

Д. Ю. Стукалин

**НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМЫ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»
НА ОСНОВЕ ДАННЫХ КАЛИНИНГРАДСКОГО РЕГИОНА**

Выявлены количественные закономерности в развитии и функционировании экосистем с помощью модели, позволяющей единым образом представить как развитие самих этих систем, так и их взаимосвязи.

Quantitative mechanisms of development and functioning of ecosystems, which can be decrypted by the constructing models, which are the integrated method to represent, both evolution this systems, and relations between them are determined.

Ключевые слова: математическое моделирование, экосистема, хищник-жертва.

Key words: mathematical modeling, ecosystem, predator-victim.

Рассматривается *биологическое сообщество*, состоящее из нескольких популяций биологических видов, живущих в общей среде. Обычно индивидуумы таких сообществ либо оспаривают одну и ту же пищу, либо одни виды живут за счет других. Они могут оказывать друг другу взаимопомощь. Все это входит в общее явление *борьбы за существование*.



Количественный характер данного явления проявляется в заданной среде в виде изменений численности индивидуумов, составляющих различные популяции. При одних условиях эти изменения состоят из флуктуаций вокруг средних значений, при других сводятся к исчезновению или прогрессирующему увеличению некоторых видов.

Кроме того, рассматривается вид животных, обитающих изолированно в неизменной среде или сосуществующих с другими видами без прямого или косвенного влияния в некоторой среде, представляющей всегда одни и те же возможности существования. В этом случае, несколько абстрагированном от действительности, пренебрежем периодичностью рождаемости или смертности. Можно сказать, что для короткого интервала времени заданной длины в достаточно многочисленной популяции число рождений и число смертей пропорциональны общей численности индивидуумов, существующих в данный момент. Прирост числа индивидуумов dN в некотором интервале будет пропорционален N . Этот прирост, очевидно, пропорционален длине интервала, пока последний мал. Приписывая данное свойство функции, рассматриваемой как непрерывная, получаем $dN = \varepsilon N dt$, где ε — постоянный коэффициент пропорциональности, выражающий отношение скорости прироста dN/dt к числу N . Назовем его коэффициентом прироста.

Из уравнения $\frac{dN}{dt} = \varepsilon N$ интегрированием получаем $N = N_0 e^{\varepsilon(t-t_0)}$.

Это хорошо известный экспоненциальный закон развития видов: если время возрастает в арифметической прогрессии, то численность индивидуумов вида изменяется, следуя геометрической прогрессии. При $\varepsilon > 0$ вид разрастается, при $\varepsilon < 0$ уменьшается, а при $\varepsilon = 0$ остается постоянным, рождаемость в точности компенсирует смертность.

Если внешняя среда медленно изменяется, то для достаточно короткого отрезка времени можно считать, что задача остается прежней. Но тогда коэффициент прироста $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ медленно меняется с изменением внешних условий. Если известен этот закон изменения, то имеет место дифференциальное уравнение $\frac{dN}{dt} = \varepsilon(t)N(t)$, интегрирование которого дает искомую функцию N .

Если рассматривать несколько видов животных, живущих вместе, то их коэффициенты прироста $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ зависят в общем случае от численности различных видов, а также явно от времени, если имеются пренебрежимые внешние воздействия, изменяющие внешнюю среду. Итак, мы приходим к необходимости сформулировать гипотезы о зависимости коэффициентов прироста от функции N и от времени.

Эти гипотезы записываются в виде уравнений. Начнем с наиболее простых и правдоподобных гипотез, позволяющих выразить коэффициенты прироста в виде простых функций от N , откуда получим дифференциальные уравнения:



$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, N_2, \dots, N_p), i = 1, \dots, p.$$

Рассмотрим две популяции — хищников и жертв, обитающих на одной территории. Если бы на этой территории находился только один вид, а именно жертва, то у него был бы некоторый коэффициент прироста ε_1 , который мы будем предполагать постоянным и положительным. Другой вид (хищник), питающийся только (или в основном) жертвой, в предположении, что он существует изолированно, имеет некоторый коэффициент прироста ε_2 , который будем считать постоянным и отрицательным. Когда два вида сосуществуют в ограниченной среде, первый будет развиваться тем медленнее, чем больше существует индивидуумов второго вида, а второй — тем быстрее, чем многочисленнее будет первый вид. Гипотеза, довольно простая, состоит в том, что коэффициенты прироста равны соответственно $\varepsilon_1 = \gamma_1 N_2$ и $\varepsilon_2 = \gamma_2 N_1$ (γ_1, γ_2 — положительные постоянные, которые назовем коэффициентами «прожорливости»). Это приводит к системе дифференциальных уравнений для описания численности видов

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1), \end{cases} \quad \varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0. \quad (1)$$

К тому же результату придем и при менее грубом исследовании взаимодействия видов, рассуждая следующим образом.

Рассмотрим общий случай двух видов, которые, существуя отдельно, имеют коэффициенты прироста λ_1, λ_2 , чьи знаки не уточняются. В случае сосуществования этих видов будем предполагать, что встречи индивидуумов различных видов (число этих встреч в единицу времени равно $\alpha N_1 N_2$, где $\alpha = \text{const}$) оказывают некоторое влияние на их численность. Алгебраически это влияние выражается приращениями β_1 и β_2 — числами индивидуумов, соответствующими n встречам (n — фиксированное, достаточно большое). Предположим, что эти приращения возникают немедленно, без запаздывания. Тогда за время dt виды увеличиваются соответственно на

$$dN_1 = l_1 N_1 dt + \alpha N_1 N_2 (b_1/n) dt; \quad dN_2 = l_2 N_2 dt + \alpha N_1 N_2 (b_2/n) dt.$$

Отсюда получаем систему дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1), \end{cases} \quad \mu_1 = \frac{\alpha \beta_1}{n}, \mu_2 = \frac{\alpha \beta_2}{n}. \quad (2)$$

Так как встречи благоприятны для хищников и пагубны для жертв, то в случае, который мы рассматривали выше, $\lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0, \mu_1 < 0, \mu_2 > 0$. Поэтому уравнения (2) принимают вид (1).



Рассмотрим некоторые законы функционирования экосистем. Один из важнейших — закон периодического цикла, согласно которому *флуктуации двух видов периодичны*.

Для некоторой пары значений численностей состояние биологического сообщества стационарно и равновесие *устойчиво*.

Важное следствие периодичности N_1 и N_2 может быть извлечено из уравнений (1), которые перепишем в виде

$$\frac{d \ln N_1}{dt} = e_1 - g_1 N_2; \quad -\frac{d \ln N_2}{dt} = \varepsilon_2 - \gamma_2 N_1.$$

Проинтегрировав по периоду T , получим:

$$0 = \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt, \quad 0 = \varepsilon_2 T - \gamma_2 \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt;$$

$$K_1 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt, \quad K_2 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt.$$

Таким образом, K_1 и K_2 являются средними значений N_1 и N_2 в течение периода T . Переходим к следующему закону — закону сохранения средних. Средние (в течение периода T) числа индивидуумов двух видов не зависят от начальных условий и равны числам, соответствующим стационарному состоянию для данных значений коэффициентов прироста ε_1 , ε_2 и коэффициентов «прожорливости» γ_1 , γ_2 .

Введем для упрощения функции $n_1 = N_1/K_1$ и $n_2 = N_2/K_2$. Тогда из системы (1) вытекает ($K_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$, $K_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$):

$$\begin{aligned} \frac{d(N_1/K_1)}{dt} &= \frac{N_1}{K_1} \varepsilon_1 \left(1 - \frac{1}{K_2} N_2 \right); \quad \frac{d(N_2/K_2)}{dt} = -\frac{N_2}{K_2} \varepsilon_2 \left(1 - \frac{1}{K_1} N_1 \right); \\ \left\{ \begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= \varepsilon_1 n_1 (1 - n_2), \\ \frac{dn_2}{dt} &= -\varepsilon_2 n_2 (1 - n_1). \end{aligned} \right. \end{aligned} \quad (3)$$

Исследование системы (3) аналогично исследованию систему (1). Оно более простое, так как представляет собой частный случай этой системы, когда $\gamma_1 = \varepsilon_1$, $\gamma_2 = \varepsilon_2$. Используем полученные уравнения (3) для исследования *малых флуктуаций*. Ранее было показано их существование, когда первоначально n_1 и n_2 очень близки к 1.

Положим $v_1 = n_1 - 1$, $v_2 = n_2 - 1$. Подставим данные выражения в (3), пренебрегая произведением $v_1 v_2$:

$$\begin{aligned} \frac{dv_1}{dt} &= \varepsilon_1 (v_1 + 1)(-v_2) = -\varepsilon_1 (v_2 - v_1 v_2) \approx -\varepsilon_1 v_2, \\ \frac{dv_2}{dt} &= -\varepsilon_2 (v_2 + 1)(-v_1) = \varepsilon_2 (v_1 v_2 + v_1) \approx \varepsilon_2 v_1, \\ \frac{dv_1}{dt} &= -\varepsilon_1 v_2, \quad \frac{dv_2}{dt} = \varepsilon_2 v_1. \end{aligned} \quad (4)$$



Интегрируя, получим решение системы и положим $E = A \varepsilon_1 \varepsilon_2 / (\gamma_1 \gamma_2)$:

$$v_1 = A \sqrt{\varepsilon_1} \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a), \quad v_2 = A \sqrt{\varepsilon_2} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a) \quad (A = \text{const}, a = \text{const});$$

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a), \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a).$$

Период малых *изохронных* флуктуаций *зависит только от коэффициентов прироста* и не зависит от коэффициентов «прожорливости», но *отношение амплитуд* $\gamma_1/\gamma_2 \sqrt{\varepsilon_2/\varepsilon_1}$ зависит от всех четырех коэффициентов.

Малые флуктуации интересны для определения всех вышеперечисленных коэффициентов: $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$. Эксперимент позволит найти период и средние значения.

Если возможно исследовать виды отдельно, то измерение t_1, t_2 позволит определить $\varepsilon_1, \varepsilon_2$, и тогда при сосуществовании видов, зная K_1 и K_2 , найдем γ_1, γ_2 . Исследование же малых флуктуаций позволит подтвердить найденные значения, доставляя другой способ для их вычисления: из периода получим $\varepsilon_1, \varepsilon_2$, а из отношения амплитуд, равного

$$\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} = \frac{K_1 \gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} = \frac{1}{K_2 \gamma_2} \sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2},$$

при известных K_1 и K_2 найдем два коэффициента γ_1, γ_2 .

Наконец, из $K_1 = \varepsilon_2/\gamma_2, K_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$ получаем ε_1 и ε_2 .

Наиболее простой способ сделать переменными $\varepsilon_1, \varepsilon_2$, не изменяя γ_1, γ_2 , состоит в том, что производится равномерное во времени и пропорциональное численностям индивидуумов истребление особей каждого вида. Если за время dt истребляется $\alpha \lambda N_1 dt$ ($\alpha \geq 0, \lambda \geq 0$) жертв и $\beta \lambda N_2 dt$ ($\beta \geq 0$) хищников, то уравнения (1) нужно заменить уравнениями

$$\begin{cases} dN_1 = (\varepsilon_1 - \alpha \lambda - \gamma_1 N_2) N_1 dt, \\ dN_2 = -(\varepsilon_2 + \beta \lambda - \gamma_2 N_1) N_2 dt, \end{cases} \quad (5)$$

которые получаются путем замены ε_1 и ε_2 на $\varepsilon_1 - \alpha \lambda$ и $\varepsilon_2 + \beta \lambda$.

Числа $\alpha, \beta \geq 0$ характеризуют *способы* истребления, $\lambda \geq 0$ — его интенсивность. Если речь идет о рыбах, то α и β или, быть может, только β/α будет зависеть от процесса ловли, а λ — от его интенсивности.

Предыдущие результаты применимы только при $\varepsilon_1 - \alpha \lambda > 0$. Если задан способ истребления, то пока интенсивность λ остается меньше, чем ε_1/α , будут иметь место флуктуации. В [2, гл. I, § 3] показывается, что флуктуации прекратятся и оба вида исчезают, когда λ превзойдет это значение. Если λ мало, то среднее число жертв, истребляемых в единицу времени (оно не должно достигать $\varepsilon_1(\varepsilon_2 + \beta/\alpha \varepsilon_1)/\gamma_2$), равно

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} \alpha \lambda N_1 dt = \frac{\alpha \lambda (\varepsilon_2 + \beta \lambda)}{\gamma_2}.$$



Сравним эти флуктуации с теми, которые были в случае без истребления. Средние значения для N_1 и N_2 вместо ε_2/γ_2 , ε_1/γ_1 будут равны $(\varepsilon_2 + \beta\lambda)/\gamma_2$, $(\varepsilon_1 - \alpha\lambda)/\gamma_1$. Отсюда получим закон изменения средних. Если два вида истребляются равномерно и пропорционально числу их индивидуумов (достаточно малому для того, чтобы флуктуации сохранились), то среднее число жертв возрастает, а хищников — убывает.

Если истребляются только хищники ($\alpha = 0$, $\beta \neq 0$), то их среднее число не изменяется, а жертв — увеличивается. Если истребляются только жертвы ($\alpha \neq 0$, $\beta = 0$), то их среднее число не изменяется, а хищников — убывает. Добавим, что если истребляются только хищники, то нет необходимости накладывать ограничения на интенсивность истребления.

68

Заметим, что уравнения (1), которыми описывается экосистема «хищник-жертва» без последствия (запаздывания эффектов), имеют существенные недостатки, которые в некоторых случаях приводят к неограниченному возрастанию какого-то вида (хищника или жертвы). В них не учтено, что всякий вид, став слишком многочисленным, сам ограничивает свой рост.

Всем известно, что Калининградская область расположена в лесной зоне. В далеком прошлом почти вся ее территория была покрыта лесом. Сейчас в результате вырубki деревьев с целью освобождения земель для нужд агропромышленного комплекса лесистость региона составляет всего 25 %, причем леса на территории региона растут отдельными массивами и участками. Наиболее крупные лесные массивы сохранились в Краснознаменском, Нестеровском, Черняховском, Славском, Полесском, Гвардейском и Багратионовском районах и по побережью Куршского залива, где лесистость достигает 30 %. Поэтому лесная зона особо интересует экологов и исследователей различных видов животных, обитающих в лесах нашего региона, прежде всего тех, которые имеют прямое отношение к жизнедеятельности человека.

Рассмотрим экосистему «куница-белка». Оба этих животных обитают в ельниках Нестеровского, Краснознаменского и Черняховского районов, где существуют благоприятные условия для произрастания ели (влажные плодородные почвы и отсутствие сильных ветров). Белка питается еловыми шишками, а куница охотится за белкой. Таким образом, белка является «жертвой», а куница — «хищником».

Если завезти в эти леса белок из других мест, то получится следующая картина. Сначала на некоторое время это может увеличить численность популяции белок, но тогда создаются благоприятные условия для увеличения численности N_1 популяции куниц (стало больше добычи), что и произойдет через некоторое время. Это, в свою очередь, негативно повлияет на численность популяции белок, и она начнет стремительно уменьшаться, что неминуемо скажется на численности N_2 популяции куниц: их тоже станет меньше, а в какой-то момент настолько мало, что уже ничто не удержит популяцию белок от дальнейшего роста, то есть мы наблюдаем периодические колебания численности N_1 и N_2 обоих видов — как и было бы в случае невмешательства че-



ловека, так как выполняется закон периодического цикла (закон флуктуации). При этом средние значения численности

$$K_1 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt \text{ и } K_2 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt$$

обоих видов будут такими же, какими они были до завоза белок, так как K_1 и K_2 согласно закону сохранения средних, не зависят от начальных условий, а лишь от внутренних характеристик самой системы — коэффициентов прироста ε_1 , ε_2 и коэффициентов «прожорливости» γ_1 , γ_2 : $K_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$, $K_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$. Аналогичную картину можно наблюдать, если завезти в экосистему большую партию куниц.

Если начать охотиться на белок с интенсивностью $\lambda < \varepsilon_1/\alpha$, не вырубая ельник, то флуктуации сохранятся, среднее число белок K_1 не изменится, а среднее число куниц K_2 уменьшится (второе следствие из закона изменения средних): $K'_1 = \varepsilon_2/\gamma_2 = K_1$, $K'_2 = (\varepsilon_1 - \alpha\lambda)/\gamma_1 < \varepsilon_1/\gamma_1 = K_2$. Поэтому с точки зрения сохранения куницы как биологического вида и с экономической точки зрения это не очень удачный вариант.

Если белок истреблять с интенсивностью $\lambda > \varepsilon_1/\alpha$, то оба вида могут исчезнуть, что плохо и с экологической, и с экономической точки зрения (белка и куница имеют ценный мех). Если истреблять куниц с интенсивностью $\lambda < \varepsilon_1/\alpha$, а белок не трогать, то будут наблюдаться флуктуации, причем среднее число куниц K_2 не изменится, а среднее число белок K_1 увеличится (первое следствие из закона изменения средних): $K'_1 = (\varepsilon_2 + \beta\lambda)/\gamma_2 > \varepsilon_2/\gamma_2 = K_1$, $K'_2 = \varepsilon_1/\gamma_1 = K_2$. Это, по-видимому, самый выгодный вариант и с экологической, и с экономической точки зрения.

Если охотиться на куниц (ради того же меха) с интенсивностью $\lambda > \varepsilon_1/\alpha$, то это может привести к исчезновению обоих видов так же, как и слишком интенсивная охота на белок, что имеет негативные последствия — как для экологии, так и для экономики нашего региона.

Если охотиться и на куниц, и на белок, при этом оба вида истреблять равномерно и пропорционально числу их индивидуумов N_1 и N_2 с интенсивностью $\lambda < \varepsilon_1/\alpha$, то будут наблюдаться флуктуации, и по закону изменения средних среднее число белок K_1 возрастет, а среднее число куниц K_2 уменьшится: $K'_1 = \frac{\varepsilon_2 + \beta\lambda}{\gamma_2} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = K_1$, $K'_2 = \frac{\varepsilon_1 - \alpha\lambda}{\gamma_1} < \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = K_2$.

Это хороший вариант с экономической точки зрения (хотя куньего меха можно добыть меньше, но зато беличьего — больше), но плохой с экологической точки зрения (популяция куниц может стать слишком малочисленной). Но если делать это с интенсивностью $\lambda > \varepsilon_1/\alpha$, думая лишь об экономической выгоде (дорого продать мех животных), то процесс может привести к опасным последствиям: исчезнут и те и другие.

Проводя эти рассуждения, мы применяли законы периодического цикла, сохранения средних и изменения средних.



Список литературы

1. *Барабашев А. Г.* Будущее математики. Методологические аспекты прогнозирования. М., 1991.
2. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М., 1976.
3. *Горелов А. А.* Концепции современного естествознания. М., 1998.
4. *Жирмунский А. В.* Критические уровни в развитии природных систем. Л., 1990.
5. *Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. М., 1976.
6. *Опарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., 1968.
7. *Шмальгаузен И. И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М., 1965.
8. *Шмальгаузен И. И.* Рост и дифференцировка // Избр. тр. Киев, 1984.
9. *Medawar P. B.* Size, shape and age // Essays on growth and form. Oxford, 1945.

Об авторе

Дмитрий Юрьевич Стукалин – асп., Балтийский федеральный университет им. И. Канта, e-mail: dimidron85@rambler.ru.

Author

Dmitriy Stukalin – PhD student, I. Kant Baltic Federal University, e-mail: dimidron85@rambler.ru.