

УДК 519.634

## СТАТИСТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ЗАМКНУТЫХ БИОЦЕНОЗОВ, ОПИСЫВАЕМЫХ ЦЕПОЧКОЙ ВОЛЬТЕРРА С ПЕРИОДИЧЕСКИМИ ГРАНИЧНЫМИ УСЛОВИЯМИ

© 2019 г. Ю. В. Бибик

(119333 Москва, ул. Вавилова, 40, ВЦ ФИЦ ИУ РАН, Россия)

e-mail: yvbibik@ccas.ru

Поступила в редакцию 10.04.2019 г.  
Переработанный вариант 10.06.2019 г.  
Принята к публикации 10.06.2019 г.

Исследуются статистические свойства замкнутых биоценозов, описываемых цепочкой Вольтерра с периодическими граничными условиями. Периодичность граничных условий приводит к вырожденности матрицы взаимодействия. Это вызывает определенные трудности при статистическом описании. Динамика системы описывается сразу целым классом гамильтонианов. Замена гамильтонианов внутри класса не изменяет динамику, но изменяет статистические свойства. Поэтому возникает проблема выбора единственного гамильтониана, правильно описывающего статистические свойства системы. В работе решается проблема выбора гамильтониана и исследуются статистические свойства такой системы. Библ. 35.

**Ключевые слова:** замкнутый биоценоз, цепочка Вольтерра, гамильтониан, статистическая сумма.

**DOI:** 10.1134/S004446691910003X

### 1. ВВЕДЕНИЕ

Основоположником использования статистической механики в экологии был Кернер [1]–[4]. Идеи Кернера были подхвачены и развиты в работах Лея [5], [6], Мэя [7]–[10], Смита [11]. После первых удачных работ по применению статистической механики в экологии наблюдалась тенденция к отходу от статистического описания. Возникли сомнения в полезности применения статистической механики к открытым системам вдали от термодинамического равновесия. Однако в последнее десятилетие наметились признаки возврата к использованию методов статистической механики для описания биологических и экологических систем на новом уровне. В настоящее время методы, походы и инструменты статистической механики используются во многих направлениях исследования экологических систем. При этом рассматриваются вопросы соотношения между “макроскопическими” свойствами системы, такими как объем газа или экосистемы, и поведения ее “микроскопических” составляющих, таких как молекулы, виды, индивидуумы.

Рассмотрим вкратце современное состояние вопроса на примерах отдельных работ.

Инструменты статистической механики используются, например, для объяснения и прогнозирования численности видов в экологических сообществах с точки зрения вероятностного поведения [12]; для рассмотрения и прогнозирования экологических процессов, которые приводят к таким изменениям, как опустынивание [13]; для исследования экологических систем, в которых наблюдаются необычные фазовые переходы, динамика которых похожа на динамику фазовых переходов физических систем [14].

В результате возрождения интереса к использованию методов статистической механики в экологии возникло такое направление, как органическая биофизика экологических систем (organic biophysics of ecosystems (ОВЕС)). В рамках этого направления обращают на себя внимание работы [15], [16]. В указанных работах основные параметры статистической механики адаптированы к условиям экологии. В работе [15] исследуется гомеоморфизм между статистической механикой и экологией на основе рудеральной растительности. Предложено вероятное экологическое уравнение состояния, гомеоморфное уравнению состояния идеального газа. Результаты

проведенного исследования подтверждают, что “проверенное опытным путем экологическое уравнение состояния может быть получено непосредственно из обычной термодинамики”. В работе [16] определены математические выражения для экологических аналогов макроскопических величин, используемых в статистической механике. В частности, сделан адекватный выбор степеней свободы при статистическом описании экологических систем.

Поток современных работ по этой тематике не ограничивается рамками (organic biophysics of ecosystems (ОВЕС)). В русле идей применения статистической механики в экологии лежат также работы [17]–[19]. В работе [17] принцип максимальной энтропии использован для более глубокого понимания видового разнообразия в экологии. Принцип максимальной энтропии используется для логического вывода при построении оценки вероятности распределения видов с использованием доступной информации. В работе [18] предлагается новый подход статистической механики, основанный на объединении принципов детерминистического механизма и стохастического дрейфа в экологическом сообществе.

Используя статистический принцип максимальной энтропии (MaxEnt), авторы предлагают модель, “позволяющую получить реалистичные прогнозы для распределения численности видов, а также для прогнозирования критического поведения, которое может послужить основой понимания проблем опустынивания и других переломных моментов”. В работе [19] предлагается принять среднеквадратические скорости движения отдельных индивидуумов зоопланктона в качестве определения “экологической температуры” популяций в различных условиях наличия питательных веществ, света, кислорода. Как указано в статье, “экологическая температура” имеет преимущество в виде большой концептуальности и вычислительной простоты и опирается на аналогию с известными понятиями из статистической механики”. Таким образом, возврат к применению статистической механики на новом уровне привел к определенным успехам в исследовании экологических систем.

У истоков классического подхода к применению статистической механики в экологии стоят работы Кернера. В качестве микроскопических законов движения Кернер принял уравнения Лотки–Вольтерра. Эти уравнения описывают систему  $n$ -видов. Кернер существенно использовал гамильтоновость такой системы. Она приводит к наличию в системе интеграла движения. Кернер показал справедливость теоремы Лиувилля для такой системы. Используя теорему Лиувилля, Кернер применил подход статистической механики Гиббса. Он ввел в рассмотрение микроканоническое и каноническое распределения. Основываясь на теореме Лиувилля, Кернер получил распределение биомасс видов и показал, что средние по времени биомассы видов совпадают со средним по ансамблю в равновесном состоянии. Кернер сравнил выводы своей теории с экспериментальными данными, касающимися заготовок пушнины Гудзоновской компании, и получил хорошее соответствие.

Достоинством теории Кернера является ее последовательность. Она основывается на четких постулатах. Из них следуют теоретические построения. Построены экологические аналоги понятий силы, энтропии и т.д. Для невырожденной матрицы взаимодействия динамика системы Лотки–Вольтерра описывается с помощью одного гамильтониана [20], [21]; [22]–[24]. Этот гамильтониан и был использован Кернером для построения статистического описания системы. Кернер использовал замечательную алгебраическую структуру гамильтониана системы Лотки–Вольтерра и вычислил статистическую сумму в явном виде в терминах гамма-функций с точностью до элементарных функций, а также основные термодинамические характеристики системы Лотки–Вольтерра.

При этом теория Кернера не лишена недостатков. Вопросом дискуссии является перенесение выводов о свойствах равновесных систем на неравновесные. Возникает вопрос о сравнении числа “частиц” и времен релаксации в физических и экологических объектах. Необходима проверка свойств эргодичности и размещаемости в экологических системах.

Обзор и критика теории Кернера приведены в работах Алексеева [25], Смита [11], Гленсдорфа и Пригожина [26], Саранчи [27], [28]. Однако, несмотря на недостатки, теория Кернера остается практически единственной теорией, последовательно воплощающей подход статистической механики к описанию экологических систем, начиная с «микроскопических» уравнений и заканчивая построением макроскопических параметров. Кроме того, теория Кернера обладает потенциалом развития. Например, она допускает обобщения на системы с пространственно распределенными параметрами, но такой анализ выходит за рамки данной статьи.

Настоящая работа посвящена исследованию вопроса – распространяются ли все результаты и выводы, сделанные Кернером в указанных работах для системы Лотки–Вольтерра, на замкнутые биоценозы, которые описываются уравнениями типа цепочки Вольтерра с периодическими

граничными условиями, имея в виду, что цепочка Вольтерра представляет собой частный случай уравнений системы Лотки–Вольтерра с вырожденной матрицей взаимодействия видов? “Микроскопические” уравнения Лотки–Вольтерра содержат линейные члены, ответственные за обмен биомассой с окружающей средой. Уравнения цепочки Вольтерра содержат только билинейные члены, ответственные за взаимодействие видов внутри биоценоза. Периодические граничные условия соответствуют замыканию пищевой цепочки на себя. Условия периодичности соответствуют биоценозу, содержащему все трофические уровни, имеющие отношения к обмену биомассы. Для описания такого биоценоза не требуется наличие внешних источников или стоков биомассы.

Особенностью цепочки Вольтерра, связанной с замкнутостью биоценоза, является вырождение равновесных состояний. Математически это представляется вырожденностью матрицы взаимодействия. Описание замкнутого биоценоза цепочки Вольтерра приводит к новой математической проблеме – вырождению гамильтоновой структуры системы, кода динамика системы описывается сразу бесконечным набором гамильтонианов. Замена гамильтониана внутри набора не меняет динамики. Однако такое положение вещей приводит к сложностям при статистическом описании системы. Каждый гамильтониан из данного набора приводит к своей статистической сумме. Значение моментов также зависит от выбора гамильтониана. Поэтому возникает проблема выбора правильного статистического описания рассматриваемой системы. Каждый выбранный гамильтониан приводит к своему набору моментов. Если бы мы могли, например, оценить первый момент, то по его значению мы могли бы выбрать нужный гамильтониан. Но, к сожалению, мы не имеем такой возможности.

Однако есть другой путь. Он связан с тем, что система может иметь другую гамильтонову структуру. Она описывается другими сопряженными переменными и другим гамильтонианом. Динамика в этом случае также описывается целым набором гамильтонианов, соответствующих второй структуре. Можно потребовать самосогласованности описания статистических свойств системы с помощью этих двух структур. Значение первых моментов системы заранее не известно. Но можно потребовать их совпадения при описании с помощью двух различных гамильтоновых структур. Каждый из наборов гамильтонианов для первой и второй структур параметризуется одним параметром. Поэтому возникает задача определения двух неизвестных параметров. Для определения двух параметров необходимы два уравнения. Для того, чтобы получить эти два уравнения, достаточно будет рассмотреть условия совпадения двух первых моментов (вместо второго момента сравниваются среднеквадратичные отклонения, полученные из комбинации первого и второго моментов). Такое сравнение позволяет выделить гамильтониан, который правильно описывает статистические свойства системы. Знание этого гамильтониана позволит определить все основные термодинамические показатели системы. Таким образом, для данных “микроскопических” уравнений удастся развить метод непосредственного применения статистической механики к моделированию экологических систем.

В последнее время большинство работ по статистическому описанию экологических систем связано с введением в уравнения динамики стохастических членов [29]–[31]. При этом стохастические члены учитывают в явном виде влияние на исследуемую систему случайных факторов внешней среды. Гораздо меньше работ посвящено прямому статистическому описанию экологических систем [32]–[35]. В данной работе используется это направление. На этом пути возникают свои сложности. Даже если исследуемая система является гамильтоновой, для нее очень не просто вычислить, например, статистическую сумму.

Кернер, при использовании статистической механики в экологии, выбрал в качестве “микроскопических” уравнений динамики систему уравнений Лотки–Вольтерра. Этот выбор часто критикуют, ссылаясь, например, на то, что такая система структурно неустойчива. Небольшое изменение уравнений приводит к серьезным изменениям структуры решений. Однако простота и удобство аналитического исследования системы Лотки–Вольтерра уравновешивают ее недостатки. Дело в том, что система Лотки–Вольтерра имеет гамильтониан, обладающий уникальной алгебраической структурой. Он позволяет после соответствующих замен переменных использовать интегралы Эйлера для вычисления статистической суммы.

Благодаря таким свойствам гамильтониана статистическая сумма может быть записана в терминах гамма-функций с точностью до элементарных функций. В ходе своего исследования Кернер рассматривал случай, когда матрица взаимодействия не вырождена и система Лотки–Вольтерра обладает единственным гамильтонианом и единственной статистической суммой. Однако Кернер не исследовал случай, когда матрица взаимодействия вырождена. Примером такого сложного случая является цепочка Вольтерра с периодическими граничными условиями. Рас-

смотрим вкратце основные особенности базовых “микроскопических” уравнений, исследованных Кернером и “микроскопических” уравнений, использованных в данной работе.

### 1.1. Краткое описание “микроскопических” уравнений

В работе исследуется цепочка Вольтерра с периодическими граничными условиями. Она представляет собой частный случай классической системы уравнений популяционной динамики – системы Лотки–Вольтерра, описывающей динамику взаимодействующих видов в системах типа хищник–жертва. Вначале динамика взаимодействующих видов в системах типа хищник–жертва описывалась двухвидовой системой Лотки–Вольтерра. Позже Вольтерра предложил систему, описывающую динамику взаимодействия  $n$ -видов. В общем случае такая система содержит билинейные члены, описывающие взаимодействия видов между собой и линейные члены, описывающие взаимодействие видов с окружающей средой.

Система Лотки–Вольтерра для  $n$ -видов имеет следующий вид:

$$\frac{dN_i}{dt} = \varepsilon_i N_i + \frac{1}{\beta_i} \sum_j \alpha_{ij} N_i N_j, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (1.1)$$

где  $N_i$  – численность вида  $i$ ;  $\varepsilon_i$  – коэффициент, описывающий скорость рождения или вымирания видов;  $\beta_i$  – коэффициент, описывающий степень усвоения биомассы видом  $i$ ;  $\alpha_{ij}$  – коэффициент, описывающий силу взаимодействия между видами.

Цепочка Вольтерра с периодическими граничными условиями имеет следующий вид:

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_j \alpha_{ij} x_i x_j = x_i (x_{i+1} - x_{i-1}), \quad x_{i+n} = x_i, \quad (1.2)$$

где  $x_i$  – численность видов  $i$ ;  $x_{i+n} = x_i$  – условие периодичности видов по индексу  $i$ ,  $\alpha_{ij}$  – матрица взаимодействия,  $\alpha_{i,i+1} = -\alpha_{i,i-1} = 1$ .

Отличительной чертой цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями является вырожденность матрицы взаимодействия. В результате равновесные численности видов не имеют определенного значения и являются произвольными величинами, одинаковыми для всех  $i$ . Таким образом, она не содержит линейных членов, описывающих скорость роста и вымирания видов. Она содержит только члены, описывающие взаимодействие видов между собой для случая, когда каждый вид является жертвой по отношению к последующему виду и хищником по отношению к предыдущему. В силу своей структуры цепочка Вольтерра допускает класс преобразований гамильтонианов, оставляющих инвариантной ее динамику, но изменяющих ее статистические свойства.

В отличие от динамики системы Лотки–Вольтерра, описываемой с помощью одного гамильтониана, динамика цепочки Вольтерра описывается бесконечным набором гамильтонианов. Это обусловлено вырожденностью матрицы  $\alpha_{ij}$  для цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями. При этом динамика цепочки не меняется при замене одного гамильтониана на другой из того же набора. Но статистические свойства системы, описываемые статистической суммой, при такой замене меняются, поэтому возникает вопрос правильного выбора статистической суммы.

## 2. МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Метод исследования основан на самосогласованном описании статистических свойств рассматриваемой системы с использованием двух разных гамильтоновых структур. При этом вторая гамильтонова структура вводится дополнительно к первой основной структуре. Второй гамильтоновой структуре также соответствует бесконечный набор гамильтоновианов, приводящий к одной и той же динамике. Для гамильтоновианов, правильно описывающих статистические свойства, они должны быть одинаковыми, независимо от того, к какой из гамильтоновых структур принадлежит гамильтониан. Это условие приводит к необходимости выделения по одному гамильтониану из каждого набора.

Каждый из двух наборов гамильтоновианов параметризуется одним параметром. Поэтому для выбора единственного гамильтониана из каждого набора в разд. 5 будут получены точные значения этих произвольных параметров. Для этого используются два уравнения. Первое уравнение

определяется равенством значений первых моментов, полученных двумя разными способами с использованием двух разных гамильтоновых структур. Второе уравнение будет получено из условия равенства среднеквадратичных отклонений, для вычисления которых используются вторые моменты.

Полученные в разд. 5 уравнения позволят вычислить точные значения параметров, параметризующих оба набора гамильтонианов и тем самым позволят выбрать по одному гамильтониану из каждого набора, которые будут правильно описывать статистические свойства исследуемой системы. Поскольку первый класс гамильтонианов соответствует первой гамильтоновой структуре, которая является основной, а вторая гамильтонова структура носит вспомогательный характер, то интересующий нас гамильтониан выбирается из первого класса гамильтонианов. Получение этого гамильтониана позволит исследовать статистические свойства замкнутых биоценозов, описываемых цепочкой Вольтерра с периодическими граничными условиями. Этапы исследования представлены в следующих разделах.

### 3. ПОСТРОЕНИЕ ПЕРВОЙ ГАМИЛЬТОНОВОЙ СТРУКТУРЫ. ВЫЧИСЛЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СУММЫ, ПЕРВЫХ МОМЕНТОВ И СРЕДНЕКВАДРАТИЧНОГО ОТКЛОНЕНИЯ ДЛЯ ПЕРВОЙ ГАМИЛЬТОНОВОЙ СТРУКТУРЫ

Построение первой гамильтоновой структуры очень важно, поскольку именно с помощью этого гамильтониана и вычисленной на его основе статистической суммы будет дан ответ на вопрос — как правильно описать статистические свойства систем, описываемых цепочкой Вольтерра с периодическими граничными условиями, используя в качестве основного инструмента исследования гамильтониан цепочки и ее статистическую сумму. Как отмечено выше, важнейшей особенностью цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями является то, что ее матрица взаимодействия становится вырожденной. Это приводит к тому, что вместо одного гамильтониана динамика такой системы описывается целым набором гамильтонианов, которые параметризуются входящим в состав гамильтонианов параметром  $\lambda_1$ .

Это создает проблему со статистическим описанием, поскольку каждому гамильтониану (из порождаемого набора гамильтонианов) соответствует своя статистическая сумма. Поскольку ясно, что только одна из этих статистических сумм может давать правильное описание исследуемой цепочки Вольтерра, то возникает вопрос — как правильно выбрать нужную статистическую сумму из этого множества статистических сумм? Для решения этого вопроса в этом разделе будут определены все основные параметры, которые позволят (с использованием данных, полученных в последующих разделах) определить нужный гамильтониан и нужную статистическую сумму для правильного описания статистических свойств исследуемой цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями. Приступим к построению первой гамильтоновой структуры.

Цепочка Вольтерра с периодическими граничными условиями имеет вид

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(x_{i+1} - x_{i-1}), \quad \text{где} \quad x_{i+n} = x_i. \quad (3.1)$$

Для записи уравнений (3.1) в гамильтоновом виде введем следующую замену переменных:

$$a_i = \ln x_i. \quad (3.2)$$

После замены переменных (3.2) система (3.1) примет вид

$$\frac{da_i}{dt} = e^{a_{i+1}} - e^{a_{i-1}}, \quad a_{i+n} = a_i. \quad (3.3)$$

Уравнения (3.3) гамильтоновы. При этом гамильтониан имеет следующий вид:

$$H_1 = \sum_i e^{a_i} - \lambda_1 a_i. \quad (3.4)$$

Здесь и далее будем иметь в виду, что формула (3.4) определяет собой целый класс гамильтонианов, параметризуемых параметром  $\lambda_1$ . Отличительной особенностью гамильтониана (3.4) является то, что параметр  $\lambda_1$  произволен. Его выбор не влияет на динамику, но сказывается на статистических свойствах системы. Поэтому при исследовании статистических свойств возникает

проблема фиксации параметра  $\lambda_1$ . Эта проблема решена в разд. 5. С использованием формулы (3.4) цепочка Вольтерра записывается в гамильтоновом виде:

$$\frac{da_i}{dt} = I_{ij} \frac{\partial H_1}{\partial a_j}, \tag{3.5}$$

где ненулевые компоненты матрицы  $I_{ij}$  имеют вид

$$I_{i,i+1} = -1, \quad I_{i,i-1} = 1, \quad I_{i,i+n} = I_{ij}. \tag{3.6}$$

При этом скобки Пуассона записывается в виде

$$\{F, G\} = \sum_{ij} I_{ij} \frac{\partial F}{\partial a_i} \frac{\partial G}{\partial a_j}. \tag{3.7}$$

Таким образом, гамильтониан (3.4) и скобки Пуассона (3.7) определяют первую гамильтонову структуру для цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями.

Далее определим статистическую сумму для первого гамильтониана. Для этого используем гамильтониан (3.4). Статистическая сумма для цепочки Вольтерра имеет вид

$$Z = \int \prod_i da_i e^{-\beta \sum_i e^{a_i} - \lambda_1 a_i}. \tag{3.8}$$

Так как гамильтониан (3.4) аддитивен, статистическая сумма факторизуется. Типичный сомножитель статистической суммы имеет вид

$$Z_1 = \int e^{-\beta(e^a - \lambda_1 a)} da. \tag{3.9}$$

Статистическая сумма записывается через сомножители в следующем виде:

$$Z = Z_1^n. \tag{3.10}$$

Для удобства дальнейших расчетов введем в рассмотрение сомножитель статистической суммы  $Z_1(\alpha)$ . Он зависит от параметра  $\alpha$ :

$$Z_1(\alpha) = \int e^{-\beta(\alpha e^a - \lambda_1 a)} da. \tag{3.11}$$

Величина  $Z_1(\alpha)$  может быть вычислена с помощью интеграла Эйлера. Для этого производится перегруппировка членов

$$Z_1(\alpha) = \int \frac{e^{-(\beta\alpha e^a)} (\beta\alpha e^a)^{\lambda_1\beta}}{(\beta\alpha e^a)^{\lambda_1\beta}} d(\beta\alpha e^a). \tag{3.12}$$

После этой перегруппировки членов можно ввести замену переменной

$$t = \beta\alpha e^a. \tag{3.13}$$

Определяем выражение для сомножителя  $Z_1(\alpha)$ :

$$Z_1(\alpha) = \frac{1}{(\beta\alpha)^{\lambda_1\beta}} \int_0^\infty e^{-t} t^{\lambda_1\beta-1} dt = \frac{\Gamma(\lambda_1\beta)}{(\beta\alpha)^{\lambda_1\beta}}. \tag{3.14}$$

В формулу (3.14) входит интеграл Эйлера, который позволил получить результат с использованием гамма-функции. С использованием сомножителя (3.14) статистическая сумма для первого гамильтониана будет иметь следующий вид:

$$Z = Z_1^n(1). \tag{3.15}$$

Таким образом, определена статистическая сумма для первого гамильтониана. Из выражений (3.14) и (3.15) видно, что статистическая сумма может быть вычислена в терминах гамма-функций с точностью до элементарных функций. Отметим, что формулы (3.14), (3.15) описывают целый класс статистических сумм, которые параметризуются параметром  $\lambda_1$ .

Перейдем далее к определению первых моментов и среднеквадратичного отклонения для первой гамильтоновой структуры. Знание типичного сомножителя статистической суммы (3.14)

позволяет найти первые моменты (средние значения от степеней динамических переменных)  $\langle x^n \rangle$ , которые будут использованы ниже в дальнейших расчетах. Динамика этих переменных описывается формулами (3.1). Обозначим их через  $M_n$ :

$$M_n = \frac{\int (e^a)^n e^{-\beta(\alpha e^a - \lambda_1 a)} da}{\int e^{-\beta(\alpha e^a - \lambda_1 a)} da}. \quad (3.16)$$

Формула (3.14) позволяет получить значение величины  $M_n$  в виде следующего выражения:

$$M_n = \frac{\left( \frac{(-1)^n}{\beta^n} \frac{d^n}{d\alpha^n} Z_1(\alpha) \Big|_{\alpha=1} \right)}{Z_1(1)}. \quad (3.17)$$

Вычислим  $M_n$  для случая  $n = 1, 2$ . Из формул (3.14) и (3.17) следует, что

$$M_1 = \lambda_1, \quad (3.18)$$

$$M_2 = \lambda_1^2 + \frac{\lambda_1}{\beta}. \quad (3.19)$$

Таким образом, определены величины первых моментов (средних значений первой и второй степеней динамических переменных)  $M_1$  и  $M_2$  для первого гамильтониана. Они будут использованы далее для сравнения с первыми моментами (средними значениями первой и второй степеней динамических переменных) для второго гамильтониана. Отметим интересные особенности моментов, которые следуют из вида гамильтониана (3.4) Среднее значение переменной  $x_i$ , равное первому моменту, представляет собой константу, не зависящую от температуры. Средние значения численности всех видов одинаковы и равны константе  $\lambda_1$ .

Влияние температуры на численности видов проявляется при исследовании среднеквадратичного отклонения. По определению оно равно

$$\langle (x_i - \langle x_i \rangle)^2 \rangle = \langle x_i^2 \rangle - \langle x_i \rangle^2 = M_2 - M_1^2 = \frac{1}{\beta} \lambda_1 = T \lambda_1. \quad (3.20)$$

Из формулы (3.20) видно, что среднеквадратичное отклонение пропорционально температуре. Поэтому среднеквадратичное отклонение, как и в работах Кернера, можно принять за определение температуры. Первые моменты (средние значения первой и второй степеней динамических переменных) (3.18) и (3.19) и среднеквадратичное отклонение (3.20) будут использованы в разд. 5 для сравнения с первыми моментами и среднеквадратичным отклонением второй гамильтоновой структуры, полученными в разд. 4. Таким образом, завершено построение первой гамильтоновой структуры, включая вычисление для нее статистической суммы, первых моментов и среднеквадратичного отклонения. Перейдем к построению второй гамильтоновой структуры.

#### 4. ПОСТРОЕНИЕ ВТОРОЙ ГАМИЛЬТОНОВОЙ СТРУКТУРЫ. ВЫЧИСЛЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СУММЫ, ПЕРВЫХ МОМЕНТОВ И СРЕДНЕКВАДРАТИЧНОГО ОТКЛОНЕНИЯ ДЛЯ ВТОРОЙ ГАМИЛЬТОНОВОЙ СТРУКТУРЫ

Введем вторую гамильтонову структуру для цепочки Вольтерра. Вторая гамильтонова структура вводится приближенно. В отличие от основной первой гамильтоновой структуры (3.4), вторая гамильтонова структура является вспомогательной. Она вводится для того, чтобы с ее помощью снять проблему параметризации гамильтонианов цепочки Вольтерра с периодичными граничными условиями. Эта проблема будет решена после вычисления для второй гамильтоновой структуры статистической суммы первых моментов и среднеквадратичного значения. Они будут сравниваться с первыми моментами и среднеквадратичным отклонением, определенными в разд. 3. После этого в разд. 5 произвольное значение параметра  $\lambda_1$  будет заменено точным значением этого параметра, и проблема параметризации будет снята. Приступим к реализации этой задачи.

Для введения второй гамильтоновой структуры выполним следующие замены переменных в формуле (3.1):

$$x_1 = \frac{1}{2}(x_{i+1} + x_{i-1}). \tag{4.1}$$

Это приближение предполагает достаточно гладкую зависимость от индекса  $i$ . Подставим формулу (4.1) в формулу (3.1). Тогда система (3.1) может быть заменена приближенно следующей системой:

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{1}{2}(x_{i+1}^2 - x_{i-1}^2). \tag{4.2}$$

Система (4.2) гамильтонова, ее гамильтониан имеет вид

$$H = \sum_i \frac{1}{6}x_i^3 - \lambda_2 x_i. \tag{4.3}$$

Гамильтониан (4.3) обладает произвольным параметром  $\lambda_2$ . Его выбор не влияет на динамику, но сказывается на статистических свойствах системы. Поэтому при исследовании статистических свойств системы с помощью этого гамильтониана также возникает проблема фиксации параметра  $\lambda_2$ , которая будет решена в разд. 5. Построим статистическую сумму для этого гамильтониана. Гамильтониан (4.3) выражен через другие динамические переменные, чем первый гамильтониан (3.4). Гамильтониан (4.3) позволяет вычислить следующую статистическую сумму

$$\bar{Z} = \int_0^\infty \prod_i dx_i e^{-\beta \sum_i \left( \frac{1}{6}x_i^3 - \lambda_2 x_i \right)}. \tag{4.4}$$

Гамильтониан (4.3) аддитивен. Поэтому статистическая сумма (4.4) факторизуется. При этом типичный сомножитель этой статистической суммы имеет вид

$$\bar{Z}_1 = \int_0^\infty e^{-\beta \left( \frac{x^3}{6} - \lambda_2 x \right)} dx. \tag{4.5}$$

Вычислим типичный сомножитель статистической суммы  $\bar{Z}_1$  методом перевала в области больших значений  $\beta$ . Запишем интеграл (4.5) в форме, стандартной для метода перевала

$$\bar{Z}_1 = \int_0^\infty e^{\beta F(x)} dx. \tag{4.6}$$

Для вычисления интеграла (4.6) методом перевала найдем максимум функции  $F(x)$ . В точке максимума функции  $F(x)$  ее первая производная обращается в ноль. Соответствующее уравнение имеет вид

$$\frac{dF(x)}{dx} = -\frac{1}{2}x^2 + \lambda_2 = 0. \tag{4.7}$$

Из формулы (4.7) определим положение максимума функции  $F(x)$

$$x_{\max} = \sqrt{2\lambda_2}. \tag{4.8}$$

С помощью формулы (4.8) разложим функцию  $F(x)$  в окрестности максимума с точностью до квадратичных членов. Получим следующее разложение:

$$F(x_{\max} + u) = \frac{2\sqrt{2}}{3}\lambda_2^{3/2} - \frac{1}{\sqrt{2}}\lambda_2^{1/2}u^2. \tag{4.9}$$

Формула (4.9) может быть использована для вычисления интеграла (4.6). В формуле (4.6) функция  $F(x)$  заменена на ее разложение (4.9). При этом переменная  $x$  заменена на переменную  $u$ . Нижний предел интегрирования по переменной  $u$  равен  $-x_{\max}$ . Функция  $\beta F(x_{\max} + u)$  при больших значениях  $\beta$  быстро убывает при ненулевых  $u$ . Поэтому нижний предел интегрирования



по  $du$ , равный  $-x_{\max}$ , может быть заменен на  $-\infty$ . В итоге интеграл (4.6) для функции  $\bar{Z}_1$  может быть вычислен по формуле

$$\bar{Z}_1(\beta) = e^{\frac{2\sqrt{2}\beta\lambda_2^{3/2}}{3}} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-\frac{\beta}{\sqrt{2}}\lambda_2^{1/2}u^2} du = \sqrt{\frac{\pi}{\beta}} \left(\frac{2}{\lambda_2}\right)^{1/4} e^{\frac{2\sqrt{2}\beta\lambda_2^{3/2}}{3}}. \quad (4.10)$$

Далее используем формулу (4.10) для вычисления первых моментов (средних значений первых степеней динамических переменных). Для них имеют место следующие формулы:

$$\bar{M}_1 = \langle x \rangle = \frac{1}{\beta} \frac{1}{Z_1(\beta)} \frac{d\bar{Z}_1(\beta)}{d\lambda_2} = -\frac{1}{4} \lambda_2^{-1} \beta^{-1} + \sqrt{2} \lambda_2^{1/2}, \quad (4.11)$$

$$\bar{M}_2 = \langle x^2 \rangle = \frac{1}{\beta^2} \frac{1}{Z_1(\beta)} \frac{d^2}{d\lambda_2^2} \bar{Z}_1(\beta) = +\frac{5}{16} \frac{1}{\lambda_2^2} \beta^{-2} + 2\lambda_2. \quad (4.12)$$

Комбинация первых моментов позволяет вычислить среднеквадратичное отклонение для второй гамильтоновой структуры

$$\langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle = \bar{M}_2 - \bar{M}_1^2. \quad (4.13)$$

Таким образом, завершено построение второй гамильтоновой структуры, включая вычисление для нее статистической суммы, первых моментов и среднеквадратичного отклонения. Перейдем далее к вычислению произвольных параметров  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ , определению гамильтониана и статистической суммы, с помощью которых будут правильно описаны статистические свойства исследуемой системы.

## 5. ФИКСАЦИЯ ПАРАМЕТРИЗУЮЩИХ ГАМИЛЬТониАНЫ ПАРАМЕТРОВ $\lambda_1$ И $\lambda_2$

В разд. 3 и 4 получены два набора статистических сумм для первой и второй гамильтоновых структур. Первый набор (формулы (3.18), (3.19)) параметризуется параметром  $\lambda_1$ . Второй набор (формулы (4.10), (4.12)) параметризуется параметром  $\lambda_2$ . В этих же разделах вычислены первые моменты (средние значения степеней динамических переменных) и среднеквадратичные отклонения для обоих семейств гамильтонианов. Для фиксации произвольных параметров  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  необходимо построить уравнения для определения их значений.

Для получения уравнений, связывающих параметры  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ , потребуем совпадения первых моментов (средних значений степеней динамических переменных) и среднеквадратичных отклонений для обоих семейств гамильтонианов. Средние значения первых моментов (степеней динамических переменных) и среднеквадратичные отклонения должны быть одинаковыми, независимо от гамильтонианов, с помощью которых они получены. Этот факт позволяет записать уравнения, связывающие величины  $M_n$  и  $\bar{M}_n$  (формулы (5.1) и (5.2)), в виде

$$\langle e^a \rangle = M_1 = \bar{M}_1 = \langle x \rangle. \quad (5.1)$$

В формуле (5.1) сравниваются значения первых моментов

$$\langle (e^a - \langle e^a \rangle)^2 \rangle = M_2 - M_1^2 = \bar{M}_2 - \bar{M}_1^2 = \langle (x - \langle x \rangle)^2 \rangle. \quad (5.2)$$

В формуле (5.2) сравниваются среднеквадратичные отклонения, выражающиеся через первый и второй моменты. Из уравнений (3.22) и (5.1) вытекает уравнение

$$M_1 = \lambda_1 = \sqrt{2\lambda_2} - \frac{1}{4} \frac{1}{\beta\lambda_2} = \bar{M}_1. \quad (5.3)$$

Из уравнений (3.23) и (5.2) имеем

$$M_2 - M_1^2 = \frac{\lambda_1}{\beta} = \frac{1}{\beta\sqrt{2\lambda_2}} + \frac{1}{4(\beta\lambda_2)^2} = \bar{M}_2 - \bar{M}_1^2. \quad (5.4)$$

Из уравнения (5.3) следует

$$\sqrt{2\lambda_2} = \lambda_1 + \frac{1}{2\beta} \frac{1}{\lambda_1^2} + O\left(\frac{1}{\beta^2}\right). \quad (5.5)$$

Из уравнений (5.4) и (5.5) получаем уравнение для определения  $\lambda_1$ :

$$\lambda_1 = \frac{1}{\lambda_1} + O\left(\frac{1}{\beta}\right). \quad (5.6)$$

Из уравнения (5.6) определим значение  $\lambda_1$ :

$$\lambda_1 = 1. \quad (5.7)$$

Из уравнения (5.5) определим значение  $\lambda_2$ :

$$\lambda_2 = \frac{1}{2}. \quad (5.8)$$

Таким образом, в результате сравнения первых моментов (средних значений степеней динамических переменных), и среднеквадратичных отклонений первой и второй гамильтоновых структур, удалось зафиксировать произвольные параметры  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$ . С использованием параметра  $\lambda_1 = 1$  в следующем разделе будут выбраны необходимый гамильтониан и статистическая сумма, с помощью которых будут исследованы основные статистические свойства замкнутых биоценозов, описываемых цепочкой Вольтерра с периодическими граничными условиями.

## 6. РЕЗУЛЬТАТЫ

В разд. 5 определено значение произвольного параметра  $\lambda_1 = 1$ . Это позволяет выбрать из семейства гамильтонианов (3.4), соответствующих первой гамильтоновой структуре, единственный гамильтониан и единственную статистическую сумму для правильного описания статистических свойств цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями. Этот гамильтониан имеет вид

$$H_1 = \sum_i e^{a_i} - a_i. \quad (6.1)$$

Располагая этим гамильтонианом, с помощью формул (3.14) и (3.15) можно вычислить статистическую сумму

$$Z = \left(\frac{\Gamma(\beta)}{\beta^\beta}\right)^n. \quad (6.2)$$

Используя формулу (3.18), найдем среднее значение численности вида  $i$

$$\langle x_i \rangle = \langle e^{a_i} \rangle = M_1 = \lambda_1 = 1. \quad (6.3)$$

Из формулы (6.3) видно, что особенности динамики приводят к независимости средних значений численности видов от температуры. Влияние температуры проявляется в поведении среднеквадратичного отклонения. Оно равно

$$\left(\langle x_i \rangle - \langle x_i \rangle^2\right) = \langle x_i^2 \rangle - \langle x_i \rangle^2 = M_2 - M_1^2 = \frac{1}{\beta} \lambda_1 = \frac{1}{\beta} = T. \quad (6.4)$$

Как видно из формулы (6.4), значение среднеквадратичного отклонения равно температуре. Поэтому значение среднеквадратичного отклонения любого из видов  $i$  можно принять за меру температуры. Гамильтониан (6.1) позволяет определить вероятность значения  $x_i$  численности вида  $i$ . Эта вероятность задается больцмановским фактором

$$P(x_i)dx_i = Ke^{-\beta(e^{a_i}-a_i)} da_i = Ke^{-\beta(x_i-\ln x_i)} d \ln x_i = Kx_i^{\beta-1} e^{-\beta x_i} dx_i. \quad (6.5)$$

С вырождением численности видов в равновесном состоянии для цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями связано следующее наблюдение – в формулу (6.5) для распределения вероятностей численности видов не входят численности видов в равновесном состо-

янии. В этом состоит отличие формулы (6.5) от соответствующей формулы в теории Кернера. Знание статистической суммы  $Z(\beta)$ , заданной формулой (6.2), позволяет найти все макроскопические термодинамические характеристики системы.

Приведем для примера выражения для свободной энергии  $F$ , внутренней энергии  $G$ , теплоемкости  $C$  и энтропии  $S$

$$F = -\frac{1}{\beta} \ln Z, \quad (6.6)$$

$$G = \frac{\partial \ln Z}{\partial \beta}, \quad (6.7)$$

$$C = -\beta^2 \frac{\partial G}{\partial \beta} = \beta^2 \frac{\partial^2 \ln Z}{\partial \beta^2}, \quad (6.8)$$

$$S = \ln Z - \beta \frac{\partial \ln Z}{\partial \beta}. \quad (6.9)$$

Здесь  $\beta$  – обратная температура.

Основываясь на результатах исследования можно сделать следующие выводы.

1. После решения проблемы вырожденности гамильтоновой структуры для цепочки Вольтерра с периодическими граничными условиями статистические свойства замкнутых биоценозов, описываемых цепочкой Вольтерра, в целом совпадают со статистическими свойствами биоценозов, описанных Кернером (1.1) [1]–[4] с использованием в качестве “микроскопических” уравнений системы Лотки-Вольтерра.

Это утверждение справедливо при следующих условиях:

– все параметры  $\beta_i = 1$ ;

– все равновесные численности видов  $q_i = 1$  ( $q_i$  определяется из формулы (1.1) с помощью уравнений  $\varepsilon_i \beta_i + \sum_j \alpha_{ij} q_j = 0$ ).

2. Отличие заключается в следующем. Вероятность распределения видов в теории Кернера задается формулой

$$P(n_i) dn_i = \text{const} \cdot n_i^{z_i-1} \exp(-z_i n_i) dn_i, \quad (6.10)$$

где  $z_i = \beta_i q_i / T$ ,  $n_i = \frac{N_i}{q_i}$ .

В формуле (6.10) существенно используются равновесные численности видов  $q_i$ . Между формулами (6.5) и (6.10) имеет место чисто формальное совпадение. Оно появляется, если формально положить  $q_i = 1$ . На самом деле, в формулу (6.5) равновесные численности видов  $q_i$  вообще не входят в силу вырожденности матрицы взаимодействия.

## 7. ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор единственного гамильтониана основан на построении и сравнении первых моментов и среднеквадратичных отклонений для заданных гамильтонианов. Первые моменты вычисляются с помощью построения статистических сумм. Вычисление статистической суммы – достаточно сложная задача даже для простых гамильтонианов. Задача усложняется тем, что статистические суммы необходимо вычислить для двух гамильтоновых структур. Удачей является то, что первая гамильтонова структура позволила вычислить статистическую сумму в явном виде.

Было бы слишком оптимистично полагать, что удастся найти вторую гамильтонову структуру с такими же свойствами. Поэтому вторая гамильтонова структура вводится приближенно. Гамильтониан для второй гамильтоновой структуры представляет собой сумму полиномов третьей степени. Для вычисления статистической суммы для второй гамильтоновой структуры использован метод перевала. Поэтому исследование проводится в низкотемпературном пределе (большие значения  $\beta$ ).

Выбор конкретной температуры не должен влиять на результат исследования. Поэтому использование низкотемпературного предела допустимо. Для описания статистической суммы

первой гамильтоновой структуры какие-либо приближения не используются. Эта статистическая сумма исследуется точно с помощью интеграла Эйлера. Таким образом, благодаря удачному виду первой и второй гамильтоновых структур, обе структуры удалось исследовать аналитически.

## 8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе выполнено исследование статистических свойств замкнутых биоценозов, описываемых цепочкой Вольтерра с периодическими граничными условиями. Основной проблемой, создающей трудности при описании статистических свойств таких биоценозов, является проблема вырожденности матрицы взаимодействия, которая приводит к вырождению гамильтоновой структуры системы. При этом динамика системы описывается бесконечным набором гамильтонианов, параметризуемых входящим в состав гамильтониана произвольным параметром  $\lambda$ . Для правильного описания статистических свойств замкнутых биоценозов необходимо выбрать из этого набора единственный гамильтониан, с помощью которого статистические свойства системы будут описаны правильно. Для решения проблемы вырожденности и выбора необходимого гамильтониана в работе использованы следующие идеи:

- построены и исследованы две гамильтоновы структуры (основная и дополнительная);
- для каждой из них вычислены статистические суммы, первые моменты и среднеквадратичное отклонение;
- путем сравнения первых моментов и среднеквадратичных отклонений построены уравнения, решенные в низкотемпературном пределе, с помощью которых для произвольных параметров  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  вычислены их точные значения;
- после решения проблемы вырожденности необходимый гамильтониан выбран из первой основной гамильтоновой структуры. С использованием этого гамильтониана в явном виде вычислена статистическая сумма, которая позволяет вычислить все основные термодинамические показатели системы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kerner E.H.* A Statistical mechanics of interacting biological species // *The Bulletin of Mathematical Biophysics*. 1957. V. 19. № 2. P. 121–146.  
<https://doi.org/10.1007/BF02477883>
2. *Kerner E.H.* Further considerations on the statistical mechanics of biological associations // *The Bulletin of Mathematical Biophysics*. 1959. V. 21. № 2. P. 217–255.  
<https://doi.org/10.1007/BF02476361>
3. *Kerner E.H.* Gibbs ensemble, Biological ensemble. New York: Gordon and Breach, 1971.
4. *Kerner E.H.* Comment on Hamiltonian structures for the n-dimensional Lotka-Volterra equations // *J. of Math. Phys.* 1997. V. 38. № 2. P. 1218–1223.  
<https://doi.org/10.1063/1.531875>
5. *Leigh E.G., Jr.* On the relation between the productivity, biomass, diversity, and stability of a community // *J. Proc. of the National Academy of Sci. USA*. 1965. V. 53. № 4. P. 777–783.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.53.4.777>
6. *Leigh E.G., Jr.* The ecological role of Volterra's equations. In: *Some Mathematical Problems of Biology*; M. Gerstenhaber, Ed., Providence: The American Mathematical Society, 1968. P. 1–61.
7. *May R.M.* Stability in model ecosystems // *Proc. of the Ecological Society of Australia*. 1971. V. 6. P. 18–56.
8. *May R.M.* Stability in multispecies community models // *The Bulletin of Math. Biophysics*. 1971. V. 12. P. 59–79.
9. *May R.M.* Will a large complex system be stable? // *Nature*. 1972. V. 238. P. 413–414.
10. *May R.M., MacArthur R.H.* Niche overlap as a function of environmental variability // *J. Proc. of the National Academy of Sciences USA*. 1972. V. 69. P. 1109–1123.
11. *Smith J.M.* *Models in Ecology*. New York: Cambridge University Press, 1974. P. 146. ISBN 0-521-20262-0.
12. *Dewar R.C., Porte F.* Statistical mechanics unifies different ecological patterns // *J. of Theoretical Biology*. 2008. V. 251. № 3. P. 389–403.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.12.007>
13. *Fort H.* Statistical mechanics ideas and techniques applied to selected problems in ecology // *Entropy*. 2013. V. 15. № 12. P. 5237–5276.  
<https://doi.org/10.3390/e15125237>

14. *Isaev A.S., Soukhovolsky V.G., Buzikin A.I., Ovchinnikova T.M.* Succession in forest communities: the phase transitions // *J. Conifers of the Boreal Area*. Krasnoyarsk, 2008. V. 25. № 1–2. P. 9–15.
15. *Rodriguez R.A., Herrera A.M., Otto R., Delgado J.D., Fernandez-Palacios J.M., Arevalo J.R.* Ecological state equation // *Ecological Modeling*. 2012. V. 224. № 1. P. 18–24.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.10.020>
16. *Rodriguez R.A., Riera R., Herrera A.M., Duncan J.M., Vanni M.J., Delgado J.D., Gonzales M.J.* Degrees of freedom: definitions and their minimum and most meaningful combination for the modelling of ecosystem dynamics with the help of physical principles // *Ecological Modeling*. 2019. V. 392. № 1. P. 226–235.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.11.021>
17. *Banavar J.R., Maritan A., Volkov I.* Applications of the principle of maximum entropy: from physics to ecology // *Journal of Physics Condensed Matter*. 2010. V. 22. 063101 (13 p.).  
<https://doi.org/10.1088/0953-8984/22/6/063101>
18. *Bertran J., Dewar R.C.* Combing mechanism and drift in community ecology: a novel statistical mechanics approach // *Theoretical Ecology*. 2015. V. 8. № 4. P. 419–435.  
<https://doi.org/10.1007/s12080-015-0259-7>
19. *Hinow P., Nihongi A., Strickler J.R.* Statistical mechanics of zooplankton // *J. PLOTS ONE*. 2015.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135258>
20. *Lotka A.J.* Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems // *Proc. of the national Acad. of Sci. of the United of America (PNAS)*. 1920. V. 6. № 7. P. 410–415.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.6.7.410>
21. *Lotka A.J.* *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
22. *Volterra V.* Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // *Nature*. 1926. V. 118. P. 558–560.  
<https://doi.org/10.1038/118558a0>
23. *Volterra V.* *Variazioni e fluttuazioni dei numero d'individui in specie animali conviventi; Memorie della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*. 1926. V. 2. P. 31–113. English translation in Chapman, R.N., *Animal Ecology*, New York: McGraw–Hill, 1931.
24. *Volterra V.* *Lessons on the mathematical theory of struggle for life. (Original: Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie)*. Paris: Gauthier-Villars, 1931. 214 p.
25. *Алексеев В.В.* Биофизика сообществ живых организмов // *Успехи физ. наук*. 1976. Т. 120. № 4. С. 647–676.
26. *Глендорф П., Пригожин И.* Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. Пер. с англ. Н.В. Вдовиченко и В.А. Онишука / Под ред. Ю.А. Чизмаджева; 2 изд. М.: УРСС, 2003. С. 280 (Серия “Синергетика: от прошлого к будущему”). ISBN 5-354-00293-1:1500
27. *Саранча Д.А.* О динамике систем из двух трофических уровней // *Биофизика*. 1978. Т. 23. № 6. С. 1089–1092.
28. *Саранча Д.А.* Влияние типа трофических взаимодействий на динамику двухуровневой системы // *Ж. общей биологии*. 1982. Т. 18. № 1. С. 96–108.
29. *Hening A., Nguyen D.H.* Stochastic Lotka-Volterra food chains // *J. of Math. Biology*. 2018. V. 77. № 1. P. 135–163.  
<https://doi.org/10.1007/s00285-017-1192-8>
30. *Dong C.* Partial permanence and extinction on stochastic Lotka-Volterra competitive systems // *Advances in Difference Equations*. 2015. P. 266.  
<https://doi.org/10.1186/s13662-015-0608-2>
31. *Lin M., Fan M.* Permanence of stochastic Lotka-Volterra system // *J. Nonlinear Sci*. 2017. V. 27. P. 425–452.  
<https://doi.org/10.1007/s00332-016-9337-2>
32. *Mora T., Bialek W.* Are biological systems poised at criticality? // *J. of Statistical Physics*. 2011. V. 144. № 2. P. 268–302.  
<https://doi.org/10.1007/s10955-011-0229-4>
33. *Cavagna A., Stefanini F.* New statistical tools for analyzing the structure of animal groups // *Math. Biosciences*. 2008. V. 214. № 1–2. P. 32–37.  
<https://doi.org/10.1016/j.mbs.2008.05.006>
34. *Sella G., Hirsh A.* The application of statistical physics to evolutionary biology // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United of America (PNAS)*. 2005. V. 102. № 27. P. 9541–9546.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0501865102>
35. *Bibik Yu.V.* Application of statistical mechanics to the analysis of Lotka-Volterra system with four additional factors // *Appl. Math. Sci*. 2013. V. 7. № 112. P. 5577–5590.  
<https://doi.org/10.12988/ams.2013.38437>