7	100,0			90,0			85,0			80,0				75,0			75,0		
8	120,0			81,0			72,3			64,0				56,3			56,3		
9	480,0			72,9			61,4			51,2				42,2			42,2		
10	400,0			65,6			52,2			41,0				31,6			31,6		
11	70,0			59,1			44,4			32,8				23,7			23,7		
		10% + 5 единиц			15% + 5 единиц			20% + 5 единиц			25% + 5 единиц								
1	800,0	800,0			800,0			800,0			800,0			800,0					
2	400,0		400,0			400,0			400,0				400,0				400,0		
3	480,0		355,0			335,0			315,0				295,0				295,0		
4	400,0		314,0			279,8			247,0				216,3				216,3		
5	360,0		278,1			232,8			192,6				157,2				157,2		
6	100,0			100,0			100,0			100,0				100,0			100,0		
7	100,0			85,0			80,0			75,0				70,0			70,0		
8	120,0			71,5			63,0			55,0				47,5			47,5		
9	480,0			59,3			48,6			39,0				30,6			30,6		
10	400,0			48,4			36,3			26,2				18,0			18,0		
11	70,0			38,6			25,8			16,0				8,5			8,5		

тирующей элиминацией, составляющей определенный процент от каждого лохоса, сокращается вдвое: если же имеется еще и постоянная нерегламентирующая элиминация, независимая от фактической численности лохоса, сокращается более чем вдвое по сравнению с прежде рассмотренными примерами, когда численность насыщения для лимитирующего лохоса сохранялась неизменной. В этой модели, как и следовало ожидать, фактические абсолютные численности лохосов, предшествующих лимитирующему, остаются такими же, как и в модели I, ибо численности насыщения младших регламентирующих лохосов сохранены прежними.

В модели, представленной в табл. 6, уменьшена вдвое по сравнению с моделью I не только численность насыщения лимитирующего лохоса, но и численность насыщения всех регламентирующих лохосов. Это естественно приводит к сокращению вдвое фактической абсолютной численности всех лохосов в случаях с нерегламентирующей элиминацией, составляющей определенный процент от каждого лохоса, и более, чем вдвое — в случаях, в которых имеет место еще и постоянная нерегламентирующая элиминация независимая от фактической численности лохоса, хотя у большинства лохосов в этой модели численность насыщения была сохранена та же, что и в модели I.

В модели, представленной в табл. 7, численность насыщения для всех лохосов за исключением шестого, в модели I бывшего лимитирующим, сохранена та же, а численность насыщения шестого лохоса увеличена вдвое, по сравнению с моделью I. В случаях нерегламентирующей элиминации для каждого лохоса, равной 10%, 10% и 5 единицам, 15% и 5 единицам, 20%, первые три лохоса образуют зону

Таблица 12

Лохосы	Численность насыщения	Зоны регламентации							
		I		II		I		II	
		10%		15%		20%		25%	
1	200,0	200,0	100,0	200,0	100,0	200,0	100,0	200,0	100,0
2	400,0	180,0	45,0	170,0	42,5	160,0	40,0	150,0	37,5
3	480,0	162,0	33,7	144,5	30,1	128,0	26,7	112,5	23,4
4	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	84,4	84,4
5	360,0	90,0	25,0	85,0	23,6	80,0	22,2	63,3	17,6
6	25,0	25,0	100,0	25,0	100,0	25,0	100,0	25,0	100,0
7	100,0	22,5	22,5	21,3	21,3	20,0	20,0	18,8	18,8
8	120,0	20,3	16,9	18,1	15,1	16,0	13,3	14,1	11,8
9	480,0	18,2	3,8	15,4	3,2	12,3	2,7	10,6	2,2
10	400,0	16,4	4,1	13,1	3,3	10,2	2,6	7,9	1,9
11	70,0	14,8	21,1	11,1	15,8	8,2	11,7	5,9	8,4
		10%+5 единиц		15%+5 единиц		20%+5 единиц		25%+5 единиц	
1	200,0	200,0	100,0	200,0	100,0	200,0	100,0	200,0	100,0
2	400,0	175,0	43,7	165,0	41,2	155,0	38,7	145,0	36,2
3	480,0	152,5	31,8	135,3	28,1	119,0	24,8	103,8	21,6
4	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	90,2	90,2	72,8	72,8
5	360,0	85,0	23,6	80,0	22,2	67,2	18,7	49,6	13,8
6	25,0	25,0	100,0	25,0	100,0	25,0	100,0	25,0	100,0
7	100,0	17,5	17,5	16,3	16,3	15,0	15,0	13,8	13,8
8	120,0	10,8	9,0	8,8	7,3	7,0	5,8	5,3	1,1
9	480,0	4,6	0,9	2,5	0,5	0,6	1,25	0,0	0,0
10	400,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11	70,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Примечание. I — абсолютная фактическая численность лохоса; II — относительная численность лохоса.

регламентации первого лохоса. При переходе от третьего к четвертому лохосу включается регламентирующая элиминация, приводящая фактическую абсолютную численность четвертого лохоса в соответствие с его численностью насыщения. Четвертый и пятый лохосы образуют зону регламентации четвертого лохоса. На рубеже последней третьей зоны регламентации, в которой регламентирующим, а следовательно, и лимитирующим для всего рассматриваемого цикла оказывается, как и во всех предыдущих моделях, шестой лохос, вновь включается регламентирующая элиминация, приводящая фактическую абсолютную численность лимитирующего лохоса в соответствие с его численностью насыщения.

Фактическая абсолютная численность во всех этих случаях естественно остается той же, что и в модели 1, для лохосов младше лимитирующего и увеличивается вдвое при нерегламентирующей элиминации 10, 15 и 20% и более чем вдвое при нерегламентирующей элиминации 10% и 5 единиц, 15% и 5 единиц для лохосов старше лимитирующего лохоса.

При увеличении нерегламентирующей элиминации до 20% и 5 единиц шестой лохос продолжает сохранять свою лимитирующую роль, но при переходе от третьего лохоса к четвертому регламентирующая элиминация уже автоматически выключается и четвертый лохос, потеряв свою регламентирующую роль, входит вместе с пятым лохосом в зону регламентации первого лохоса. В этом случае фактическая абсолютная численность лохосов младше лимитирующего также ос-

Лохосы	Циклы релаксации											
	I		II		III		IV		V		VI	
	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность
1	26570,0	26570,0	8100,0	8100,0	8100,0	8100,0	8100,0	8100,0	8100,0	8100,0	26570,0	26570,0
2	1000,0	1000,0	1000,0	1000,0	9000,0	7290,0	1000,0	1000,0	1000,0	1000,0	1000,0	1000,0
3	188000,0	900,0	188000,0	900,0	188000,0	6561,0	188000,0	900,0	188000,0	900,0	188000,0	900,0
4	7900,0	810,0	7900,0	810,0	7900,0	5004,9	7900,0	810,0	7900,0	810,0	7900,0	810,0
5	500,0	500,0	500,0	500,0	500,0	500,0	4500,0	729,0	500,0	500,0	500,0	500,0
6	1000,0	450,0	1000,0	450,0	1000,0	450,0	1000,0	656,1	1000,0	450,0	1000,0	450,0
7	900,0	405,0	900,0	405,0	900,0	405,0	900,0	590,5	900,0	405,0	900,0	405,0
8	900,0	364,5	900,0	364,5	900,0	364,5	900,0	531,4	900,0	364,5	900,0	364,0
9	1000,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	500,0	328,0	100,0	100,0
10	450,0	90,0	450,0	90,0	450,0	90,0	450,0	90,0	450,0	295,2	450,0	90,0
11	700,0	81,0	700,0	81,0	700,0	81,0	700,0	81,0	700,0	265,7	700,0	81,0

тается равной фактической абсолютной численности тех же лохосов в модели 1, а фактическая абсолютная численность лохосов старше лимитирующего значительно увеличивается.

С дальнейшим увеличением нерегулирующей элиминации (случаи с нерегулирующей элиминацией равной 25%, 25% и 5 единицам) она становится настолько велика, что не только фактическая абсолютная численность четвертого лохоса, но и фактическая абсолютная численность шестого лохоса становится меньше их численности насыщения, и шестой лохос, как и четвертый, перестает быть регулирующим и одновременно теряет свою лимитирующую роль, которая переходит в рассматриваемом цикле к первому лохосу. Образуется одна единственная зона регуляции первого лохоса, в которую входят все одиннадцать лохосов цикла. При этом, как и в предыдущих вариантах, в случае с нерегулирующей элиминацией, составляющей определенный процент от каждого лохоса, фактическая абсолютная численность первых пяти лохосов равна фактической абсолютной численности соответствующих лохосов в модели 1, но фактическая абсолютная численность последних шести лохосов в отличие от предыдущих вариантов менее чем в 2 раза превышает фактическую численность соответствующих лохосов в модели 1.

Очевидно, что в этой ситуации мероприятия, направленные на уменьшение нерегулирующей элиминации любого лохоса, должны привести к увеличению фактической абсолютной численности всех последующих лохосов. Наглядным подтверждением этого является простейшая математическая модель, изображенная в виде табл. 8. В этой модели численности насыщения для всех лохосов заданы такие же, как и в модели 7, а нерегулирующая элиминация — как и в модели 4, в первом случае принимается равной 25% для всех лохосов, а во втором — для первых пяти равной 10% и для последующих шести лохосов равной 25%. Как видно из этой таблицы, уменьшение нерегулирующей элиминации во втором случае для первых пяти лохосов привело к увеличению фактической абсолютной численности не только этих пяти лохосов, но и для всех последующих.

Возникла ситуация, существенно отличная от той, которая рассматривалась в табл. 4. Сопоставление моделей 8 и 4 позволяет прийти к заключению, что уменьшение нерегулирующей элиминации для одного или нескольких лохосов приводит к увеличению фактической абсолютной численности не только этих лохосов, но и последующих в той же зоне регуляции.

Лохосы	Численность насыщения	Фактическая абсолютная численность						
		первая генерация	вторая генерация	третья генерация	четвертая генерация	пятая генерация	шестая генерация	седьмая генерация
1	26570,0	26570,0	230,0	20	220,0	2350,0	6400,0	6400,0
2	1000,0	1000,0	115,0	16,0	176,0	1000,0	1000,0	1000,0
3	188000,0	500,0	57,0	12,8	140,1	800,0	800,0	900,0
4	7900,0	250,0	28,0	10,2	112,1	640,0	640,0	810,0
5	500,0	125,0	14,0	8,2	89,7	500,0	500,0	500,0
6	1000,0	75,0	7,0	6,6	71,8	400,0	400,0	450,0
7	900,0	37,5	3,5	3,3	57,4	320,0	320,0	405,0
8	900,0	18,7	1,7	4,2	45,9	256,0	256,0	364,5
9	100,0	9,3	0,8	3,4	36,7	100,0	100,0	100,0
10	450,0	4,6	0,4	2,7	24,9	80,0	80,0	90,0
11	700,0	2,3	0,2	2,2	23,5	64,0	64,0	81,0
Нерегламентирующая элиминация, %		50	50	20	20	20	20	10

Анализ предыдущих моделей показывает, что разделение лохосов на зоны регламентации определяется соотношением между их численностями насыщения и величиной нерегламентирующей элиминации. Во всех рассмотренных нами моделях увеличение нерегламентирующей элиминации до определенной величины приводило к уменьшению числа зон регламентации. Роль соотношения между численностями насыщения отдельных лохосов в разделении их на зоны регламентации особенно отчетливо выявляется при сопоставлении модели 7 с 9 и модели 10 с 11.

В модели 9 численность насыщения для шестого лохоса сохранена та же, что и в модели 1, а численность насыщения для всех других десяти лохосов уменьшена вдвое, в отличие от модели 7, в которой, наоборот, численность насыщения для всех лохосов, за исключением шестого, сохранена та же, что и в первой модели, а численность насыщения шестого лохоса увеличена вдвое. В результате этого соотношения между численностями насыщения отдельных лохосов в седьмой и девятой моделях оказались одинаковыми. При сопоставлении этих моделей видно, что в случае нерегламентирующих элиминаций, равных 10%, 10% и 5 единицам, 15%, 15% и 5 единицам, 20%, в обоих моделях лимитирующим является шестой лохос, а первый и четвертый являются регламентирующими. При нерегламентирующей элиминации, равной 25%, 25% и 5 единицам, в обоих моделях лимитирующим оказывается первый лохос, а все остальные входят в его зону регламентации.

Таким образом, как и следовало ожидать, при одинаковом соотношении между численностями насыщения отдельных лохосов в обоих моделях зоны регламентации при одинаковых величинах нерегламентирующей элиминации обязательно совпадают в тех случаях, когда нерегламентирующая элиминация составляет определенный процент от каждого лохоса, а нерегламентирующая элиминация, независимая от фактической численности лохоса, отсутствует.

При названных выше условиях, но в случае наличия нерегламентирующей элиминации, независимой от фактической численности лохосов, зоны регламентации совпадают далеко не всегда. Так, например, в седьмой модели в случае с нерегламентирующей элиминацией, равной 20% и 5 единицам, первые пять лохосов цикла входят в зону регламентации первого регламентирующего лохоса, а шесть последних лохосов цикла — в зону регламентации шестого лимитирующего лохоса, тогда как в девятой модели в том же случае с нерегламентирующей элими-

нацией, равной 20% и 5 единицам, лимитирующим лохосом цикла является первый и все последующие лохосы входят в его зону регламентации.

В модели 10 (табл. 10) численности насыщения первого, четвертого и шестого лохосов, бывших регламентирующими в модели 1, сохранены прежними, а численности насыщения всех других лохосов сокращены вдвое по сравнению с их значениями в модели 1. Это приводит к существенному изменению в соотношениях численностей насыщения отдельных лохосов, следствием которого, в частности, является переход регламентирующей функции от четвертого лохоса ко второму, так как численности насыщения их становятся одинаковыми, а в этом случае старший лохос не может быть регламентирующим.

Переход регламентирующей роли от одного лохоса к другому может быть вызван не только уменьшением численности насыщения для лохоса, ранее не обладавшего регламентирующей ролью, как это произошло в модели 10, но и увеличением численности насыщения лохоса, ранее игравшего роль регламентирующего, как это можно наблюдать в одиннадцатой модели. В последней (см. табл. 11) численности насыщения первого, четвертого и шестого лохосов, бывших регламентирующими в модели 1, увеличены вдвое, а численности насыщения всех других лохосов сохранены такими же, как и в первой модели. В модели 11, так же как и в десятой, четвертый лохос перестает быть регламентирующим, а вместо него регламентирующим становится второй лохос, имеющий одинаковую с ним численность насыщения. Сказанное, разумеется, справедливо и относительно лимитирующих лохосов. Действительно, в модели 10 в случае с нерегламентирующей элиминацией, равной 25% и 5 единицам, ко второму лохосу переходит не только регламентирующая роль, но и лимитирующая. Он становится старшим из регламентирующих лохосов в рассматриваемом цикле.

Выше отмечалось, что лимитирующий этап может не совпадать с этапом наибольшей смертности. Рассмотренные примеры подтверждают это. В модели 10 при нерегламентирующей элиминации, равной 25%, смертность при переходе от первого этапа ко второму составляет 50% (по абсолютной величине 400 условных единиц), тогда как на лимитирующем этапе смертность составляет 40,8%, что по абсолютной величине равно всего 34,4 условным единицам. Аналогичное соотношение наблюдается и в 11 модели при нерегламентирующей элиминации, равной 25% и 5 условным единицам. В этом случае смертность на лимитирующем этапе составляет всего 36,5%, а при переходе с первого на второй этап — 50%.

В моделях с 1 по 6 лимитирующий этап совпадает с наименьшей численностью насыщения. В моделях с 7 по 11 наименьшую численность насыщения имел последний одиннадцатый лохос, ни в одной из этих моделей не выполнявший не только роль лимитирующего, но и регламентирующего лохоса. Поэтому наибольший интерес представляет не столько анализ фигур насыщения, сколько анализ соотносительной численности лохосов. В табл. 12 сопоставлены с численностями насыщения и абсолютными численностями модели 6 в соотносительные численности лохосов, вычисленные по приведенной выше формуле соотносительной численности при различной нерегламентирующей элиминации. По аналогии с фигурами насыщения для большей наглядности можно построить фигуры соотносительной численности, изображая соотносительную численность каждого лохоса в виде прямоугольника, площадь которого прямо пропорциональна соотносительной численности лохоса, располагая их так же, как в фигурах насыщения последовательно

сверху вниз, начиная с наиболее раннего лохоса. На рис. 8 изображены фигуры относительной численности десятой модели в случаях с нерегламентирующей элиминацией, равной 10% и 5 единицам и 25% и 5 единицам. На обеих фигурах отчетливо выступают лимитирующий и регламентирующие лохосы со 100%-ной относительной численностью, четко разграничивающие зоны регламентации. В первом случае наименьшую относительную численность имеет предпоследний лохос

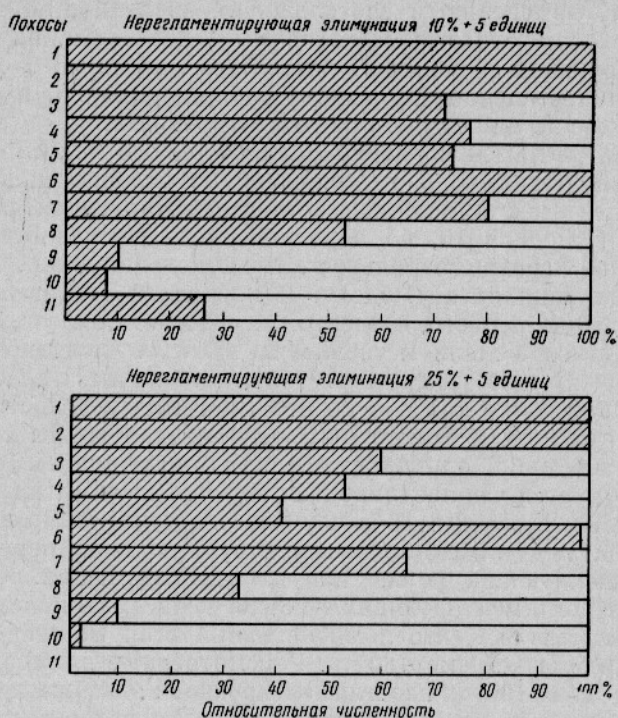


Рис. 8. Фигуры относительной численности десятой модели (случаи с нерегламентирующей элиминацией, равной 10% и 5 единицам и 25% и 5 единицам).

цикла (7,8%), а наибольшую — два первых и шестой, старший из регламентирующих лохосов, выполняющий роль лимитирующего.

Увеличение нерегламентирующей элиминации до 25% и 5 единиц приводит к инверсии относительной численности, т. е. перемене лимитирующего лохоса: относительная численность шестого лохоса становится меньше 100%; лимитирующая роль переходит от него ко второму лохосу, обладающему 100%-ной относительной численностью и являющемуся старшим из двух оставшихся регламентирующими лохосов рассматриваемого цикла. Как видно из данных табл. 10, наблюдаемая на рис. 8 инверсия относительной численности, не сопровождается инверсией насыщения. В обоих случаях наименьшая численность насыщения остается одной и той же и приходится на одиннадцатый лохос. Это подтверждает правильность приведенного выше утверждения о том, что наибольший интерес представляет изучение изменения численности насыщения не для лохоса с наименьшей численностью насыщения, а для лимитирующего лохоса. Это также делает понятным, почему неустойчивая стратификация насыщения является не единственной и не обязательной причиной больших флюктуаций.

Сопоставление фигур относительной численности, изображенных на рис. 8, с фигурами относительной численности одиннадцатой модели, изображенными на рис. 9, показывает различную устойчивость стратификации относительной численности. Те же самые изменения нерегламентирующей элиминации, которые в десятой модели привели к инверсии относительной численности, в модели 11 не вызвали инверсии.

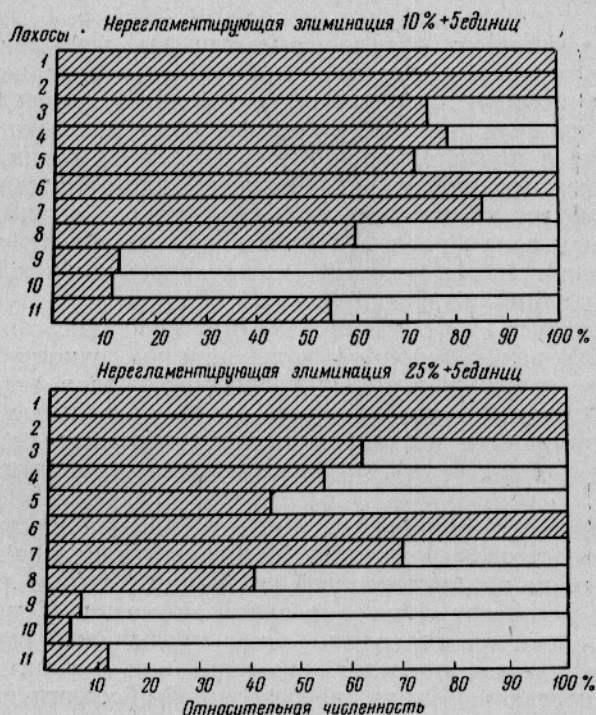


Рис. 9. Фигуры относительной численности одиннадцатой модели (случай с нерегламентирующей элиминацией, равной 10% и 5 единицам и 25% и 5 единицам).

Очевидно, что популяции, в которых редко происходят инверсии относительной численности и численности насыщения, находятся в состоянии устойчивой стратификации и отличаются менее частыми флуктуациями (Абакумов, 1968) от популяций, находящихся в состоянии неустойчивой стратификации численности насыщения и неустойчивой стратификации относительной численности.

В предельном случае, когда на протяжении всего изученного периода нерегламентирующая элиминация для одноименных лохосов различных генераций остается постоянной, наблюдается функциональная зависимость между фактической абсолютной численностью различных лохосов в каждой зоне регламентации. В этом предельном случае, встречающемся в природе крайне редко, корреляционное отношение между фактическими абсолютными численностями различных лохосов, принадлежащих к одной зоне регламентации, равно 1. Чем большим непостоянством отличается нерегламентирующая элиминация для одноименных лохосов различных генераций, тем ближе к 0 корреляционное

отношение и тем дальше от функциональной зависимости уходят фактические абсолютные численности этих лохосов.

Постоянство нерегламентирующей элиминации для одноименных лохосов различных генераций в пределах каждой зоны регламентации сказывается и на строгости пропорциональности в изменении фактической абсолютной численности лохосов. Так, мера пропорционального изменения—коэффициент корреляции между фактическими абсолютными численностями первого и последнего лохоса в зоне регламентации первого лохоса, вычисленный для моделей 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, и 11 равен 0,3, а коэффициент корреляции между фактическими абсолютными численностями первого и последнего лохоса в зоне регламентации шестого лохоса, вычисленный для тех же моделей, равен 0,8. Высокие коэффициенты корреляции между фактическими абсолютными численностями лохосов в пределах каждой зоны регламентации, разумеется, не обуславливают наличие коррелятивной зависимости между фактическими абсолютными численностями насыщения лохосов, принадлежащих к различным зонам регламентации. Так, коэффициент корреляции (вычисленный для тех же моделей) между первым и последним лохосом каждой генерации оказался близким к 0.

В рассмотренных выше моделях мы ограничивались анализом только одного цикла релаксационных колебаний численности популяции. Роль лимитирующего и регламентирующего лохосов в релаксационных колебаниях численности популяции в более длительные промежутки времени, охватывающие несколько последовательных поколений (несколько циклов релаксации), рассматривается в следующей модели (табл. 13).

В этой модели рассматривается на протяжении шести циклов релаксация, моночастотная популяция, состоящая в каждый данный момент из одной одиннадцатилохосовой генерации, каждый лохос которой образует мору и состоит только из одной энотии. В модели принимается, что каждый одиннадцатый лохос предыдущей генерации продуцирует первый лохос последующей генерации с фактической абсолютной численностью в 100 раз превосходящей абсолютную численность продуцирующего лохоса. Исходя из представлений о том, что последние лохосы предыдущей генерации, помимо других функций, выполняют и функцию среды для первых лохосов последующей генерации, принимаем также в нашей модели, что численность насыщения первого лохоса каждой последующей генерации находится в функциональной зависимости от фактической абсолютной численности последнего лохоса предыдущей генерации и всегда превосходит эту численность в 100 раз. Поэтому в нашей модели в первых лохосах каждой генерации фактическая абсолютная численность должна быть равной численности насыщения, а относительная численность — 100%. Естественно, что при этом в каждой генерации первый лохос всегда будет регламентирующим. Однако поскольку численность насыщения и фактическая абсолютная численность этого лохоса находятся в прямой зависимости от фактической абсолютной численности последнего лохоса предыдущей генерации, то зону регламентации первого можно условно рассматривать как бы входящей составной частью в зону регламентации лимитирующего лохоса предыдущей генерации. Имея это в виду, мы будем для краткости в последующем изложении говорить о расширении зоны регламентации лимитирующего лохоса предыдущих генераций на лохосы последующих генераций.

Нерегламентирующая элиминация во всех генерациях и для всех лохосов принята постоянной и равной 10%. Как уже отмечалось выше,

в действительности нерегламентирующая элиминация, как правило, величина не постоянная, а существенно изменяющаяся для одних и тех же лохосов различных регенераций, и особенно для различных лохосов одной и той же генерации, но это упрощение в данном случае не имеет принципиального значения. Численность насыщения для всех лохосов первой генерации задана нами произвольно, в других генерациях численность насыщения произвольно меняется лишь для какого-то одного лохоса, тогда как для остальных она сохраняется той же, что и для лохосов первой генерации, не считая первые лохосы, численность насыщения для которых, как указывалось, находится в функциональной зависимости от фактической абсолютной численности последнего лохоса предыдущей генерации.

В природе численность насыщения, как правило, не испытывает такого удивительного постоянства, как принято в нашей модели: обычно численность насыщения в различных генерациях изменяется для многих или даже всех лохосов, но и это упрощение, как и допущение постоянства нерегламентирующей элиминаций, не имеет принципиального значения в разбираемой нами схеме, которая должна лишь в самом первом приближении осветить некоторые процессы, происходящие в популяции.

В рассматриваемой модели в первой генерации отчетливо выделяются четыре регламентирующих лохоса: первый, второй, пятый и девятый. К зоне регламентации второго лохоса относятся еще третий и четвертый лохосы, к зоне регламентации пятого лохоса — шестой, седьмой и восьмой лохосы, к зоне регламентации девятого (лимитирующего) лохоса относятся десятый и одиннадцатый лохосы первой генерации и первый лохос второй генерации. Фактическая абсолютная численность первого лохоса второй генерации оказалась приблизительно в 3 раза меньше фактической абсолютной численности первого лохоса первой генерации, но автоматически включающаяся регламентирующая элиминация второго лохоса второй генерации привела фактическую абсолютную численность последнего в соответствие с его численностью насыщения, равной численности насыщения того же лохоса первой генерации. В результате этого во второй генерации восстановилась такая же фактическая абсолютная численность, какая была в первой генерации, несмотря на различную численность их первых лохосов.

Во второй генерации зоны регламентации первого, второго, третьего и девятого лохосов остаются теми же, что и в первой генерации, но в связи с тем, что в третьей генерации численность насыщения второго лохоса увеличена настолько, что он перестал быть регламентирующим, зона регламентации девятого (лимитирующего) лохоса второй генерации распространилась и на первые четыре лохоса третьей генерации. Благодаря этому фактические абсолютные численности последних намного увеличились по сравнению со вторым, третьим и четвертым лохосами предыдущих генераций, хотя численность первого лохоса оставалась той же, что и во второй генерации и намного меньшей, чем в первой. Однако пятый и девятый лохосы, сохранившие прежнюю численность насыщения и регламентирующую роль, восстанавливают в последующих лохосах третьей генерации ту же численность, что и в предыдущих генерациях, и, как следствие этого, численность насыщения и фактическая абсолютная численность первого лохоса четвертой генерации оказалась равной аналогичным величинам первых лохосов второй и третьей генераций.

В четвертой генерации по сравнению с предыдущими настолько увеличена численность насыщения для пятого лохоса, что он перестает

быть регламентирующим и пятый, шестой, седьмой и восьмой лохосы переходят в зону регламентации второго лохоса. Если бы в четвертой генерации численность насыщения второго лохоса увеличилась настолько, что он перестал бы быть регламентирующим, то, очевидно, все первые восемь лохосов четвертой генерации перешли бы в зону регламентации девятого лохоса третьей генерации, и мы наблюдали бы значительное увеличение их численности.

В пятой генерации благодаря существенному увеличению численности насыщения для девятого лохоса во всех предыдущих генерациях бывшего лимитирующим роль лимитирующего переходит к пятому лохосу, в зону регламентации которого, помимо шести последних лохосов пятой генерации, входит еще и первый лохос шестой генерации. Изменение численности насыщения лимитирующего лохоса, неизбежно приводит и к изменению фактической абсолютной численности последнего лохоса генерации, и, как следствие этого, к изменению находящейся в функциональной зависимости от нее численности насыщения первого лохоса шестой генерации. Однако те же самые численности насыщения для второго, пятого и девятого регламентирующих лохосов, что и в первой, и во второй генерациях, вновь приводят в шестой генерации к восстановлению прежней фактической абсолютной численности.

Рассмотренная модель отчетливо вскрывает стабилизирующую роль регламентирующих лохосов и делает более понятными причины, обуславливающие относительное постоянство численности популяции в природе на протяжении длительного времени. Как будет показано ниже регламентирующая роль одного лохоса может распространяться не только на все последующие лохосы его генерации, но и на лохосы нескольких генераций. Расширение зоны регламентации за счет последующих лохосов может происходить и путем увеличения численности насыщения для последующих лохосов, как это мы наблюдали в модели 13, и путем увеличения нерегламентирующей элиминации, как это будет показано в модели 14 (табл. 14).

В основу этой модели, охватывающей семь циклов релаксации, положены те же посылки, что и в основу предыдущей, но нерегламентирующая элиминация принимается различной для разных генераций, тогда как численность насыщения, напротив, принимается постоянной для одноименных лохосов всех генераций. В четырнадцатой модели фактическая абсолютная численность первого и второго лохосов первой генерации такая же, как и в тринадцатой модели, но большая нерегламентирующая элиминация приводит к тому, что во всех последующих лохосах этой генерации фактическая абсолютная численность оказывается меньше численности насыщения, что полностью исключает регламентирующую элиминацию. Таким образом, единственным регламентирующим лохосом в первой генерации оказывается второй¹. Этот же лохос оказывается лимитирующим численность не только в первой генерации, но и во второй, третьей и четвертой, так как «родительские стада» — последние лохосы первой, второй и третьей генераций, оказываются настолько малочисленными, что не могут обеспечить достаточного воспроизводства. Очень высокая нерегламентирующая элими-

¹ В этой модели, как и в предыдущей, первый лохос каждой генерации всегда является регламентирующим. Однако поскольку его численность насыщения находится в прямой зависимости от фактической абсолютной численности последнего лохоса предыдущей генерации, то зоны регламентации всех первых лохосов условно рассматриваем как бы входящими составной частью в зоны регламентации лимитирующих лохосов предыдущих генераций.

нация в первой и второй генерациях приводит почти к полной гибели популяции и только уменьшение нерегламентирующей элиминации в третьей и четвертой генерациях приводит к увеличению численности, которая в пятой и шестой генерациях устанавливается на новом постоянном уровне, характерном для данной нерегламентирующей элиминации. Дальнейшее уменьшение нерегламентирующей элиминации в седьмой генерации переводит численность на новый устойчивый уровень, тот же самый, какой был и в модели 13 при той же величине нерегламентирующей элиминации.

Возможны случаи, когда на протяжении жизни генерации полностью отсутствует регламентирующая элиминация, а нерегламентирующая элиминация такова, что численность последнего лохоса оказывается необходимой и достаточной для воспроизводства новой генерации с численностью первого лохоса, равной численности первого лохоса родительской генерации. Именно такая ситуация могла, например, возникнуть в модели 14 при нерегламентирующей элиминации, равной 37%, для каждого лохоса второй и последующих генераций. Представляет интерес, как часто в природе встречаются подобные ситуации, когда полностью отсутствует регламентирующая элиминация, а популяция сохраняет относительно устойчивую численность на протяжении многих поколений.

Анализ четырнадцати приведенных выше моделей, помимо уже сказанного, позволяет сделать следующие выводы, справедливые для популяций, в которых каждый лохос образует мору и состоит из одной зномотии.

Увеличение численности насыщения для регламентирующего лохоса приводит не только к увеличению его фактической абсолютной численности, но и к увеличению фактической абсолютной численности всех лохосов, входящих в его зону регламентации.

Достаточно большое увеличение численности насыщения для регламентирующего лохоса приводит к потере им регламентирующей роли, которая переходит к одному из младших лохосов. Потеря регламентирующей роли лохосом может быть обусловлена также достаточно большим уменьшением численности насыщения для более младших лохосов.

Мероприятия, направленные на увеличение численности насыщения для нерегламентирующих лохосов, не могут привести к увеличению фактической абсолютной численности этих лохосов.

Уменьшение нерегламентирующей элиминации для одного из лохосов приводит к увеличению не только его фактической абсолютной численности, но и к увеличению фактической абсолютной численности старших лохосов, принадлежащих к той же, что и он, зоне регламентации. Уменьшение нерегламентирующей элиминации в предыдущих зонах регламентации может не привести к увеличению абсолютной фактической численности лохосов, принадлежащих к последующим зонам регламентации.

Уменьшение нерегламентирующей элиминации может привести к увеличению числа зон регламентации.

Расширение зон регламентации за счет последующих лохосов может происходить как путем увеличения численности насыщения более старших регламентирующих лохосов, так и путем увеличения нерегламентирующей элиминации.

В пределах одной зоны регламентации существует коррелятивная зависимость между абсолютными фактическими численностями всех лохосов. В предельном случае, когда на протяжении всего изученного

периода нерегламентирующая элиминация для одноименных лохосов различных генераций остается постоянной, коррелятивная зависимость переходит в функциональную.

Между фактическими абсолютными численностями лохосов, принадлежащих к различным зонам регламентации, коррелятивной зависимости не существует.

Обращаясь к эмпирическому материалу экологов, мы вынуждены констатировать в большинстве случаев отсутствие не только данных по численности насыщения¹ и соотносительной численности лохосов, но и данных по их фактической абсолютной численности. Во многих случаях оказываются неизвестными лимитирующий и регламентирующий лохосы, хотя они могут быть обнаружены и по косвенным показателям. Так, исследования Чейза (Cheise, 1955) позволяют предположить, что для многих генераций в популяции пикши *Melanogrammus aeglefinus* (Linné) банки Джорджес регламентирующим этапом оказывается этап перехода к придонному образу жизни. На это косвенно указывает высокий коэффициент корреляции между урожайностью генерации и ветрами, способствующими выносу мальков в районы, благоприятные для перехода к придонному образу жизни. Хотелось бы надеяться, что приведенные выше модели привлекут больше внимание исследователей к изучению численности насыщения и соотносительной численности лохосов и прежде всего лимитирующего лохоса. Эти исследования несомненно позволят увеличить точность прогнозов и подскажут пути изменения численности популяций в желаемом направлении с наименьшей затратой средств.

Модели, рассмотренные в этой статье, представляют собой грубые схемы, тем не менее позволяющие в самом первом приближении анализировать роль лимитирующего и регламентирующих лохосов в релаксационных колебаниях численности популяции. Одним из самых существенных недостатков этих моделей, на наш взгляд, является то, что величина элиминации в них принята независимой от соотносительной численности лохосов, за исключением тех случаев, когда абсолютная численность предыдущего лохоса оказывается больше численности насыщения последующего — регламентирующего лохоса. В действительности, как это будет показано в следующем сообщении, элиминация, как правило, находится в сложной зависимости от соотносительной численности лохосов. Анализ этой сложной зависимости требует самостоятельного исследования и ограниченный объем статьи не позволил нам его здесь привести. В рассмотренных моделях мы ограничились анализом только популяций, в которых каждый лохос образует мору и состоит из одной энотии. Роль лимитирующих и регламентирующих лохосов в других популяциях тесно связана с зависимостью величины элиминации от соотносительной численности лохосов и потому так же разобрана в следующем сообщении.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В. А. Критические этапы развития и состояние критического перелома популяции. Тезисы докладов на совещании молодых ученых. М., 1963.
Абакумов В. А. Систематика и экология европейской ручьевой миноги *Lampetra planeri* Bloch. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 3, 1964а.

¹ Более того, далеко не всегда очевидно, каким образом численность насыщения может быть найдена исследователем, но и в этих случаях понятие «численность насыщения» может принадлежать определенной роль при анализе процессов, протекающих в популяции. Кроме того, отсутствие точных данных о численности насыщения в подавляющем большинстве случаев не является препятствием для выявления лимитирующего и регламентирующего лохосов.

- Абакумов В. А. Гипотетическая биофациология Acipenseridae. Труды молодых ученых. Изд-во «Пищевая промышленность», 1964б.
- Абакумов В. А. Некоторые вопросы, связанные с определением рациональной интенсивности промысла. Труды ВНИРО. Т. 50. 1964в.
- Абакумов В. А. Длина и частота поколений. Труды ВНИРО. Т. 67. 1969а.
- Абакумов В. А. Принцип В. П. Горячкина применительно к изучению количественных закономерностей биологических процессов. Земледельческая механика. Т. XII. Изд-во «Машиностроение», 1969б.
- Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. «Зоологический журнал». Т. 36. Вып. 11. 1957.
- Вернадский В. И. Проблема времени в современной науке. Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук, № 4, 1932.
- Вернадский В. И. О коренном материально-энергетическом отличии живых и косных естественных тел биосферы. «Проблемы биогеохимии». Вып. 2. 1939.
- Вернадский В. И. С правизне и левизне. «Проблемы биогеохимии». Вып. 4. 1940.
- Вернадский В. И. О состояниях пространства и геологических явлениях Земли на фоне роста науки 20 столетия. «Проблемы биогеохимии». Вып. 3. 1943.
- Вернадский В. И. Физическое строение биосферы Земли и ее окружение. М., изд-во «Наука», 1965.
- Владимиров В. И. Севанская храмуля *Varicorhinus capoeta sevangi* (Filippi). Труды Севанской гидробиологической станции. Т. 6. 1940.
- Владимиров В. И. Личиночные периоды развития и смертность у рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 1 (30). 1964.
- Гиляров М. С. Вид, популяция, биоценоз. «Зоологический журнал». Т. 33, 1954.
- Гиляров М. С. Проблемы современной экологии и теория естественного отбора. Успехи современной биологии. Т. 18. 1959.
- Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами разведения. Изд-во АН СССР, 1954.
- Дрягин П. А. О возрастной структуре популяций у рыб. «Зоологический журнал». Т. 32. Вып. 1. 1953.
- Дрягин П. А. Основные направления в изучении жизненных циклов рыб. Научно-технический бюллетень ГосНИОРХа, № 13—14, 1961.
- Завадский К. М. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность вида. Вестник ЛГУ, серия биологическая. Т. 4. 1952.
- Завадский К. М. Структура вида. В книге «Современные проблемы эволюционной теории». Л., Изд-во «Наука», 1967.
- Иогансен Б. Г. Основы экологии. Томск, 1959.
- Иогансен В. Л. О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.—Л., 1935.
- Королева В. А. и Федорова Г. В. Критические периоды в развитии яиц и личинок донского осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus*) и их морфофизиологическая характеристика. Ученые записки ЛГУ, № 142, серия биологическая. № 29. 1951.
- Кошелев Б. В. Закономерности изменения половых циклов у рыб. Теоретические основы рыболовства. М., 1965.
- Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб. Труды ИМЖ им. А. Н. Северцова. Вып. 17. 1956.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнов А. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (*Percoidei*). Труды ИМЖ им. А. Н. Северцова. Вып. 10. 1953.
- Лапин Ю. Е. Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования динамики численности промысловых рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 1. Вып. 4 (21), 1961.
- Лисова А. И. О продолжительности жизни и ношении зрелых яиц у москитов. «Зоологический журнал». Т. 46. Вып. 7. 1967.
- Личков Б. Л. Природные воды земли и литосфера. Изд-во АН СССР, 1960.
- Лишев М. Н. и Римш Е. Я. Некоторые закономерности численности балтийского лосося. Труды Латвийского отделения ВНИРО. Т. 3. 1961.
- Майр Г. Систематика и происхождение видов. М., изд-во ИЛ, 1947.
- Майский В. Н. О типах нерестовых популяций рыб. «Зоологический журнал», Т. 3. Вып. 5. 1953.
- Монастырский Г. Н. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки. Труды ВНИРО. Т. 11. 1940.
- Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций. «Зоологический журнал». Т. 28. Вып. 6. 1949.
- Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. Труды ВНИРО. Т. 21. 1952.
- Мюнтцинг А. Генетические исследования. Изд-во ИЛ, 1963.
- Наумов В. М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.). Труды ПИНРО. Вып. 9. 1956.

- Наумов В. М. О некоторых вопросах охраны рыбных запасов и регулирования рыболовства. «Охрана природы и озеленение», 1960, № 6.
- Наумов Н. П. Экология животных. М., Изд-во «Наука», 1955.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. Изд-во «Наука», 1965.
- Опарин А. И. Химическая организация живой материи. «Под знаменем марксизма», 1943, № 12.
- Опарин А. И. Возникновение жизни на земле. Изд. 3-е. 1957.
- Павловская Р. М. Основные причины колебаний урожайности поколений черноморской хамсы. Сборник научно-технической информации ВНИРО. Вып. 9. 1963.
- Полетаев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозе. «Проблемы кибернетики». Вып. 16. 1966.
- Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei). «Зоологический журнал». Т. 25. Вып. 2. 1946.
- Сверцов А. Н. Собрание сочинений. Т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
- Сырников Ю. П. К вопросу о термодинамических процессах в живой системе и о роли воды в этих процессах. Сб. «Структура и роль воды в живом организме». Изд-во Ленинградского университета, 1966.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. «Проблемы кибернетики». Вып. 12. 1964.
- Трифонова А. Н. Критические периоды эмбрионального развития. «Успехи современной биологии». Т. 29. Вып. 1. 1949.
- Трифонова А. Н., Борисовская Е. Н., Закиян М. Х. Критические периоды в эмбриональном развитии осетровых рыб. Доклады АН СССР. Т. 16. № 65. 1949.
- Урманцев Ю. А., Трусов Ю. П. О свойствах времени. «Вопросы философии». Вып. 5. 1961.
- Хитрово В. Н. О парусности зачатков некоторых растений. «Записки Киевского общества естествоиспытателей». Т. 20. Вып. 1. 1912.
- Шагов Е. М. Влияние температуры на эмбриональное развитие *Perillus bioculatus* Fabr. (Heteroptera, Pentatomidae). «Зоологический журнал». Т. 46. Вып. 8. Изд-во «Наука», 1967.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. Изд-во «Наука», 1966.
- Curie M. Pierre Curie. Paris. 1924.
- Fabre-Domergue et Victrix E. La période critique post-larvaire des poissons marins. Bull. Mus. nat. Hist. natur., N 3, 1897.
- Ford E. Ecological genetics, London. 1963.
- Grant V. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press. 1964.
- Haldane J. B. S. The theory of natural selection to-day. Nature, 183 (4663). 1959.
- Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp Cons. Explor. Mer., v. 20, 1914.
- Hjort J. Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons., v. 1, № 1, 1926.
- Li C. C. The stability of an equilibrium and the average fitness of a population. J. Amer. Nat., 89, 1955.
- Lissner H. On the races of herring. J. Cons., v. 9, N 3, 1934.
- Marr J. C. The «critical period» in the early life history of marine fishes. J. Cons., v. 21, N 2, 1956.
- Odum A. Fundamentals of ecology. Philadelphia. 1959.
- Pol B. Relaxation—oscillations. Phil. Mag., v. 2, N 11, 1926.
- Pol B. and Mark J. The heartbeat considered as a relaxation oscillation, and an electrical model of the heart. Phil. Mag. v. 6, 1928.
- Sewertzoff A. N. On the factors which determine the duration of the life of multicellular animals. Rev. Zool. Russe, t. 2, livr. 3—4, 1917.
- Soleim P. A. Causes of rich and poor year classes of herring. Rep. Norweg. Fish. Mar. Invest., v. 7, N 2, 1942.
- Weiss P. Autonomous versus reflexogenous activity of the central nervous system. Proc. Amer. Phil. Soc., 84, 1941.