

УДК 581.52.55

А.К. Малиновський

## НЕСТАБІЛЬНІСТЬ І ПОЛІВАРІАНТНІСТЬ РОЗВИТКУ БІОСИСТЕМ

*Малиновський А.К. Нестабильность и поливариантность развития биосистем // Науч. зап. гос. природоведч. музея. – Львов, 2008. – Вып. 24. – С. 35-50.*

Явление детерминированного хаоса, нелинейной динамики и неустойчивости, которые описываются нелинейными дифференциальными уравнениями, привело к формированию нового направления исследований и позволило описать новые классы неустойчивых динамических систем, поведение которых является хаотичным. На этой почве отстаиваются идеи о том, что фундаментальными характеристиками живого и неживого являются неустойчивость, неуравновешенность и нелинейность. В статье рассматриваются принципы и методы исследований поливариантности развития, которые базируются на неустойчивости биосистем разного уровня организации. Возникающая в динамических системах неустойчивость, создает условия для скачкообразного перехода системы в новое состояние.

*Malynovsky A.K Instability and polyalternativeness of biosystems development // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2008. – 24. – P. 35-50.*

The phenomenon of the determined chaos, nonlinear dynamics and instability are described by the nonlinear differential equations. It led to the formation of a new direction of researches and allowed to describe new classes of unstable dynamic systems which behaviour is chaotic.

On this ground, the ideas that such fundamental characteristics of animate and inanimate nature as instability, unbalance and nonlinearity are being persisted. The principles and methods of polyalternative development researches, which are based on instability of biosystems of a different level of the organization, have been considered in the article. Instability arising in dynamic systems creates conditions for surgent transition of the system into a new condition.

Поняття нестійкості увійшло в науковий світогляд завдяки новітнім експериментальним та теоретичним відкриттям – неврівноважених структур, що виникають як результат незворотних процесів і в яких системні зв'язки формуються самі собою; ряду відкриттів щодо динамічних, нестійких систем, що повністю змінили існуючі уявлення про детермінізм; відкриттів в галузі елементарних частин, що продемонстрували фундаментальну нестійкість матерії. Однозначна детермінованість виявилась окремим випадком, а передбачуваність – принципово обмеженою. Сформувалась нова область міждисциплінарних досліджень – нелінійна динаміка, яка включає нелінійну термодинаміку, теорію катастроф, теорію динамічного хаосу і фрактальну математику. З'явилися нові спеціалізовані журнали *Nonlinear World; Nonlinearity; Journal of Nonlinear Science; Physica D. Nonlinear Phenomena; Chaos; Chaos, Solitons and Fractals; Fractals; International Journal of Bifurcation and Chaos* та ін., видано численні роботи з теорії катастроф, хаосу, фракталах та нелінійної динаміки.

**Мета статті** – окреслити, в загальних рисах, проблему нестійкості та поліваріантності розвитку біосистем, опираючись на дослідження в царині нелінійної динаміки та детермінованого хаосу.

Дослідження останніх років [7, 6, 25, 14, 17 та ін.], пов'язані з прогнозуванням і так званім детермінованим хаосом, дозволили зрозуміти існування істотних,

ймовірно нездоланих труднощів. Виявилось, що в принципі не можна дати довготривалий прогноз поведінки для величезної кількості навіть порівняно простих механічних, фізичних, хімічних і біологічних систем. Непередбачуваність, неможливість прогнозування на великих часових відтинках є характерними для багатьох об'єктів, які вивчає екологія, економіка, соціологія, психологія тощо. Роботи з детермінованого хаосу показали, що парадоксальними властивостями володіють навіть об'єкти, які добре описуються класичною механікою. Головне, що було внесено в проблему прогнозів – новий напрям досліджень, що називається нелінійною динамікою.

Нелінійність динаміки – важлива властивість всіх складних систем. При порушенні будь-якого нестійкого режиму (всі біосистеми перебувають в стані відносної стійкості, або нестійкої рівноваги), спочатку спостерігається зростання збурення в системі. Відхилення буде наростати до певного часу, поки в дію не вступить механізм нелінійного обмеження процесу наростання збурення. Нарощення амплітуди збурення не може розвиватись до безкінечності – через обмеженість енергетичних ресурсів системи це нарощування повинно припинитись або змінитись зменшенням амплітуди відхилень. Будь-який новий режим повинен мати кінцеву амплітуду, і управляють цими процесами нелінійні закони, а властивості нелінійності системи безпосередньо залежать від її стану [1].

Нелінійна динаміка, попри існування вже відомих двох класів об'єктів – детермінованих, прогноз яких можна провести в будь-який час, і стохастичних, – де не можна говорити про детермінований прогноз, а тільки оперувати статистичними характеристиками – середніми значеннями, дисперсіями, розподілом вірогідностей тощо, виявила ще один клас об'єктів. Формально вони є детермінованими, знаючи їхній поточний стан, можна спрогнозувати розвиток і стан системи в майбутньому. Разом з тим, прогнозувати їхню поведінку можна тільки на обмежені часові відтинки. Будь-яка мала неточність у визначенні початкового стану наростає з часом, і з якогось моменту можливість прогнозування втрачається. Такі системи, де можливості прогнозування виявились надзвичайно обмеженими, були відкриті в гідродинаміці, астрофізиці, фізиці плазми, геофізиці, екології та ін. [17].

Нестабільність, що виникає в динамічних процесах, створює можливість стрибкоподібного переходу системи в новий стан. Стрибок можна розглядати як прискорену реакцію системи на збурення з метою його компенсації, тільки система повертається не в старий, а переходить в новий стан, тобто "розвиток через нестійкість" забезпечує стійкість на більш високому рівні. При цьому сама стійкість розуміється не як стійкість рівноважних структур, а як динамічна стійкість відкритих систем за рахунок самоорганізації. Еволюція, принаймні на видовому рівні, згідно розробленої американськими дослідниками С. Гоулдом, Н. Елдріджем і С. Стенлі [29, 30, 31, 32] „концепції переривистої рівноваги”, у 95% випадків проходить не безперервно, а стрибкоподібно. Вид може не змінюватись протягом мільйонів років, а потім, внаслідок швидкого накопичення мутацій і відбору ряду поколінь, відбувається формування нового виду.

Нестабільність – нормальний стан системи, що характеризується неоднорідністю та різночасовістю кожного протікаючого у ній процесів та усіх змін загалом. Це форма взаємозв'язків та причинно-наслідкової зумовленості всіх явищ. Загалом, нестабільність (як філософська категорія, як світогляд) заперечує ідеологію

детермінізму. Відношення до нестабільності змінилось з 60-х років ХХ ст., коли було визнано детермінізм якщо не помилковою теорією, то принаймні такою, що потребує переосмислення. На думку багатьох дослідників, нестабільність можна розглядати як структуроутворюючий елемент світобудови [17].

Усі існуючі системи в своїй структурі мають більш чи менш помітну впорядкованість. Чим більша впорядкованість системи, тим більше вона віддаляється від врівноваженого стану. Неврівноважені системи, своєю чергою, рухаються в бік термодинамічної рівноваги – не отримуючи додаткову енергію, не можуть тривалий час зберігати свій стан. Якщо процеси проходять у рівних обсягах, але в протилежних напрямках, виникає динамічна рівновага [10]. Проте, чим більша неуврівноваженість систем, тим більша їхня чутливість і властивість перебудовуватись, що, своєю чергою, розширює можливості розвитку. Тільки у неуврівноважених системах можуть мати місце флуктуації, може відбуватись розширення масштабів системи і набуття нових властивостей, підвищення чутливості системи до зовнішніх чинників: з'являється перспектива – можливість формування нових, більш досконаліх форм організації.

Явище нестабільності добре ілюструють фізико-механічні моделі [16]. Якщо запустити всередину ввігнутої сфери кульку, то цілком зрозуміло, що після коливальних хаотичних рухів, кулька зупиниться в її центрі, що й можна було передбачити. В іншому випадку, якщо сфера випукла, а кулька поміщена у її верхній точці, передбачити в який бік вона почне рухатись принципово неможливо. Така система нестабільна, і будь-яка випадкова флуктуація визначить напрям руху кульки. Модель можна ускладнити, задавши самій сфері коливальний момент. У першому випадку ситуація дещо зміниться: залежно від амплітуди коливань тривалість хаотичних рухів кульки зростає, проте вона все одно буде прагнути до крайньої нижньої точки і, з затуханням коливальних рухів сфери, у ній і зупиниться. У другому випадку принципово все залишиться без змін. Провівши, з певними застереженнями, аналогію між сферою і природним середовищем, а коливальний момент – з флуктуаціями, можна дійти висновку про існування двох класів розвитку системи – прогнозованого (за природою – детермінованого) і непрогнозованого (стохастичного).

Непрогнозованість розвитку біосистем ускладнюється труднощами у виявленні прихованих коливальних і циклічних процесів, що зумовлено, насамперед, їхньою аперіодичністю – зміною фаз, амплітуди і періодів коливань у системі загалом, або у її підсистемах, тобто у тимчасовій організації функцій. Тимчасовість організації функції належить до фундаментальних властивостей систем, основу якої складають комплекси стійких циклів, які відображають один з головних принципів організації живих систем, так званий принцип стійкої нерівноваги [2].

Стабільність фітоценотичних систем на певних відтинках часу, очевидно, забезпечується тимчасовою організацією функцій, що проявляється у постійних, різного спрямування і амплітуди коливань, які є обов'язковим атрибутом навіть для клімаксових угруповань. Стабільність основних параметрів будь-якої саморегульованої системи не виключає можливості змін, які стосуються її компонентів. Власне такі зміни зворотного характеру працюють на збереження цілісності системи взагалі або усталеного вектору й алгоритму її розвитку. Тобто в одних випадках флуктуації "працюють" на збереження умовно стабільного стану, в інших – на дотримання

напряму та темпів змін. Залежно від ефективності та дієвості механізмів саморегуляції фітоценосистема набуває своїх характерних ознак. Питання полягає у тому, як співвідносяться у процесі саморегуляції фітоценотичної системи передбачувані та випадкові регулятори.

Спричинена зовнішніми умовами нестабільність призводить до зростання інтенсивності дисипації, наслідком чого створюються умови виникнення нової нестабільності – в системі посилюється інтенсивність перебігу деяких незворотних процесів, завдяки чому відхилення від рівноваги стає ще більшим. Це може означати, що є вірогідність існування нового класу флуктуацій, а їхній вплив на напрям розвитку системи не прогнозований.

У випадку, якщо внаслідок виникнення нестабільності інтенсивність дисипації знижувалась, то система спрямовувалась до якогось рівноважного замкнутого стану, тобто стану де затухають будь-які флуктуації. Інтенсивність дисипації, тобто збільшення ентропій, можна пов'язати з інтенсивністю росту нових елементів-ознак у системі. Якщо флуктуації призводять до зростання нових елементів між якими (а також між ними і системою) не встигають утворюватись зв'язки, порушується організація системи, зростає її ентропія, система стає структурно нестійкою. Таким чином існування нестабільності можна розглядати як результат флуктуацій, які на початку були локалізовані в малій частині системи, а потім поширились і призвели до нового макроскопічного стану.

Поняття стійкості і порядку через флуктуації можна застосовувати до систем різної природи, при цьому вважається, що межі структурної стійкості не існує, нестійкості можуть виникати у будь-якій системі, а мутації, флуктуації і нові структурні елементи появляються стохастично і формуються в єдину систему пануючими в даний момент детерміністичними принципами [17]. Власне ці властивості й забезпечують неперервність розвитку.

Важливою спільною рисою широкого класу процесів самоорганізації систем різної природи є втрата стійкості усталених і закритих структур та наступний перехід до стійких дисипативних структур. У точці зміни стійкості, внаслідок дивергенції (біфуркації), повинні виникнути щонайменше два рішення (напрями розвитку), що відповідають стійкому, близькому до зрівноваженого стану і дисипативній структурі. Теоретично можна припустити, що таких рішень (напрямів розвитку) може бути більше ніж два.

Для дисипативних структур, якими є всі біологічні об'єкти, характерна стійкість, яка одночасно є структурною і функціональною. Еволюцію можна розглядати як проблему структурної стійкості, при чому еволюція дисипативної структури визначається послідовністю подій [17, 6]. Перехід системи з нестійкого стану у стійкий, і навпаки, слід розглядати як якісний стрибок у розвитку системи, в наслідок чого зростає її організованість та впорядкованість.

Під розвитком загалом, як і під сукцесією зокрема, розуміють поступовість переходів від невпорядкованості до порядку через нестійкість і у напрямку зростання складності. У невірноважених ситуаціях упорядкованість можлива тільки за умови наявності зовнішніх речовинно-енергетичних потоків, які утримують систему далеко від рівноваги. За відсутності таких потоків (для фітоценосистем – зменшення їхньої інтенсивності, перерозподілу) розвиваються дисипативні (в розумінні розсіювання) руйнування системи, у наслідок чого система деградує у напрямку до врівноваженого

стану. Взаємодія з середовищем створює потенційні можливості для виникнення нестійкого стану і формування нової, більш впорядкованої структури.

Нестабільність, що виникає в процесі розвитку, створює можливості стрибкоподібного переходу системи в новий стан. Такий різкий перехід слід розглядати як реакцію системи на збурення і перехід її в новий стан на більш високому рівні, тобто розвиток через нестійкість. Тому стійкість слід розуміти не як стійкість рівноважених структур, а як динамічна стійкість відкритих систем, що утворюється за рахунок саморегуляції [26, 27].

Загальноприйнятим вважається, що необхідною умовою існування біосистем будь якого рівня організації є постійність внутрішнього середовища. Гомеостаз розглядається як властивість біосистем протистояти змінам зовнішнього середовища і зберігати стан рівноваги. Іншими словами гомеостаз – це відносна сталість внутрішнього середовища біосистем у процесі їхнього функціонування і за наявності внутрішніх і зовнішніх збурень.

Під поняття гомеостаз часто підводять і інші властивості, пов'язані з самозбереженням: стійкість, надійність, доцільність і т.д. Застосовується поняття „постійності функції”, при тому ця постійність розглядається як аналог постійності внутрішнього середовища. Проте визначальним у концепції гомеостазу залишається постійність станів, а не процесів. Гомеостаз не тільки підтримує постійність параметрів, але й забезпечує виконання системних функцій на усіх ієрархічних рівнях. Тому доцільно розрізнити щонайменше два рівні – А) підтримання постійності параметрів та Б) підтримання постійності функціонування за зміни умов. При цьому перший є наслідком другого. Об'єднання біосистем нижчого рівня у вищий призводить до формування якісно нової, більш складної системної функції. Постійність ускладнення системних функцій від нижчого ієрархічного рівня до вищого представляє ще один рівень ієрархії гомеостазу – системно-ієрархічний. Порушення гомеостазу цього рівня призводить до дезінтеграції цілісності.

Механізми підтримки гомеостазу еволюційно вироблені і спрямовані на підвищення стійкості в онтогенезі. Природний розвиток фітоценосистем підтримується гомеостатичними механізмами, які короткочасно забезпечують певний стан системи та елімінуючи відхилення від нього повертають систему в близький до попереднього стан. З часом, наприклад в межах стадії розвитку сукцесії, ці механізми слабнуть через кількісне і (або) якісне зростання параметрів середовища чи системи, і наступає кризовий стан. Старі можливості системи вступають в протиріччя з новою ситуацією, що й зумовлює перехід системи в новий стійкий стан. Сукцесія, як і розвиток загалом, це насамперед незворотні зміни.

Виходячи з вище наведеного можна припустити, що стійка система (абсолютно стійка система, або гіперстійка система) не здатна до розвитку, бо вона пригнічує будь які відхилення від свого гіперстійкого стану, і за будь яких флуктуацій повертається у врівноважений стан. Для переходу в новий стан система повинна стати на якийсь час нестійкою. На противагу перманентна нестійкість є іншою крайністю, яка унеможливує закріплення адаптивних механізмів і властивостей, необхідних для виживання системи у цьому середовищі. Таким чином, хоч існують тільки стійкі системи, розвиватись можуть тільки ті, котрі здатні виходити з стійкого стану і тимчасово ставати нестійкими.

Приймаючи таке уявлення про розвиток складних систем, можна виділити два параметри, що характеризують процес розвитку (сукцесію) – стійкість системи та міра її організованості.

Сукцесія, як частина єдиного цілісного процесу розвитку, є результатом кооперативної взаємодії елементів системи і середовища. Дослідження окремих елементів в сукцесії передбачає представлення виділеного елемента у вигляді системи та виділення зовнішнього середовища. Мірою організованості може бути ентропія у широкому розумінні цього терміну. Таким чином, насамперед, необхідно встановити в якому стані знаходиться система – стійкому чи нестійкому, і як при цьому змінюється ентропія [10].

Автогенна сукцесія, як еволюційний розвиток, характеризується стійкістю системи та збільшенням ентропії – не тільки зростанням числа елементів, але й порушенням зв'язків. Порушення (або переформатування) зв'язків може призвести до змін структурно-функціональної організації, унеможливлення виконання певних функцій через свою неорганізованість. Таким чином, зростання ентропії не завжди є ознакою підвищення стійкості.

Поблизу точок біфуркації (області дивергенції сукцесії) флуктуації можуть змінити траєкторію (напрямок) руху системи. Система може деградувати, змінити напрям розвитку або перейти на якісно новий рівень. Період зародження та формування нової сукцесійної стадії супроводжується втратою стійкості та збільшенням дисипації. За збереження певних умов у системі можуть виникнути впорядковані структури, внаслідок чого ентропія зменшується і система переходить в новий стійкий стан. На цьому закінчується одна стадія і починається нова – розвиток нової системи. Деградація системи розглядається в двох аспектах – зменшення або збільшення ентропії [10]:

- різко зростає ентропія, система втрачає стійкість, але перехід в новий стійкий стан не відбувається. Це зумовлено відсутністю регулюючих механізмів – внутрішніх і (або) зовнішніх, виникає різке зростання ентропії внаслідок росту числа нових елементів і ознак. В кінцевому підсумку система дезорганізується.
- ентропія зменшується за рахунок кількісних змін в системі. Підвищена стійкість системи призводить до втрати властивості до адаптації і за інтенсивного зовнішнього впливу може зруйнуватись. При тому стійкість окремих елементів не визначає стійкість системи загалом.

Розвиток фітоценосистем – це послідовність сукцесійних стадій, що є аналогом траєкторії руху, характеризується чергуванням стійких областей, де переважають детерміністичні причинно-наслідкові закони, і нестійких областей поблизу точок дивергенції (біфуркації), де, в залежності від ситуації, може бути декілька варіантів подальшого розвитку. Вибір одного з багатьох варіантів розвитку, тобто поліваріантність розвитку, значною мірою залежить від випадкових флуктуацій, особливо в області дивергенції (біфуркації), тобто „історію” розвитку системи формує суміш необхідного і випадкового.

Таким чином сукцесія – нестійкий перехідний процес і випадкові події можуть істотно змінити її проходження і вплинути на кінцевий результат. На початкових стадіях розвитку сукцесії спостерігається дивергенція (розходження траєкторій розвитку), що підсилюється флуктуаціями, то на пізніх стадіях може спостерігатись конвергенція. Будь-яка нестійкість створює нові ніші в угрупованні, і навпаки, кожна

незайнята ніша може породжувати нестійкість. У клімаксових угрупованнях ніші щільно упаковані, їхні ємності наближаються до оптимальної ефективності використання ресурсів і підвищеної, але не абсолютної, стійкості. Тому сукцесію можна розглядати як процес переформатування екологічних ніш.

Провідна роль у розвитку теорії екологічних ніш належить Г. Хатчінсону [33], котрий визначив екологічну нішу як  $n$ -вимірний простір, що охоплює весь діапазон умов можливого розвитку на різних рівнях організації – особин, груп особин, популяцій, видів, угруповань тощо. Г. Хатчінсон обґрунтував поняття фундаментальної (потенційної) ніші, яка включає весь потенційний простір, котрий міг би бути зайнятим за відсутності конкуренції. Іншими словами, фундаментальна ніша – це гіпотетична за суттю, ідеалізована ніша, в якій несприятливі чинники (конкуренція, антропогенні зміни середовища тощо) відсутні. Таким чином, у реальних умовах вид (популяція, особина) займають значно меншу, так звану реалізовану нішу, яка є відображенням існуючого стану (місця) виду (особини, популяції) в екосистемі.

Такі положення теорії екологічної ніші знайшли розвиток у працях Р. Уїттекера і Д. Вудвелла [39], котрі вже в той час, розглядаючи еволюцію рослинності як спонтанний (стохастичний) процес, серед її особливостей відзначали підвищення видового різноманіття, зростання потенцій еколого-біологічної амплітуди видів та конвергенції морфології угруповань. Еволюція рослинних угруповань та екосистем відбувається за сітчастою моделлю, коли види завдяки стохастичній диференціації екологічних ніш еволюціонують більш-менш незалежно один від одного [21].

Еволюційний процес спрямований не лише на повніше освоєння існуючих ніш, але й на формування нових ніш, чим забезпечується ефективніше використання ресурсів. Поліваріантність розвитку виявляється у зміні структури популяцій, її диференціації за морфометричними параметрами – розмірами особин, запасами біомаси і, зокрема, її функціонального перерозподілу й витрат (алокція речовини та енергії) на процеси росту, розвитку і поновлення, тобто, утворення певних популяційних фенотипів супроводжується формуванням характерних для них екологічних ніш. Таким чином, фенотип є продукт взаємодії генотипу з зовнішнім середовищем. Встановлено, що для ценотичної популяції, поряд з морфометричними і демографічними особливостями, функціональний розподіл біомаси часто є унікальним, тобто формується специфічна для даних умов екологічна ніша [12]. Обсяг ніші ценопопуляції у фітоценозі визначається умовами, котрі відповідають цій ніші. Така ділянка, в якій „вкладаються” всі точки простору ніші, і в якій ценопопуляція може підтримувати себе необмежено довгий час, називається локусом.

Будь який фітоценоз структурований, а його структура визначається різноманітними градієнтами, що відображають зміну однорідності його властивостей у чотиримірному (четвертий вимір – час) просторі. Прикладом відносної структурованості середовища є поверхневі горизонти водойм, відносно однорідні для риб і, внаслідок наявності у фотичній зоні постійного світлового градієнту, неоднорідні для фітопланктонних організмів [15, 4]. Високий ступінь структурованості характерний ґрунтам. Локуси в ґрунті, що відповідають точкам простору ніш окремих видів, як правило, невеликі, що зумовлює відповідні розміри

популяцій. Тому переважаюча більшість процесів в ґрунті є мікропроцесами, локалізованими мікрооднорідністю його структури.

Екологічна ніша угруповання – складне об'єднання (взаємозалежна єдність) екологічних ніш його складових. Внутрішній розподіл екологічних ніш в угрупованні виявляється в ярусності і мозаїчності організації їхньої структури. У методологічному аспекті ярусність може мати два змістових навантаження – біоморфологічний і фізіономічний. У біоморфологічному розумінні – ярус утворює певна життєва форма, у фізіономічному – життєва форма неважлива, істотним є належність до певного ярусу.

Як структурні частини угруповання синузії характеризуються певним видовим складом, зумовленим екологічними потребами цих видів, просторовою або часовою відокремленістю та особливим, створеним ними, мікросередовищем. Просторова виразність і відносна континуальність синузій іноді може бути тождою ярусності, наприклад, лісовий ярус. Проте відмінність синузій від ярусів полягає у певній їхній незалежності, тобто одні і ті ж трав'яні, мохові, чагарничкові синузії можуть формуватись у різних угрупованнях.

Виявом екологічних ніш у горизонтальній структурі угруповань є мозаїчність, формування якої спричинене різними чинниками. Зокрема, Л.Г. Раменський [19] розрізняє екологічну, фітоценотичну та епізодичну мозаїчність, а Т.А. Работнов [18] – епізодичну, екологічну, фітогенну, клонову, зоогенну і антропогенну. Розроблені шкали мозаїчності горизонтальної структури за розмірами особин, особливостями розмноження та взаємовідносинами з іншими компонентами [34] можна застосовувати у визначенні обсягів і структури розподілу екологічних ніш в процесі проходження сукцесії. Тому, розглядаючи сукцесійні механізми як переформатування ніш необхідно враховувати залежність змін середовища і змін структури екологічних ніш, що можна розглядати за варіантами:

- швидкість зміни ніш випереджує зміни середовища;
- зміни ніш і зміни середовища синхронні;
- швидкість зміни середовища випереджує зміни ніш.

Якщо взяти узагальнену схему дигресивно-демутаційної сукцесії „ліс→післялісова лука→ліс”, то зрозуміло і не виникає жодних заперечень, що на місці вирубаного лісу виросте ліс. Справа полягає в іншому – який ліс, або точніше які варіанти лісу з потенційно можливих саме утворились, що зумовило формування саме такої структурної організації (екобіоморфологічної, популяційної і т.д.), в чому полягають і як описати регуляторні механізми.

Як вже згадувалось, у більшості сукцесійних систем можливі біфуркації – коли число потенційно стійких станів більше одного. У такому випадку сукцесія може закінчитись в будь-якому з них, і наперед не можна передбачити в якому саме. Всі угруповання, у тому числі і клімаксові (клімаксові меншою мірою) зберігають вільні параметри, що зумовлено наявністю вільних екологічних ніш або неповною наповненістю зайнятих. Це забезпечує оптимальність (як процес) відповідності угруповання до умов конкретного середовища.

Причинно-наслідкові ланцюги розвитку сукцесій загалом відповідають принципам транзитності і послідовності (Марківський ланцюг). Якщо стадія сукцесії А є причиною виникнення стадії В (В – наслідок А), і якщо, своєю чергою, стадія В є причиною стадії С, тоді стадія А є також причиною (першопричиною) стадії С. Тобто

$A \rightarrow B$  та  $B \rightarrow C$ , тоді  $A \rightarrow C$ . Таким чином утворюється причинно-наслідковий ряд, який за необхідності можна розчленувати до простіших причинно-наслідкових ланцюгів:  $A \rightarrow C$ , тоді  $A \rightarrow V_1$ ,  $V_1 \rightarrow V_2, \dots$ ,  $V_n \rightarrow C$ . Тут і виникає проблема: чи володіє причинно-наслідковий ланцюг розвитку сукцесії безперервністю, послідовністю, властивістю ділитись безкінечно, і з якої стадії ( $V_1, V_2, V_3, \dots$ ) може відбутись перехід в стадію  $C$ .

Зрозуміло, що при такому розділенні ланцюга ( $V_1, V_2, V_3, \dots, V_n$ ) можна дійти до такого стану окремих ланок, коли подальший поділ буде позбавлений змісту. Тому виділені стадії мають бути співмірними і поміщатись в межах вироблених класифікаційних вимог. Очевидно, що такий ланцюг може сприйматись виключно як принципова схема. У залежності від умов середовища, інтенсивності та спрямування дії як внутрішніх чинників (синергетичні механізми), так і зовнішніх – зміни умов середовища під дією різноманітних впливів, ймовірний розвиток подій за будь-яким сценарієм:  $A \rightarrow C$ , або  $V_2 \rightarrow C$  і т.д.

Причинно-наслідкові механізми, з огляду на останні відкриття в теорії детермінованого хаосу, потребують перегляду. Принцип причинності формулюють як “однакова причина завжди призводить до однакової дії” [5], “одні і ті ж причини за однакових умов призводять до одних і тих же наслідків” [22]; “одна і та ж причина за схожих обставинах породжує один і той ж наслідок” [17]. Проте таке, на перший погляд, природне визначення принципу причинності у зв'язку з відкриттям динамічного хаосу є абсолютно недостатнім. Питання полягає і в тому, що розуміти під причиною і наслідком. Насамперед, під причиною можна розуміти стан динамічної системи (наприклад, сукцесійна стадія) у момент часу  $t_0$ , а наслідком її стан в наступний момент  $t_1$ . Таку причинність називають зв'язком станів. Для динамічної системи стан в початковий момент  $t_0$  і закон руху однозначно визначають її майбутній розвиток. У такому випадку одна і та ж причина дійсно призводить до одного і того ж наслідку. Але таке розуміння причинності нічим не відрізняється від поняття детерміністичного закону [17], а тому необхідне визначення таких найголовніших аспектів [15, 4]:

- чи одночасні причина і наслідок, чи вони розділені часовим інтервалом, тобто чи має місце ефект запізнення? Якщо причина і наслідок одночасні, або, принаймні, часово перекриваються, тоді як наслідок впливає на причину. Іншими словами „проблема зворотного зв'язку” – вплив наслідку на причину
- коли закінчується дія причини, тобто чинники які викликали наслідок вже відсутні, а наслідок продовжує розвиватись? Насамперед, тут важлива сутність синергетичних механізмів: які процеси виникають в інтервалі між причиною і наслідком, якщо вони розділені в часі?
- як описати однозначність/неоднозначність причинно-наслідкових стосунків. Чи одна і та ж причина спричинює один і той же наслідок, чи одна причина може спричинити будь-який наслідок з багатьох потенційно можливих. Чи може один і той же наслідок бути породженим декількома причинами?
- проблема зв'язку причини та умов. Чи може за певних обставин причина стати умовою, а умова причиною? Як встановити „критичну масу умов”, за яких формується причина.

Виходячи з концепції організуючої ролі хаотичних змін, можна припустити, що узгодженість взаємодій у фітоценотичних системах реалізується через комплекс

випадкових і безсистемних імпульсів на організмовому, популяційному та ценотичному рівнях [12]. Такі випадкові зміни можна розглядати як флуктуації, тобто особливі форми модифікації, що полягають у зміні ознак або параметрів певної підсистеми з незначним відхиленням від середнього їхнього значення і виявляють (або не виявляють) чіткого причинно-наслідкового зв'язку. Нестабільність можна розглядати як результат флуктуацій, які спочатку була локалізовані в малій частині системи, а потім розповсюдились і призвели до нового макроскопічного стану.

Флуктуації у фітоценотичних системах є хаотичними і у конкретній часовий проміжок можуть відрізнятися за спрямованістю, амплітудою та інтенсивністю. При цьому природа чинників – внутрішніх чи зовнішніх, які спричиняють ці зміни, не завжди дає змогу адекватно зрозуміти такі флуктуації. Очевидно, що характер таких змін визначається насамперед особливостями самої системи – її компонентів і зв'язків між ними.

Отже, флуктуації фітоценозів слід розглядати як неспрямовані, нелінійні по-різному зорієнтовані або циклічні зміни рослинних угруповань протягом року або років, що завершуються поверненням до близького до первинного стану [18] і є характерними як для серійних, так і для клімаксових систем. Важливим у цьому визначенні є поняття незворотності змін системи, що полягає у її поверненні до наближеного, але вже відмінного від попереднього стану.

Причини виникнення флуктуацій у системі можуть бути детерміновані змінами з року в рік або за періоди років метеорологічних умов, гідрологічного режиму, антропогенного впливу тощо, а також внутрішніми чинниками, які закладені в самій системі. Ці чинники, кожен сам собою або за сукупністю, прямо або опосередковано, через зміни фітоценозу впливають на ґрунтові організми, які забезпечують мінералізацію відмерлих органів рослин, спричиняють значні коливання чисельності фітофагів, паразитуючих грибів та інших компонентів консортивного блоку, що, своєю чергою, може призвести до зворотного впливу – спричинення різноманітних флуктуацій у фітоценозі.

Найчастіше флуктуації є наслідком короткотривалих коливальних або циклічних змін параметрів середовища, які спричинені дією зовнішніх чинників як природного, так і антропогенного походження. При цьому, можливі різні сценарії перебігу флуктуації угруповання: склад і структура угруповання можуть залишатись незмінними, проникнення нових видів відсутнє або період їхньої присутності в угрупованні нетривалий. В іншому випадку відбуваються незначні зміни складу та структури угруповання, тобто флуктуаційні коливання не проходять безслідно. Істотні структурні перебудови можливі внаслідок масштабних екологічних змін або антропогенного впливу.

Т.А. Работнов [18] відповідно до причин виникнення розрізняє 5 типів флуктуацій: екоотопічні, антропоічні, зоогенні, фітоциклічні і фітопаразитні. Кожен з типів різною мірою впливає на структуру угруповання, як з можливими наслідками у її перебудові, так і без них. Зокрема, екоотопічні і спричинені ними зоогенні, фітоциклічні, фітопаразитні флуктуації в угрупованнях є короткочасовим відхиленням їхніх параметрів і (або) структурних елементів від певного, доволі умовного стану рівноваги. Виведення систем з такого врівноваженого стану може сприяти тимчасовій появі або збільшенню часті екоотопічних популяцій, котрі

можуть проникати як із зовні, так і активуватись із пригніченого стану або з банку насіння.

Флуктуаційні зміни відбуваються на рівні окремих особин, популяційних локусів, ценопопуляцій і популяцій. Важливим чинником, який впливає на динаміку і мінливість кожного з рівнів є життєдіяльність організмів інших трофічних рівнів – фітопатогенних, ендofітних, сапротрофних і мікоризотвірних грибів, хребетних і безхребетних фітофагів, комах-запилювачів та інших консортів. Можливі чотири випадки стійкості стаціонарного стану (локусу, ценопопуляції, фітоценозу) від флуктуацій:

- стаціонарний стан стійкий відносно від'ємних флуктуацій і нестійкий відносно позитивних флуктуацій;
- стаціонарний стан стійкий як відносно позитивних, так і негативних флуктуацій;
- стаціонарний стан стійкий тільки відносно позитивних флуктуацій;
- стаціонарний стан нестійкий як відносно позитивних, так і відносно негативних флуктуацій.

Відкриття неврівноважених структур супроводжувалось відкриттями у вивченні траєкторій. Виявилось, що траєкторії багатьох систем (напрями та інтенсивність розвитку сукцесій) нестабільні, що обмежує прогноз навіть на невеликі часові відтинки. Малі величини часових відтинків означають, що через певний проміжок часу траєкторія стане невизначеною, непрогнозованою. Окрім цього, інформація про структуру та функції елементів (підсистем) не дозволяє визначити функції об'єкта загалом. Знання поведінки об'єкта в якомусь певному часовому інтервалі не дозволяє точно передбачити поведінку в будь-якому іншому наступному інтервалі.

Стійкість, як один з найважливіших параметрів будь-якої системи, визначає здатність системи зберігати себе за змін середовища. Тому стійкість в певному розумінні можна вважати синонімом життєздатності і може визначатись за параметрами об'єму (масою речовини системи), продуктивністю (швидкістю самовідновлення речовини) системи та виробленістю структури. Функціональний режим будь-якої динамічної системи є стійким, якщо малі збурення затухають з часом, прямуючи до нуля. Якщо такі малі відхилення від режиму функціонування системи нарастають в часі, то такий режим є нестійким.

Функціонування фітоценосистеми спрямоване на підтримання стійкості як її частин (або за рахунок частин), так і системи загалом, і здійснюється різноманітними механізмами: змінами співвідношень і зв'язків між елементами, регуляцією чисельності, нагромадженням та перерозподілом речовини та енергії тощо. Концепція стійкості екосистем (фітоценосистем) передбачає наступні положення: різноманітність визначає стійкість; більша складність системи відповідає її більшій стійкості. Проте виразної залежності між складністю системи і її стійкістю немає. Складні системи можуть бути стійкими і нестійкими, точніше – перебувати у стійкому або нестійкому стані, так само як стійкими або нестійкими можуть бути і прості системи [4, 38].

Відносність поняття стійкості очевидне. Як за зміни зовнішніх чинників, так і самі собою комплекси структурних і енергетичних циклів у фітоценотичних системах перебувають у стані постійних перехідних процесів. Вони відображають адаптивну реакцію системи на зміну зовнішніх чинників, є фундаментальною

особливістю живих систем загалом, специфічною тимчасовою і змінною властивістю їхньої організації. Еволюційний аспект тимчасової організації біосистем зводиться до залежності між рівнем організації, складністю і особливостями проходження циклічних процесів. Головним тут є координація взаємодії, ієрархічність структури, здатність системи збільшувати або зменшувати структурну цілісність під впливом навіть незначних збурень. Оцінка стійкості системи можлива за параметрами часової і просторової організації коливальних процесів.

Виникнення взаємовиключаючих типів поведінки в одній і тій ж динамічній системі виявилось неочікуваним відкриттям. До цього вважалося, що детермінованість і стохастичність властиві системам різної природи. Детермінованість пов'язували з системами з малим числом ступенів свободи, а засобом опису – використання диференціальних рівнянь, стохастичність – з системами з безкінечним числом ступенів свободи, передбачення з застосуванням апарату теорій ймовірності. Грунтуючись на таких уявленнях, розвинулась синтетична теорія біологічної еволюції. Мінливість і дрейф генів характеризувались вірогіднісними рівняннями, коливання чисельності популяцій описувались диференціальними рівняннями типу рівнянь Вольтерра-Лотки, природний добір – диференціальними рівняннями Фішера [20, 13].

Популяційна екологія в описах процесів боротьби за існування, росту популяцій і чинників, що обмежують цей ріст ґрунтується на засадах системного підходу, а в основу математичних моделей покладена динаміка Ферхюльста (логістичні рівняння). Рівняння Ферхюльста нелінійне, а де проявляється нелінійність – там безліч неочікуваних, парадоксальних нових явищ.

Одне з найцікавіших, маловивчених і важко пояснюваних явищ – квазіперіодичні коливання чисельності популяцій видів з високим коефіцієнтом розмноження і коротким життєвим циклом. Усі спроби пов'язати такі коливання з чинниками середовища були безуспішними. Більш того, доведено [23, 24], що такі коливання можуть виникати без зв'язку зі змінами середовища. Це квазіперіодичні коливання, які породжуються нестійкістю рішень дискретного логістичного рівняння в сценарії переходу до хаосу шляхом подвоєння періоду.

Після публікацій робіт Р. Мея [35, 36] для пояснення таких явищ залучають ідеї і методи детермінованого хаосу – нерегулярного або хаотичного руху динамічних систем, для котрих динамічні закони однозначно визначають еволюцію в часі стану системи за відомої передісторії [25]. Тобто, кожен наступний крок еволюції (кожен наступний стан системи) детермінується попереднім станом, вираженим диференціальними рівняннями. Проте динамічна поведінка системи за певних умов може мати складний хаотичний характер. Така хаотична поведінка виникає не внаслідок випадкового зовнішнього впливу або внутрішньої невизначеності через велику кількість ступенів свободи, що потребують вірогіднісного опису.

Хаос у детермінованих динамічних системах, згідно з Б.В.Чиріковим [28], виникає за двох умов. Першою умовою є експоненціальна нестійкість руху (еволюції) системи, коли малі відхилення від вихідної траєкторії експоненціально наростають з часом, тобто, дві траєкторії, що виходять з двох близько розташованих в початковий момент точок, з часом експоненціально розходяться (поліваріантність розвитку). Другою умовою є те, що множина станів системи повинна бути зосередженою в обмеженій області, тому траєкторія її руху не повинна виходити за

межі цієї області і обов'язково мати квазіосциляторний характер. Поєднання цих умов породжує аперіодичну складну траєкторію, точки якої переміщуються, щільно заповнюють якусь область у фазовому просторі.

У численних працях останніх десятиліть [25, 14, 7, 8, 9, 3 та ін.] показано, що детермінований хаос широко розповсюджена властивість природних систем різного організаційного рівня. Розробки моделей динамічних систем довели, що впорядкована поведінка є винятком, а не правилом. Дослідження в царині динаміки популяцій і екосистем також виявили широке розповсюдження динамічного хаосу. У неперервних моделях хаос як обов'язковий динамічний режим проявляється на рівні тривидових систем типу "хижак – дві жертви" за введення нелінійності у функції внутрішньовидових і міжвидових взаємодій [20]. У складніших моделях угруповань посилення хаотичності – звичайне явище.

Для моделей з дискретним часом хаотичні режими виявлені на рівні одновидових систем з мінімальною (квадратичною) нелінійністю. Досліджені в роботах Р. Мея [35, 36] популяції видів з неперекриваючимися поколіннями є типовими об'єктами, що характеризуються детерміновано-хаотичною динамікою. Види з неперекриваючимися поколіннями – однорічники, більш точно їх можна визначити як види, у котрих батьківські особини не доживають до репродуктивного віку потомків. Неперервну вісь часу в таких популяції розділяють на інтервали, що відповідають життю одного покоління, а кожне покоління характеризує його чисельність  $X_n$ . Динаміка таких популяцій описується відображенням типу  $X_{n+1} = F(X_n, r, K)$ , де  $X_n$  і  $X_{n+1}$  – параметри чисельності популяції, відповідно в  $n$ -й і  $(n+1)$ -й сезони;  $r$  – питома швидкість поновлення (мальтузіанський параметр),  $K$  – параметр ємності лімітуючого ресурсу,  $F$  – нелінійна функція, що має один максимум в позитивному квадранті [35, 36]. Мальтузіанський параметр  $r$  дорівнює різниці між питомою швидкістю розмноження в популяції та питомою швидкістю загибелі. Наприклад, за умови  $r = 2$  у нелімітованих умовах за законом Мальтуса у кожному наступному поколінні чисельність популяції подвоюється, при  $r = 4$ , – збільшується у чотири рази і т. д. Величина  $K$  визначає ступінь зменшення приросту. У логістичному відображенні роль  $K$  складніша внаслідок наявності циклічних і стохастичних режимів і загалом є параметром внутрішньовидової конкуренції.

Головною особливістю таких систем є залежність характеру їхньої поведінки від величини мальтузіанського параметра  $r$  [35, 36]. Якщо  $r$  менше певної величини, популяція спрямована до стійкого стаціонарного стану. Якщо цей параметр перевищує певну величину, проявляється циклічний тип поведінки популяції, при цьому періодичні коливання чисельності виникають самі собою, без зовнішнього впливу, як наслідок нелінійностей динамічних властивостей цієї популяції. Подальше збільшення мальтузіанського параметру призводить до суттєвої якісної зміни динаміки чисельності популяції – вона починає хаотично коливатись, інколи з значною амплітудою доходячи до нульового значення. Важливим є те, що переходи від одного динамічного режиму до іншого можуть відбуватись при дуже малих значеннях  $r$ .

Популяції одного і того ж виду у різних частинах ареалу, як правило, істотно відрізняються за типами поведінки, структурою та іншим з огляду на відмінності у швидкості розмноження, нагромадження і розподілу фітомаси, що виникає внаслідок відмінності екологічних умов. Для переходу до стохастичного режиму достатньо

надзвичайно малої зміни мальтузіанського параметру, що виникає при відхиленні середньорічної температури на  $1^{\circ}$ , або вологості на 1-2 %. Тобто поліваріантність розвитку в різних частинах ареалу популяції може виникати за малих змін геофізичних показників. Важливим чинником виникнення таких режимів є також різні форми антропогенного втручання.

Кліматичні зміни (поступове нарощування амплітуди коливання температур), довготривалі антропогенні впливи можуть змінювати питому швидкість розмноження або загибелі популяції, або змінювати її динаміку. Коливання чисельності популяції, що перейшла за цими ж причинами в хаотичний режим, очевидно, повинно змінювати (принаймні частково) її генетичну структуру, а різке зменшення чисельності популяції призводить до втрати тих чи інших генних алелей. Насамперед це стосується рідкісних алелей, що виникають шляхом генних і хромосомних мутацій. Оскільки зміни чисельності популяції регулярно повторюються – ймовірно, рідко виникають "позитивні" мутації. Тому популяції в середній частині ареалу і на його межах повинні відрізнятися за генетичною структурою. Загалом, це повинно сприяти їхній дивергенції і в кінцевому підсумку формо- і видоутворенню, але не шляхом природного добору, а внаслідок випадкового "дрейфу генів" та наступної "генної фільтрації".

\* \* \*

Явище детермінованого хаосу в динамічних системах, які описуються нелінійними диференціальними рівняннями, призвело до формування нового напрямку досліджень і дозволило описати нові класи нестійких динамічних систем, поведінка яких є хаотичною. Виявилось, що хаос притаманний майже всім нестійким системам. На цьому ґрунті обстоюються ідеї про те, що фундаментальними характеристиками будови живого і неживого є нестабільність, невірноваженість та нелінійність. Різноманітність, безкінечна множина варіантів розвитку природних систем, унеможлиблює точне передбачення результатів вибору і його контролю. Однакові шляхи розвитку хаосу притаманні різноманітним фізичним, хімічним, біологічним та соціальним системам. Проте кількість сценаріїв хаотизації дуже невелике. Більш того, деякі з них підпорядковані універсальним закономірностям, і не залежать від природи системи.

Найбільш виразна особливість біосистем полягає у їхній здатності до самоорганізації, тобто спонтанного утворення складних впорядкованих структур, що зумовлює необхідність розробки нових методів у дослідженні цих процесів. Це особливо актуально у регуляції процесів природного відновлення при реконструкціях знищених або істотно трансформованих екосистем, що необхідно проводити на виведених з господарського користування територіях.

Усі біосистеми нестійкі і нестабільні, а тому детерміновані описи тут втрачають зміст. Початково панувало уявлення про неможливість опису складних біологічних систем за допомогою математичних моделей, а „життя” тривалий час розглядалось як антипод неорганічної природи. Проте сьогодні виявлено, що основні форми кооперативної поведінки, які властиві живій природі, мають аналоги в неорганічному світі. Ефекти самоорганізації у тій чи іншій формі спостерігаються і в системах неорганічного походження. Необхідною умовою ефектів самоорганізації є наявність потоків енергії, які поступають із зовні та десипуються в системі. Саме ієрархічність

організації складних живих і неживих систем, які складають взаємопов'язану структуру підсистем більш простої будови, дозволяє уникнути небажаної динаміки, які завжди виникають в системах з жорстким централізованим управлінням.

Врахування детермінованого хаосу в динаміці біосистем істотно ускладнює загальну картину розвитку, проте дозволяє виявити область випадкових процесів. При тому, кількісна і якісна оцінка цих явищ пов'язана з певними методологічними труднощами. Нестійкість того чи іншого явища чи процесу, періодичного або хаотичного руху не можна спостерігати візуально. Якщо якийсь рух системи стає нестійким, система переходить в інший стан, і цей стан можна спостерігати і описати. Питання про реальність нестійких рухів навіть не ставиться, якщо рух став нестійким, то вважається, що він зник.

Хаотичність руху детермінованих систем викликана нестійкістю – будь яка, навіть найменша зміна початкового стану, може призвести до будь якої великої зміни в русі, тобто стати непередбачуваною. Численні роботи із дослідження нелінійної динаміки різноманітних систем показали, що, окрім нестійкості, хаотизація руху тісно пов'язана з такими особливостями нелінійних систем як мультистабільність та фрактальність.

Збільшення або зменшення чисельності популяції, зміни структури біосистем, перерозподіли речовини і енергії, може бути спричинене переходом в інший динамічний режим. Об'єктивну оцінку можна отримати тільки внаслідок багатофакторного аналізу наслідків (зміни стійкості, зміни циклів, синхронізація трофічних ланцюгів та ін.), тому нестійкість слід розглядати як один з найсуттєвіших чинників існування, змінності та розвитку біосистем.

1. Анищенко В.С. Детерминированный хаос // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 6. – С.70-76.
2. Бауэр Э. Теоретическая биология. – М.;Л.: ВИЭМ, 1935. – 206 с.
3. Берже П., Помо И., Видаль К. Порядок в хаосе. О детерминистическом подходе к турбулентности – М.: Мир, 2000. – 368 с.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.:Мир, 1989. – 477 с.
5. Бунге М. Причинность. – М., 1962. – 16 с.
6. Глейк Дж. Хаос. Создание новой науки. – СПб.: Амфора, 2001.– 400 с.
7. Заславский Г.М., Сагдеев Р.З. Введение в нелинейную физику. От маятника до турбулентности и хаоса. – М.: Наука, 1988. – 368 с.
8. Капица С.П., Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г. Синергетика и прогнозы будущего. – М., Наука, 2001. – 228 с.
9. Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М.: Наука, 1994. – 238 с.
10. Лийв Э.Х. Инфодинамика. Обобщённая энтропия и негэнтропия.– Таллинн, 1998. – 200 с.
11. Малиновський А.К. Коливальні процеси у фітоценотичних системах // Наук. зап. держ. природозн. музею – 2006.– Т.22. – С. 93-104
12. Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин на популяційному рівні // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2003. – 18. – С. 157 – 168.
13. Математические методы исследования сложных систем, процессов и структур. Сб. науч. трудов. – М.: МГОПУ, 2002. – Вып. 5. – 121 с.
14. Мун Ф. Хаотические колебания. – М.: Мир. 1990;
15. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т.2. – 376 с.

16. Пригожин И. Философия нестабильности // Вопросы философии. – № 6. – 1991. – С. 46 – 57.
17. Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант. – М.: Издательская группа “Прогресс”, 1994. – 342 с.
18. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
19. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое обследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 615 с.
20. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. – М.: МГУ. – 1993. – 236 с
21. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
22. Философский энциклопедический словарь. – М., 1989. – 511 с.
23. Чудов С.В. Устойчивость видов и популяционная генетика хромосомного видообразования: Монография. – М: МГУЛ, 2002. – 97 с.
24. Чудов С.В., Чудова Н.Г. Колебания численности популяций и хаос в динамических системах. – Сборник научных статей докторантов и аспирантов МГУЛ. – Изд-во МГУЛ, 1999. – С. 58-63.
25. Шустер Г. Детерминированный хаос. – М.: Мир, 1988. – 240 с.
26. Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. Физика процессов эволюции – Едиториал УРСС. 2001- 328 с.
27. Эбелинг В., Файстель Р. Хаос и космос: синергетика эволюции. – Институт компьютерных технологий, 2005. – 236 с.
28. Chirikov B.V. Linear and nonlinear dynamical chaos // Lectures on the Intern. Summer School "Nonlinear Dynamics and Chaos". Ljubljana. Slovenia, 1994.
29. Eldredge N. The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory – New York: John Wiley & Sons, 1995. – 95 p.
30. Gould S. "The Episodic Nature of Evolutionary Change" in The Panda's Thumb. – New York: W. W. Norton & Company, 1980. – P. 179-185.
31. Gould, S., Eldredge N. "Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered." // Paleobiology, 1977. – 3 – P.115-151.
32. Gould S. "Bushes and Ladders in Human Evolution" in Ever Since Darwin. – New York: W.W. Norton & Company, 1977 – P. 56-62.
33. Huatchinson G. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. – 1957. – 22. – P. 415 – 427.
34. Kershaw K A. Pościowa i dynamiczna ekologia roślin. – Warszawa: PWN, 1978. – 383 s.
35. May R. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. // Science. – 1974. – V. 186. – P. 645 – 647.
36. May R. Simple mathematical models with very complicated dynamics. // Nature. – 1976, – V. 261. – P. 459 – 467.
37. Stearns S. The evolution of life histories. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. – 237 p.
38. Subrahmanyam C.B. Principles of ecology. – Florida A&M University: McGraw-Hill, 1998. – 379 p.
39. Whittaker R., Woodwell G. Evolution of natural communities // Ecosystem Structure and Function: Annual Biol. Collq. Corvallis. – Oregon State University Press, 1972. – P. 137 – 156.