

ЕСТЬ ЛИ ОБЩИЕ ЗАКОНЫ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ?¹

© 2002 г. П. В. Турчин

*Department of Ecology and Evolutionary Biology
University of Connecticut, Storrs, CT 06269–3043 USA*

e-mail: peter.turchin@uconn.edu

Поступила в редакцию 26.06.2001 г.

Широко распространенное мнение о том, что в экологии нет общих законов, ошибочно. По крайней мере, при изучении динамики популяций можно выделить несколько основополагающих положений, на которых строится подавляющее большинство моделей, описывающих те или иные конкретные ситуации. Некоторые из этих положений по своей логической сути очень близки к полноценным физическим законам. Так, например, 1) закон экспоненциального роста может рассматриваться как почти полный аналог первого закона Ньютона (закон инерции). Два других общих принципа – это: 2) самоограничение роста любой популяции; и 3) осцилляторный характер динамики системы “ресурс–потребитель”. Обсуждаются также некоторые элементарные постулаты, лежащие в основе указанных принципов. На самом деле предложенные “законы” не являются новыми. Фактически многие экологи, начиная с Вольтерры, Лотки и Гаузе, руководствовались этими положениями как некими общими принципами, позволяющими развивать конкретные модели и ставить соответствующие эксперименты.

Подобно представителям многих других естественных дисциплин, экологи не могли устоять перед соблазном сопоставления развиваемой ими науки с физикой. Результаты такого сопоставления обычно трактуются не в пользу экологии, а некоторые авторы (например, Murray, 1992) даже рискуют утверждать, что отсутствие заметного прогресса в экологии связано с тем, что экологи думают не так, как физики. Другие авторы в ответ на эти упреки замечают, то биологи, мол, и не должны думать, как физики, поскольку биологическое знание имеет другую природу (Aarsen, 1997; Quenette, Gerard, 1993). Характерно, однако, что участники подобных дебатов, стоя на столь разных позициях, на самом деле разделяют широко распространенное мнение, согласно которому экология в отличие от физики, во-первых, не имеет общих законов, а во-вторых, не способна давать предсказания. К примеру, Черретт (Cherrett, 1988) полагает, что “существует большое неудобство в том, что у нас до сих пор нет эквивалентов законам Ньютона или хотя бы общепринятой системы классификации фактов” (смотрите комментарий: Kingsland, 1995, p. 222–223). Ему вторит Лотон (Lawton, 1999), по мнению которого “некоторые науки, и прежде всего физика, опираются на глубокие универсальные законы, тогда как экологам остается только глубокая зависть по по-

воду того, что в их науке таких законов нет”. Даже весьма влиятельные экологи-теоретики, кажется, готовы подписаться под подобными утверждениями. Так, Рафгарден (Roughgarden, 1998, p. xi) полагает, что экология отличается от физики тем, что в ней почти отсутствуют универсальные положения и теории, а Арсен (Aarsen, 1997, p. 177) замечает, что экология не может похвастаться особыми достижениями по части выдвижения проверяемых теоретических конструкций (см. также: Weiner, 1995). Макинтош (McIntosh, 1985) же просто заявляет, что “экология была и остается наукой, не способной давать предсказания”.

На приведенные выше доводы можно привести целый ряд возражений.

Во-первых, физика сама по себе вовсе не однородная наука. В некоторых ее весьма уважаемых областях, например в астрофизике, теоретические предсказания не проверяемы путем постановки экспериментов. Однако это вовсе не означает, что в астрофизике нет прогресса. Просто астрофизики способны предсказать такие явления, которые еще никто не наблюдал.

Во-вторых, было бы большим преувеличением утверждать, что физика – это наука, способная всегда давать предсказания. Так, например, физики уверяют нас, что прекрасно понимают законы гидродинамики, а именно эти законы отвечают за движение воздушных масс. Однако ни физики, ни представители других наук не могут предсказать погоду хотя бы на 5–7 дней вперед. Список примеров легко может быть продолжен, но подход, при котором на каждый довод критиков выдвигаются

¹ Настоящая работа представляет собой переработанный автором вариант статьи, опубликованной в журнале “Oikos” (Turchin P. Does population ecology have general laws? // Oikos. 2001. V. 94, P. 17–26). Публикуется с разрешения редакции “Oikos”. Перевод с английского А.М. Гилярова.

доводы контра, вряд ли особенно продуктивен. Наверное, лучше просто заниматься экологией, стремясь показать в конце концов, что наука эта достаточно жизнеспособна, прогностична и опирается на вполне надежную теоретическую основу. Ожидать желаемого результата на самом деле осталось не так долго. По крайней мере в области изучения популяционной динамики экология, на мой взгляд, уже стоит на пороге крупного синтеза (Turchin, 2002).

Более того, я полагаю, что у популяционной экологии есть общие законы, напоминающие те, что существуют в определенных областях физики, например в классической механике или термодинамике. В частности, некоторые основополагающие принципы популяционной динамики по своему духу и логике очень похожи на законы Ньютона (Гинзбург, 1972; Ginzburg, 1986). Цель данной работы – изложить в самых общих чертах эти принципы и обсудить параллели между логическими основаниями популяционной динамики и ньютоновской механики. При этом следует сразу оговориться, что речь идет о положениях, которые вовсе не являются новыми для экологии и которые активно использовались в этой науке по крайней мере с 1920-х годов, но которые по тем или иным причинам просто не принято было называть законами.

ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ – ПЕРВЫЙ ЗАКОН ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Практически во всех учебниках экологии разделы, посвященные популяциям, начинаются с изложения представлений об экспоненциальном росте численности (Malthus, 1798). Экологи обычно резонно соглашаются с тем, что закон экспоненциального роста может претендовать на роль первого принципа популяционной динамики (см., например, Bergman, 1999; Brown J.H., 1997; Ginzburg, 1986). Данный принцип, на мой взгляд, можно сформулировать следующим образом: *численность популяции растет (или убывает) экспоненциально, пока окружающая среда по отношению к каждой особи в этой популяции остается неизменной*. Под средой в данном случае понимается все то в окружении организмов, что влияет на их выживаемость и размножение, включая абиотические факторы, скученность особей данного вида, а также плотности популяций всех других видов, которые входят в то же общество и с которыми данный вид может взаимодействовать.

В большинстве элементарных учебников экологии законы экспоненциального роста выводятся для случая, предполагающего одинаковость всех особей в популяции и непрерывность их размножения. Соответственно в такой популяции особи не делятся по принципу возраста, пола, раз-

мера или принадлежности к тому или иному генотипу. Мы начинаем с того, что записываем законы сохранения (число особей может изменяться только в результате их рождения, смерти, иммиграции или эмиграции), а затем переходим к удельной скорости роста. Так, если для простоты предположить, что популяция замкнута, и поэтому в уравнении нет членов, отвечающих за иммиграцию и эмиграцию, то мы получим:

$$\frac{dN}{dt} = B - D = bN - dN = (b - d)N = rN, \quad (1)$$

где B и D – суммарная рождаемость и смертность, b и d – соответственно удельная рождаемость и смертность, N – общая численность особей в популяции, а r – удельная скорость популяционного роста. Подобная элементарная форма записи может быть модифицирована с учетом более реалистических предположений. К примеру:

1. Для организмов одноциклических, размножающихся только один раз в конце жизни (такowymi являются однолетние растения и многие насекомые), мы можем получить дискретную форму экспоненциального закона: $N_{t+1} = \lambda N_t$.

2. Добавление возрастной или размерной структуры является естественным шагом, однако необходимо дождаться, чтобы в популяции установилось стабильное возрастное распределение и соответственно численности всех возрастных групп (и всей популяции в целом) начали расти по экспоненциальному закону.

3. Экспоненциальный характер роста сохранится, если мы добавим демографическую стохастичность. Например, Бартлетт (Bartlett, 1966) показал, что ожидаемый размер популяции при стохастически меняющейся рождаемости получается таким же, как и в случае детерминистской модели.

4. Окружающая среда вовсе необязательно должна быть неизменной. Если среда варьирует таким образом, что значения удельной рождаемости и смертности характеризуются стационарным распределением вероятностей, то мы получим модель стохастического роста или убывания численности популяции (Maynard Smith, 1974, p. 14–15). Ожидаемая численность популяции снова будет описываться экспоненциальным уравнением (хотя некоторые математические трудности при этом и возникают, см., например, Lande, 1998).

5. Наконец, включение таких факторов, как пространство и диффузное передвижение особей, приводит к простой модели в частных производных, проанализированной Фишером (Fisher, 1937) и Скелэмом (Skellam, 1951). В такой модели общее число особей продолжает расти по экспоненте, даже если особи диффузно распространяются из некоего первоначального центра.

Короче говоря, если влияние внешней среды не изменяется систематически в одном направле-

нии, мы приходим к тому или иному варианту экспоненциального закона. Фактически мы можем даже представить его в более общей форме, заменив в приведенной выше дефиниции закона "среда неизменна" на "среда стационарна" (т.е. допустив, что внешние воздействия на скорость того или иного жизненного процесса колеблются с постоянной дисперсией вокруг некоторой постоянной средней). Таким образом, экспоненциальный закон выдерживает испытание на прочность.

Но насколько утверждение об универсальности экспоненциального роста является именно *законом*? Давайте сравним его с каким-нибудь утверждением, относительно которого никто не сомневается, что это закон, например с первым законом Ньютона – законом инерции. Сходство между законом экспоненциального роста и законом инерции на самом деле поразительное.

Во-первых, оба утверждения определяют состояния системы *при условии отсутствия каких-либо "влияний" на нее*. Закон инерции говорит о том, как будет двигаться тело, если на него не воздействуют какие-либо силы, а экспоненциальный закон определяет то, как популяция будет расти (или сокращаться) при отсутствии каких-либо систематически направленных изменений в факторах внешней среды, воздействующих на размножение и смертность.

Во-вторых, действие обоих законов в реальной жизни замаскировано множеством обстоятельств, сказывающихся или на движении физических тел, или на динамике популяций. В результате ни тот, ни другой закон не могут быть проверены прямым опытом. Подобно тому, как мы не можем наблюдать тело, на которое не действуют никакие силы, мы не можем наблюдать и экспоненциально растущую популяцию (по крайней мере сколь-либо продолжительное время). Ведь мы не можем долго поддерживать среду обитания всех организмов в стационарном состоянии. В результате роста популяции неизбежно все сильнее будет сказываться высокая скученность, острая нехватка пищи, усилившийся пресс хищников или повышенная вероятность возникновения эпидемий. Фактически и закон Ньютона, и закон экспоненциального роста были выведены на основе умозрительных заключений, и только следствия этих законов проверяемы на эмпирическом материале. Это обстоятельство уже было специально подчеркнуто Мёрреем (Murray, 1992, р. 594), хотя он, видимо, не согласен с тем, что закон экспоненциального роста может рассматриваться как эквивалент закона инерции (см. также: Murray, 2000).

В-третьих, оба утверждения в некотором роде самоочевидны (по крайней мере в ретроспективе). Невольно закрадывается подозрение, что законы эти тривиальны и до определенной степени

тавтологичны. Однако мы можем представить себе некую совсем другую вселенную, в которой будут справедливы другие версии основных законов популяционной динамики или классической механики. Альтернативой закону инерции может быть представление Аристотеля о том, что тела пребывают в состоянии покоя, если на них не действуют никакие внешние силы (Murray, 1992, р. 594). На самом деле во времена, предшествующие Галилею и Ньютону, "первый закон Аристотеля" пользовался широким признанием. Стоит также вспомнить, что экспоненциальный закон основывается на представлении о том, что один организм может брать свое начало только от другого организма (этот принцип, равносильный уже упомянутому выше закону сохранения). Интересно, что еще в XIX в. многие ученые полагали, что жизнь может спонтанно зарождаться из неживого вещества. В средние века думали, что мыши и мухи могут зарождаться в грязном белье или в навозе, а лягушки – падать с небес вместе с дождем. Только знаменитые опыты Пастера окончательно похоронили теорию самозарождения.

Следует заметить, что, если бы спонтанное зарождение организмов было возможно, теория популяционной динамики была бы принципиально другой (подобно тому, как другой наукой была бы классическая механика, опирающаяся на первый закон Аристотеля). Так, уравнение (1) имело бы следующий вид:

$$\frac{dN}{dt} = S + B - D = S + bN - dN = S + rN. \quad (2)$$

Все обозначения те же, что и в уравнении (1), а S – постоянная "скорость самозарождения" новых организмов. Заметим, что для S нет эквивалента удельного (т.е. рассчитанного на одну особь) значения, поскольку в отличие от рождаемости и смертности удельная "скорость самозарождения" не имеет никакого смысла. Ведь "скорость самозарождения" определяется не плотностью популяции, а свойствами самой среды (например, степенью загрязненности белья).

При значении N около нуля уравнение (2) может быть в приближенной форме записано как:

$$\frac{dN}{dt} \approx S,$$

а его решение имеет вид:

$$N(t) = N(0) + St. \quad (3)$$

Иными словами, когда плотность популяции мала, численность со временем растет просто линейно. Если же мы принимаем экспоненциальный закон, то численность растет нелинейно, ускоряясь со временем. На самом деле уравнение (2) вовсе не такое бессмысленное, каким оно кажется поначалу. Оно может использоваться для моде-

лирования динамики популяции в “местообитании – стоке”, которое пополняется за счет иммиграции особей из “местообитания – источника”. В таком случае S – это постоянный приток мигрантов. Если бы биологический мир основывался на законах самозарождения, мы имели бы значительно меньше примеров колебаний численности (см. Turchin, 2001).

Наконец, закон экспоненциального роста в экологии и первый закон Ньютона в классической механике сходны между собой тем, что образуют каждый в своей области некий базис для построения прогностических теорий. Подобно тому, как Ньютон, опираясь на закон инерции (и конечно, некоторые другие), мог предсказать, как будет падать яблоко, популяционные экологи, используя представление об экспоненциальном увеличении численности, могут построить эмпирически проверяемые модели популяционной динамики. Для этого надо, переписав уравнение (1), разделить обе части на N и соответственно выразить удельную скорость популяционного роста r как функцию “всевозможных обстоятельств”, которые могут влиять на размер популяции:

$$r \equiv \frac{dN}{Ndt} = f(\dots). \quad (4)$$

Практически все модели популяционной динамики имеют такую форму (или эквивалентную ей, если используются не обычные дифференциальные уравнения, а какой-то другой способ выражения). Экспоненциальный закон для нас оказывается наиболее удобным способом представить себе такое “нулевое состояние”, в котором находилась бы любая популяция, если бы на нее не действовали никакие силы (=изменения среды). Фактически это есть прямой эквивалент закона инерции, используемый в аналогичной ситуации как отправная точка, к которой потом добавляются всевозможные осложнения. Так, при анализе временных рядов началом отсчета будет дискретная версия уравнения (4):

$$r_t \equiv \ln \frac{N_t}{N_{t-1}} = f(N_{t-1}, X_{t-2}, Y_{t-1}, \dots), \quad (5)$$

где r_t – наблюдаемая удельная скорость изменения численности, N_t – численность в момент времени t , а X_t , Y_t и др. – различные внешние факторы, влияющие на рост изучаемой популяции (другие виды, климатические особенности и т.п.). Если мы знаем, как эти факторы меняются, можно оценить их воздействие на популяцию с помощью регрессионного анализа. Если же у нас есть только данные о численности N_t , то мы можем использовать теорему Такенса (Schaffer, 1985) и представить воздействие других видов через зна-

чения их плотности с определенной временной задержкой:

$$r = \ln \frac{N_t}{N_{t-1}} = f(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, \varepsilon_t), \quad (6)$$

где ε_t – воздействие экзогенных, не зависящих от плотности переменных (Berryman, 1999; Royama, 1981, 1992; Turchin, 1990; Turchin, Taylor, 1992).

САМООГРАНИЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Нельзя предсказать движение планет, основываясь только на законе инерции. Также нельзя предсказать реальную динамику популяций исходя только из закона экспоненциального роста. Для этого обязательно нужно ввести некие добавочные фундаментальные принципы. В качестве такого второго принципа (или закона) можно предложить простое наблюдение, согласно которому рост любой популяции не может продолжаться вечно – всегда имеется верхний предел, выше которого популяционная плотность не увеличивается. Я полагаю, что самоограничение достойно возведения в ранг фундаментального принципа, потому что оно, во-первых, логически необходимо, а во-вторых, служит важным компонентом для построения моделей популяционной динамики. Конечно, следует признать, что само приложение этого принципа в конкретных исследованиях популяционной динамики бывало отнюдь не бесспорным, но определенное согласие постепенно достигается и здесь (см. также: Turchin, 1995, 1999).

Как формализовать саму идею самоограничения? Один из возможных способов – ввести понятие пороговой численности N^* , при превышении которой численность всегда будет снижаться:

$$\frac{dN}{Ndt} \equiv r < 0, \quad \text{если } N > N^*. \quad (7)$$

Заметьте, что r здесь не константа, как в модели экспоненциального роста (1), а некая функция воздействия внешней среды, в том числе плотности собственной популяции (как в уравнении (4)). Трудность данного подхода в том, что значение N^* скорее всего само меняется во времени в зависимости от внешних условий, например от обеспеченности ресурсами или численности естественных врагов. Так, при обилии пищи каждая особь может довольствоваться небольшой территорией, но если пищи мало, то размер территории, как правило, заметно возрастает. В высшей степени желательно поэтому отделить эффект самоограничения (т.е. быстрой непосредственной реакции на повышение собственной плотности) от тех обратных связей, которые включают зависимость скорости роста популяции от возрастающей нехватки пищи или пресса хищников и кото-

рые реализуются почти всегда с существенной задержкой во времени.

Таким образом, другой возможный подход – это введение условия, согласно которому частная производная r становится отрицательной при увеличении численности выше пороговой:

$$\frac{\partial r}{\partial N} < 0 \quad \text{для} \quad N > N^*. \quad (8)$$

Биологический смысл этого утверждения в том, что если N варьирует, а все остальные переменные, влияющие на r , неизменны, то увеличение N ведет к сокращению r , и наоборот. Если, к примеру, размер индивидуальной территории, удерживаемой особью, меняется в зависимости от обеспеченности пищей, то мы можем как бы зафиксировать количество пищи на одном уровне и оценить влияние возрастания плотности популяции на удельную скорость ее роста. Очевидно, что, когда плотность популяции (N) станет столь высокой, что на всех особей территории хватать не будет, r уменьшится в соответствии с уравнением (8). Мы также видим, зачем понадобилось вводить в уравнение (8) ограничивающее условие, согласно которому плотность должна быть обязательно достаточно высокой. Это позволяет допустить вариант, когда r не меняется в зависимости от N , если N мало (или r даже возрастает при некотором увеличении N – так называемый эффект Олли). Главное для самоограничения – это отрицательная взаимосвязь между r и N при высоких плотностях популяции.

Зная о том, как математически может быть выражен принцип самоограничения, легко выяснить, учитывался ли он в какой-то конкретной экологической модели. Для этого мы просто переписываем уравнение динамики изучаемого вида в удельных величинах, дифференцируем правую часть по N и проверяем, отрицательна ли она для каких-либо значений N , особенно для тех, что превышают средний уровень, вокруг которого происходят колебания (или равновесную плотность, если модель предусматривает ее наличие). Этот тест не выдерживает, к примеру, модель “хищник–жертва”, предложенная Лоткой и Вольтеррой: частная производная r по N равна нулю для всех значений N . И это вполне объяснимо – ведь в данной системе уравнений ни для хищника, ни для жертвы не предусмотрены члены, вводящие саморегуляцию.

Как уже отмечалось выше, практически все учебники экологии рассматривают закон экспоненциального роста. Столь же часто излагается в учебниках и другая “стандартная” модель, а именно модель логистического роста. Взаимосвязь между принципом самоограничения и логистической моделью совершенно очевидна. Однако может ли логистическая модель рассматриваться как об-

щий закон популяционного роста? Раймонд Пёрл (Pearl, 1920) полагал, что это именно так, и поэтому приложил в 1920–30-х годах немало усилий для пропаганды данного тезиса (историю вопроса см. в книге: Kingsland, 1995). Однако убедительно обосновать свою позицию Пёрлу не удалось. Логистическая модель довольно коварна, и я не хотел бы вносить свою лепту в ее неправильное использование (на самом деле я считаю, что она может быть даже полезна при построении моделей межпопуляционных взаимодействий). Но в любом случае, я согласен с преобладающим сейчас среди экологов мнением, что логистическая модель не может считаться общим законом популяционного роста.

Главное обстоятельство, не позволяющее считать логистическую модель общим законом, заключается в том, что она рассматривает по сути дела сугубо частный случай и предполагает ряд специальных условий; а именно линейную зависимость реальной удельной скорости популяционного роста от плотности популяции, отсутствие влияния “шума” и, что очень важно, отсутствие временных задержек. Если любое из этих условий не соблюдается, качественная картина предсказываемой динамики популяции существенно образом меняется. Введение нелинейности в зависимость от плотности приводит к асимметрии в кривой популяционного роста. Шум меняет характер равновесия – вместо стабильной точки получается стационарное распределение. Добавление же задержки позволяет плотности превысить равновесный уровень, что в принципе может приводить к возникновению циклов или хаоса (в дискретном варианте, например, в модели Рикера). Эти обстоятельства резко отличают логистическую модель от экспоненциальной, которая, как было отмечено в первом разделе, легко сохраняет свой общий характер при различных модификациях. Какие бы мы ни вводили осложнения, до тех пор, пока не предполагается какой-либо зависимости от плотности, характер роста сохраняется фактически неизменным, особенно если мы оцениваем состояние популяции один раз для каждого поколения, избавляясь при этом от влияния колебаний возрастной структуры.

Таким образом, мы приходим к выводу о недостаточной универсальности логистического уравнения, а следовательно, и невозможности рассматривать его в качестве фундаментального организующего принципа популяционной динамики. Скорее это только простейшая из возможных моделей, предусматривающих данный принцип (Vergha, 1999). Тем не менее стоит еще раз повторить, что для моделирования популяционных колебаний логистическое уравнение может быть очень полезно. Проведенный выше краткий анализ его недостатков является как бы руководст-

вом к действию при модификации уравнения для каких-то конкретных случаев.

КОЛЕБАНИЯ “РЕСУРС–ПОТРЕБИТЕЛЬ”

Классифицируя влияние одного вида на другой как положительное (+), отрицательное (–) или нейтральное (0), экологи выделяют пять основных категорий попарных взаимоотношений разных видов: интерференционная конкуренция (–,–), мутуализм (+,+), комменсализм (+,–), амменсализм (–, 0), трофические (+,–). Хотя трофические взаимоотношения (или “ресурс–потребитель”) – это только один из пяти перечисленных вариантов, их изучению всегда уделялось громадное внимание. И дело не в том, что другие типы взаимодействий, вроде мутуализма, не имеют значения. Просто трофические взаимодействия играют совершенно особую роль для всех организмов, а без тщательного обоснования описывающей их теории мы не можем надеяться на то, что разберемся в популяционной динамике, в частности в проблеме циклических колебаний численности.

Простейшая модель динамики системы “ресурс–потребитель”, – это, бесспорно, модель Лотки–Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - aNP, \\ \frac{dP}{dt} &= -dP + caNP, \end{aligned} \quad (9)$$

где N и P – плотности популяций соответственно ресурса (жертвы) и потребителя (хищника), r – удельная скорость роста популяции жертвы в отсутствие хищников, d – удельная скорость снижения численности популяции хищников в отсутствие жертв, a – скорость поиска жертв хищниками, а c – коэффициент пропорциональности, связывающий количество потребленных жертв с количеством рождающихся в единицу времени хищников.

Модель системы “ресурс–потребитель”, предложенная Лоткой и Вольтеррой, в высшей степени нереалистична. Все (по крайней мере мне известные) попытки использовать ее для описания реальных взаимодействующих популяций (в природе или в лаборатории) были безуспешны. Но, как это ни странно, данное обстоятельство не имеет значения, потому что модель Лотки–Вольтерры прекрасно отражает одну из важнейших особенностей трофических взаимодействий – их “врожденную” склонность к колебаниям (May, 1974). На самом деле эта модель предсказывает довольно специальный случай колебаний – без фиксированной амплитуды. Их называют нейтральными, поскольку амплитуда зависит только от начальных условий и не меняется во времени до тех пор, пока ее не нарушают какие-либо внешние воздействия.

Давайте перепишем уравнения (9), используя удельные скорости роста (напомним, что это вполне правомерно, поскольку соответствует первому закону популяционной динамики):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{Ndt} &= r - aP, \\ \frac{dP}{Pdt} &= -d + caN. \end{aligned} \quad (10)$$

Модель (10) имеет одну важнейшую особенность: удельная скорость роста каждой популяции зависит только от плотности другого вида. Например, N не фигурирует в правой части уравнения для жертвы (ресурса). Соответственно нет и непосредственной обратной зависимости динамики популяции жертвы от ее плотности. Хотя, конечно, есть опосредованная связь, поскольку рост плотности жертв приводит к увеличению численности хищника, а усилившийся пресс хищников в свою очередь снижает реальную удельную скорость роста популяции жертв. Сходным образом динамика хищника зависит непосредственно только от плотности жертв. Систему, в которой удельная скорость роста популяции как жертвы, так и хищника не зависит от собственной плотности, я называю *чистой системой ресурс–потребитель*. Заметим также, что правые части обоих уравнений в модели (10) – это линейные функции от численности другого вида. А поскольку данные функции – простейшие из возможных, модель Лотки–Вольтерры и оказывается самой простой формой представления данной системы.

Две особенности модели (10), а именно то, что она относится к “чистой системе ресурс–потребитель”, и то, что она приводит к колебаниям, между собой теснейшим образом взаимосвязаны. Именно это обстоятельство и свидетельствует о том, что модель Лотки–Вольтерры выявляет очень важный общий принцип, заслуживающий статус закона популяционной динамики. Для этого сначала посмотрим, как этот закон может быть сформулирован на основе приведенных выше наблюдений, а затем зададимся вопросом, является ли он общим правилом или же неким частным случаем, целиком определяемым конкретными предположениями модели Лотки–Вольтерры. Формулировка соответствующего закона может быть следующей: в “чистой системе ресурс–потребитель” неизбежно возникают неустойчивые колебания. Под “неустойчивыми колебаниями” я подразумеваю такие колебания, которые не сводятся постепенно к точке равновесия. Они могут быть нейтральными, как в случае модели Лотки–Вольтерры, или могут расходиться, все более удаляясь с каждым циклом от точки равновесия, как в случае модели Никольсона–Бейли.

Зависит ли это утверждение от деталей модели Лотки–Вольтерры? Не сказывается ли, в част-

ности, предположение о линейности в правой части уравнений (10)? На самом деле можно показать, что это несущественно. Стабильность более общей нелинейной формы уравнений Лотки–Вольтерры будет определяться стабильностью линеаризованной версии модели в окрестностях равновесия. До тех пор, пока линеаризованная версия сохраняет те же знаки перед коэффициентами (и не подразумевает непосредственных обратных связей в обоих уравнениях), мы будем получать нейтрально стабильные колебания. Конечно, то, что случится при отклонении колебаний от равновесия, будет зависеть от нелинейности. Интересно, что эти соображения были уже высказаны Лоткой, который в отличие от Вольтерры сначала предложил общую форму уравнений “хищник–жертва”, а затем рассмотрел линеаризованный вариант, приведший к модели (10).

Нам также нужно проверить, насколько общие выводы из модели (10) зависят от ее конкретного математического выражения в виде обычных дифференциальных уравнений. Другой формат представления материала может быть задан системой дискретных разностных уравнений. Мэй (May, 1973), рассмотрев дискретную версию модели Лотки–Вольтерры, показал, что она характеризуется расходящимися колебаниями для любых значений параметров. Колебания не являются нейтральными (как в случае континуального варианта), поскольку переход к дискретной форме приводит к введению временной задержки в реакции хищника и жертвы на плотности друг друга, а сама по себе задержка является дестабилизирующим фактором в модели. Если временной шаг делать все меньше и меньше, колебания будут расходиться все медленнее и медленнее, а в предельном случае, при нулевом временном шаге, модель Лотки–Вольтерры будет демонстрировать нейтральную стабильность. Мэй (May, 1973) показал также, что модель системы “паразитоид–хозяин”, предложенная Никольсоном и Бейли, по характеру своей стабильности фактически эквивалентна дискретному варианту модели Лотки–Вольтерры (несмотря на то что Никольсон и Бейли использовали другие функции). Короче говоря, похоже, что нестабильные осцилляции, часто возникающие в “чистой системе ресурс–потребитель”, не чувствительны к специфическим предположениям модели Лотки–Вольтерры.

В ответ на мое предложение рассматривать колебания “ресурс–потребитель” в качестве общего закона популяционной динамики возможны два возражения. Во-первых, по собственному опыту мы хорошо знаем, что далеко не все реальные системы “ресурс–потребитель” демонстрируют устойчивые колебания. Скорее таких даже меньшинство. Данное возражение справедливо, но свидетельствует о непонимании самой сути общего закона. Подобно закону экспоненциального

роста, закон колебаний системы “ресурс–потребитель” вовсе не подразумевает непосредственной экспериментальной проверки. В реальной жизни мы никогда не вправе ожидать колебаний “ресурс–потребитель” в чистом виде. Удельная скорость популяционного роста как ресурса (жертв), так и потребителя (хищника) будет наблюдаться прежде всего под воздействием их собственной плотности – как это и формулируется в принципе самоограничения. Более того, в сообществе существуют ведь и другие виды. Потребители (“хищники”) могут быть генералистами, а организмы, служащие им ресурсами (“жертвы” в широком смысле слова), могут потребляться не целиком, а частично, оставаясь при этом живыми (как это часто бывает в случае растений, поедаемых фитофагами). Кроме того, существуют убежища, пространственная и временная гетерогенность и множество других механизмов, потенциально стабилизирующих (как, впрочем, и дестабилизирующих) колебания численности. Единственное, что утверждает закон, так это то, что системам “ресурс–потребитель” внутренне присуща тенденция к колебаниям. Этот “сигнал” может проходить, а может и не проходить сквозь “шум” бесчисленных усложнений, всегда существующих в реальной жизни.

Второе возражение (на него указал Джоел Браун в своем отзыве на первый вариант данной статьи) сводится к тому, что колебания “ресурс–потребитель” являются следствием определенных предположений о характере взаимодействия организмов и, следовательно, логически должны определяться как *теорема*. Этим данный принцип отличается, в частности, от тезиса о самоограничении [см. уравнение (8)], имеющего статус *постулата* (предположения), поскольку он не выведен из более элементарного принципа. Я согласен с тем, что это очень важное соображение и оно заслуживает более детального обсуждения.

ЯВЛЯЮТСЯ ЛИ “ЗАКОНЫ” ПОСТУЛАТАМИ ИЛИ ТЕОРЕМАМИ?

До настоящего момента я сознательно избегал точного определения того, что подразумевал под словом “закон”, боясь погрязнуть в словесных баталиях вокруг соответствующих дефиниций. Вместо этого я просто использовал аналогию с законами классической механики. Очевидно, однако, что рано или поздно нужно более тщательно обсудить логический статус различных обобщений, претендующих на то, чтобы называться законами. В частности, мы должны различать элементарные предположения, принимаемые без доказательств (постулаты), и утверждения, выводимые из некоторого набора таких постулатов, т.е. теоремы. Заметим, что это деление не является абсолютным. Например, мы можем посчитать за-

кон экспоненциального роста постулатом. Но, с другой стороны, мы можем вывести его из более элементарных принципов, в частности из закона сохранения и предположения о том, что количество рождений и смертей в популяции пропорционально количеству образующих ее особей. Согласно последней точке зрения, которая представляется мне более обоснованной, закон экспоненциального роста – это теорема.

Принцип самоограничения популяций, представленный уравнением (8), – это постулат. Если мы используем другой постулат, согласно которому ожидаемая удельная скорость популяционного роста положительна при низких плотностях, то можем вывести другую теорему, утверждающую, что плотность популяции будет удерживаться в некоторых пределах или совершать ограниченные колебания (более строгий разбор этого предположения см. в работе: Chesson, 1982).

Колебания “ресурс–потребитель” – это теорема, четко выводимая из некоторых более элементарных принципов. Анализируя типичную модель таких колебаний, мы видим, что помимо экспоненциального роста и самоограничения необходимо добавить в модель еще два компонента. Первый – это член в уравнении для ресурса, отражающий влияние хищника (потребителя) на численность или биомассу жертв: обычно он записывается как произведение плотности хищника и скорости потребления хищником жертв (т.е. его “функциональной реакции”). Второй компонент – это член в уравнении для хищника, определяющий, как сказывается на его выживаемости и размножении потребленная биомасса жертв. Данный процесс, называемый “численной реакцией” хищника, очевидно, имеет отношение к принципам сохранения энергии. Соответственно нам понадобились еще по крайней мере два постулата в дополнение к тем, что подразумевают экспоненциальный рост и наличие ограниченных колебаний.

Из вышеприведенного обсуждения следует, что в популяционной экологии существует несколько утверждений (постулатов и теорем), напоминающих законы:

1) численность может меняться только в результате рождаемости, смертности, иммиграции и эмиграции;

2) популяционная динамика определяется в первую очередь удельными (т.е. в расчете на одну особь) скоростями жизненных процессов;

3) популяционный рост не может продолжаться бесконечно;

4) при малой численности популяции скорость ее изменения должна быть положительной (т.е. популяция должна расти);

5) потребление жертв в расчете на одну особь хищника зависит от численности жертв (функциональная реакция);

6) рост популяции хищника зависит от интенсивности потребления ими жертв (численная реакция).

Теоремы могут включать:

1) экспоненциальный рост;

2) ограниченные флуктуации;

3) колебания “ресурс–потребитель”.

Если выразить эти теоремы в виде обычных дифференциальных уравнений, то наиболее простыми моделями, отражающими их суть, будут: уравнение экспоненциального роста, логистическое уравнение и система уравнений Лотки–Вольтерры.

Следует подчеркнуть, что выдвинутые выше предположения не более, чем первые наброски. Фактически я сосредоточил внимание только на двух экологических “силах” – самоограничении и трофических взаимодействиях. Могут быть рассмотрены и другие типы взаимоотношений, например, мутуализм. Хорошо бы также учесть структуру популяций, включая возрастную и пространственную.

Более того, даже при рассмотрении временной динамики неструктурированных популяций я настаиваю конкретно на этой системе из шести постулатов и трех теорем в качестве фундаментальных принципов. Просто я старался придерживаться рекомендации Джоела Брауна (Brown J.S., 2001) и, отстаивая определенную точку зрения, по возможности прислушиваться к другим мнениям. С одной стороны, я уверен в том, что нам необходима некоторая совокупность общих принципов, позволяющих подвести под изучение популяционной динамики прочный логический фундамент. С другой стороны, я буду готов изменить свою точку зрения, если кто-то предложит совокупность других, более обоснованных принципов.

СРАВНЕНИЕ С ДРУГИМИ ПРЕДПОЛОЖЕНИЯМИ

Еще раз хочу подчеркнуть, что в этой работе нет новых теоретических предположений. Обсуждаемые здесь элементарные экологические модели уже со времен Лотки и Вольтерры служат основой теоретической экологии. Единственный момент, который я хотел бы выделить, это то, что фундаментальные концепции экологии, фигурирующие в учебниках и рутинно используемые нами при построении моделей, очень напоминают общие законы, существующие в некоторых областях физики. Предположения о том, что в экологии есть общие законы, уже не раз высказывались раньше, и их стоит обсудить несколько подробнее.

Если вернуться к истокам, то следует напомнить, то Альфред Лотка (Lotka, 1925, р. 64–65) предложил записать закон роста популяции как

$$\frac{dN}{dt} = F(N). \quad (11)$$

Функцию F Лотка разложил в ряд Тейлора, заметив, что минимальное число членов, необходимое для того, чтобы модель достигла точки равновесия, равно двум, а это естественным образом ведет к логистической модели. Позднее (в 8-й главе своей книги) Лотка обобщил этот подход на случай системы дифференциальных уравнений. Один из специально рассмотренных им случаев, модель “паразит–хозяин”, сейчас более известен как модель “хищник–жертва” Лотки–Вольтерры.

В сравнительно недавнее время Лев Гинзбург (Ginzburg, 1986) опубликовал статью, в которой обсудил принципы популяционной динамики и указал на то, что закон экспоненциального роста аналогичен первому закону Ньютона. Обычно экспоненциальный закон выражается через производные первого порядка или в разностях. Например, наблюдаемая удельная скорость популяционного роста может быть представлена как скорость изменения (первая производная) логарифмированной численности N :

$$r = \frac{dN}{Ndt} = \frac{d}{dt}(\ln N). \quad (12)$$

Вместо этого Гинзбург предложил записать закон экспоненциального роста во вторых производных логарифма N :

$$\frac{d^2}{dt^2} \ln N = 0. \quad (13)$$

Более того, Гинзбург пошел дальше, предложив считать основой моделей популяционной динамики не уравнение (3), а его вариант, использующий члены второго порядка:

$$\frac{d^2}{dt^2} \ln N = f\left(N, \frac{dN}{dt}\right). \quad (14)$$

Данный подход Гинзбург (Ginzburg, 1998) называет “инерционным взглядом”. В статье 1986 г. он связывает инерцию с внутренними причинами и иллюстрирует ее воздействие на отношения “хищник–жертва”. Затем Гинзбург развивал модели, показывая на них, что один внутренний фактор, например “материнский эффект”, может приводить к колебаниям второго порядка (Ginzburg, Taneyhill, 1994; Inchausti, Ginzburg, 1998). Я согласен с предположением Гинзбурга, что динамика второго порядка (т.е. динамика, определяемая запаздывающей зависимостью от плотности) широко распространена в природе и заслуживает изучения (Turchin, 1990; Turchin, Taylor, 1992).

Однако мы расходимся во мнениях относительно причин колебаний численности, реально наблюдаемых в природе. Если Гинзбург подчеркивает значимость внутривидовых механизмов, я полагаю, что в большинстве случаев (если не всегда!) возникновение колебания численности связано с трофическими взаимодействиями.

Другая интересная работа, касающаяся наличия общих законов в экологии, принадлежит Джону Лотону (Lawton, 1999). В ней утверждается, что есть несколько фундаментальных общих законов, определяющих существование экологических систем. Это 1) два закона термодинамики, 2) правила стехиометрии (в частности, закон сохранения вещества), 3) естественный отбор, 4) физические принципы, лежащие в основе диффузии, механических свойств вещества и т.п. Данные законы не являются собственно экологическими законами, тем более законами популяционной экологии, обсуждаемыми в нашей работе. Однако они могут определять некоторые обсужденные выше постулаты: например, скорость преобразования хищниками биомассы их жертв в собственную биомассу естественно должна соответствовать законам термодинамики. Я также согласен с обсуждением Лотоном популяционной динамики (Lawton, 1999, р. 179–180). И хотя он не формулирует четкого набора законов популяционной динамики, для него очевидна важность разных типов популяционной динамики и описывающих их общих теоретических моделей.

Иную формулировку общих экологических законов предложил недавно Бертрам Мёррей (Murray, 2000). Согласно этому автору, первый закон популяционной динамики гласит: “Популяция, в которой сохраняется неизменная выживаемость разных возрастных групп и неизменная начальная численность когорт, находится в стационарном состоянии”. Обратите внимание на разницу между этим утверждением и экспоненциальным законом. Если согласно “закону Мёррея” популяция достигает равновесного состояния, экспоненциальный закон подразумевает как раз противоположное – популяция безгранично увеличивает свою численность или же снижает ее и вымирает. Принципиальная разница между двумя этими моделями определяется разными допущениями о характере размножения в популяции. Если экспоненциальный закон исходит из того, что постоянной остается удельная (т.е. в расчете на одну особь) рождаемость, то правило, предлагаемое Мёрреем, подразумевает, что постоянно общая (не удельная, а относящаяся ко всей популяции) рождаемость. Но имеет ли последнее предположение реальный смысл? Предположим, что на каждом временном шаге (например, за год) в популяции, описываемой “законом Мёррея”, прибавляется 1000 особей в первую возрастную когорту (то, что Мёррей подразумевает, говоря о

“неизменной начальной численности когорт”). Это число, по определению, оказывается не зависящим от общего числа размножающихся особей в популяции. Неважно, имеем ли мы миллион особей, или всего десяток, все равно популяция откуда-то должна получить дополнительно 1000 особей. Фактически это равносильно признанию самозарождения. Еще более очевидным данный вывод становится, если мы слегка модифицируем модель Мёррея и предположим, что смертность в популяции не зависит от возраста (это не меняет аргументацию модели). Тогда динамику популяции мы можем описать следующим уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = S - dN, \quad (15)$$

где S – число рекрутов, добавляемых в популяцию за единицу времени, а d – удельная смертность организмов. Обратите внимание на то, что фактически это особый случай модели (2), так как уравнение (15) может быть выведено из уравнения (2), если принять, что $b = 0$ (т.е. предполагая, что размножения в существующей популяции нет, а пополнение идет извне – только за счет рекрутов, которые возникают сами собой).

Более того, “закон Мёррея” предполагает, что популяция регулируется не естественными механизмами, зависящими от плотности, а какой-то внешней силой. Иными словами, “закон Мёррея” соотносится с экспоненциальным законом примерно так же, как первый закон движения Аристотеля с законом инерции Ньютона. Напомним, что, согласно закону Аристотеля, любое тело придет в состояние покоя, если на него перестанут действовать внешние силы. “Закон Мёррея” утверждает то же самое по отношению к популяции, подразумевая, что состояние покоя равносильно популяционному равновесию. В отличие от этого, согласно закону Ньютона, тело придет в состояние покоя, если движению будут противостоять какие-нибудь силы, например силы трения. Сходным образом наши современные представления о популяционной динамике предполагают, что плотность популяции достигнет равновесия, если только в результате действия каких-либо специфических экологических механизмов выживаемость или плодовитость будут снижаться при очень высокой плотности популяции и повышаться при очень низкой.

“Закон Мёррея” служит хорошей иллюстрацией того, что экспоненциальный закон на самом деле является нетривиальным утверждением. Ведь в принципе оказалось возможным предложить другое уравнение и, исходя из него, построить другие теоретические конструкции. Вопрос в том, какой закон предоставляет более твердую основу для всей теории динамики численности. Преимущества экспоненциального закона в эко-

логии так же очевидны, как преимущества законов Ньютона по сравнению с законами Аристотеля в классической механике. Но я не хотел бы возводить это утверждение в абсолют. Уравнение (15) может служить хорошей отправной точкой для моделирования некоторых особых случаев, например в таких местообитаниях, где размножения не происходит, а сама популяция поддерживается только за счет притока иммигрантов.

Следует упомянуть также пять фундаментальных принципов популяционной динамики, выдвинутых недавно Берриманом (Berghman, 1999): 1) экспоненциальный рост, 2) кооперация, 3) конкуренция, 4) круговая причинность, 5) лимитирующие факторы. Наш подход во многом сходен: первый принцип является просто общим, кроме того, есть некоторые аналогии между третьим и четвертым принципами Берримана, и предложенными мною принципами самоограничения и трофических осцилляций. Дополнительные принципы в системе Берримана связаны с тем, что она включает большее число разных “сил”. Например, его второй принцип (кооперации) – это фактически эффект Олли. В целом же наши позиции достаточно близки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все серьезные экологические учебники говорят об экспоненциальном росте, логистической кривой и предложенных Лоткой и Вольтеррой уравнениях системы “хищник–жертва”. Столь важное значение этих элементарных моделей определяется тем, что они вводят три базовые концепции популяционной динамики – экспоненциального роста, самоограничения и колебаний численности, определяемых трофическими взаимодействиями. Ни одна из этих моделей не является реалистичной в том смысле, что ни одна из них не описывает поведения действительно существующих популяций. Экспоненциальная модель может служить хорошим обобщением, но только в том случае, если учитываются возрастная структура популяции и внешние воздействия. Очень немногие популяции показывают классической S -образный рост в точном соответствии с логистической кривой, а введение в нее реалистичных уточнений приводит к другим вариантам динамики. Я не знаю также ни одной пары популяций (лабораторных или существующих в природе), связанных отношениями “хищник–жертва”, которые хотя бы приблизительно описывались уравнениями Лотки–Вольтерры. Короче говоря, все три указанные модели не более чем метафоры для соответствующих им концепций популяционной динамики. Тем не менее они обнажают некоторые основополагающие принципы популяционной динамики и позволяют выразить их в удобной форме.

Цель данной работы – подчеркнуть, что три основных принципа популяционной динамики в концептуальном плане очень похожи на законы, существующие в некоторых областях физики, например в классической механике. Экспоненциальный закон – это почти прямой аналог закона инерции в том смысле, что он служит точкой отсчета для математического описания динамики популяционной системы и говорит нам о том, как система должна себя вести в отсутствие воздействия на нее каких-либо “сил” извне. Статус двух других принципов несколько иной, поскольку они фокусируют внимание именно на основных “силах”, определяющих динамику извне, – самоограничении и трофических взаимодействиях. Другие важные силы, к примеру мутуалистические взаимодействия или “прямая” (протекающая как интерференция) конкуренция, могут быть учтены специальными законами (см.: Bergman, 1999). Случай эксплуатационной конкуренции лучше моделируется косвенными взаимодействиями, учитывающими динамику общего ресурса (MacArthur, 1972). Фактически эксплуатационная конкуренция представляет собой не бинарное взаимодействие (“элементарную силу”), а результат поведения целой системы по крайней мере из трех (два потребителя и один ресурс), а возможно, и большего числа взаимодействующих компонентов.

Бесспорно, что поведение некоторых физических систем, например солнечной системы, может быть предсказано законами классической механики несравненно лучше, чем поведение любой популяции организмов, даже содержащейся в контролируемых лабораторных условиях. Заметим, однако, что поведение подавляющего большинства реальных физических систем предсказать гораздо труднее, чем движение планет. Возьмем хотя бы ставшее символом яблоко Ньютона. На самом деле в саду есть определенная погода (ветер и дождь), есть ветки, которые могут непредсказуемо двигаться при ветре, и есть люди, которые могут сбить яблоко раньше того, как оно упадет само по себе. Реальные физические системы гораздо труднее для предсказания, чем это воображают себе экологи, завидующие физикам. Конечно, гений Ньютона проявился и в том, что он для приложения своей теории выбрал столь совершенную систему, как движение планет. К сожалению, экологи часто настаивают на вопросах, недостаточно продуманных или слишком запутанных, например сколько видов должно быть в сообществе (насколько мне известно, физики тщательно избегают вопросов типа: сколько планет должно вращаться вокруг Солнца?). Что мы, экологи, должны делать в первую очередь, так это браться за задачи, которые нам действительно по силам. В популяционной экологии можно начать с разрешения загадки циклических

колебаний численности. Это большая и по-настоящему интересная проблема, имеющая как сугубо теоретическое, так и практическое значение. Более того, опробовав разные подходы к изучению популяционных колебаний, мы можем перейти к изучению систем с гораздо более сложной динамикой. Анализ большого числа конкретных случаев показывает, что простые экологические модели могут прогнозировать изменения численности с высокой точностью (Turchin, 2001). Не исключено, что изучение популяционных колебаний сыграет в экологии такую же роль, как изучение движения планет для физики.

Автор признателен Эллану Берриману, Джоелу Брауну, Льву Гинзбургу, Ким Каддингтон, Джону Лотону, Лаури Оксанену, Тарье Оксанен и Анатолию Терехину за очень полезные замечания и обсуждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гинзбург Л.П.* Анализ понятий “свободного движения” и “силы” в теории популяций // Исследования по теоретической генетике / Ред. Ратнер В.А. Новосибирск, 1972. С. 65–85.
- Aarsen L.W.* On the progress of ecology // *Oikos*. 1997. V. 80. P. 177–178.
- Bartlett M.S.* An Introduction to Stochastic Processes. London: Cambridge Univ. Press, 1966.
- Berryman A.A.* Principles of Population Dynamics and Their Application. Cheltenham, UK: Stanley Thornes Publ., 1999. 243 p.
- Brown J.H.* An ecological perspective on the challenge of complexity // *EcoEssay Series Number 1*. National Center for Ecological Analysis and Synthesis. Santa Barbara, CA, 1997. <http://www.nceas.ucsb.edu/fmt/doc/?nceas-web/resources/ecoessay/brown/>.
- Brown J.S.* Ngongas and ecology: on having a worldview // *Oikos*. 2001. V. 94. P. 6–16.
- Cherrett J.M.* Key concepts: the results of a survey of our members' opinions // *Ecological Concepts* / Ed. Cherrett J.M. Oxford: Blackwell Scientific, 1988. P. 1–16.
- Chesson P.L.* The stabilizing effect of a random environment // *J. Mathem. Biol.* 1982. V. 15. P. 1–36.
- Fisher R.A.* The wave of advance of advantageous genes // *Annals of Eugenics*. 1937. V. 7. P. 355–369.
- Ginzburg L.R.* The theory of population dynamics: 1. Back to first principles // *J. Theoretical Biol.* 1986. V. 122. P. 385–399.
- Ginzburg L.R.* Inertial growth; population dynamics based on maternal effects // *Maternal Effects as Adaptations* / Eds Fox M.T A., Fox C.W. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1998. P. 42–53.
- Ginzburg L.R., Taneyhill D.E.* Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis // *J. Animal Ecol.* 1994. V. 63. P. 79–92.
- Inchausti P., Ginzburg L.R.* Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis // *J. Animal Ecol.* 1998. V. 67. P. 180–194.

- Kingsland S.E.* Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology. 2d ed. Chicago: Univ. Chicago Press, 1995. 306 p.
- Lande R.* Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise // *Oikos*. 1998. V. 83. P. 353–358.
- Lawton J.H.* Are there general laws in ecology? // *Oikos*. 1999. V. 84. P. 77–192.
- Lotka A.* Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 460 p.
- Malthus T.R.* An Essay on the Principle of Population. London: J. Johnson, 1798. 396 p.
- MacArthur R.H.* Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. N.Y.: Harper and Row, 1972. 279 p.
- May R.M.* On relationships among various types of population models // *Amer. Naturalist*. 1973. V. 107. P. 46–57.
- May R.M.* Stability and Complexity in Model Ecosystems. 2nd ed. Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press, 1974. 265 p.
- Maynard Smith J.* Models in Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1974. 145 p.
- McIntosh R.P.* The background of ecology: Concept and theory. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985. 383 p.
- Murray B.G.* Research methods in physics and biology // *Oikos*. 1992. V. 64. P. 594–596.
- Murray B.G.* Universal laws and predictive theory in ecology and evolution // *Oikos*. 2000. V. 89. P. 403–408.
- Pearl R., Reed L.J.* On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1920. V. 6. P. 275–288.
- Quenette P.Y., Gerard J.F.* Why biologists do not think like Newtonian physicists // *Oikos*. 1993. V. 68. P. 361–363.
- Roughgarden J.* Primer of Ecological Theory. Upper Saddle River, N.Y.: Prentice Hall, 1998. 456 p.
- Royama T.* Fundamental concepts and methodology for the analysis animal population dynamics, with particular reference to univoltine species // *Ecological Monographs*. 1981. V. 51. P. 473–493.
- Royama T.* Analytical Population Dynamics. London: Chapman and Hall, 1992. 371 p.
- Schaffer W.M.* Order and chaos in ecological systems // *Ecology*. 1985. V. 66. P. 93–106.
- Skellam J.G.* Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika*. 1951. V. 38. P. 196–218.
- Turchin P.* Rarity of density dependence or population regulation with lags? // *Nature*. 1990. V. 344. P. 660–663.
- Turchin P.* Population regulation: old arguments and a new synthesis // *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis* / Eds Cappuccino N., Price P.W. N. Y.: Acad. Press, 1995. P. 19–40.
- Turchin P.* Population regulation: a synthetic view // *Oikos*. 1999. V. 84. P. 153–159.
- Turchin P.* Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Princeton, N.Y.: Princeton Univ. Press, 2002. (in press).
- Turchin P., Taylor A.D.* Complex dynamics in ecological time series // *Ecology*. 1992. V. 73. P. 289–305.
- Volterra V.* Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // *Nature*. 1926. V. 118. P. 558–600.
- Weiner J.* On the practice of ecology // *J. Ecol.* 1995. V. 83. P. 153–158.

Does Population Ecology Have General Laws?

Peter Turchin

*Dept. Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut,
Storrs, CT 06269–3043, USA
e-mail: peter.turchin@uconn.edu*

There is a widespread opinion among ecologists that ecology lacks general laws. In this paper the author argues that this opinion is mistaken. Taking the case of population dynamics, the author points out that there are several very general law-like propositions that provide the theoretical basis for most population dynamics models that were developed to address specific issues. Some of these foundational principles, like the law of exponential growth, are logically very similar to certain law of physics (Newton's law of inertia, for example, is almost a direct analogue of exponential growth). The author discusses two other principles (population self-limitation and resource-consumer oscillations), as well as the more elementary postulates that underlie them. None of the "laws" that the author proposes for population ecology are new. Collectively ecologists have been using these general principles in guiding development of their models and experiments since the days of Lotka, Volterra, and Gause.