

理論生態学の黄金時代：1923-1940
The Golden Age of Theoretical Ecology:
1923-1940 p47 から p56 まで

発表者：静岡大学工学部 佐藤 一憲 (Kazunori Sato)

講究録担当：大阪府立大学工学部 川東 史幸 (Fumiyuki Kawahigashi)

E-mail: fumiyuki@ms.osakafu-u.ac.jp

以下に紹介する3つの論文は、培養液中の蓄積物による中毒を考慮した、バクテリアの個体群成長について議論している。蓄積物とは、具体的には自分自身の糞尿などの排泄物であると考えられる。

[1]

Comments on the note

by Mr. Regnier and Miss Lambin:

Study of a case of microbial competition

(Bacillus coli-Staphylococcus aureus)⁽¹⁾

Volterra が執筆した本論文では、1種のバクテリアに対する、培養液中の蓄積物による中毒を考慮したモデルを導入している。以下、モデルの記述について議論する。ここで、 $N(t)$ を時刻 t におけるバクテリアの個体数としよう。

最初に中毒による影響を考える。この時、時間間隔 $(\tau, \tau + d\tau)$ の間にいる $N(\tau)$ のバクテリアの代謝物による中毒の影響はある関数 $f(t - \tau)$ を用いて

$$N(\tau)f(t - \tau)d\tau$$

と表すことができる。

ここで、関数 $f(t-\tau)$ は、時刻 τ で発生したバクテリアの代謝物が時刻 $t(t > \tau)$ においてバクテリアに中毒を起こすことを表す、 $t-\tau$ の関数である。一般的に、時間が経つにつれて代謝物は分解されていくので、 $f(t-\tau)$ は $t-\tau$ についての単調減少関数であると考えられる。

初期時刻 0 から現在の時刻 t までの中毒の影響を考えると、時刻 t におけるバクテリアの成長率は

$$\int_0^t N(\tau) f(t-\tau) d\tau$$

だけ減少される。

よって、培養液中の蓄積物による中毒を考慮に入れた場合のバクテリアの個体群の成長のモデルは以下の微分積分方程式：

$$\frac{dN(t)}{dt} = [\epsilon - hN(t) - \int_0^t N(\tau) f(t-\tau) d\tau] N(t) \quad (1)$$

で表すことができる。ここで $\epsilon > 0, h > 0$ である。 ϵ は全く外界からの影響を受けない時のその生物自身の成長率であり、 $-hN(t)$ はパール効果を考えた場合の項である。

このモデルを単純化するために、パール効果による項をなくし、さらに、関数 $f(t-\tau)$ が常に定数関数 $f(t-\tau) = c$ で表される場合を考える。(この時、代謝物は分解されずにそのまま蓄積されていくと考えられる。) ここで $\int_0^t N(\tau) d\tau = n(t)$ とおくと、方程式 (1) は

$$\frac{d^2 n(t)}{dt^2} = (\epsilon - cn) \frac{dn}{dt} \quad (2)$$

のような微分方程式に書き換えることができる。さらに $\frac{dn}{dt} = p$ とおき、 p を n の関数 ($p = p(n)$) と考えると、方程式 (2) より

$$\frac{d^2 n}{dt^2} = \frac{dp}{dt} = \frac{dp}{dn} \frac{dn}{dt} = p \frac{dp}{dn} = (\epsilon - cn)p$$

$$\therefore p = \frac{dn}{dt} = \epsilon n - \frac{1}{2}cn^2 + N(0)$$

これを解くことによって、時刻 t における N は

$$N = \frac{N_0(\alpha + \beta)^2 e^{\lambda t}}{(\beta e^{\lambda t} + \alpha)^2} \quad (3)$$

となる。ただし、 N_0 は時刻 0 におけるバクテリアの数であり、 α と $-\beta$ は次の 2 次方程式の根、即ち

$$\frac{1}{2}cx^2 - \epsilon x - N_0 = 0$$

を満たす定数である。また、 $\lambda = \frac{1}{2}c(\alpha + \beta)$ である。(3) より、バクテリアの個体数は $t = \frac{1}{2} \log \frac{\alpha}{\beta}$ のときに最大値 $\frac{c(\alpha + \beta)^2}{8}$ に達するということがわかる。

次に、2 種のバクテリアがいる場合について考える。この場合についても、培養液中の蓄積物による中毒を考慮に入れると、2 種の個体群 N_1, N_2 の成長は、1 種の場合と同様に

$$\frac{dN_1(t)}{dt} = \{\epsilon_1 - [h_{11}N_1(t) + h_{12}N_2(t)] - \int_0^t [N_1(\tau)f_{11}(t-\tau) + N_2(\tau)f_{12}(t-\tau)]d\tau\}N_1(t) \quad (4)$$

$$\frac{dN_2(t)}{dt} = \{\epsilon_2 - [h_{21}N_1(t) + h_{22}N_2(t)] - \int_0^t [N_1(\tau)f_{21}(t-\tau) + N_2(\tau)f_{22}(t-\tau)]d\tau\}N_2(t) \quad (5)$$

で表すことができる。ここで、 $\epsilon_i (i = 1, 2)$ はそれぞれの生物の本来の成長率であり、 h_{ij} は種 i に対する種 j からのパール効果の影響を表す定数、 $f_{ij}(t-\tau)$ は種 j の排泄物が種 i に与える中毒の影響を表す $t-\tau$ の関数である。

この連立微分積分方程式について、先程の 1 種の場合と同様に、パール効果による項をなくし、さらに $f_{ij}(t-\tau)$ を定数 c_{ij} であると仮定しよう。また、 $\int_0^t N_i(\tau)d\tau = n_i(t) (i = 1, 2)$ とおくと、方程式 (4) は

$$\frac{d^2n_1}{dt^2} = [\epsilon_1 - c_{11}n_1(t) - c_{12}n_2(t)] \frac{dn_1}{dt} \quad (6)$$

$$\frac{d^2 n_2}{dt^2} = [\epsilon_2 - c_{21}n_1(t) - c_{22}n_2(t)] \frac{dn_2}{dt} \quad (7)$$

と変形できる。

方程式 (6) と (7) を積分したものにそれぞれ c_{21} と c_{12} を掛けて足し合わせると

$$c_{21} \frac{dn_1}{dt} + c_{12} \frac{dn_2}{dt} = c_{21}\epsilon_1 n_1 + c_{12}\epsilon_2 n_2 - c_{11}c_{21} \frac{n_1^2}{2} - c_{12}c_{21}n_1 n_2 - c_{12}c_{22} \frac{n_2^2}{2} + K \quad (8)$$

が得られる。ここで、 K は積分定数であり、 n_1, n_2 は $\int_0^t N_i(\tau) d\tau = n_i(t)$ ($i = 1, 2$) より正の単調増加関数である。

N_1, N_2 は ϵ_1, ϵ_2 がそれぞれ

$$\epsilon_1 = c_{11}n_1 + c_{12}n_2, \quad \epsilon_2 = c_{21}n_1 + c_{22}n_2$$

のときに最大値をとる。 ϵ_1, ϵ_2 のどちらかが少しでもこの値を越えると、 N_1, N_2 は減少へと転向する。 c_{12}, c_{21} はあるバクテリアの代謝物が他のバクテリアへ及ぼす中毒の影響を表す係数であるが、この係数は、2種の成長曲線を調べることによっておおよその値を求めることができる。 $(c_{11}, c_{22}$ については、それぞれの1種の場合の成長曲線から求めればよい。)

References

- (1) Regnier, J., and S. Lambin. Etude d'un cas d'antagonisme microbien (Bacillus coli-Staphylococcus aureus). Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 199, 1682 (1934).

[2]

The integro-differential equations for the toxic contamination of a medium

Kostitzin が執筆した本論文についても、バクテリアの個体群成長に関するモデルを、以下の微分積分方程式：

$$p' = ep - hp^2 - cp \int_0^t p(\tau)k(t-\tau)d\tau \quad (9)$$

で表している。ただし、ここではバクテリアの数を p とし、培養液中の蓄積物による中毒の影響を $-cp \int_0^t p(\tau)k(t-\tau)d\tau$ という項で表している。

先程紹介した Volterra の論文 [1] ではバクテリアの代謝物による環境（培養液）の汚染しか考えていなかった。しかし、現実問題としては、バクテリアの死骸によって環境が汚染されるということも十分に考えられる。本論文では死骸が環境に影響を与える場合を考慮したモデルを立てて考えている。

ここで、 $a(t)dt$ を生殖作用による個体群サイズの増加、 $b(t)dt$ を死亡による個体群サイズの減少を表す量としよう。このとき $a(t), b(t)$ は

$$a(t) = p[n - \nu p - \gamma \int_0^t k(t-u)p(u)du - \xi \int_0^t g(t-u)b(u)du] \quad (10)$$

$$b(t) = p[m + \mu p + \delta \int_0^t k(t-u)p(u)du + \eta \int_0^t g(t-u)b(u)du] \quad (11)$$

で表される。ここで、(10),(11) の右辺について、 $-\gamma \int_0^t k(t-u)p(u)du$ と $\delta \int_0^t k(t-u)p(u)du$ はそれぞれ培養液中の蓄積物による中毒を表し、 $-\xi \int_0^t g(t-u)b(u)du$ と $\eta \int_0^t g(t-u)b(u)du$ はそれぞれバクテリアの死骸による中毒を表している。また、(10) の第1項以外は全て負であるのに対して (11) では全て正となっているが、これは、中毒によってバクテリアの増加率 $a(t)$ が減少するのに対して減少率 $b(t)$ は増加するからである。

(10) から (11) を引くと

$$p' = p[\epsilon - hp - c \int_0^t k(t-u)p(u)du - \lambda \int_0^t g(t-u)b(u)du] \quad (12)$$

で表せる、 p に関する微分積分方程式が得られる。

ただし $\epsilon = n - m, h = \nu + \mu, c = \gamma + \delta, \lambda = \xi + \eta$ とおいた。

Volterra の論文 [1] と同様に、 $g(t)$ と $k(t)$ は定数関数であると定めよう。(以下、具体的に $g(t) \equiv 1, k(t) \equiv 1$ とする。) また

$$P = \int_0^t p(s)ds, \quad B = \int_0^t b(s)ds$$

とすると、方程式 (10), (11)、及び方程式 (12) は次のような形に書き換えられる。

$$a(t) = p(n - \nu p - \gamma P - \xi B) \quad (13)$$

$$b(t) = B'(t) = p(m + \mu p + \delta P + \eta B) \quad (14)$$

$$p' = p(\epsilon - hp - cP - \lambda B) \quad (15)$$

ただし、" m " = $\frac{d}{dt}$ とした。今まで方程式は線形ではなかったが、 $z(z = P(t))$ を導入することによって、方程式系 (14), (15) ははさらに次のような非同次線形微分方程式に書き換えることができる。

$$\begin{cases} \frac{dp}{dz} = \epsilon - cz - hp - \lambda B \\ \frac{dB}{dz} = m + \delta z + \mu p + \eta B \end{cases}$$

即ち

$$\frac{d}{dz} \begin{pmatrix} p \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -h & -\lambda \\ \mu & \eta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p \\ B \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \epsilon - cz \\ m + \delta z \end{pmatrix} \quad (16)$$

ここで、以下の特性方程式

$$\rho^2 + \rho(h - \eta) + \lambda\mu - \eta h = 0 \quad (17)$$

の根を ρ_1, ρ_2 とする。

このとき、斉次形の解は以下のようなになる。

$$\begin{cases} p = C_1 e^{\rho_1 z} + C_2 e^{\rho_2 z} \\ B = D_1 e^{\rho_1 z} + D_2 e^{\rho_2 z} \end{cases}$$

方程式系 (16) を定数変化法を用いて解いてみると、 p と B はそれぞれ z に関して次のような式で与えられる。

$$\begin{cases} p = F(z) = C_0 + C_1 e^{\rho_1 z} + C_2 e^{\rho_2 z} + C' z \\ B = \phi(z) = D_0 + D_1 e^{\rho_1 z} + D_2 e^{\rho_2 z} + D' z \end{cases} \quad (18)$$

(8) において、8つの定数 $C_i, D_i (i = 0, 1, 2), C', D'$ がある。 C_1, C_2 は初期条件 $p(0) = p_0, B(0) = 0$ によって得ることができ、 C_1, C_2 を求めることができればあとの定数も決まる。また、 $\frac{dz}{dt} = F(z)$ に注意すると、 t と z の関係が以下の形で表されることがわかる。

$$t = \int_0^P \frac{dz}{F(z)} \quad (19)$$

今までの例では生きているバクテリアと死んでいるバクテリアを分けて考えてきたが、実際には両者を見分けるのは困難である。そこで、 $q(t)$ を時刻 t において培養液中に 存在している バクテリアの総数（生きているバクテリアの数と死んでいるバクテリアの数の合計）とする。

今までの議論から、時間間隔 $(\tau, \tau + d\tau)$ の間に死亡したバクテリアの数が $b(\tau)d\tau$ で表されることは容易にわかる。しかし、時刻 τ から時間が経過するにつれてバクテリアの死骸が分解されていくということを忘れてはならない。よって、時刻 τ で死亡したバクテリアの中で時刻 t になっても分解されずに個体として区別できるような形で残っているバクテリアの数は、ある関数 $l(t - \tau)$ を使って $b(\tau)l(t - \tau)$ のような形で表すことができる。

したがって $q(t)$ は

$$q(t) = p(t) + \int_0^t l(t - \tau) b(\tau) d\tau \quad (20)$$

で表せる。

ここで、 $t \rightarrow \infty$ のとき $p(t) \rightarrow 0$ であると仮定する。 $p(t)$ と $q(t)$ はどちらも最大値を通過するが、 $p(t)$ の方が $q(t)$ より先に最大値を通過するだろうと推測される。実際に観測すると本当に $p(t)$ の方が $q(t)$ より先に最大値を通過しているということがわかる。⁽¹⁾ (解析はしていないので、 $l(t)$ の形によって結果は異なるかもしれない。)

また、 $t \rightarrow \infty$ のときの $q(t)$ について考えてみると、 $l(t)$ の形によって次のように場合分けされる。

(a) $t \rightarrow \infty$ のとき $l(t)$ が有限の値に収束

(b) $t \rightarrow \infty$ のとき $l(t) \rightarrow 0$

(a) の場合、 $t \rightarrow \infty$ で $q(t)$ も有限になると考えられる。 $(t \rightarrow \infty$ で $b(t) \rightarrow 0$ でない場合 $q(t)$ は発散してしまうかもしれない。)

(b) の場合、 $t \rightarrow \infty$ で $q(t)$ も 0 になると考えられる。ここで、(b) の場合について、 $t \rightarrow \infty$ のときの $\frac{q(t)}{p(t)}$ の極限について考えてみよう。 $p(t)$ と $q(t)$ のどちらも $t \rightarrow \infty$ のときに 0 に近づくので、極限は $\frac{0}{0}$ のような不定形となる。しかし、 $q(t)$ の形からわかるように $q(t) > p(t)$ であるので、この極限は 1 よりも大きいと考えられる。 $\frac{q(t)}{p(t)}$ の極限は具体的に以下のように表せる。

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{q(t)}{p(t)} = 1 + \phi'(P_\infty) \int_0^\infty l(\tau) e^{-\tau F'(P_\infty)} d\tau \quad (21)$$

ただし $\lim_{t \rightarrow \infty} P(t) = P_\infty$ とする。

((21) 式の導出)

$b(t) = B'(t)$, $B(z(t)) = \Phi(z)$, $\frac{dz}{dt} = p$ に注意すると

$$\begin{aligned} \frac{q(t)}{p(t)} &= 1 + \frac{\int_0^t l(t-\tau) b(\tau) d\tau}{p(t)} \\ &= 1 + \frac{\int_0^t l(\tau) b(t-\tau) d\tau}{p(t)} \\ &= 1 + \frac{\int_0^t l(\tau) \Phi'(z(t-\tau)) p(t-\tau) d\tau}{p(t)} \end{aligned}$$

ここで、 $\Phi(z(t-\tau))$ をテーラー展開すると

$$\begin{aligned}\Phi(z(t-\tau)) &= \Phi'(z(t)) + \Phi''(z(t))p(t)(-\tau) \\ &\quad + \frac{\Phi'''(z(t))p(t)^2 + \Phi''(z(t))F'(t)p(t)}{2}(-\tau)^2 + \dots\end{aligned}$$

となり、 $\Phi(z(t-\tau)) \rightarrow \Phi'(P_\infty)$ が得られる。

また、 $p(t-\tau)/p(t)$ についても同様に $p(t-\tau)$ をテーラー展開してやると

$$\begin{aligned}\frac{p(t-\tau)}{p(t)} &= \frac{p(t) + p'(t)(-\tau) + \frac{1}{2}p''(t)(-\tau)^2 + \dots}{p(t)} \\ &= \frac{p + F'(z)p(-\tau) + \frac{1}{2}[F''(z)p^2 + (F'(z))^2p](-\tau)^2 + \dots}{p} \\ &= 1 + F'(z)(-\tau) + \frac{1}{2}[F''(z)p + (F'(z))^2](-\tau)^2 + \dots\end{aligned}$$

よって、

$$\frac{p(t-\tau)}{p(t)} \rightarrow 1 + F'(P_\infty) + \frac{1}{2}(F'(P_\infty))^2(-\tau)^2 + \dots = e^{-\tau F'(P_\infty)}$$

が得られるので、(21) 式は成り立っている。 \square

本論文では、非線形微分方程式を線形微分方程式に書き換えることによって問題を扱いやすくするという方法が使われている。Kostitzin の他の論文についても同じようなことが行われているので、この方法は Kostitzin の常套手段であると考えられる。

References

- (1) A. Kaplan-Brille の論文 (Influence du nombre des microbes etc., Paris 1931) の 100 ページ参照

[3]

Comments on the toxic action of the
medium relative to the note by Mr.
Regnier and Miss Lambin⁽¹⁾

最後に、Volterra と Kostitzin が共同で書いた執筆した論文 [3] について見ていきたい。

本論文の冒頭で、彼らは、培養液中の蓄積物が微生物に与える中毒の影響について、今までに研究されてきた業績について触れている。

『Regnier と Lambin は、液体中で培養された 2 種類の微生物 (*Staphylococcus aureus* と *Bacillus coli*) の個体数が時間とともに変化する様子を、1 種ずつ単独で培養する場合と 2 種を混合して培養する場合について研究してきた。⁽²⁾ 単独で培養する場合については、成長の様子が Pearl のモデルとは異なり、個体数が最大値を過ぎると急速に減少していくという結果が得られた。』

『Volterra は、培養液中の蓄積物による中毒を考慮に入れることによって、Regnier と Lambin の実験で起こった現象（微生物を単独で培養する場合について成長の様子が Pearl のモデルとは異なっていたということ）を説明しようとしている。⁽³⁾ この研究によって、中毒の影響を考えた場合の微生物の成長は微分積分方程式によって記述できることがわかった。実際にこの微分積分方程式から得られた近似解は、実験から得られた曲線に良く合っているので、Volterra はこの現象を定性的に説明することに成功したと言えるだろう。Kostitzin はさらに進めて、厳密解によって実験とよく合うことを説明した。⁽⁴⁾』

『新しい研究記録⁽¹⁾の中で、Regnier と Lambin は栄養（ペプトン）の濃度が異なる培養液の中で *Bacillus coli* の個体数が時間変化する様子について調べている。

実験の結果、培養液中に全くペプトンが含まれていない場合、この微生物は実験開始直後から急速に絶滅へと向かうということがわかった。また、栄養が少しでもある場合、個体数はある時刻で最大値をとり、その時刻を過ぎると減少に転向するということがわかった。さらに、栄養の濃度と個体数の最大値の関係をグラフに描くことによってロジスティック曲線によく似た曲線が得られた。』

Volterra と Kostitzin は、Kostitzin の公式を使って、この曲線が理論的にも妥当なものだということを説明しようとしている。

Kostitzin の公式

$$p_m = \frac{\epsilon}{h} - \frac{c}{h^2} \log \left(1 + \frac{\epsilon h}{c} - p_0 \frac{h^2}{c} \right)$$

この公式は、個体数の最大値 p_m が ϵ (分裂に関する係数)、 h (相互作用、競争に関する係数) c (中毒に関する係数) の関数となっていることを表している。さらに、 ϵ, h, c は全て栄養の濃度 q の関数である。栄養が増えると ϵ は増加し、逆に h, c は減少する。濃度を変化させた場合の係数はそれぞれ表 1、表 2 のようになっている。(ここでは Kostitzin による計算の過程は省略する。)

表 1:

q	0.001	0.005	0.020	0.050	0.100	0.25	0.5
ϵ	0.33	0.37	0.46	0.63	0.93	0.99	1.07
$10^3 h$	144	93	39	30	24	12.3	7.3
$10^5 c$	430	370	78	93	60	31	11.7
$10^{-6} p_m$	1.8	3.0	16.7	17.2	35.8	70.0	134.0

表 2:

q	1.0	2.5	5.0	10	20
ϵ	1.13	1.18	1.23	1.24	1.24
$10^3 h$	5.0	3.9	3.4	3.3	3.1
$10^5 c$	6.7	4.6	4.1	3.3	3.2
$10^{-6} p_m$	214.0	286.0	348.0	363.5	380.6

この表で得られた結果を実験で得られた曲線と比較してみるとほぼ一致していることがわかる。また、この表から、ペプトンの濃度が高い時について濃度が変わっても係数 ϵ, h, c は一定であることがわかる。これは消化、吸収に限界があるということから説明できる。よって、全ての係数を q の関数と考えた時に、 $q \rightarrow \infty$ の時の係数の極限はそれぞれ次のようになるだろう。

$$\lim_{q \rightarrow \infty} \epsilon = 1.2, \quad \lim_{q \rightarrow \infty} h = 0.003, \quad \lim_{q \rightarrow \infty} c = 0.00003$$

この仮説も Regnier と Lambin の最初の記録⁽²⁾ に良く合っている。

(補足 : Kostitzin の公式の証明)

Kostitzin が執筆した論文 [2] における (9) 式より

$$p' = \epsilon p - hp^2 - cpP = 0 \quad \Rightarrow \quad p(\epsilon - hp - cP) = 0$$

が得られる。

ここで $p > 0$ であるので、 $p' = 0$ となるためには $\epsilon - hp - cP = 0$ を満たさなければならぬ。よって、 p の最大値を p_m 、 p が最大値をとる時の P を P_m とすると

$$p_m = \frac{1}{h}(\epsilon - cP_m) = \frac{\epsilon}{h} - \frac{c}{h}P_m \quad (22)$$

が得られる。

また、 $P' = p$ であるので

$$p' = \epsilon p - hp^2 - cpP \quad \Rightarrow \quad P'' = \epsilon P' - hP'^2 - cP'P$$

となる。

ここで両辺に e^{hP} をかけて整理すると以下の式を得る。

$$\frac{d}{dt}[e^{hP}P'] = \frac{d}{dt}\left[e^{hP}\left(\frac{\epsilon}{h} + \frac{c}{h^2} - \frac{c}{h}P\right)\right] \quad (23)$$

(23) の両辺を t で積分して p について解くと、 $p = P'$ より

$$p = \left(p_0 - \frac{\epsilon}{h} - \frac{c}{h^2}\right)e^{-hP} + \frac{\epsilon}{h} + \frac{c}{h^2} - \frac{c}{h}P \quad (24)$$

となる。さらに (24) の両辺を t で微分すると、以下の式が得られる。

$$p' = \left(p_0 - \frac{\epsilon}{h} - \frac{c}{h^2}\right)(-h)e^{-hP}p - \frac{c}{h}p \quad (25)$$

したがって、(25) 式より、 $p' = 0$ をみたすような P_m は次のように表すことができる。

$$P_m = \frac{1}{h} \log \frac{c + h\epsilon - h^2p_0}{c}$$

この P_m を (22) 式に代入すると、Kostitzin の公式が得られる。

References

- (1) Regnier, J., and S. Lambin. Etude sur le croit microbien en fonction de la quantite de substance nutritive des milieux de culture. Comptes rendus d l'Ac. des Sciences 207, 1263 (1938).
- (2) Regnier, J., and S. Lambin. Etude d'antagonisme microbien (Bacillus coli-Staphylococcus aureus). Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 199, 1682(1934).
- (3) Volterra, V., and U. D'Anconna. Les associations biologiques au point de vue mathematique. (Actualites Scientifiques et Industrielles, 243). Paris: Hermann et Cie, 1934.

(4) Kostitzin, V. A. Sur l'intoxication d'un milieu par les produits cataboliques d'une population. Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 201, 516-518(1935).

Kostitzin, V. A. Sur une Generalisation des equations biologiques dans le cas d'une population intoxiquee par les produits de son activite chimique. Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 204, 1683(1937).

Kostitzin, V. A. Biologie mathematique. paris: A. Colin, 1937.