

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ¹⁾.

Вито Вольтерра, Рим.

§ 1. Существует множество приложений математики к биологии. На первом месте можно указать на исследования физиологических вопросов, связанных с органами чувств, с кровообращением и движением животных; эти исследования можно рассматривать как главы оптики, акустики, гидродинамики и механики твердого тела, и потому эти работы не могли вызвать появления новых методов, лежащих вне круга классических методов математики и физики. Наоборот биометрика, с ее своеобразными методами, применила теорию вероятностей и создала целый ряд новых и оригинальных приемов исследования²⁾. Новейшие геометрические исследования, касающиеся формы и роста организованных существ, также имеют оригинальный характер. Геометрия была здесь применена для описания самих форм и их развития, как она была применена уже задолго до настоящего времени в астрономии для описания орбит и движений небесных тел³⁾. Нужно надеяться, что методы, свя-

¹⁾ С оригинала автора перевел П. П. Лазарев.

²⁾ Volterra, Saggi scientifici. — 1) Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle Scienze biologiche e sociali. Bologna, Zanichelli, 1920. См. также том I Revue du mois, Paris, 1906, где соответствующая глава воспроизведена под заглавием: «Les mathématiques dans les sciences biologiques et sociales». Для изучения биометрики см. журн. «Biometrika», основанный в 1901 г. Чарльзом Пирсоном.

³⁾ D'Arcy Thompson Wentworth. On growth and Form, Cambridge, 1917.

занные с анализом наследственности, могут быть также применимы к проблемам биологии¹⁾. Оставляя в стороне другие приложения математики, я буду говорить в настоящей статье о тех приложениях, которые я рассматриваю как типическую задачу особого рода и которые предстоит далее изучать и углублять²⁾.

Эти приложения математики могут уяснить различные интересные данные, важные в настоящее время для биологов.

§ 2. Биологические ассоциации (биоценозы) образуются несколькими видами животных, живущих в одной и той же среде. Обыкновенно различные индивидуумы этих ассоциаций борются за обладание одной и той же пищей, причем иногда некоторые виды животных живут за счет других, которыми они питаются. Не исключена возможность также, что живые существа могут помогать друг другу. Все это входит в понятие общего явления, называемого борьбой за существование.

Количественный характер этого явления сказывается в изменениях числа индивидуумов, составляющих различные виды. В определенных условиях эти изменения состоят в колебаниях числа индивидуумов около некоторых средних зна-

¹⁾ Volterra, там же, VII, VIII, см. также Volterra. *Leçons sur les fonctions de lignes*. Paris, 1913, Chap. 1, XIV.

²⁾ Моя полная работа была опубликована в *Mémoires de l'Académie Royale Nationale des Lincei* в отделе физико-математических наук, серия VI, том 2, вып. 3, под заглавием «Вариации и флуктуации числа индивидуумов совместно живущих видов животных». После публикации этих мемуаров я узнал о существовании уравнений Ресса, которые относятся к вопросам паразитологии и связаны с учением о малярии (палудизм). Я узнал также, что д-р Лотка в своем труде *Elements of physical Biology* изучил случай двух видов, который я рассматриваю в § 3 первой части моего мемуара. Лотка при помощи метода, который отличен от моих, нашел интеграл, его геометрическое представление и период малых флуктуаций. Но общий закон, который я получил в том же §, далее случаи, которые я развил в других §§ первой части, точно так же, как три следующие части моего мемуара, являются новыми и заключают детали, которые не были изучены Лотка. Я сожалею, что не имел возможности цитировать в моем мемуаре интересную работу Лотка, которая содержит многочисленные приложения математики к вопросам химии и биологии.

чений, в других случаях они вызывают исчезание или непрерывное увеличение числа особей вида. Изучение этих вариаций и этих разнообразных изменений является важным теоретически, но во многих случаях это изучение представляет и огромную практическую важность, как это мы имеем в случае живущих в одних и тех же морях разных видов рыб, изменение числа которых интересует промышленность¹⁾. Точно так же изменение числа паразитов растений интересует агрономию в том случае, когда эти паразиты ведут борьбу за существование с их собственными паразитами. Инфекционные болезни (малярия и др.) показывают также изменения, которые зависят, по всей вероятности, от подобных же причин.

Вопрос представляется очень сложным. В самом деле в окружающем мире существуют периодические причины, каковыми представляются, например, причины, зависящие от последовательности времен года и вызывающие вынужденные колебания или колебания внешнего характера в числе индивидуумов различных видов.

Эти внешние периодические действия были специально изучены с точки зрения статистики, но является вопрос — нет ли причин внутреннего характера, имеющих собственные периоды, — причин, которые существовали бы даже, если

¹⁾ Д-р Умберто Д'Анкона говорил со мною несколько раз о статистике, которую он пытался установить для рыбной ловли в течение периода войны и в течение периодов предшествовавшего и последующего за войной. Он меня спрашивал о возможности дать математическое истолкование результатов, которые он получил для процентного содержания различных видов в разные периоды. Этот вопрос заставил меня предпринять исследование и решить поставленную задачу, установив законы, которые изложены в § 6. Д'Анкона работал, как и я, независимыми методами, и мы были удовлетворены, сообщая результаты, которые нам дали, с одной стороны, расчеты, с другой стороны, наблюдения. Мы пришли к заключению, что они согласуются между собой и что результаты получаются следующие: человек, который благодаря рыбной ловле нарушает естественное состояние изменений двух видов, из которых один питается другим, вызывает уменьшение относительного количества того вида, который является хищным, и увеличение количества вида, который является пищей для хищников.

внешние периодические причины перестали бы действовать, и которые накладываются на эти внешние причины.

Наблюдение дает основание думать, что это так, и математические расчеты это подтверждают, как мы увидим в настоящей статье. Однако на первый взгляд может показаться, что вследствие крайней сложности вопроса его невозможно трактовать математически и что математические методы, благодаря своей тонкости могут открыть лишь отдельные части и детали явлений и могут оставить невыясненным самое существенное в настоящем вопросе. Чтобы избежать этой опасности, необходимо исходить из гипотез, быть может и грубых, но простых, и нужно схематизировать явление.

Мы начнем наше изучение с исследования случая, который можно назвать чистым явлением, зависящим только от внутренних причин, — явлением, которое обуславливается только способностью воспроизведения, с одной стороны, и хищностью видов — с другой. Эти причины мы будем рассматривать как единственно действующие. Затем мы изучим одновременное существование этих явлений с внешним периодическим действием, зависящим от действий среды, в которой живут животные.

§ 3. Какие математические методы следовало бы здесь применить? Можно применить методы, основанные на теории вероятностей, которые невольно прежде всего бросаются в глаза. Я скажу с самого начала, что не эти методы мы будем применять для решения данного вопроса. Я позволю себе указать, как можно рассматривать этот вопрос. Попытаемся выразить словами явления, которые характеризуют в грубых чертах изучаемый процесс, а потом переведем эти слова на язык математики. Это позволит нам установить дифференциальные уравнения явления. Если далее мы будем применять методы математического анализа, мы пойдем гораздо дальше, чем нам позволят это сделать обычный разговорный язык и обычные рассуждения, и мы можем формулировать точные математические законы, которые не противоречат наблюдениям; по крайней мере наиболее важный закон остается в полном согласии со статистическими результа-

тами¹⁾. Таким образом, путь, которым мы будем следовать, совершенно ясно указывается предшествующими общими рассуждениями. Мы увидим дальше, каким образом можно было преодолеть встречающиеся трудности.

§ 4. Возьмем один вид животных и допустим, что он увеличивается и уменьшается непрерывным образом, т. е. допустим, что число N индивидуумов этого рода не является целым числом, но представляется положительным числом, изменяющимся непрерывно. Вообще говоря, рождения возникают в определенные моменты, в определенные интервалы времени, отделенные друг от друга. Мы будем пренебрегать этими обстоятельствами, допуская, что рождения возникают непрерывно в каждый момент и что при прочих равных условиях число рождений пропорционально числу индивидуумов, которые существуют в данный момент в данном виде. То же самое мы можем сказать относительно смертности, и смотря по тому, будет ли рождаемость больше смертности или наоборот, мы будем иметь дело или с увеличением или с уменьшением числа индивидуумов вида. Кроме того мы будем допускать однородность индивидуумов каждого рода, пренебрегая вариациями возраста и роста. Если мы имеем дело только с одним видом или если другой вид животных не влияет на развитие изучаемого вида, так что обстоятельства, связанные с рождаемостью и смертностью, являются неизменными, мы получим для скорости увеличения рода, т. е. для числа индивидуумов, на которые род увеличивается в единицу времени, выражение:

$$V = nN - mN = (n - m)N,$$

где n является коэффициентом рождаемости, m — коэффициентом смертности, причем обе эти величины являются постоянными.

¹⁾ Как мы увидим подробно в § 7, Д'Анкона находит из статистического изучения рынков Триеста, Венеции и Фиуме, что в продолжение войны в северной части Адриатического моря было относительное процентное увеличение селакхий, которые должны быть рассматриваемы как наиболее хищный род. Эти результаты соглашаются с законом пертурбации средних значений, который мы изложим далее.

Если мы положим, что $n - m = \epsilon$, мы будем иметь выражение:

$$V = \epsilon N,$$

откуда можно получить хорошо известный закон экспоненциального изменения числа индивидуумов вида, так что, если время растет в арифметической прогрессии, число индивидуумов увеличивается в прогрессии геометрической¹⁾. Величину ϵ называют коэффициентом возрастания вида. Если эта величина положительная, геометрическая прогрессия будет воз-

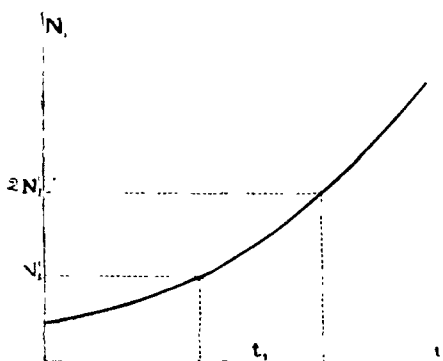


Рис. 1.

растающая. Если эта величина отрицательная, то геометрическая прогрессия будет убывающей, так что в первом случае вид численно увеличивается, а во втором случае он вымирает.

Мы можем дать геометрическую интерпретацию указанных соотношений. Пусть первый вид находит

в окружающей среде достаточно пищи так, что коэффициент возрастания будет постоянным и положительным. Если N_1 представляет число индивидуумов, экспоненциальная кривая рис. 1, имеющая в качестве абсциссы время t и в качестве ординаты N_1 , дает нам представление об изменении числа индивидуумов данного вида в том случае, когда эти индивидуумы остаются в среде одной. Таким образом кривая рис. 1 может быть представлена уравнением:

$$V_1 = \epsilon_1 N_1,$$

где V_1 есть скорость нарастания числа вида индивидуумов.

¹⁾ В самом деле уравнение $V = \epsilon N$ можно переписать так: $\frac{dN}{dt} = \epsilon N$, откуда, разделя переменные, находят

$$N = N_0 e^{\epsilon t}.$$

Если t изменяется в арифметической прогрессии, то N изменяется в геометрической (П. Л.).

Мы можем легко определить время t_1 , необходимое для того, чтобы число индивидуумов возросло от N_1 до $2N_1$. Построение для этого случая указано на рис. 1. Время t_1 не зависит от начального значения N_1 и зависит только от коэффициента ε_1 . В самом деле, время t_1 определяется величиной:

$$\frac{\lg 2^1)}{\varepsilon_1}.$$

Рассмотрим второй род, который не находит для себя питания в среде так, что если бы он жил один в среде, то его коэффициент роста — ε_2 был бы постоянным и отрицательным (ε_2 может быть назван коэффициентом вымирания). Если N_2 представляет число индивидуумов, то экспоненциальная кривая рис. 2 представит изменения во времени числа индивидуумов вида, когда он будет жить один в среде. Ход кривой показывает оче-

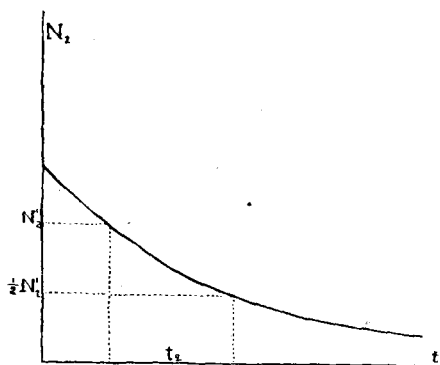


Рис. 2.

видным образом непрерывное вымирание рода. Эта кривая геометрически представляет уравнение $V_2 = -\varepsilon_2 N_2$, где V_2 есть отрицательная скорость нарастания вида.

Совершенно аналогично предыдущему можно получить время, в течение которого вид уменьшается наполовину. Построение на рис. 2 дает время t_2 , в течение которого число индивидуумов вида из N_2 становится $\frac{N_2}{2}$. Время t_2 также не зависит от начального значения N_2 и равно:

$$\frac{\lg 2}{\varepsilon_2}.$$

*) Из уравнения $\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1$ имеем: $\lg N_1 = \varepsilon_1 T_1 + A$ и $\lg 2N_1 = \varepsilon_1 T_2 + A$; откуда $\lg 2 = \varepsilon_1 (T_2 - T_1) = \varepsilon_1 t_1$; $\lg$ есть знак Неперова логарифма (II. N.).

§ 5. Допустим, что виды живут вместе и что индивидуумы второго вида питаются за счет индивидуумов первого вида. Что произойдет в биологической ассоциации? Постараемся выразить словами то, что можно ожидать при этом явлении: очевидно, что коэффициент возрастания ε_1 первого вида будет изменен, причем он не будет больше постоянным и будет тем меньше, чем будут более многочисленны индивидуумы второго рода, которые пожирают особей первого рода: коэффициент ε_1 может даже сделаться отрицательным. Число — ε_2 также не будет более постоянным; но будет увеличиваться (оно даже может изменить свой знак) и будет тем больше, чем более многочисленны индивидуумы первого вида, так как с увеличением этих последних увеличивается количество пищи для индивидуумов второго вида. Мы можем теперь перевести сказанное на математический язык, заменив постоянную величину ε_1 количеством, которое уменьшается, когда N_2 растет, и в первом приближении мы можем заменить ε_1 через $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$ и — ε_2 через $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$, где γ_1 и γ_2 суть положительные коэффициенты. Если V_1 и V_2 представляют скорости возрастания числа особей обоих видов, т. е. представляют собою число индивидуумов двух видов, на которое эти виды увеличиваются в единицу времени, то два предыдущих уравнения должны быть заменены следующими:

$$V_1 = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1 \quad (1)$$

и

$$V_2 = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2. \quad (2)$$

Эти два уравнения должны быть рассматриваемы одновременно. Таким образом получают то, что называется двумя совместными дифференциальными уравнениями. Исходя из этих уравнений, анализ позволяет легко получить определенное соотношение между N_2 и N_1 .

Мы можем составить ясное представление о соотношении величин N_2 и N_1 при помощи геометрической интерпретации явлений. В самом деле из уравнений (1) и (2) легко найти:

$$\varepsilon_2 V_1 \left(\frac{\gamma_2}{\varepsilon_2} - \frac{1}{N_1} \right) + \varepsilon_1 V_2 \left(\frac{\gamma_1}{\varepsilon_1} - \frac{1}{N_2} \right) = 0.$$

Если мы разделим это уравнение на $\varepsilon_1 \varepsilon_2$ и положим $\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = k_1$ и $\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = k_2$, то предыдущее уравнение превратится в следующее:

$$\frac{1}{\varepsilon_1} V_1 \left(\frac{1}{k_1} - \frac{1}{N_1} \right) + \frac{1}{\varepsilon_2} V_2 \left(\frac{1}{k_2} - \frac{1}{N_2} \right) = 0. \quad (3)$$

Пусть x и y — две величины, которые изменяются со скоростями V_x и V_y так, что

$$V_x = V_1 \left(\frac{1}{k_1} - \frac{1}{N_1} \right) \quad \text{и} \quad V_y = V_2 \left(\frac{1}{k_2} - \frac{1}{N_2} \right).$$

Соотношения между x и N_1 и y и N_2 представлены кривыми I и II (рис. 3)¹⁾.

Минимумы их ординат соответствуют точкам M_1 и M_2 , где $N_1 = K_1$ и $N_2 = K_2$.

Они становятся бесконечными, когда абсциссы равны нулю или бесконечности.

С другой стороны, уравнение (3) может быть переписано так:

$$\frac{V_x}{\varepsilon_1} + \frac{V_y}{\varepsilon_2} = 0,$$

откуда находят

$$\frac{x}{\varepsilon_1} + \frac{y}{\varepsilon_2} = \text{const.}$$

Прямая $A_x A_y$, которая пересекает оси x и y от начала координат на расстояниях, пропорциональных ε_1 и ε_2 , представляет это соотношение. Проведем касательные $M_1 P$ и $M_2 Q$ к двум кривым (I) и (II) в точках M_1 и M_2 и через точки, где они встречаются прямую $A_x A_y$, проведем прямые, параллельные осям y и x . Эти прямые встречаются кривые II и I в точках P' , P'' и Q' , Q'' .

¹⁾ Уравнение кривой (I) выражается так: $x = \frac{N_1}{k_1} + \lg \frac{1}{N_1}$ и уравнение кривой II есть $y = \frac{N_2}{k_2} + \lg \frac{1}{N_2}$.

Если через P' и P'' мы проведем прямые, параллельные u , и через Q' и Q'' — прямые, параллельные x , мы получаем прямоугольник. Кривая Λ , которая представляет соотношение между N_1 и N_2 и которая имеет, следовательно, абсцис-

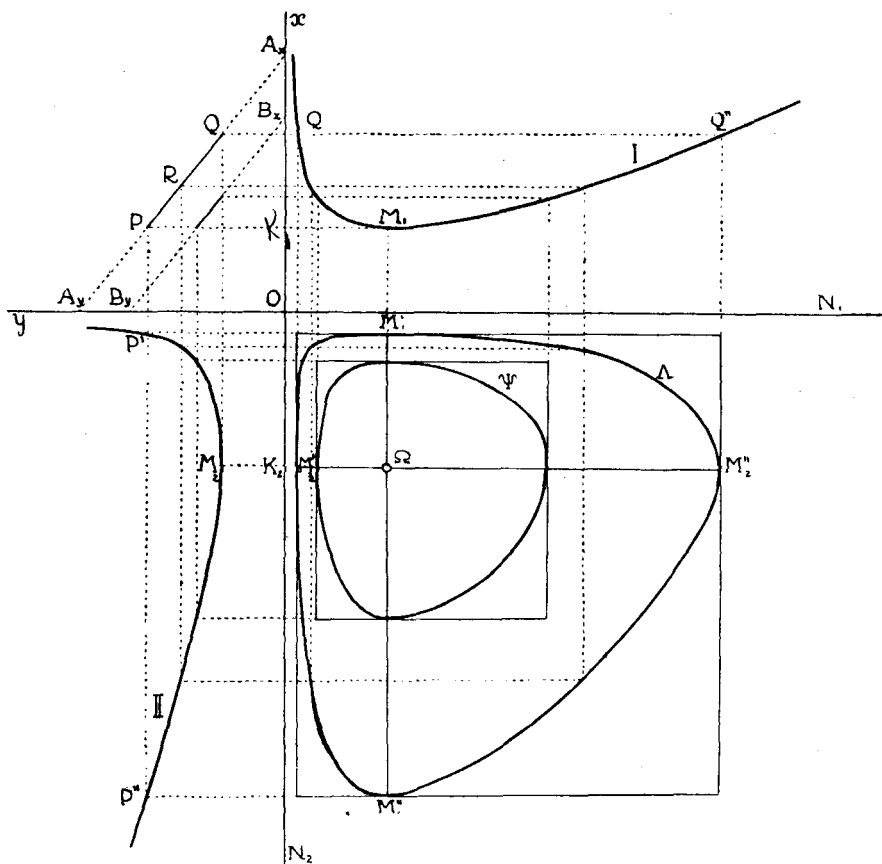


Рис. 3.

сами N_1 и ординатами N_2 , заключена в этом прямоугольнике и касательна к сторонам прямоугольника в точках M_1' , M_1'' , M_2' , M_2'' , где прямые, параллельные осям и проведенные через точки M_1 и M_2 , встречают стороны прямоугольника.

Отсюда можно вывести, что N_1 и N_2 колеблются между положительными значениями, которые представляют рас-

стояния сторон указанного прямоугольника от параллельных с ними осей, через любую точку R , принадлежащую отрезку PQ . Проведем прямые, параллельные осям, точно так же как и через четыре точки, где они встречаются кривые I и II. Эти последние прямые образуют прямоугольник, вершины которого принадлежат кривой Λ . Изменяя положение точки R , можно таким способом найти сколько угодно точек кривой Λ .

Это обстоятельство позволяет легко получить кривую Λ , и она оказывается замкнутой циклической кривой. Если мы обозначим через T время, в течение которого проходит целый цикл, то в конце этого периода величины N_1 и N_2 снова получают свои начальные, исходные, значения, так что конечные условия одинаковы с начальными. Явление представляется, таким образом, периодическим и период T можно найти, пользуясь одной формулой интегрального исчисления, выражающей этот период в функции $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ и начальных условий.

Если идет дело о малых флуктуациях, то период дается приближенно формулой

$$T = 2 \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} = 9,06 \sqrt{t_1 t_2},$$

из которой следует, что период флуктуации пропорционален средней геометрической двух времен, в течение которых соответственно первый вид удваивается в числе, а второй — уменьшается наполовину.

Можно представить при помощи графика изменения N_1 и N_2 со временем. Это соотношение дает рис. 4, в котором времена отложены по абсциссам, а N_1 и N_2 представляют собою ординаты. Если мы изменим начальные условия, цикл изменяется.

Чтобы построить различные циклы, достаточно перемещать параллельно самой себе прямую $A_x A_y$. Этим способом перемещая $A_x A_y$ в положение $B_x B_y$, мы получим на рис. 3 новый цикл ϕ , и таким же способом можно было бы получить сколь угодно много циклов.

Точка Ω , лежащая внутри этой бесконечной системы кривых, имеет своими координатами отношения:

$$K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \quad \text{и} \quad K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1};$$

мы скоро увидим значение чисел K_1 и K_2 .

§ 6. Мы сначала рассмотрим значение величин ε_1 , ε_2 , γ_1 и γ_2 . Очевидно, что величина ε_1 является коэффициентом возрастания числа особей первого вида при допущении, что он существует в среде один и ε_2 есть коэффициент исчезновения особей второго вида при допущении, что он также является в среде один.

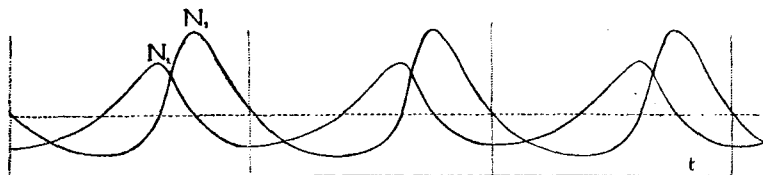


Рис. 4.

Что касается величин γ_1 и γ_2 , то можно видеть непосредственно, что они увеличиваются вместе с хищностью и прожорливостью второго рода и уменьшаются, когда средства защиты у первого вида делаются больше. Другими словами, их можно назвать коэффициентами хищности. По отношению K_1 и K_2 можно видеть, что если $N_1 = K_1$ и $N_2 = K_2$, то V_1 и V_2 равны нулю; K_1 и K_2 являются числами индивидуумов, соответствующими стационарному состоянию, т. е. состоянию, при котором оба вида не увеличиваются в числе и не уменьшаются. С другой стороны, хотя кривые рис. 3 не являются симметричными в отношении точки Ω , можно доказать, что K_1 и K_2 являются средними значениями N_1 и N_2 за один период.

Таким образом можно заключить: 1) что флуктуации числа индивидуумов, видов являются периодическими и 2) что среднее значение числа особей двух видов не зависит от начальных усло-

вий, если только коэффициент возрастания и коэффициент хищности остаются теми же самыми, т. е. если исходить из начального состояния, при котором имеется большее или меньшее количество индивидуумов, то среднее значение числа индивидуумов, после того как цикл, соответствующий периоду, пройден, будет оставаться тем же самым. С другой стороны, величины периодов будут меняться, когда изменяются начальные состояния.

Теперь допустим, что мы будем уничтожать искусственным способом индивидуумы двух видов, например, если дело идет о рыбах, то допустим, что их вылавливают, тогда ϵ_1 — коэффициент увеличения первого рода — будет уменьшаться, между тем, как ϵ_2 — коэффициент уменьшения второго рода — увеличится. Таким образом, если прожорливость первого вида и защитительного средства второго не будут изменяться, K_1 увеличится, а K_2 уменьшится, т. е. среднее число индивидуумов первого рода (вид пожираемый) увеличится и среднее число индивидуумов второго рода (вид пожирающий) уменьшится, откуда следует третий закон: 3) если стремиться уничтожить в одно и то же время особей обоих видов, то среднее число индивидуумов пожираемого вида увеличится, а число индивидуумов пожирающего вида уменьшится.

§ 7. Как было указано выше, этот третий закон находится в полном согласии с результатом, полученным из изучения состояния рыбной ловли в северных частях Адриатического моря. Д'Анкона исследовал статистику рынков Венеции, Триеста и Фиуме, которые собирают большую часть рыбного улова в северных частях Адриатического моря. Статистика относилась к периодам, предшествующим и последующим за войной, и он мог заметить, что к концу войны преобладающими оказались хищные виды и главным образом селаксии (*Acanthias vulgaris*, *Scyllium sp.*, *Mustelus sp.*, *Squatina angelus*, *Tigon sp.*, *Myliobatis sp.*, *Raja sp.*) и наоборот, наблюдалось относительно меньшее количество других видов рыб, менее хищных. Д'Анкона объясняет эти факты тем, что обстановка рыбной ловли в течение периодов 1914—1918 гг. переместила временно равновесие между различными биоло-

гическими видами в пользу наиболее хищных за счет наиболее незащищенных среди рыб, которые являются экономически наиболее важными. Отсюда вытекает, что биологическое равновесие, которое может устанавливаться между породами рыб Адриатического моря, переместилось, благодаря рыбной ловле, в сторону наименее защищенных: прекращение рыбной ловли в течение периода войны восстановило наоборот первоначальные условия, т. е. привело к увеличению хищных рыб.

§ 8. Легко можно понять, что указанное соотношение оправдывается до известного предела, так как дальше известной границы два вида стремятся к исчезанию. Граница, выше которой причины, действующие разрушительно на оба вида, являются наиболее благоприятными для пожираемого рода, может быть легко предвычислена и можно показать, что если эта граница является перейденной, то два вида уменьшаются в числе, но если только эта граница достигнута, то пожирающий вид исчезает, между тем, как пожираемый стремится к пределу меньшему, чем среднее значение, достигнутое раньше. Другими словами, существует верхний предел, который, однако, не является максимумом.

§ 9. Мы допустили, что когда два вида живут вместе — ϵ_1 и ϵ_2 должны соответственно уменьшаться и расти, когда растут соответственно значения N_1 и N_2 , что на самом деле и имеет место и что заставило нас ϵ_1 заменить выражением: $\epsilon_1 - \gamma_1 N_2$ и $-\epsilon_2$ выражением $-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1$. То обстоятельство, что мы приняли эти величины линейными в отношении N_1 и N_2 , дает нам не только первое грубое представление об явлении, но и подтверждается также и тем обстоятельством, что скорость увеличения двух родов должна быть изменена пропорционально вероятности встречи между двумя видами индивидуумов и, следовательно, будет пропорциональна произведению N_1 и N_2 , которое как раз пропорционально числу встреч вида. Уравнения (1) и (2), таким образом, строго доказаны.

Является возможным исследовать те же уравнения, делая всевозможные гипотезы о значении коэффициентов ϵ_1 , ϵ_2 , γ_1 и γ_2 , и тогда приходится рассматривать различные случаи,

когда встречи между различными индивидуумами двух родов являются для них благоприятными или неблагоприятными.

Если мы представим себе, как много интересных для медицины случаев может быть подведено под явление, которое зависит от встречи и взаимного действия между различными видами живых существ (человеческий вид и патогенный зародыш, вид, на котором живет паразит, и вид паразитирующий), то легко понять, в каком отношении вариации эпидемий могут находиться с теориями, которые мы изложили здесь.

§ 10. Если рассматривать только два вида, живущие вместе, то мы чрезвычайно ограничим задачу. Является возможным математически трактовать общий случай, в котором произвольное число видов, оказывающих действие один на другой, живет вместе. Допустим, что их число равно n и что встреча двух особей различных видов производит или благоприятный результат для вида, к которому принадлежит одна из особей, и не благоприятный для вида, к которому принадлежит другой индивидуум, или же производит результат нулевой для обоих видов. Возьмем два из этих видов, например первый и второй, и определим отношение между числом индивидуумов, на которое увеличится один из видов, например первый, и число индивидуумов, на котором уменьшится другой вид, например второй, вследствие их взаимных встреч, в течение которых первый вид будет пожирать индивидуумов второго рода, что и произведет уменьшение одних видов и увеличение других пропорционально той пище, которую они при этом получают. Допустим, что указанное отношение всегда выражается величиной $\frac{\gamma_1}{\gamma_2}$, в которой $\gamma_1, \gamma_2 \dots \gamma_n$ представляют n положительных чисел, которые соответствуют первому, второму ... и n -ому виду. Допустим также, что, находя отношение между этими самими числами, можно получить аналогичные отношения, относящиеся к встречам особей соответствующих видов. При этой гипотезе число γ_1 и $\gamma_2 \dots \gamma_n$ образуют эквиваленты индивидуумов различных видов. В самом деле, допущение,

что индивидуумы первого вида вследствие их прожорливости могут уничтожить γ_2 индивидуумов второго рода, увеличиваясь в то же время на число γ_1 , равносильно тому, что γ_1 первого рода эквивалентна γ_2 второго рода.

То же самое можно выразить другим способом, называя величины $\beta_1 = \frac{1}{\gamma_1}$, $\beta_2 = \frac{1}{\gamma_2}$, ... $\beta_n = \frac{1}{\gamma_n}$ общим значением изолированных индивидуумов 1-го, 2-го ... родов, и если N_1 и N_2 суть числа, соответствующие числу индивидуумов различных видов, называя выражение $W = \beta_1 N_1 + \beta_2 N_2 + \dots + \beta_n N_n$ величиной биологической ассоциации.

В таком случае предыдущая гипотеза приводит к допущению, что встречи двух видов не изменяют величины биологической ассоциации.

Мы можем сказать, что ассоциация подобного рода является консервативной. Изменение числа индивидуумов различных видов определяется в этом случае системой совместных дифференциальных квадратичных уравнений. Их свойства зависят от свойств определенного детерминанта и следует различать случай, при котором мы имеем дело с четными числами видов или с нечетными. В этих обоих случаях можно найти интегралы дифференциальных уравнений.

§ 11. Если число видов является четным, то легко получают три закона, которые представляются обобщениями указанных выше законов. Первый закон гласит: в случае консервативной биологической ассоциации порядка n , для которой существует стационарное состояние, вариации числа индивидуумов различных видов заключены между положительными числами и всегда существуют флуктуации этих чисел, которые не затухают.

При этом обобщении, свойства периодичности теряются и остается только флуктуация в числе индивидуумов.

Когда флуктуации невелики, можно их получить путем приближенного вычисления, путем наложения $\frac{n}{2}$ незатухающих флуктуаций, из которых каждая имеет собственный период, независимый от начальных условий.

Второй закон остается неизменным в том случае, когда берут как среднее значение числа индивидуумов различных видов пределы средних значений для промежутка времени, равного бесконечности (асимптотические средние значения). Что касается третьего закона, то он принимает следующую форму: если стремятся к уничтожению всех видов консервативной ассоциации четного порядка, в которой находятся виды, пожирающие и виды пожираемые, то между этими последними существуют всегда такие виды, среднее асимптотическое число индивидуумов которых увеличивается. В то же время всегда существуют между видами пожирающими некоторые виды, у которых среднее асимптотическое значение уменьшается ¹⁾.

Когда число видов консервативной системы является нечетным, является невозможным, чтобы число индивидуумов каждого вида было заключено между двумя положительными числами, поэтому ассоциация является неустойчивой ²⁾.

§ 12. Случай консервативной системы можно рассматривать как предельный случай, к которому приближаются естественные ассоциации, но еще более близкими к действительно существующим системам, повидимому, стоят рассеивающиеся ассоциации, значение $\beta_1, \beta_2 \dots \beta_n$ у которых уменьшается при такой встрече индивидуумов двух видов, при которой следует пожирание одного вида другим. Тогда можно видеть, что флуктуации затухают около стационарного состояния и что система стремится сама к стационарному состоянию.

§ 13. Подобным способом можно изучать внутренние причины флуктуаций, которые являются достаточными для того, чтобы объяснить различные наблюдаемые явления и чтобы

¹⁾ Как мы уже говорили в § 8, этот закон является справедливым до известного предела; если идти в разрушении дальше, то можно заставить уничтожиться все виды.

²⁾ Этот результат объясняется абсолютным характером консервативных систем.

предсказать новые, которые, весьма вероятно, можно подвергнуть контролю эксперимента или наблюдения. Мы уже говорили раньше о внешних периодически действующих причинах. Их можно подсчитать допуская, что коэффициент возрастания вида является периодическим, вместо того, чтобы оставаться постоянным, и тогда, в случае небольших флуктуаций, выполняется принцип суперпозиции собственных вариаций и вариаций вынужденных, так, что малые флуктуации можно получить, накладывая на собственные вариации, вариации вынужденные, имеющие период коэффициентов возрастания вида в том случае, когда этот последний не совпадает ни с одним из периодов собственных флуктуаций.

§ 14. Случаем, который можно математически изучить до конца и с наибольшими деталями, является тот, в котором три вида животных живут в ограниченной среде, каковой является, например, остров, причем первый вид питается вторым и второй третьим. Как пример мы можем взять плотоядных животных, которые питаются определенным видом травоядных животных, которые, в свою очередь, питаются определенным видом растений, если при этом допустить, что для растений применим тот же самый метод исследования, который применен к животным. Тот же самый прием можно применить к паразитирующим на растениях насекомым и к паразитам этих насекомых.

Мы приведем далее различные случаи и частные виды этих случаев, которые могут представиться в действительности и которые характеризуются значениями коэффициентов, встречающихся в вышеприведенных уравнениях, т. е. коэффициентов возрастания и хищности и числа индивидуумов различных родов.

Первый случай: если мы допустим, что растения не могут увеличиваться в числе бесконечно, то пища, которая доставляется плотоядным животным при посредстве травоядных, является недостаточной, чтобы поддержать вид плотоядных, и последние исчезают, между тем, как числа травоядных животных и растений стремятся дать периодические незатухающие флуктуации.

Второй случай: если коэффициент возрастания вида растений постоянен, то число индивидуумов этого вида беспредельно

возрастает; можно также допустить, что указанный коэффициент уменьшается пропорционально числу индивидуумов. Второй случай, подразделение а): питание, доставляемое растениями, недостаточно, чтобы поддерживать существование травоядных животных; в этом случае вид травоядных животных и вид плотоядных исчезают, между тем как вид растений стремится к постоянной величине. Второй случай, подразделение б): растения встречаются в достаточном количестве, чтобы поддерживать существование травоядных животных, но не имеется достаточного питания для плотоядных за счет травоядных животных; в этом случае вид плотоядных животных вымирает, между тем как травоядные и растения стремятся образовать затухающую флуктуацию, стремящуюся к стационарному состоянию. Второй случай, подразделение в): питания достаточно для всех видов и эти последние, благодаря асимптотической вариации или затухающим флуктуациям, стремятся все к стационарному состоянию¹⁾.

§ 15. Следует заметить с точки зрения аналитической, что изучение флуктуаций и изменений числа индивидуумов видов, живущих вместе, выходит из области обыкновенного изучения колебаний²⁾, так как общие уравнения не являются линейными, в то время как классические схемы теории колебаний приводят к линейным уравнениям. В самом деле, изучаемые колебания не являются в общем случае малыми колебаниями. Только в том случае, когда мы делаем гипотезу о существовании малых флуктуаций, мы можем пренебрегать величинами второго порядка и мы можем пользоваться линейными уравнениями.

§ 16. Прежде чем кончить эту статью, мы хотели бы предостеречь читателя от возражений, которые могут возникнуть и которые будут представлять в ложном свете результаты предшествующих исследований, причем эти результаты могут казаться неточными или даже лишенными смысла. Мы хотели бы предупредить и предостеречь от этого.

Например, в вышеуказанном случае двух видов, из которых один пожирает другой, мы находим, что всегда устана-

¹⁾ Мы здесь не будем выписывать алгебраических неравенств, которым должны удовлетворять коэффициенты, характеризующие различные случаи и подразделения; их можно найти в цитированном мемуаре из королевской академии, стр. 6.

²⁾ Например механическим, акустическим. (П. Т.).

вливается периодический цикл, благодаря которому число индивидуумов двух видов колеблется около некоторой средней величины. Можно возразить, что легко представить хищный вид настолько многочисленный и хищный, что он в небольшое время поглотит один за другим индивидуумов другого вида и, таким образом, сделает невозможными вышеуказанные периодические колебания.

Мы должны здесь напомнить, что закон цикла вытекает из предположения, что один из видов, если ему нехватает пищи, может исчезнуть только в течение бесконечного времени, и это может казаться еще более далеким от реальности, чем самый закон цикла. Это обстоятельство проистекает из того факта, что среди гипотез, которые положены в основание всего нашего изложения, имеется гипотеза, что число индивидуумов является положительным числом, изменяющимся непрерывно, между тем как в действительности это число может быть только целым числом и не может быть меньше единицы. Таким образом мы должны представлять себе, что если число индивидуумов вида сделалось достаточно малым, его нужно считать нулем и принятие его значений меньших, чем единица, является допущением чисто теоретического характера, лишенным всякого реального смысла. Возвратимся к примеру, изложенному в § 5. Если коэффициент хищности γ_1 очень велик и начальное значение N_2 также чрезвычайно велико, то N_1 может быстро сделаться меньше, чем единица, и это обстоятельство в практике равносильно уничтожению одного вида и, следовательно, цикл, который теоретически продолжался бы, на самом деле не будет замкнутым и закончится точкой.

То, о чем мы говорим здесь, свойственно не только тем приложениям математики к биологии, которые мы изложили здесь. Аналогичные явления представляются во всех случаях, когда вместо прерывной величины берут величину непрерывную. Во многих случаях эта подстановка является необходимой, так как без этого не представляется возможным пользоваться наиболее могущественным средством, которым владеет математика, — исчислением бесконечно малым; с другой стороны, во всех классических случаях, следствия,

которые можно получить из теории, практически выполняются.

Вопросы подобного рода представляются не только в том случае, когда делают подстановку, подобную вышеуказанной, но и при всяком приложении математики к естественным наукам. Это зависит от того, что приложение математики к какому-либо вопросу возможно в том случае, если приложение связано с гипотезами о свойствах предметов, которым приписываются качества, похожие на те, которыми эти предметы обладают в действительности. Так, например, твердые тела в механике должны обладать такими свойствами, что подверженные действию какой-нибудь силы они совершенно не изменяют своей формы; это свойство очевидно, не выполняется ни для какого материального тела. Как же поступают в настоящее время с теорией, издавна применяемой, когда нужно преодолеть трудности, встречаемые ею?

Здесь нужно различать две фазы. Во время первой фазы задачу разрешают путем анализа, рассматривая принятые гипотезы как абсолютно точные. Когда решение получено, необходимо в течение второй фазы ближе исследовать это решение и если при этом окажется, что некоторые границы допущений являются перейденными, благодаря чему сделанные гипотезы слишком удаляются от истины, то необходимо отказаться от решения задачи или изменить самое решение.

Таким путем, например, мы можем вычислить силы, которые удерживают части идеальной балки, предполагая, что эта балка является бесконечно сопротивляющейся и бесконечно твердой. Если решение получено, то необходимо в течение второй фазы посмотреть, не превосходят ли некоторые из этих сил известные пределы, так как в этом случае равновесие невозможно и балка разорвется, причем это обстоятельство чрезвычайно важно предвидеть. Точно так же в случае флуктуаций видов, которые рассматривают как идеальные виды, образованные некоторым положительным числом индивидуумов. Если после того, как расчет уже сделан, мы находим, что число индивидуумов известного рода проходит через величину меньшую единицы, мы можем ска-

зять, как мы это видели выше, что вариации вида прекращаются, так как вид не может больше существовать. Найденное решение не является таким образом решением неверным, но здесь возникает ограничивающее условие, имеющее для практики чрезвычайно большую важность и значение. Первая фаза, о которой мы выше говорили, составляет то, что мы можем назвать фазой теоретической, вторую фазу — фазой прикладной. И мы на самом деле имеем, с одной стороны, теоретическую механику, с другой стороны — механику прикладную. Выполненные мной исследования по математической биологии и кратко изложенные в настоящей статье по этой классификации принадлежат к фазе теоретической.
