ХИЩНИК И ЖЕРТВА

К. Богданов

Вольтерра и Мальтус

Попытки математического описания динамики численности отдельных биологических популяций и сообществ имеют солидную историю. Одна из первых моделей динамики роста популяций принадлежит Т. Мальтусу (1766–1834), английскому экономисту и священнику.

В своем труде «Опыт о законе народонаселения» (1798 г.) Мальтус утверждал, что в человеческом обществе, как и во всей живой природе, существует абсолютный закон безграничного размножения особей. При этом рост населения Земли идет в геометрической прогрессии, в то время как средства существования увеличиваются лишь в арифметической. Мальтус, абсолютизируя роль биологических факторов в воспроизводстве населения, рисует жестокие последствия открытого им закона народонаселения: «Человек, появившийся на свет, уже занятый другими людьми, если он не получил от родителей средств к существованию, на которые он вправе рассчитывать, если общество не нуждается в его труде, не имеет никакого права требовать для себя какого-нибудь пропитания, ибо он совершенно лишний на этом свете. На великом пиршестве природы для него нет прибора. Природа приказывает ему удалиться, и если он не может прибегнуть к состраданию кого-либо из пирующих, она сама принимает меры к тому, чтобы ее приказание было приведено в исполнение». Врачебную деятельность Мальтус считал противоестественной, так как она сохраняет жизнь «лишним людям».

Модель Мальтуса в математической форме выглядит довольно просто. Пусть $N(t)$ – численность изучаемой популяции в момент t. Согласно Мальтусу, скорость прироста популяции прямо пропорциональна ее численности в данный момент:

$$dN/dt = aN\,,$$

где a – разность между коэффициентами рождаемости и смертности. Интегрируя это уравнение получаем

$$N(t) = N(0)e^{at}\,,$$

где $N(0)$ – численность популяции в момент $t = 0$. Очевидно, что модель Мальтуса при а > 0 дает бесконечный рост численности, что никогда не наблюдается в природных популяциях, где ресурсы, обеспечивающие этот рост, всегда ограничены. Изменения численности популяций растительного и животного мира нельзя описывать простым законом Мальтуса, на динамику роста влияют многие взаимосвязанные причины – в частности, размножение каждого вида саморегулируется и видоизменяется так, чтобы этот вид сохранялся в процессе эволюции.

Математическим описанием этих закономерностей занимается *математическая экология* – наука об отношениях растительных и животных организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой.

Первым успехом математической экологии стала модель, предложенная итальянским математиком Вито Вольтерра (1860 – 1940) в книге «Математическая теория борьбы за существование» (1931 г.). Интересна биография этого ученого, известного своими классическими работами по интегральному исчислению и функциональному анализу. Во многом она созвучна названию только что упомянутой книги.

Когда Вито было 2 года, умер отец, и семья осталась практически без средств к существованию. И все же, как это ни было трудно, Вито удается получить образование. Еще подростком он изучает дифференциальное исчисление; не зная интегрального исчисления, вновь открывает его. Он блестяще оканчивает естественный факультет университета во Флоренции. Вольтерра очень быстро завоевывает мировую известность своими работами в различных областях чистой математики. Но всегда его интересуют и различные прикладные задачи.

В 1925 году из бесед с молодым зоологом Умберто Д'Анконом он узнает любопытный факт из статистики рыбных рынков на Адриатике. Оказывается, когда в годы первой мировой войны и сразу после нее интенсивность промысла резко сократилась, то в улове выросла относительная доля хищных рыб. Чтобы объяснить это, Вольтерра предложил математическую модель, описывающую отношения между хищником и жертвой и происходящие при этом изменения их численности. Математическая экология в дальнейшем становится его основной темой, и он занимается ею до конца жизни.

В Вито Вольтерра сочетались талант исследователя и темперамент активного политика. В 1905 году он был самым молодым сенатором в Итальянском королевстве. Человек прогрессивных взглядов, активный противник фашизма, он был единственным сенатором, проголосовавшим против передачи власти Муссолини в 1922 году. Последовала политэмиграция во Францию; Муссолини, пытаясь укрепить престиж фашистской диктатуры, приглашает Вольтерра вернуться в Италию, обещая почетные титулы и посты, – но ученый отказывается.

Один из фрагментов книги Вольтерра посвящен анализу «взаимоотношений» между хищником и жертвой. В следующем разделе мы посмотрим, как решал эту задачу сам Вольтерра, а потом попробуем исследовать эволюцию системы «хищник – жертва», моделируя ее с помощью компьютера. Итак, начинаем.

Борьба за существование

Пусть имеется два вида животных, один из которых пожирает другой (хищники и жертвы). При этом относительный прирост в единицу времени численности жертв, живущих изолированно (в отсутствие хищников), равен e_1, в то время как хищники, отделенные от своих жертв, постепенно умирают с голоду, и относительное падение их численности в единицу времени составляет e_2

Как только хищники и жертвы начинают обитать в непосредственной близости друг от друга, изменения численности их популяций становятся взаимосвязанными. В этом случае, очевидно, относительный прирост численности жертв будет уже зависеть от размеров популяции хищников и будет уменьшаться с ростом этой популяции. Для относительного прироста популяции хищников, который можно считать пропорциональным размерам популяции жертвы, будет верна противоположная зависимость. Все, что было только что сказано, можно записать в виде

$$\begin{cases} dN_1/dt = N_1(e_1 - a_1 N_2), \\ dN_2/dt = -N_2(e_2 - a_2 N_1), \end{cases} \quad (1)$$

где N_1, N_2 – число жертв и хищников, соответственно, в момент t; a_1, a_2 – постоянные коэффициенты.

Читатель, наверно, заметил, что как в модели Мальтуса, так и при формализации отношений «хищник – жертва» (модель известна под названием «модель Вольтерра - Лотка») априори считается, что все хищники (и все жертвы) находятся в одинаковых условиях. Иными словами, коэффициенты в системе (1) не зависят от того, какую именно часть популяции мы хотим описать (такую популяцию называют пространственно однородной). Очевидно, что такое предположение оправдано далеко не всегда. Можно представить реальные ситуации, когда несколько хищников находятся очень далеко от жертв (a_2 мал), а другие – вблизи (большой a_2), и описание всей популяции только одной системой (1) становится невозможным. Чуть позже мы покажем, как компьютер помогает нам моделировать эти реальные ситуации. Ну а сейчас опять вернемся к системе уравнений (1).

К сожалению, решить эту систему уравнений аналитически, т.е. выразить $N_1(t)$ и $N_2(t)$ через известные элементарные функции, невозможно. Конечно, можно было бы решить эти уравнения численно, с помощью компьютера, который выдал бы, например, графики функций $N_1(t)$ и $N_2(t)$. Меняя параметры, можно было бы увидеть, как изменяется вид этих графиков. Вместо этого мы проведем качественный экспресс-анализ уравнений, который позволит нам понять основные свойства их решений. А именно, рассмотрим такие случаи, когда вид уравнений сильно упрощается.

Посмотрите внимательно на систему (1) и вы легко найдете одно из решений системы – стационарное. Если считать, что число жертв и хищников не изменяется со временем, то левые части (1) обращаются в ноль, а из полных мы найдем, что такое равновесие будет возможно, только если $N_1 = e_2/a_2$, а $N_2 = e_1/a_1$. Это и является одним из решений системы.

Теперь предположим, что система «хищник – жертва» каким то образом оказалась вблизи равновесия, и численности хищников и жертв мало отличаются от соответствующих стационарных значений. Пусть $N_1 = e_2/a_2 + n$, а $N_2 = e_1/a_1 + x$, где n и x мы будем считать малыми по сравнению с N_1 и N_2 . Подставляя выражения в (1) и пренебрегая произведением nx с остальными членами, получаем

$$\begin{cases} dn/dt = -xa_1e_2/a_2, \\ dx/dt = na_2e_1/a_1. \end{cases} \quad (2)$$

Введем вместо n новую переменную $v = na_2e_1/a_1$. После соответствующей замены система (2) преобразуется в следующую:

$$\begin{cases} dv/dt = -e_1e_2x, \\ dx/dt = v. \end{cases} \quad (3)$$

А теперь вспомним систему уравнений, описывающую движение пружинного маятника. Пусть x – смещение центра тяжести этого маятника от положения равновесия, а v – скорость. Ну конечно же, система (3) может описывать движение такого маятника, если e_1e_2 положить равным отношению жесткости пружины к массе маятника. А значит, наша система уравнений будет иметь такое же решение, как и «школьная задача» о колебаниях пружинного маятника.

Совпадение уравнений, описывающих колебания пружинного маятника и численность особей в системе «хищник – жертва», позволяет утверждать, что число хищников и жертв должно изменяться колебательным образом с периодом $2\pi/\sqrt{e_1e_2}$. Кроме того, известно, что колебания скорости маятника опережают колебания его координаты на четверть периода. Поэтому колебания численности жертвы также должны опережать колебания численности хищников на четверть периода.

Итак, решением системы уравнений Вольтерра - Лотка являются колебания численности хищников и жертв, сдвинутые друг относительно друга по фазе, с периодом, равным $2\pi/\sqrt{e_1e_2}$. Конечно, когда размах этих колебаний увеличивается, они перестают быть синусоидальными, однако их период остается прежним. (Это подтверждается численным решением системы уравнений (1).)

И все-таки согласитесь, не очень верится, что система «хищник – жертва» служит этаким незатухающим генератором колебаний! Может быть, моделирование отношений между хищником и жертвой системой уравнений (1) слишком упрощает ситуацию?

Забудем об уравнениях

Действительно, забудем об уравнениях. Представим себе, что перед нами гипотетический двухмерный океан, разделенный на одинаковые квадраты взаимно перпендикулярными прямыми. Наш океан населяют только два вида рыб – безобидные скумбрии и пожирающие их акулы. При этом в каждом месте пересечения прямых (узле) может в данный момент времени находиться либо одна из этих рыб, либо вообще ничего (рис.1). Теперь опишем поведение животных, которыми мы заселили океан.

1. Скумбрии и акулы могут плавать, перемещаясь за единицу времени из того узла, в котором они находятся, в один из соседних. При этом скумбрия перемещается с равной вероятностью в любой из незанятых соседних узлов. Акула же сначала определяет, находится ли рядом скумбрия, и если это так, то плывет именно к тому узлу и поедает ее. Если рядом с. акулой скумбрии отсутствуют, то она с равной вероятностью переплывает в любой из соседних узлом.

2. Акулы и скумбрии «взрослеют», и их возраст увеличивается на единицу, когда истекает один тактовый интервал жизни океана (о том, из чего состоит это интервал, – несколько позже). При достижении определенного возраста ($T_с$ – для скумбрии и $T_а$ – для акулы) каждая акула начинает через равные промежутки производить по одному детенышу. Родившийся детеныш сначала размещается в любом из узлов, соседних с матерью, а потом на него распространяются те же законы, что и на остальных.

3. Если акула в течение некоторого количества (Γ) последовательных тактовых интервалов ни разу не поймала скумбрию, она погибает от голода. Скумбрия в нашем океане может погибнуть только в пасти акулы, потому что она питается планктоном, который всегда в избытке.

4. Океан имеет конечные размеры и прямоугольную форму, а животные, оказавшиеся вблизи его берегов, никогда не выбрасываются на берег, а те, которые в отчаянии все-таки хотят это сделать, оказываются сразу на противоположной стороне океана. Другими словами, наш океан покрывает поверхность тороидальной планеты.

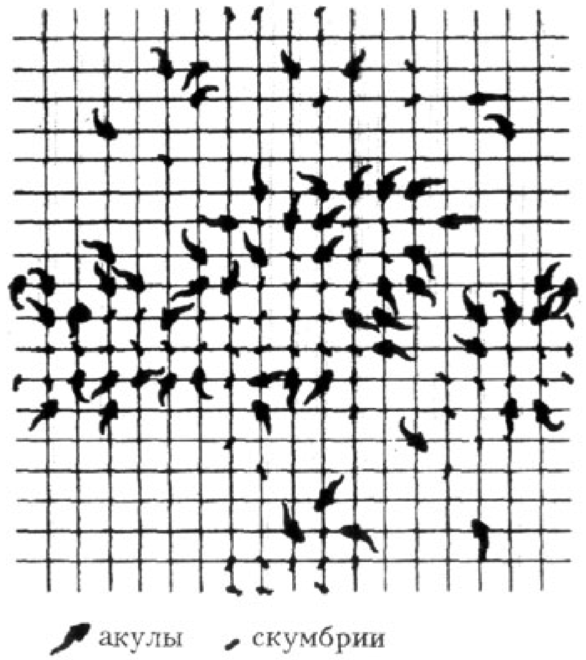

Рис. 1. Двухмерная модель океана, в котором обитают только акулы и скумбрии

Итак, условия жизни обитателей океана заданы. Жизнь начинается! Случайным образом 1) разбросаем акул и скумбрий по океану и перенумеруем их, 2) установим возраст каждому животному и 3) для каждой акулы определим момент, когда она умрет с голоду, если не съест скумбрию. Все это, конечно, мы сделаем с помощью компьютера, который и будет следить за жизнью придуманного нами океана.

Начинается первый такт жизни океана. Пусть сначала на один шажок переместится первая скумбрия и, если подошел срок, размножится, затем вторая, третья..., а после начнут свою одноактовую охоту акулы. В конце такта подведем итог, исключив акул, умерших от голода, и скумбрий, съеденных акулами, а также прибавив родившихся животных. После этого можно начинать следующий такт и т.д. В результате мы (т.е. компьютер) сможем проследить, как изменяются со временем численности акул и скумбрий в океане.

На рисунке 2 показаны, результаты такого компьютерного моделирования для различных значений $T_с$ и $T_а$ (значения Γ, а также начальные численности акул и скумбрий оставались неизменными и составляли 5, 20 и 200 соответственно). Видно, что число акул и скумбрий в океане колеблется с определенной частотой, и максимум численности у скумбрий всегда достигается чуть раньше, чем у акул.

Кроме того, анализируя изменения параметров на рисунке 2, можно заключить, что период колебаний численности животных пропорционален $\sqrt{T_a T_c}$. Действительно, увеличение T_c в 4 раза (сравните рис. 2,*а* и 2,*б*) привело к 2-кратному росту периода колебаний. Такие же изменения происходят при росте T_a (сравните рис. 2,*а* и 2,*в*) и одновременном росте T_c и T_a (рис. 2,г).

Однако не всегда колебания численности протекают так гладко, как это изображено на рисунках 2,*а – г*. Довольно часто колебания сбиваются или их периоды начинают изменяться в широких пределах (как, например, на рисунке 2, д). В некоторых случаях акулы, оказавшись волею судеб вдалеке от своих жертв, все погибают, и численность рыб начинает монотонно расти, пока они не займут весь океан. Отметим, что такие аномальные ситуации, связанные со случайно-неравномерным распределением особей, не описываются уравнениями (1).

Таким образом, моделирование с помощью компьютера «реальной» – жизни в системе «хищник – жертва» дало почти те же результаты, что и уравнения Вольтерра, хотя и высветило ситуации, не описываемые этими уравнениями.

Почему же в действительности мы не наблюдаем таких резких изменений численности животных? Ведь, судя по графикам на рисунках 2,*а* и 2,*б*, число хищников и жертв должно изменяться в десятки раз! Ответ прост. Уравнения Вольтерра и наша модель описывали жизнь изолированного сообщества, состоящего из хищников одного вида, питающихся только одним видом жертв. А это бывает крайне редко. Обычно на одной территории проживают несколько видов хищников, питающихся несколькими видами животных, в том числе и хищниками. Каждая система «хищник – жертва» имеет свою собственную частоту и фазу колебаний. Если таких систем много и они перекрываются между собой, то колебания численности животных становятся меньше. Механизм гашения здесь такой же, как в случае маятников, колеблющихся с разными периодами.

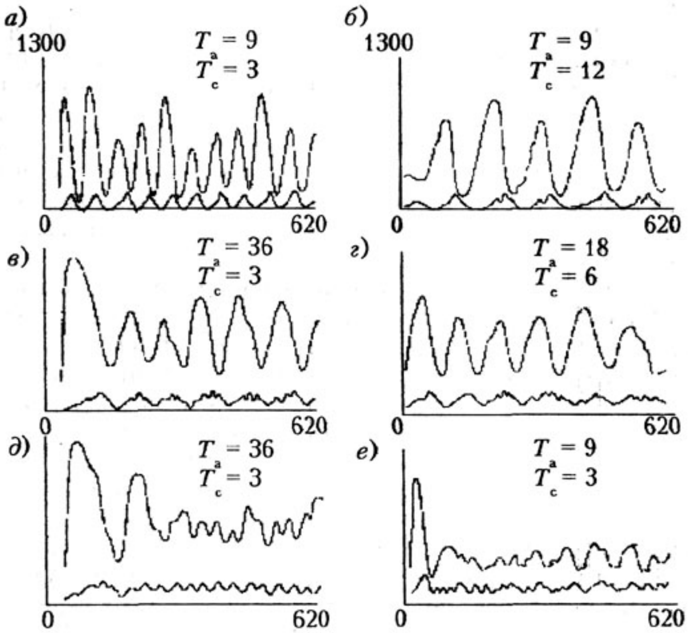

Рис. 2. Изменение численности акул и скумбрий в воображаемом океане (результаты моделирования на компьютере). По ординате - число особей, по абсциссе - время в относительных единицах, T_c и T_a - интервалы времени, через которые у скумбрий и акул, соответственно, появляеться потомство. Верхние кривые - изменение числености скумбрий, нижние - акул

И все же бывают такие случаи, когда на большой территории один вид хищников противостоит только одному виду жертв. В результате численность этих видов претерпевает со временем очень большие изменения, что полностью согласуется с моделью Вольтерра - Лотка. Классическим примером этого может служить сообщество «рысь – заяц» в районе Гудзонова залива в Северной Америке. На рисунке 3 показано, как изменялся ежегодный отлов рысей и зайцев одной из североамериканских компаний в течение последних 50-ти лет.

Неужели мы «попали в десятку» и, даже не побывав в Гудзоновом заливе, прекрасно разобрались во взаимоотношениях рысей и зайцев, обитавших там сотню лет тому назад? А может, это случайное совпадение? Ведь только что описанная модель очень груба. По установленным в ней правилам хищники умирают только от голода, а их жертвы – только в пасти хищников. Но мы-то знаем, что и тех и других ждет еще смерть от старости. Да и животные обрисованы в модели очень примитивно. Где вы видели животных, которые не умнели бы с возрастом? Кроме того, в компьютере хищники и жертвы перенумерованы и двигаются не одновременно, а по очереди. А вдруг результат моделирования изменится, если животных перенумеровать по-другому? Или, например, поместить особей не на прямоугольную сетку, а на треугольную? Или, может быть, нельзя использовать плоскую модель, а нужно поместить хищников и жертв в узлы пространственной сетки?

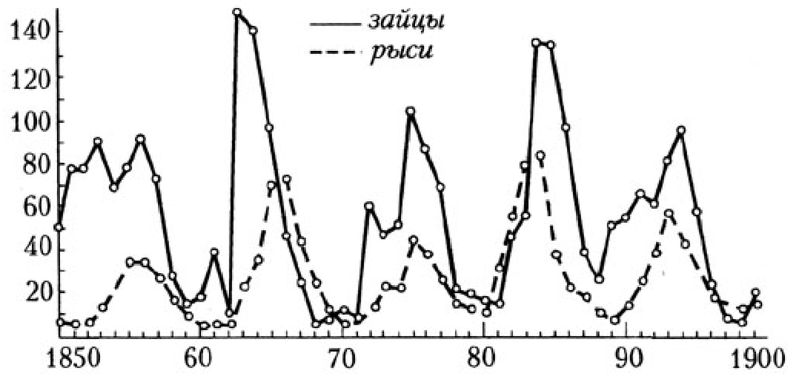

Рис. 3. Данные промысла зайца (сплошная кривая) и рыси (пунктирная) в Гудзоновом заливе в течение второй половины XIX века

Можно убедиться, что подобные «технические» видоизменения модели не влияют заметным образом на результаты. Однако, если правила поведения жертв и хищников изменить более существенно, последствия могут быть весьма значительными. На рисунке 2,*е* показаны результаты моделирования, если полагать, что рыбы стали «осторожными», т.е., перед тем как сделать очередной свой шажок, они оглядываются вокруг. И если рядом акула, рыба поплывет в противоположную от хищников сторону. При таком алгоритме поведения рыб значительные и регулярные колебания численности возникают гораздо реже.

Вопросы о корректности модели возникают почти всегда, когда пытаются моделировать сложные процессы в природе и обществе. С одной стороны, всякое моделирование невозможно без упрощения процесса, без пренебрежения второстепенными деталями. С другой, есть риск «переупростить» модель, отбросив важные черты явления – ведь довольно трудно понять, какая черта процесса второстепенна, а какая нет, пока он не изучен. Поэтому задача исследователя – найти золотую середину, создать модель процесса, не лишая его первостепенных черт. И здесь нельзя дать никаких «верных» рекомендаций – приходится надеяться только на опыт и интуицию.

Экология и физика (вместо заключения)

Тому читателю, который добрался до конца наших рассуждений, будет интересно и приятно узнать, что, наблюдая за захватывающими приключениями акул и скумбрий, он одновременно и совершенно бесплатно приобрел представление, например, о... кинетике химических и ядерных реакций. (Кинетика описывает развитие процесса во времени.) Частицы – назовем их реагентами – за счет диффузии движутся, встречаясь друг с другом, вступают в реакции, в которых они «гибнут», производят новые частицы и т.д. Размножение рыб соответствует, например, цепной ядерной реакции, их умирание – поглощению частиц в реакторе.

Для решения таких задач обычно используют как раз один из описанных нами приемов. Записывая уравнения, похожие на уравнения системы (1), получают грубое, усредненное понимание того, как меняется со временем количество частиц в системе. Другой подход – компьютерное моделирование системы – позволяет получить более подробное (с учетом пространственных неоднородностей) описание процессов, но требует больших затрат компьютерного времени. Решая эти задачи, физики активно используют качественный экспресс-анализ, моделируют систему на современных компьютерах, ломают голову над тем, какие «правила игры» больше соответствуют реальной системе.