



# MODELS IN ECOLOGY

J. Maynard Smith

*Professor of Biology,  
University of Sussex*

CAMBRIDGE  
AT THE UNIVERSITY PRESS  
1974

ДЖ. М. СМИТ

# МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ

Перевод с английского  
Н. О. ФОМИНОЙ

Под редакцией  
и с предисловием  
канд. физ.-мат. наук  
А. Д. БАЗЫКИНА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»  
МОСКВА 1976

Небольшая книга известного английского зоолога Мэйнарда Смита посвящена сравнительно новой области биологии и биоматематики — применению математических моделей для изучения общих свойств экосистем. Сжато и ясно изложены общие принципы построения математических моделей, рассмотрены основные типы моделей, указаны те процессы и взаимодействия, которые целесообразно моделировать, описаны конкретные модели, многие из которых вводятся впервые. Для чтения книги не требуется специальной математической подготовки.

Предназначена для биологов различных специальностей (зоологов, ботаников, экологов, генетиков), математиков и инженеров, занимающихся проблемами биологии, студентов соответствующих специальностей.

*Редакция биологической литературы*

С  $\frac{21004-148}{041(01)-76}$  148—76 © 1974 Cambridge University Press  
 © Перевод на русский язык, «Мир», 1976

Дж. М. Смит

#### МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ

Редактор М. Николаева

Художник С. Бычков. Художественный редактор Ю. Урманчев. Технический редактор Н. Толстякова. Корректор С. Денисова. Сдано в набор 10/III 1976 г. Подписано к печати 30/VII 1976 г. Бумага тип. 1. 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>—2,88 бум. л. 9,66 печ. л. Уч.-изд. л. 8,55. Изд. 4/8565. Цена 63 коп. Зак. 301

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Москва, 1-й Рижский пер., 2

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговле. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97

## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Еще лет 20—30 назад слово «экология» было известно лишь биологам, да немногим эрудитам. Ныне положение в корне изменилось. Посвященные экологическим проблемам статьи не сходят со страниц популярных журналов и газет. Во многих странах появились занимающиеся «экологическим кризисом» правительственные ведомства в ранге министерств. Из специальной науки о «домашнем быте живых организмов» (Геккель, 1869) экология превратилась в крайне популярную и весьма расплывчатую область знаний и деятельности, границы которой плохо очерчены.

В чем корни такой вспышки интереса к экологической проблематике? Впечатляющие успехи в развитии науки и техники на какое-то время создали иллюзию полной независимости человека от природы, подвластности всего окружающего человеку. В последнее время на смену таким представлениям приходит общественное осознание кровной заинтересованности человечества во всем, что происходит в окружающем его мире живого, познание необходимости не «покорения природы», а разумной ее эксплуатации. Характерной чертой новой системы взглядов на взаимоотношения человека с природой является понимание возможности необратимых последствий нашей деятельности и вытекающая отсюда острая потребность в прогнозировании, предсказании непосредственных и более отдаленных результатов нашего вмешательства в «естественный порядок вещей».

Существует несколько подходов к предсказанию поведения сложных систем: использование интуиции и богатого опыта исследователя, сравнение с данными экспериментов, проделанных на тождественных или похожих сис-

темах, и, наконец, математическое моделирование. В экологических исследованиях должны использоваться — и используются — все возможные подходы. Однако в наше время масштабы и характер вмешательства человека в природные экосистемы столь беспрецедентны, что интуиция исследователя сплошь и рядом отказывает. Возможности же экспериментирования с природными экосистемами по понятным причинам более чем ограничены. Отсюда ясными становятся важность и актуальность математического моделирования в экологии.

Обзору и систематическому изложению основных проблем и результатов в современной математической экологии посвящена настоящая работа одного из крупных специалистов в этой области, профессора Суссекского университета Дж. Мэйнарда Смита, уже знакомого читателю по переведенной у нас книге «Математические идеи в биологии» («Мир», 1970).

Анализируя математические модели в экологии, автор прибегает к не вполне привычной, но, по-моему, довольно удачно отражающей суть дела терминологии. Он предлагает использовать термин «модель» лишь для математических описаний, выявляющих общие экологические закономерности, оставляя для математического описания конкретных ситуаций термин «имитация» (simulation). Такое разделение математических описаний не является вполне строгим, и потому его не везде удастся последовательно провести до конца, однако оно правильно отражает существование двух подходов в математическом моделировании: «если хорошая имитация должна учитываться как можно больше деталей, то хорошая модель, напротив, должна содержать их как можно меньше» (стр. 12). Ясно, что спорить о том, какой подход лучше, бессмысленно: необходимы оба, поскольку они дополняют друг друга. Имитационное моделирование в настоящее время представляет собой самостоятельное, весьма развитое направление исследований, почти не затрагиваемое автором в этой книге. Его интересы концентрируются в основном вокруг качественных, аналитических моделей, а к имитациям (численным примерам) автор обращается лишь для иллюстрации некоторых идей и гипотез.

Ценность отдельных разделов книги неодинакова. Пер-

вые пять глав посвящены в основном рассмотрению довольно известных моделей конкуренции и систем хищник—жертва. Наибольший интерес представляют главы 7—11. В них читатель найдет систематическое изложение современных — весьма далеких от завершенности — представлений о взаимосвязи между сложностью экосистем и их устойчивостью и о механизмах эволюции межвидовых отношений. Несколько особняком стоит последняя глава, посвященная более частному вопросу.

Отсутствие в ряде случаев устоявшейся терминологии (и русской, и английской) создавало немалые трудности при переводе. Кое-где в тексте показалось разумным рядом с русским оставить в скобках оригинальный английский термин.

С сожалением приходится отметить полное незнание автором довольно многочисленных работ советских исследователей (за исключением классической работы Г. Ф. Гаузе, опубликованной на английском языке). Дополнять авторский список литературы работами, опубликованными на русском языке, мы сочли нецелесообразным — их слишком много. Интересующийся читатель может воспользоваться довольно полным «Библиографическим указателем отечественной литературы по математической экологии» (Пуцдино, 1975).

*А. Д. Базыкин*

## ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Экология все еще остается одной из тех областей науки, в которых обычно надежнее полагаться на мнение опытного практика, чем на предсказания теоретика. Теория никогда не играла в экологии столь важной роли, как в генетике популяций; быть может, это объясняется тем, что в экологии нет ничего такого, что можно было бы сравнить с законами Менделя. И все же за последние годы в экологии наблюдается заметное увеличение как числа теоретических исследований, так и их значения; существенное влияние на такое развитие экологии оказал Роберт Мак-Артур. Я писал эту книгу, будучи одинаково твердо убежден, во-первых, в том, что экология не достигнет зрелости до тех пор, пока она не будет иметь здоровой теоретической основы, а во-вторых, в том, что до такого благополучия нам еще очень и очень далеко.

Эта книга была задумана во время шестимесячного пребывания в моей лаборатории д-ра Дона Ланденберджера из Калифорнийского университета. Мы намеревались разобрать в ней модели двух типов: математические модели «стратегического» характера, которые помогли бы понять общие свойства экосистем, и экспериментальные модели, создаваемые с той же целью. Мы надеялись, что математические и экспериментальные модели будут взаимно разъяснять друг друга. К сожалению, после того как Дон Ланденберджер вернулся в Калифорнию, все его время поглотили другие дела и обязательства, и он не смог быть моим соавтором. Книга от этого, безусловно, пострадала, особенно в своей экспериментальной части. Я решился в одиночку осуществить наши планы, в полной мере отдавая себе отчет в том, что никогда не смог бы сделать этого без стимулирующего воздействия наших бесед и обсуждений.



Эта книга предназначена для всех, кого серьезно интересует экология. Хотя в ней довольно много математики, я постарался как можно яснее сформулировать исходные предпосылки и те выводы, которые должны следовать из них, опуская по возможности математические доказательства и выкладки. Поэтому я надеюсь, что книга будет понятна любому читателю, имеющему самое минимальное представление о математических обозначениях. Ряд рассмотренных здесь математических моделей публикуется впервые; главные из них: анализ запаздываний, связанных с развитием (гл. 3, разд. Б), модели миграции (гл. 6), вопрос о влиянии, оказываемом на устойчивость экосистем конкуренцией на различных трофических уровнях (гл. 10, разд. В), анализ дивергенции признаков, эволюция специализированных и неспециализированных видов (гл. 11, разд. Б) и модели территориального поведения (гл. 12).

Как я уже сказал, в первую очередь я должен выразить глубокую благодарность д-ру Дону Ланденберджеру. Проф. Дж. Н. Уорд научил меня обращаться с дифференциальными уравнениями с запаздывающим аргументом. Д-р Ц. Стробек прочитал рукопись и указал на ряд ошибок. Я извлек также много полезного из бесед с д-ром Р. К. Левонтином, д-ром Р. М. Мэем, д-ром М. Слаткином, д-ром Д. Т. Стритером, д-ром Ц. Стробеком и д-ром Дж. Д. Томасом. Я навсегда сохраню благодарность к ним, а также ко многим другим коллегам, которые терпеливо выслушивали все мои рассуждения в течение всего прошлого года.

*Дж. Мэйнард Смит*



## ВВЕДЕНИЕ

### А. Модели в экологии

Математические описания экологических систем можно разделить на две совершенно различные группы: описания, которые делаются для практических целей, и описания, имеющие чисто теоретическое значение.

Описания для практических целей я буду называть имитационными моделями или *имитациями*. Если, например, мы хотим узнать, сколько котиковых шкур можно ежегодно добывать из данной популяции, не угрожая ее дальнейшему существованию, то необходимо располагать возможно более подробным описанием этой популяции в ее конкретном местообитании. Как минимум, нам понадобятся сведения о рождаемости и смертности для разных возрастных классов, а также о зависимости этих показателей от плотности популяции и от различных условий среды, изменения которых можно ожидать в будущем. Введя полученные сведения в имитацию, мы сможем предсказывать результаты тех или иных воздействий человека на данную популяцию.

Ценность имитаций очевидна, однако их можно использовать главным образом для анализа частных случаев. Между тем всякая экологическая теория должна содержать положения, затрагивающие как экосистемы в целом, так и отдельные виды в определенные отрезки времени, причем эти положения должны быть применимы не только к какому-то одному, а ко многим различным видам. Любая реальная экосистема содержит такое множество видов и они взаимодействуют друг с другом столь различным образом, что создание имитаций вряд ли можно считать реалистическим подходом. Чем лучше какая-либо имитация удовлетворяет тем конкретным целям, ради которых она была создана (иными словами, чем

больше деталей она содержит), тем труднее обобщить сделанные с ее помощью выводы применительно к другим видам. Поэтому для выявления общих экологических закономерностей приходится прибегать к другому рода математическим описаниям, которые можно назвать качественными моделями или просто *моделями*. Если хорошая имитация должна учитывать как можно больше деталей, то хорошая модель, напротив, должна содержать их как можно меньше. С помощью модели нельзя предсказать, как поведет себя в будущем та или иная экосистема в целом или один из составляющих ее видов. Пожалуй, легче всего будет понять, в каких именно случаях следует прибегать к помощи моделей, если перечислить некоторые вопросы, на которые я пытаюсь дать ответ в этой книге. Так, например, в гл. 6 я пытаюсь выяснить следующее: если в какой-либо местности взаимодействие хищник—жертва приводит к очень значительным колебаниям численности и к вымиранию, то возможно ли сосуществование этих двух видов на обширных территориях? А это влечет за собой дальнейшие вопросы: какого рода взаимодействия и какая относительная подвижность скорее всего могут привести к устойчивости? Далее, в последующих главах я пытаюсь выяснить, в каком случае вероятность сохранения экосистемы выше: если каждый вид непосредственно взаимодействует с большим числом других видов или если каждый вид взаимодействует лишь с несколькими другими видами?

Эти примеры показывают, для решения какого рода проблем модели могут, по-моему мнению, оказаться полезными. Следует сделать одно общее замечание относительно таких проблем — или, скорее, относительно ответов, которые мы надеемся получить. Как указывал Левинс [43], при изучении сложных систем следует не столько стремиться найти черты, общие для всех систем или для всех видов, сколько искать причины различий в поведении разных видов или систем.

Для того чтобы ответить на такого рода вопросы, нам нужны наипростейшие модели. Во всех реальных экосистемах большую роль играют миграции, территориальное поведение, климатические колебания, внутривидовая генотипическая изменчивость. Однако это не означает, что

в наших моделях следует учитывать все эти слагаемые. Мы изберем тот подход, к которому обычно прибегают экспериментаторы: создадим как можно более простую систему и будем варьировать в ней всякий раз лишь один фактор. Так, например, совершенно очевидно, что если рассматривать влияние на устойчивость экосистемы взаимодействий многих, а не нескольких видов, то необходимо построить модельную экосистему, в которую входило бы много видов. Однако во всем остальном модель должна быть как можно проще, так как, во-первых, если модель слишком сложна, то изучать ее поведение трудно, а во-вторых, сравнивая поведение двух модельных экосистем, важно быть уверенным в том, что интересующее нас различие между ними обусловлено именно многочисленностью взаимодействий между видами, а не каким-либо иным фактором.

До сих пор я рассматривал только математические модели. Иногда поведение таких моделей можно изучать аналитическими методами; однако чаще приходится прибегать к помощи вычислительной машины. Необходимо подчеркнуть, что если мы пользуемся вычислительной машиной, то это вовсе не превращает нашу модель в имитацию в указанном выше смысле.

Экологи, кроме того, широко применяют «биологические модели», т. е. создаваемые в лаборатории экосистемы из настоящих организмов (например, *Paramecium*, *Tribolium*, *Daphnia* и *Drosophila*). Такие биологические модели весьма полезны, представляя собой объект, промежуточный между математическими моделями и подлинными экосистемами. Они служат главным образом не для проверки выводов, сделанных на основе математических моделей, а для того, чтобы наметить те явления, которые мог бы объяснить математик. Как сможет убедиться читатель этой книги, эксперименты Хаффэйкера (1958) на клещах послужили, например, основой для создания математических моделей миграции, а не наоборот. Математические и биологические модели дополняют друг друга; в отсутствие биологических моделей математический подход становится все более отвлеченным и общим, а тем самым затрудняется его применение. При отсутствии же математического подхода трудно усмотреть общий смысл той

или иной конкретной биологической модели. Ввиду подобной взаимодополняемости биологических и математических моделей материал в этой книге сгруппирован не по типам моделей, а по отдельным проблемам, для которых приводятся соответствующие модели как одного, так и другого типа.

## **Б. Некоторые возможные подходы к теоретической экологии**

Главная проблема, которую приходится решать при анализе любой сложной системы, — это выбор существенных переменных; В данной книге я решил сконцентрировать внимание на численности особей различных видов и на этой основе разработать соответствующую динамическую теорию. Впервые такой подход использовал Вольтерра (1926), и с тех пор его придерживается большинство экологов. Важно помнить, что это не единственный подход. Лотка (1925), помимо численности особей разных видов, рассматривал в качестве возможных переменных энергию данной экосистемы на разных трофических уровнях, а также распределение тех или иных химических веществ (например, фиксированного азота). У этого подхода также нашлись последователи; в частности, мы располагаем довольно основательными сведениями по «экологической энергетике», которые дают представление не только о количествах энергии, заключенных в каждый данный момент в растениях, растительноядных животных, организмах-деструкторах и так далее, но и об интенсивностях потоков энергии между указанными уровнями. Пока еще эти данные не вылились в стройную динамическую теорию; для того чтобы создать такую теорию, нужны уравнения, выражающие интенсивность потоков как функции других переменных. Однако мы явно находимся на пороге создания динамики энергетического потока в экосистемах и других химических «круговоротах», и это будет важным вкладом в теоретическую экологию.

Третий возможный подход заключается в том, чтобы принять за существенную переменную частоты генов в пределах вида, т. е. выбрать те же переменные, которые лежат в основе эволюционной теории. На первый взгляд

такой подход может показаться довольно нелепым, так как при этом система, и без того чересчур сложная для анализа, еще более усложняется. Однако подобное впечатление ошибочно. Введение в экологию генетических переменных логически оправданно. Те или иные свойства видов (например, тип размножения или миграции) не случайны, а представляют собой результат эволюции под воздействием естественного отбора. Тем самым эволюционная теория накладывает известные ограничения на те свойства, которые по меньшей мере уместно, а иногда и необходимо рассматривать в экологической теории.

На практике представляется возможным ввести в экологическую теорию подобные эволюционные ограничения, не давая им строгих формулировок, в терминах частот генов и коэффициентов отбора, поскольку во многих случаях мы вправе допустить, что если отбор благоприятствует какому-либо фенотипу, то этот фенотип в конечном счете закрепится. Например, Лэк [34] утверждает, что пара птиц производит такое число яиц, при котором число выживших потомков оказывается максимальным; большинство генетиков согласится с этим утверждением, не требуя доказательств существования генных различий, влияющих на число яиц. Более сложные примеры такого же рода касаются распределения по нишам [52; стр. 167 и след.] и относительных преимуществ генетических и физиологических способов адаптации к флуктуациям условий среды [43, 46]. В этой книге я прибегаю к генетическому подходу при рассмотрении территориального поведения (гл. 12) и эволюции экосистем (гл. 11).

## **В. Взаимодействия двух видов или сложность как таковая?**

После того как в качестве существенной переменной принята численность (или, скорее, плотность) вида, нам необходимо сделать выбор между двумя возможными стратегиями. Одна стратегия состоит в том, чтобы сделать упор на взаимодействия между двумя (или несколькими) видами, предполагая, что все остальные факторы (т. е. плотности других видов, климатические факторы и т. п.) либо постоянны, либо подвержены случайным флуктуациям. Такие два вида называют «изолированными» и изу-

чают влияние на поведение этих «изолированных» видов различных факторов, например возрастной структуры, территориального поведения, миграции и т. п. Другая стратегия — с самого начала рассматривать экосистему, состоящую из множества взаимодействующих видов.

В гл. 2—6 мы будем придерживаться первой из этих стратегий, а в гл. 7—10 — второй. Какой подход окажется более адекватным, предсказать нельзя, поскольку это зависит от ответа на следующий вопрос: связана ли степень проявления устойчивости или стабильности реальных экосистем с тем, что взаимодействия внутри каждой пары «изолированных» видов также ведут к стабильности и устойчивости? Противоположная точка зрения, выраженная, например, Элтоном [11], состоит в том, что поведение системы в целом зависит главным образом от ее сложности, а поведение отдельных видов определяется поведением системы. На этот вопрос пока еще нельзя дать окончательного ответа, хотя в настоящее время я считаю, что первая альтернатива ближе к истине, чем вторая.

## Г. Классификация взаимодействий между видами

Непосредственные взаимодействия между двумя видами удобно разбить на три категории:

1. Конкуренция ( $-$ ,  $-$ ): каждый из видов оказывает подавляющее действие на рост другого вида.

2. Комменсализм ( $+$ ,  $+$ ): каждый из видов ускоряет рост другого вида<sup>1</sup>.

3. Хищничество ( $+$ ,  $-$ ): один вид («хищник») подавляет рост другого вида («жертва»); жертва ускоряет рост хищника.

В соответствии с этими определениями взаимоотношения хозяин—паразит и растение—растительное животное следует отнести к третьей категории. Достоинства этой классификации — ее простота и логичность. Однако

<sup>1</sup> Взаимодействия типа ( $+$ ,  $+$ ) более принято называть симбиозом, оставляя термин «комменсализм» для ( $+$ ,  $0$ )-взаимодействий, из которых один из видов извлекает выгоду, не принося другому ни вреда, ни пользы.— *Прим. ред.*



она имеет недостаток, которого мне не удалось избежать: размышляя над примерами (+, -)-взаимодействий, мы невольно представляем себе примеры истинного хищничества, а не паразитизма или взаимодействий типа растение—растительноядное животное. Это особенно огорчительно еще и потому, что до самого недавнего времени при подготовке биологов их в большинстве случаев обучали либо ботанике, либо зоологии; в результате ни те, ни другие обычно не проявляли должного внимания к взаимодействиям между растениями и растительноядными животными.

«Подавляющее» воздействие должно выражаться либо в повышении смертности, либо в снижении рождаемости; таким же образом, только с переменной знака, должно проявляться «ускоряющее» воздействие.

В этой книге я уделяю гораздо больше внимания хищничеству, чем конкуренции или комменсализму, особенно при рассмотрении взаимодействия между отдельными видами. Это объясняется вовсе не тем, что хищничество имеет более важное значение, чем конкуренция, а только тем, что динамику численности хищника и жертвы понять труднее, чем динамику двух конкурирующих видов.

#### Д. Типы устойчивости

Данная книга посвящена главным образом устойчивости сложных экосистем. В этом разделе я введу некоторые термины, которые используются в дальнейшем, и дам им определения. Более полно проблема устойчивости рассмотрена Левонтином [47].

Основная математическая идея, которую я здесь использую, состоит в том, что поведение системы можно представить с помощью множества траекторий в  $n$ -мерном пространстве. Тем, кто не знаком с этой идеей, быть может, легче прочитать сначала разд. Б гл. 2, где она используется применительно к одной конкретной задаче. По существу состояние какой-либо системы в любой момент времени определяется значениями некоторого числа переменных  $x, y, z, \dots$ . Этим переменным обычно соответствуют плотности видов, входящих в систему. Тогда состояние системы может быть представлено в виде точки в  $n$ -мерном

фазовом пространстве, где  $n$  — число переменных. Каждой точке такого пространства мы можем сопоставить вектор, или стрелку, указывающую направление движения системы. Соединив эти векторы друг с другом, мы получим траектории, которые дают представление о поведении системы в течение длительного времени.

Такая схема пригодна лишь в том случае, если с каждой точкой пространства связан только один вектор. А это означает, что мы должны выбирать переменные, достаточные для однозначного определения поведения. Допустим, что нас интересует перемещение некоторого груза, который может двигаться только по прямой линии и который привязан к пружине. Положение этого груза в каждый данный момент определяется с помощью одной переменной  $x$ , указывающей расстояние от груза до некоторой неподвижной точки. Однако знания одной лишь  $x$  недостаточно для того, чтобы предсказать, как будет изменяться  $x$  в ближайшем будущем; чтобы иметь возможность предсказать это, мы должны также знать скорость  $v$ . Знания  $x$  и  $v$  достаточно для того, чтобы определить последующие значения как  $x$ , так и  $v$ ; величину ускорения нам знать не нужно, поскольку, зная  $x$ , а также свойства пружины и груза, мы можем ее вычислить. Тогда последующее поведение нашего груза можно представить в виде траектории в двумерном  $(x, v)$  пространстве. Таким образом, совокупности величин  $x$  и  $v$  достаточно, чтобы определить поведение, тогда как знания одной лишь величины  $x$  для этого мало. Как будет показано в гл. 3, знания плотностей  $x, y, \dots$  видов, образующих некую экосистему, обычно недостаточно для определения ее поведения, хотя они позволяют определить поведение простых моделей, рассматриваемых в гл. 2.

*Точка покоя* (или *положение равновесия*) — это точка, с которой связан вектор, имеющий нулевую длину. Иными словами, если система в данный момент времени находится в точке покоя, то она останется в этой точке и в следующий момент.

Точка покоя может быть *устойчивой* или *неустойчивой*. Если система, будучи выведена из положения равновесия неким малым возмущением, вновь возвращается в это положение, то такое положение равновесия называется ус-

тойчивым, или, точнее, *локально устойчивым*. Если же система, будучи выведена из положения равновесия, продолжает удаляться от него, то такое положение называется *неустойчивым*.

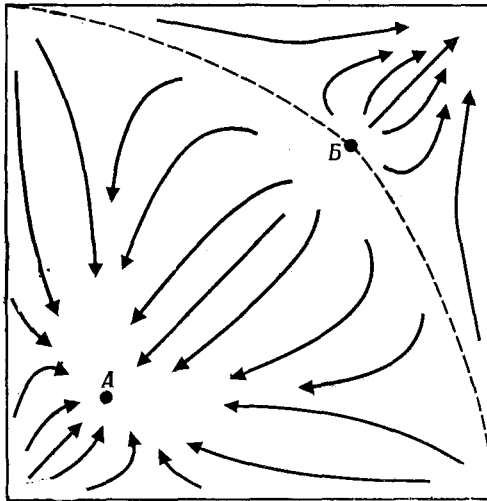


Рис. 1. Система с устойчивой (А) и неустойчивой (В) точками равновесия [58].

Данная диаграмма описывает динамику частот  $p, p'$  одного гена в двух нишах, находящегося под действием отбора на местообитание.

Предположим, что система из любого начального положения (при условии, что ни одна из переменных не равна нулю<sup>1</sup>) движется к одной определенной точке покоя; в таком случае говорят, что точка покоя *глобально устойчива*. На рис. 1 изображена неустойчивая точка покоя В и точка покоя А, обладающая определенной областью устойчивости, но не глобально устойчивая. Область фазового пространства, из которой система будет

<sup>1</sup> Эта оговорка справедлива не для любых динамических систем, а лишь для изолированных экосистем, поскольку, если численность некого вида в такой системе равна нулю в исходный момент, то она останется таковой и в дальнейшем. — *Прим. ред.*

возвращаться в точку  $A$ , называется *областью притяжения* точки  $A$ ; здесь невольно напрашивается аналогия с ландшафтом, на котором впадины соответствуют устойчивым точкам, а возвышения — неустойчивым, и поведение системы может быть представлено катящимся шариком.

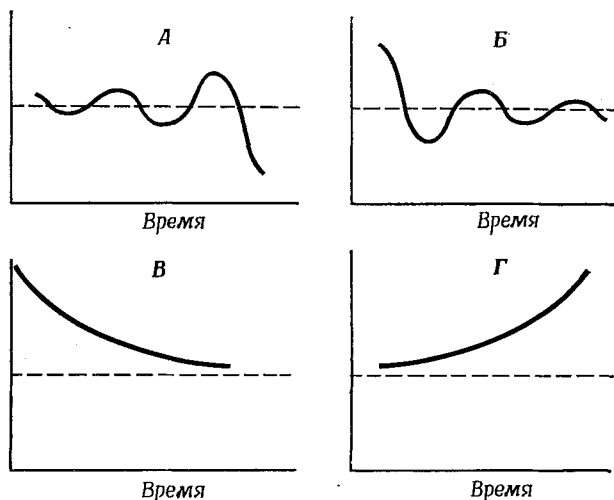


Рис. 2. Четыре возможных типа поведения вблизи точки равновесия. А. Расходящиеся колебания. Б. Затухающие колебания. В. Экспоненциальное приближение к равновесию. Г. Экспоненциальное удаление от равновесия. На всех четырех графиках сплошной линией показана переменная, а прерывистой — ее равновесное значение.

С математической точки зрения легче всего изучать локальную устойчивость точки покоя. Рассматривая только небольшие смещения от положения равновесия, можно линеаризовать уравнения и тем самым определить их поведение. Это поведение относят к одному из четырех типов: расходящиеся колебания, затухающие колебания, экспоненциальное приближение к равновесию и экспоненциальное удаление от равновесия (рис. 2). Рассмотрим простое рекуррентное соотношение:

$$X_{n+1} = X_E + k(X_n - X_E). \quad (1)$$

Оно дает нам значение  $X_{n+1}$  переменной в  $(n + 1)$ -м поколении, выраженное через ее значение  $X_n$  в  $n$ -м по-

колении, а также через постоянные  $X_E$  и  $k$ . Ясно, что равновесное значение  $X_n = X_E$ . Если записать это соотношение по-иному,  $X_n = X_E + x_n$ , то уравнение (1) примет вид

$$x_{n+1} = kx_n, \quad (2)$$

где  $x_n$  служит мерой различия между истинным значением  $X$  и его равновесным значением. В таком случае, если  $k < -1$ , то происходят расходящиеся колебания (РК);

если  $-1 < k < 0$ , то происходят затухающие колебания (ЗК);

если  $0 < k < +1$ , то происходит экспоненциальное приближение к равновесию (ЭП);

если  $k > +1$ , то происходит экспоненциальное удаление от равновесия (ЭУ).

Иными словами, если значение  $k$  монотонно изменяется, то поведение системы претерпевает преобразование: РК  $\rightarrow$  ЗК  $\rightarrow$  ЭП  $\rightarrow$  ЭУ. Если исходное значение  $k$  соответствует устойчивой области ЗК или ЭП, то изменения  $k$ , необходимые для возникновения расходящихся колебаний, противоположны по знаку тем, которые вызывают экспоненциальное удаление от равновесия. Это заключение справедливо для рекуррентного соотношения с одной переменной, а не для системы с  $n$  переменными, описываемой  $n$  дифференциальными уравнениями. И тем не менее сделанные таким образом заключения приложимы до некоторой степени и к сложным системам. Вблизи точки покоя возможны те же самые четыре типа поведения. К сожалению, если изменять коэффициенты в уравнениях (т. е. изменять относительные значения различных взаимодействий), то последовательность преобразований РК  $\rightarrow$  ЗК  $\rightarrow$  ЭП  $\rightarrow$  ЭУ не сохраняется. Однако в случае системы с устойчивым положением равновесия нередко оказывается, что изменения, которые необходимо произвести в этой системе для того, чтобы вызвать расходящиеся колебания, противоположны тем, которые необходимы для того, чтобы вызвать экспоненциальное удаление от равновесия. Один из подобных примеров приведен на рис. 24. Важное значение этого обстоятельства станет особенно ясным в гл. 10. Здесь сле-

дует, однако, указать на один общий момент: как мы убедились, конкурентные взаимодействия вызывают неустойчивость, соответствующую экспоненциальному удалению

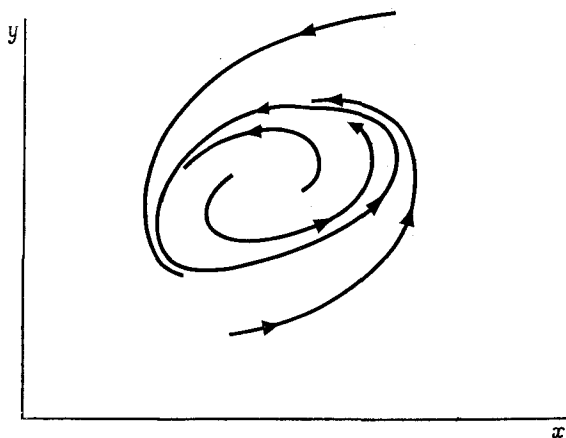


Рис. 3. Поведение, содержащее предельный цикл.

от равновесия, а взаимодействия хищник—жертва приводят к неустойчивости колебательного типа.

Этими четырьмя категориями исчерпываются типы поведения, возможные для линейных систем. Однако линейные уравнения адекватно описывают поведение систем лишь при малых отклонениях от положения равновесия. Для описания более сложных типов поведения приходится прибегать к нелинейным системам. Наиболее интересное из них — поведение, содержащее *предельный цикл*. На рис. 3 показано подобное поведение в двумерном фазовом пространстве. Вместо точки равновесия здесь имеется устойчивый цикл, т. е. колебания с постоянной амплитудой, так что если в начальный момент система находилась в точке, лежащей вне предельного цикла, то амплитуда ее колебаний уменьшается, а если она находилась в точке, лежащей внутри цикла, то амплитуда ее колебаний увеличивается до тех пор, пока не будет достигнут устойчивый цикл. Таким образом, система

может иметь некий устойчивый тип поведения, и тем не менее ни одна из переменных, определяющих ее состояние, не будет иметь постоянное численное значение.

Вторая причина, по которой характеристики динамически устойчивой системы не всегда остаются постоянными, заключается в том, что такая система непрерывно испытывает возмущения извне. В этом случае вероятны нерегулярные колебания фактических величин вокруг их равновесных значений.

Все термины, упоминавшиеся до сих пор в этом разделе, имеют скорее математический, чем экологический смысл; они относятся к свойствам моделей, а не к свойствам реальных экосистем. В заключение введем два термина, относящиеся к наблюдаемым свойствам реальных экосистем. Экосистема *таксономически стабильна* (taxonomically persistent), если состав входящих в нее видов остается неизменным в течение длительного периода времени (например, длительного по сравнению с временем жизни одного поколения данного вида); экосистема *динамически стабильна* (numerically persistent)<sup>1</sup>, если относительная численность представителей различных видов в течение длительного времени либо остается неизменной, либо регулярно возвращается к одному и тому же соотношению. Совершенно очевидно, что стабильность в этом смысле — свойство относительное, а не абсолютное; ни одна экосистема не может сохранять стабильность в течение бесконечно долгого времени, однако некоторые из них более стабильны, чем другие.

Я ничего не сказал об одном возможном типе поведения — о так называемых *консервативных колебаниях*, т. е. колебаниях с постоянной амплитудой, зависящей от начальных условий (рис. 4). Несмотря на существование дифференциальных уравнений (например,  $d^2x/dt^2 + ax = 0$ ), описывающих такое поведение, по ряду причин нельзя ожидать, что мы встретимся с таким поведением в реальном мире. Если изменить соответствующее уравнение, прибавив к нему произвольную функцию  $\varphi(x)$ ,

---

<sup>1</sup> Здесь и везде в дальнейшем stable переводится как устойчивый в строго математическом смысле, persistent — как стабильный в расплывчато экологическом смысле. — *Прим. ред.*

умноженную на небольшую константу  $\epsilon$ , то оно примет вид  $d^2x/dt^2 + ax + \epsilon\phi(x) = 0$ . Это новое уравнение уже не служит описанием колебаний с постоянной амплитудой; оно соответствует либо затухающим, либо расходящимся колебаниям. Динамическая система, описываемая

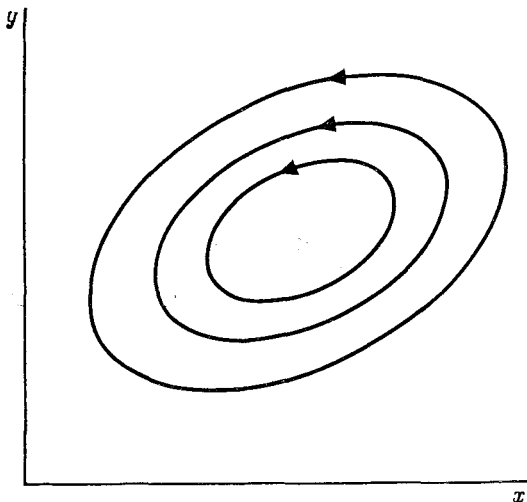


Рис. 4. Консервативное колебание.

исходным уравнением,  $d^2x/dt^2 + ax = 0$ , называется *структурно неустойчивой*<sup>1</sup>, потому что сколь угодно малое произвольное изменение уравнений повлечет за собой изменение всей топологии траектории в фазовом пространстве. Совершенно ясно, что нам вряд ли придется встретить такие системы в природе.

## Е. Стохастические и детерминистские модели

Большинство рассматриваемых в книге моделей являются детерминистскими. Это должно иметь какие-то основания, которые мы и попытаемся сейчас изложить.

<sup>1</sup> В отечественной литературе для таких динамических систем принят термин «негрубые системы». — *Прим. ред.*



Читателям, незнакомым с математической экологией, мы настоятельно рекомендуем пропустить этот раздел и вернуться к нему лишь после прочтения всей книги; тогда его можно будет принять в качестве ретроспективного обоснования.

Существуют два аспекта, по которым детерминистская модель не может служить точным отражением реальных экологических систем: во-первых, она допускает бесконечно большую численность популяций; во-вторых, она не учитывает случайных колебаний, происходящих в среде во времени. Сейчас мы обсудим оба эти момента.

В качестве примера детерминистской экологической модели рассмотрим уравнение

$$dN/dt = aN, \quad (3)$$

где  $N$  — число особей в момент времени  $t$ , а  $a$  — истинная скорость роста (intrinsic rate). Решением этого уравнения служит функция  $N = N_0 e^{at}$ . Уравнение (3) основано на допущении, что за короткий промежуток времени  $\Delta t$  каждая особь порождает  $a\Delta t$  новых особей. В соответствующей стохастической модели принимается более правдоподобное допущение, согласно которому за период  $\Delta t$  одна особь с вероятностью  $a\Delta t$  производит одного потомка и с вероятностью  $1 - a\Delta t$  не производит ни одного. Приняв эти допущения, представляется возможным [5] вычислить вероятностное распределение численности потомства в момент времени  $t$ , а следовательно, и среднюю численность популяции

$$\hat{N} = N_0 e^{at}$$

и также дисперсию величины  $N$

$$\text{var}(N) = N_0 e^{2at} (1 - e^{-at}).$$

Дисперсия величины  $N$  служит мерой различия численностей идентичных популяций с одинаковой исходной численностью  $N_0$ . Обратите внимание на то, что среднее значение  $N$  соответствует величине, которую дает детерминистская модель, и что, поскольку  $t \rightarrow \infty$ , коэффициент вариации величины  $N$ , равный  $[\text{var}(N)]^{1/2} / \hat{N}$ , стремится к  $N_0^{-1/2}$ .

Следовательно, если  $N_0$  велико, то детерминистская модель дает адекватную картину поведения популяции.

Преимущественное использование детерминистских, а не стохастических моделей оправдано лишь тем, что в математическом отношении они удобнее. Следует всегда помнить, что если детерминистская модель предсказывает периодические снижения численности одного или нескольких видов, то соответствующая стохастическая модель предскажет некоторую положительную вероятность вымирания этих видов. Общее допущение, принимаемое в этой книге, состоит в том, что если детерминистская модель свидетельствует об устойчивом равновесии, то соответствующая стохастическая модель предскажет длительное выживание; если же детерминистская модель не выявляет равновесия или предсказывает лишь неустойчивое равновесие, то стохастическая модель предскажет высокую вероятность вымирания.

Другой недостаток детерминистских моделей состоит в том, что они пренебрегают случайными изменениями среды. Однако использование моделей, построенных с учетом этих случайных изменений, с математической точки зрения чрезвычайно затруднительно. Читателям, серьезно интересующимся этой проблемой, я рекомендую обратиться к работе Мэя [53], где она подробно рассмотрена. Здесь же я ограничусь лишь кратким изложением его работы.

Простейшая модель, соответствующая уравнению (3), имеет вид

$$dN/dt = [a + y(t)]N, \quad (4)$$

где  $y(t)$  — случайная величина со средним значением, равным нулю. Будем считать, что  $y(t)$  — это «белый шум», т. е. что при каждом  $t$  случайные величины  $y(t)$  имеют одно и то же распределение и между флуктуациями в последовательные моменты времени нет корреляции. Допущение об отсутствии сериальной корреляции представляется нереалистичным, но в сущности оно лишь означает, что флуктуации коррелируют между собой только на протяжении периодов, которые невелики по сравнению с другими существенными временными параметрами системы (например,  $1/a$ ).

Вероятностное распределение величины  $N$  имеет среднее значение

$$\hat{N} = N_0 \exp(at),$$

равное соответствующему значению в отсутствие флуктуации факторов среды. Дисперсия  $N$  задается уравнением

$$\text{var}(N) = N_0^2 \exp(2at) [\exp(\sigma^2 t) - 1],$$

где  $\sigma^2$  — дисперсия  $y(t)$ . Отсюда

$$[\text{var}(N)]^{\frac{1}{2}} \Big| \hat{N} = [\exp(\sigma^2 t) - 1]^{\frac{1}{2}}.$$

Таким образом, с течением времени колебания численности популяции становятся более резкими; это отражает то обстоятельство, что детерминистская система (3) не имеет стационарного состояния.

Наконец, можно показать, что если  $\sigma^2 > 2a$ , то вероятность вымирания системы приближается к единице при  $t \rightarrow \infty$ . В результате мы приходим к странному выводу, что при достаточно сильных колебаниях факторов среды популяция, численность которой, казалось бы, должна возрастать, тем не менее в конце концов обречена на вымирание. К такому же выводу пришли Левонтин и Коэн [48] для системы, описываемой уравнением в конечных разностях.

Обратимся теперь к одновидовым системам, для которых детерминистский вариант модели действительно имеет устойчивое положение равновесия. С учетом флуктуаций среды такая система описывается уравнением, имеющим в общей форме вид

$$dN/dt = g[N, y_1(t), y_2(t), \dots, y_k(t), \dots],$$

где  $y_1(t), \dots, y_k(t), \dots$  — параметры среды, возможно содержащие белый шум. Для такого уравнения нередко в конечном счете может быть достигнуто устойчиво-равновесное вероятностное распределение, независимое от  $t$ . Это устойчиво-равновесное распределение в случае стохастической среды соответствует устойчивой точке покоя для детерминистской среды.

Метод вычисления равновесного вероятностного распределения, если таковое существует, дает Кимура [29]. Как показал Левинс [44, 45], общий эффект флуктуаций факторов среды приводит к еще большему снижению плотности популяции, чем это было бы в детерминистской среде, а если эти флуктуации достаточно резки, то и к вымиранию.

Мэй [53] рассматривает затем влияние случайных возмущений в окружающей среде на экосистему, в состав которой входит  $m$  видов с плотностями  $N_1, \dots, N_m$ . В детерминистской форме подобная ситуация может быть описана системой уравнений вида

$$dN_j/dt = F_j[N_1, N_2, \dots, N_m],$$

где  $j = 1, 2, \dots, m$ .

В гл. 10 будет показано, что поведение такой системы зависит от матрицы  $A$ , размерности  $m \times m$ , состоящей из элементов  $a_{jk}$ , описывающих взаимодействия между видами. Если все собственные значения матрицы  $A$  имеют отрицательные действительные части, то система устойчива.

В стохастическом варианте этой модели предполагается, что коэффициенты взаимодействия между видами подвержены случайным флуктуациям, подобно величине  $a$  в уравнении (4). Существует ли для такой модели устойчиво-равновесное вероятностное распределение? Оказывается, если флуктуации не очень велики (в каком именно смысле — будет указано чуть ниже), то условия для устойчиво-равновесного распределения идентичны условиям для устойчивого равновесия в случае детерминистской модели; иными словами, матрица  $A$  должна быть устойчива. Грубо говоря, эти ограничения состоят в том, что

$$\sigma^2 \ll \bar{a}, \quad (5)$$

где  $\sigma^2$  есть некая оценка для дисперсий и ковариаций флуктуаций коэффициентов взаимодействия, а  $\bar{a}$  — типичная величина матричных элементов  $a_{jk}$ .

Эта важная теорема, по словам Мэя, представляет собой существенный аргумент в пользу применения детерминистских моделей.

## СИСТЕМЫ ХИЩНИК—ЖЕРТВА БЕЗ УЧЕТА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ

### А. Экспоненциальный и логистический рост

В этой главе я рассматриваю математические модели роста популяции и взаимодействия хищник—жертва, при построении которых был принят ряд упрощающих допущений, а именно:

1) плотность данного вида, т. е. число особей на единицу площади, может быть полностью описана с помощью одной переменной; это означает, что мы пренебрегаем возрастными, а также половыми и генетическими различиями;

2) изменения плотности могут быть адекватно описаны детерминистскими уравнениями;

3) результаты взаимодействия в пределах вида и между видами считаются мгновенными. В случае взаимодействия хищник—жертва это означает, что мы пренебрегаем задержкой между тем моментом, когда хищник поедает жертву, и тем моментом, когда переваренные вещества становятся частью новой особи хищника.

Сделав эти допущения, можно описывать взаимодействие хищник—жертва с помощью обыкновенных дифференциальных уравнений, теория которых хорошо разработана. Результаты, которые мы получим, если отбросим допущения 1 и 3, подробно рассматриваются в гл. 3 и 4, а допущение 2 обсуждалось в конце гл. 1. Главный довод в пользу применения детерминистских уравнений заключается в том, что с ними удобнее иметь дело, чем со стохастическими уравнениями. Однако необходимо учитывать одно обстоятельство: если детерминистские уравнения предсказывают, что плотность популяции достигнет устойчивого значения, то плотность реальной конечной системы, по всей вероятности, будет колебаться вокруг этого значения; если детерминистские уравнения пред-

сказывают колебания численности, то вполне возможно, что в случае реальной конечной популяции это приведет к вымиранию.

Простейшее дифференциальное уравнение, описывающее рост популяции, имеет вид

$$dx/dt = rx, \quad (6)$$

где  $x$  — плотность популяции в момент  $t$ , а  $r$  — постоянная. Решением этого уравнения является функция  $x = x_0 e^{rt}$ , где  $x_0$  — плотность в момент времени  $t = 0$ . Эта функция хорошо описывает рост колонии бактерий до истощения культуральной среды (рис. 5).

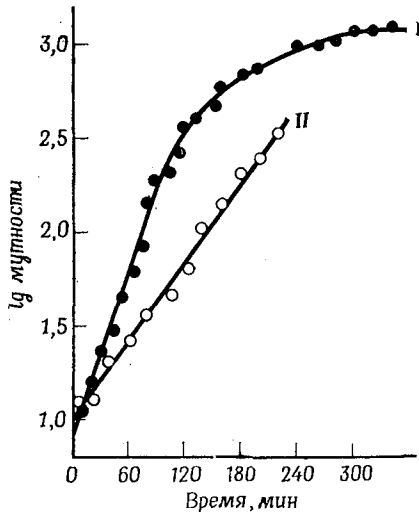


Рис. 5. Кривые роста двух хорошо аэрируемых культур *Escherichia coli*.

I — на питательном бульоне; II — на синтетической среде. Мутность культуры пропорциональна числу клеток на единицу площади. Мутность в 100 единиц ( $\lg$  мутности = 2) соответствует такой плотности бактериальных клеток, при которой на 1 мл среды приходится примерно  $10^8$  клеток.

Из уравнения (6) следует, что если в любой момент времени начать наблюдение за большой выборкой особей и продолжать его в течение короткого периода  $\Delta t$ , то доля

особей, размножившихся в течение этого периода, будет равна  $r\Delta t$ , где  $r$  — постоянная. А это в свою очередь означает, что «распределение по возрастам» (применительно к бактериям — доля особей, находящихся на разных стадиях цикла деления) не изменяется во времени. Подобное утверждение справедливо не во всех случаях. Например, уравнение (6) не может служить адекватным описанием для синхронизированной культуры. Однако, как показал Лотка [49], возрастная структура размножающейся популяции будет приближаться к устойчивой при условии, что специфичная для каждой возрастной группы рождаемость и смертность остаются постоянными. А это в свою очередь требует постоянства условий среды, наличия избытка необходимых ресурсов и отсутствия эволюционных изменений.

Уравнение (6) справедливо лишь для ограниченного периода времени; в конечном счете растущая популяция исчерпает наличные ресурсы. Численность популяции может стабилизироваться на некотором устойчивом значении; она может испытывать регулярные или нерегулярные флуктуации или может сокращаться. Поведение популяции, численность которой стабилизируется на некотором устойчивом уровне, часто описывают с помощью логистического уравнения

$$dx/dt = ax - bx^2, \quad (7a)$$

или

$$dx/dt = rx(1 - x/k). \quad (7b)$$

Применение этого уравнения можно объяснить тем, что оно является простейшим дифференциальным уравнением, обладающим двумя требуемыми свойствами;

- 1) при малых значениях  $x$  уравнение сводится к уравнению (6) и рост носит экспоненциальный характер;
- 2) с возрастанием  $t$  величина  $x$  монотонно приближается к постоянному значению.

На рис. 6 показана кривая роста дрожжевых клеток в культуре и рост, предсказываемый логистическим уравнением.

В уравнении (7b)  $r$  означает истинную скорость роста, а  $k$  — емкость среды. В этой главе термин «емкость среды»

используется главным образом для обозначения равновесной плотности, достигаемой видом жертвы в отсутствие хищника; представляет очевидный интерес соотношение

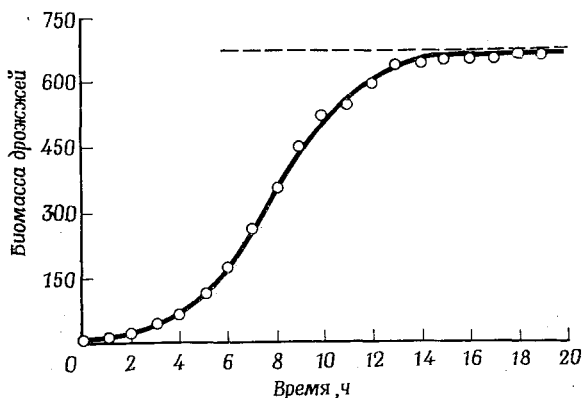


Рис. 6. Сравнение кривой роста дрожжевых клеток в культуре с ростом, предсказываемым логистическим уравнением [1].

между определенной таким образом емкостью среды и равновесной плотностью жертвы при наличии хищников.

Логистическое уравнение лучше рассматривать как чисто описательное уравнение. Другими словами, уравнение (6) для экспоненциального роста, хотя оно и адекватно описывает рост некоторых популяций, может быть выведено просто на основании сведений о поведении особей, из которых складывается популяция, хотя для этого пришлось бы допустить (или доказать) наличие стабильной возрастной структуры. В отличие от этого уравнение (7) не было выведено на основе каких-либо сведений или допущений относительно того, какое именно влияние оказывает плотность популяции на размножение отдельных особей; оно лишь представляет собой простейшее математическое описание определенного типа роста. В экологии, как и в других науках, важно уметь отличать уравнения, или «законы», смысл которых состоит в том, что они описывают зависимости, наблюдаемые между двумя или большим числом переменных, от уравнений, имеющих, кроме того, некий дополнительный «микроскопический»



смысл, состоящий в том, что они описывают известное или постулированное поведение компонентов изучаемой системы.

## Б. Уравнения Вольтерра

Вольтерра [77] рассматривал следующие уравнения, описывающие взаимодействия между видом жертвы с плотностью  $x$  и истребляющим ее хищником с плотностью  $y$ :

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= ax - bx^2 - cxy, \\ \dot{y} &= -ey + c'xy. \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

В основе уравнений (8) лежат, помимо рассмотренных в начале этой главы, следующие допущения:

1) в отсутствие хищничества рост численности жертвы будет происходить в соответствии с логистическим уравнением, с истинной скоростью роста  $a$  и емкостью среды  $a/b$ ;

2) скорость выедания жертвы пропорциональна произведению плотностей хищника и жертвы.

Ниже в этой главе будут рассмотрены альтернативные допущения относительно интенсивности хищничества и некоторые результаты наблюдений. Допущения Вольтерра справедливы в том случае, если особи одного или обоих видов перемещаются случайным образом, если имеется некая постоянная вероятность, что при встрече хищник убьет жертву, и если временем, затрачиваемым хищником на поедание жертвы, можно пренебречь. Эти допущения сходны с допущениями, принимаемыми в химической кинетике для скорости реакции, в ходе которой две различные молекулы образуют одну.

Как будет вести себя система, описываемая этими уравнениями? В любой момент времени  $t$  состояние системы полностью описывается значениями  $x$  и  $y$ ; каждому состоянию системы соответствует некоторая точка на плоскости  $(x, y)$ , которая называется «фазовой плоскостью» (или «фазовым пространством», поскольку для описания системы может потребоваться более чем две переменных). Если каждой точке фазовой плоскости мы можем сопос-

тавить стрелку, указывающую направление движения системы в этой точке, то, соединив эти стрелки друг с другом, получим траектории, которые укажут нам, как будет происходить движение системы.

Первый шаг состоит в том, чтобы построить в фазовой плоскости линии, для которых  $\dot{x} = 0$  (и, следовательно, стрелки параллельны оси ординат) и  $\dot{y} = 0$  (стрелки параллельны оси абсцисс):

$$\dot{x} = 0, \text{ когда } a - bx - cy = 0,$$

$$\dot{y} = 0, \text{ когда } -e + c'x = 0.$$

Первый вопрос, который следует задать, состоит в том, существует ли состояние покоя, когда  $\dot{x}$  и  $\dot{y}$  одновременно равны нулю. Для этого необходимо, чтобы

$$x = e/c'; \quad y = \frac{a}{c} - \frac{be}{cc'}.$$

При этом  $x$  непременно положителен, но  $y$  имеет положительное значение только в том случае, если  $a/c > be/cc'$ , или  $a/b > e/c'$ ; это неравенство показывает, что состояние покоя, соответствующее сосуществованию хищника и жертвы, может быть достигнуто лишь в том случае, когда емкость среды для жертвы,  $a/b$ , достаточно велика, чтобы популяция жертвы могла «прокормить» хищника.

Для того чтобы определить динамику системы, необходимо расположить стрелки так, как показано на рис. 7. Для этого заметим, что при  $x > e/c'$  значение  $\dot{y}$  положительно, а для  $x < e/c'$  оно отрицательно. Кроме того, для точек, располагающихся на плоскости выше линии  $a - bx - cy = 0$ , значение  $\dot{x}$  отрицательно, а для точек, лежащих ниже этой линии, положительно. Это дает нам возможность найти расположение стрелок, показанное на рис. 7, А. На рис. 7, В эти стрелки соединены между собой и образуют траекторию, имеющую вид спирали, наматывающейся на точку покоя. Скорость приближения спирали к точке покоя определяется величиной угла, образованного линиями  $\dot{x} = 0$  и  $\dot{y} = 0$  (рис. 8). Эти довольно

нестрогие доводы, основанные на геометрической интуиции, для рассматриваемых в этой книге уравнений могут

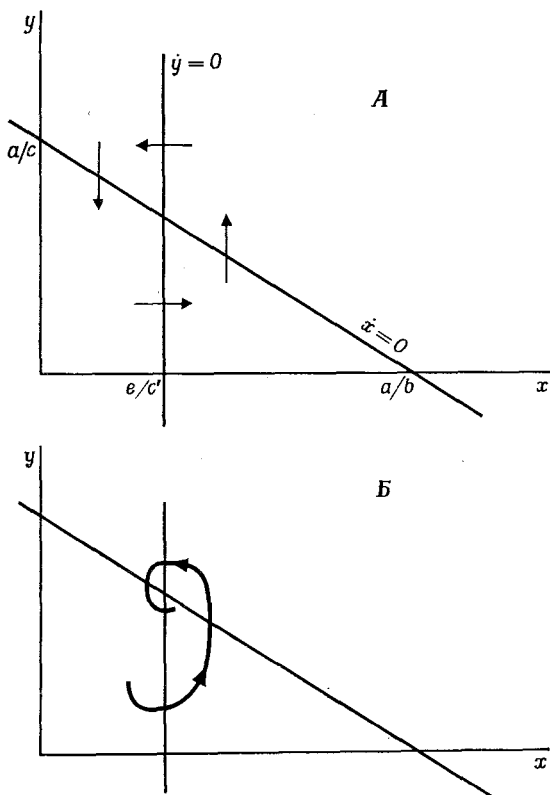


Рис. 7. Графическое решение уравнений Вольтерра.  
Съяснения в тексте.

быть подтверждены аналитически. Смысл спирали, закрученной против часовой стрелки, иллюстрирует рис. 9; численность и жертвы, и хищника колеблется с уменьшающейся амплитудой, причем колебания численности хищника отстают по фазе от колебаний численности жертвы. Допустим теперь, что единственным фактором, ограничивающим численность жертвы, является хищник; при

этом  $b = 0$  и в отсутствие хищника численность жертвы увеличивается экспоненциально. Поведение такой системы представлено на рис. 10. Колебания численности про-

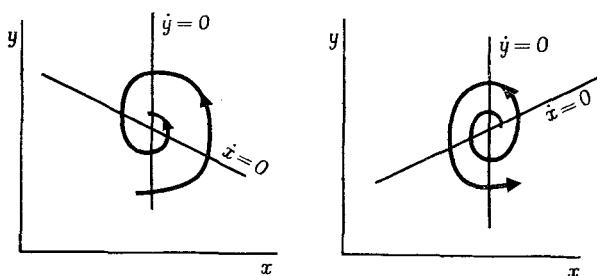


Рис. 8. Зависимость между устойчивостью положения равновесия и наклоном линии  $\dot{x} = 0$ .

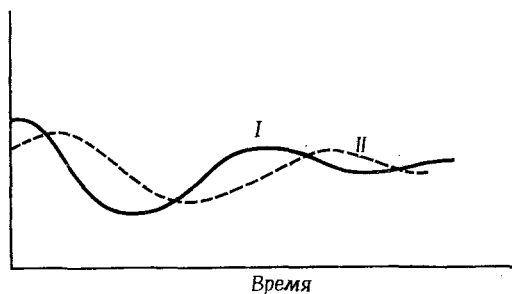


Рис. 9. Решение уравнения Вольтерра при самоограничении численности жертвы.

$I$  — плотность популяции жертвы;  $II$  — плотность популяции хищника.

исходят с некоторой постоянной амплитудой, зависящей от начальных условий; у системы, находящейся в начальный момент близко к состоянию равновесия, амплитуда колебаний невелика, а у системы, исходящей далеко от точки покоя, колебания будут иметь большую амплитуду. Подобная система называется «консервативной», потому что для нее существует величина, не изменяющаяся при эволюции системы, подобно тому как остается постоянной энергия при простом гармоническом колебании.

Член  $-bx^2$  в уравнении (8), выражающий подавляющее действие, которое данный вид оказывает на свой собственный рост<sup>1</sup>, называется «демпфирующим» (по аналогии

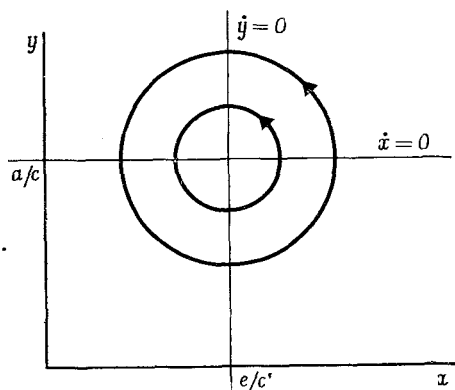


Рис. 10. Решение уравнений Вольтерра в отсутствие самоограничения численности жертвы.

с использованием этого термина в технике, где демпфером называют устройство, служащее для уменьшения амплитуды колебаний, например для амортизации удара). В экологии главный фактор, уменьшающий амплитуду колебаний, — это наличие подобных самоподавляющих воздействий. В уравнение (8) для жертвы включен демпфирующий член, но уравнение для хищника такого члена не содержит, поскольку предполагается, что численность хищника ограничивается только количеством пищи, т. е. численностью его жертвы. Другие возможные факторы, ограничивающие численность хищников, рассматриваются в гл. 12.

## В. Уравнения Лесли

Другую возможную модель взаимоотношений хищника и жертвы предложил Лесли [41]:

<sup>1</sup> Например, в результате конкуренции. — Прим. ред.

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= ax - bx^2 - cxy, \\ \dot{y} &= ey - fy^2/x. \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

Уравнение для жертвы идентично уравнению Вольтерра с демпфирующим членом. Уравнение для хищника также

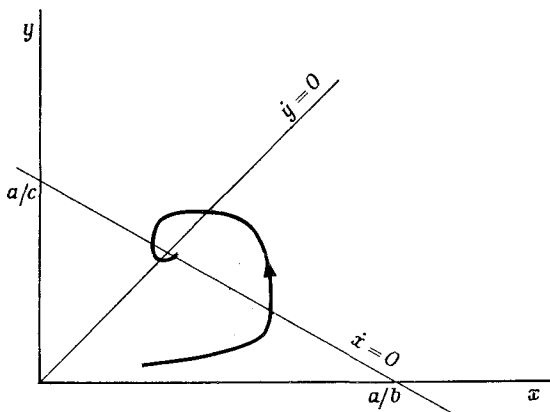


Рис. 11. Решение уравнений Лесли.

сходно с логистическим уравнением, но второй член несколько видоизменен, чтобы учитывать плотность жертвы. Так, если отношение  $x/y$  велико (много особей жертвы на одного хищника), то численность хищника возрастает по экспоненте; если  $x/y = f/e$ , то численность хищника достигает равновесия; если же  $x/y < f/e$ , то она снижается. Как показано на рис. 11, из этих уравнений следует наличие в системе быстро затухающих колебаний.

Рис. 11, кроме того, позволяет выявить следующее существенное различие между подходами Вольтерра и Лесли: по Вольтерра увеличение или уменьшение численности хищника зависит только от плотности популяции жертвы, тогда как по Лесли оно зависит от числа особей жертвы, приходящихся на одного хищника. Если мы вспомним, что уравнения (8) и (9) относятся к мгновенным изменениям, а не к долговременным последствиям, то станет ясно, что обычно следует отдавать предпочтение модели

Вольтерра. Другая причина, заставляющая предпочесть уравнения Вольтерра, состоит в том, что они устанавливают зависимость между скоростью увеличения численности хищника и скоростью (*сху*) выедания жертвы, тогда как в уравнениях Лесли нет связи между той скоростью, с которой хищник уничтожает жертву, и скоростью его размножения.

### Г. Некоторые особые случаи

*I. Наличие убежища для жертвы.* Допустим, что некоторое число особей жертвы ( $x_r$ ) может найти то или иное убежище или укрытие, которое делает их недостигаемыми для хищника. При этом уравнения Вольтерра без демпфирования принимают вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= ax - cy(x - x_r), \\ \dot{y} &= -ey + c'y(x - x_r). \end{aligned} \right\} \quad (10)$$

Здесь следует рассмотреть два случая. В одном случае численность жертвы, находящей убежище, может составлять некоторую постоянную долю ее общей численности; иными словами,  $x_r = kx$ . Это равноценно замене постоянных  $c$  и  $c'$  в уравнениях (9) на  $c(1 - k)$  и  $c'(1 - k)$ . Совершенно очевидно, что характер равновесия при этом не изменяется.

Более интересные выводы можно сделать в другом случае: если численность жертвы, находящей убежище, постоянна, т. е.  $x_r = k$ . При этом кривая  $\dot{x} = 0$  в плоскости  $(x, y)$  задается уравнением  $y = ax/c(x - k)$ , а кривая  $\dot{y} = 0$  — уравнением  $x = k + e/c'$ . Эти кривые представлены на рис. 12, из которого видно, что наличие убежищ оказывает стабилизирующее воздействие, поскольку при этом консервативные колебания становятся затухающими.

*II. Хищник, уничтожающий жертву с постоянной скоростью.* Несколько иное представление о взаимоотношениях хищник — жертва мы получим, сделав другое допущение, касающееся скорости, с которой хищник

уничтожает жертву. По всей вероятности, можно допустить, что для данного теплокровного хищника скорость уничтожения жертвы постоянна и определяется пищевыми

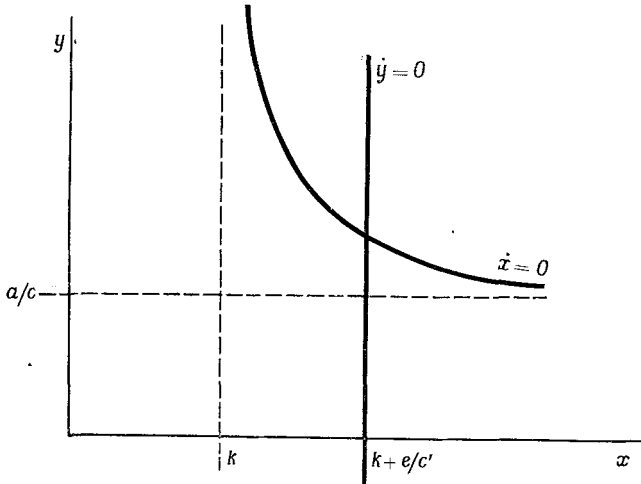


Рис. 12. Уравнения Вольтерра при наличии убежищ для жертвы.

потребностями хищника, а не плотностью популяции жертвы. В таком случае уравнение для жертвы принимает вид

$$\dot{x} = (a - bx)x - cy, \quad (11)$$

а соответствующее уравнение для хищника —

$$\dot{y} = -ey + c'y = (c' - e)y. \quad (12)$$

Это уравнение экспоненциального роста, если  $c' > e$ , или убывания в противном случае. Таким образом, если исходить из предположения, что хищник уничтожает некоторое постоянное количество пищи независимо от плотности популяции жертвы, то численность жертвы не может быть фактором, ограничивающим численность хищника (если только не принять во внимание изменение эффективности превращения биомассы жертвы в биомассу



хищника или повышение смертности по мере уменьшения плотности популяции жертвы, чего мы не сделали). Следовательно, для существования равновесия необходимо

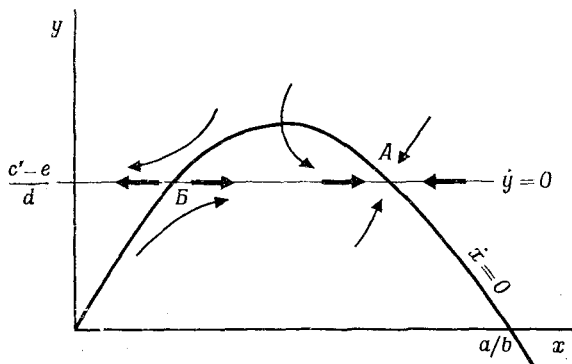


Рис. 13. Графическое представление системы хищник—жертва при условии, что количество пищи, уничтожаемой хищником, постоянно и что численность популяции как хищника, так и жертвы ограничивается ими самими.

допустить, что хищник каким-то образом сам ограничивает свою численность<sup>1</sup>, т. е. что в уравнении для  $y$  содержится демпфирующий член. Отсюда

$$\dot{y} = (c' - e)y - dy^2. \quad (13)$$

Поведение системы, описываемой уравнениями (11) и (13), проанализировано графически на рис. 13. На этом графике есть две точки равновесия при ненулевых значениях  $x$  и  $y$ . Точка  $A$  — это положение устойчивого равновесия, достигаемого монотонно, без колебаний численности, а  $B$  — положение неустойчивого равновесия. Достигнет ли система устойчивого равновесия  $A$ , зависит от начальных условий.

Эта модель нереалистична, поскольку допущение о том, что каждый хищник уничтожает жертву с постоянной скоростью независимо от плотности ее популяции,

<sup>1</sup> Например, в результате конкуренции за какие-то иные, не имеющие отношения к жертве, необходимые ресурсы. — Прим. ред.

перестает быть справедливым, как только особи жертвы становятся достаточно редкими<sup>1</sup>. Тем не менее модель дает адекватную картину поведения системы в окрестностях точки устойчивого равновесия  $A$ .

Розенцвейг и Мак-Артур [71] и Розенцвейг [70] разработали метод анализа взаимоотношений хищника и жертвы при более реалистичных типах поведения хищника; в следующем разделе я вкратце опишу эту модель, несколько модифицировав её.

#### Д. Более общий случай — модель Розенцвейга — Мак-Артура

Рассмотрим уравнения

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= f(x) - \phi(x, y), \\ \dot{y} &= -ey + k\phi(x, y), \end{aligned} \right\} \quad (14)$$

где  $f(x)$  — скорость изменения  $x$  в отсутствие хищников,  $\phi(x, y)$  — интенсивность хищничества,  $k$  — эффективность превращения жертвы в хищника, а  $e$  — смертность хищника. Предположим, что численность хищника ограничивается только численностью жертвы, а в остальном уравнения имеют довольно общий вид. Если допустить, что скорость, с которой данная особь хищника поедает жертву, зависит только от плотности популяции жертвы и не зависит от плотности хищников, то уравнения можно несколько упростить и при этом обращаться с ними станет легче. Тогда уравнения (14) принимают вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= f(x) - y\phi(x), \\ \dot{y} &= -ey + ky\phi(x). \end{aligned} \right\} \quad (15)$$

В этом случае  $\dot{y} = 0$ , если  $k\phi(x) = e$ , т. е. если  $x$  имеет некое постоянное значение, как на рис. 14. При каких

<sup>1</sup> Нереалистичность модели проявляется, в частности, в существовании устойчивого равновесия с нулевой численностью жертвы:  $x = 0$ ,  $y = (c' - e)/d$ . — Прим. ред.

обстоятельствах уравнения (15) приводят к расходящимся колебаниям? Как показывает рис. 14, расходящиеся колебания возникнут при условии, что:

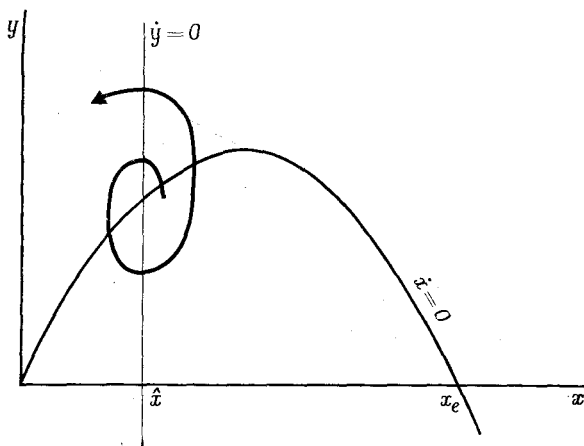


Рис. 14. Расходящиеся колебания в системе хищник—жертва.

1) хищник является очень эффективным охотником и поэтому может выжить при плотности популяции жертвы, равной  $\hat{x}$  и составляющей лишь небольшую долю емкости среды  $x_e$ ;

2) кривая  $\dot{x} = 0$  в плоскости  $(x, y)$  имеет максимум или «горб», как его назвал Розенцвейг.

Чтобы получить кривую  $\dot{x} = 0$ , мы должны действовать, как показано на рис. 15. Сначала мы строим кривую  $f(x)$  и множество кривых  $y\phi(x)$  при разных значениях  $y$  как функции от  $x$ . Пересечение кривых  $f(x)$  с кривыми  $y_i\phi(x)$  дает значения  $x$ , для которых  $\dot{x} = 0$  при  $y = y_i$ . Таким образом, мы получаем кривую  $\dot{x} = 0$  в плоскости  $(x, y)$ .

Очевидно, что кривая  $\dot{x} = 0$  имеет максимум в том и только в том случае, если одна из кривых  $y\phi(x)$  пересекает кри-

вую  $f(x)$  дважды. Это может произойти по одной из двух причин:

1. Кривая  $f(x)$  имеет форму, представленную на рис. 16.

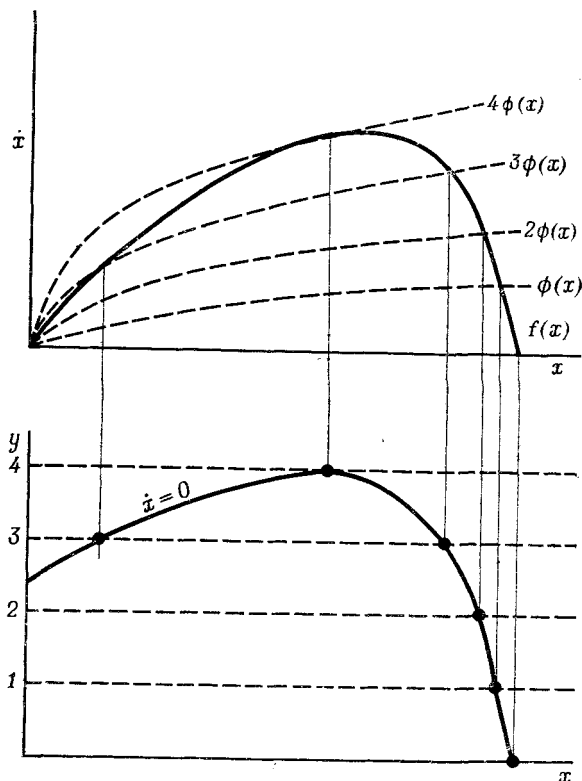


Рис. 15. Построение кривой  $\dot{x} = 0$ .  
Объяснения в тексте.

Чтобы понять смысл этого, вспомним, что уравнение  $\dot{x} = f(x)$  дает нам скорость увеличения численности вида в отсутствие хищничества. Это уравнение можно записать в виде  $\dot{x} = Rx$ , где  $R = f(x)/x$  — скорость размножения жертвы. Обратите внимание, что кривая типа пред-

ставленной на рис. 16 означает, что  $R$  убывает как при малых, так и при больших значениях  $x$ ; это может быть связано с трудностью нахождения брачных партнеров при

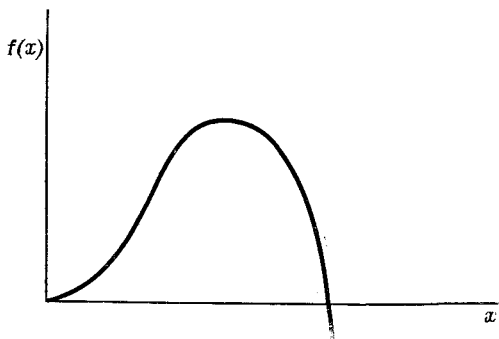


Рис. 16. Кривая продуктивности вида жертвы при условии, что плодовитость снижается как при низких, так и при высоких плотностях популяций.

низкой плотности популяции или с какими-либо другими причинами. Таким образом, если скорость размножения жертвы при низких плотностях популяции снижается и если ее плотность поддерживается на низком уровне вследствие воздействия хищника, то взаимодействие хищник—жертва приведет к расходящимся колебаниям. Это вряд ли должно вызывать удивление.

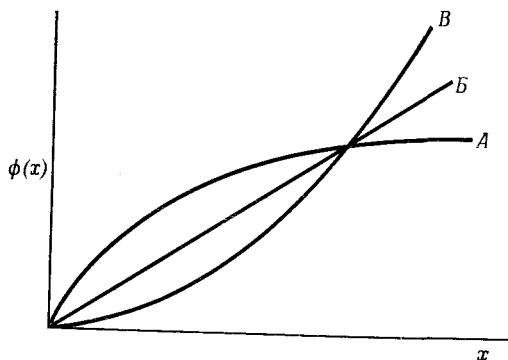


Рис. 17. Возможные типы кривой для хищника.

2. На кривой  $\dot{x} = 0$  может быть горб, даже если  $R$  непрерывно убывает с увеличением  $x$ , при условии что кривая для хищника относится к типу  $A$  (рис. 17), а не к типу  $B$  (как это принимается в уравнениях Вольтерра) или  $V$ . Как мы убедимся в следующем разделе, кривая типа  $A$  вполне вероятна.

Выводы, которые можно сделать из этого анализа непрерывно воспроизводящихся систем, вкратце сводятся к следующему:

1) взаимодействие хищник — жертва, при котором численность хищника ограничивается наличием жертвы, может приводить к регулярным колебаниям численности;

2) если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов, а не воздействием хищника, то это приводит к затуханию колебаний;

3) если численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а каким-то другим фактором, то это приводит к затуханию колебаний;

4) если имеются убежища, благодаря чему некоторое постоянное число особей жертвы оказывается недостижимым для хищников, то это приводит к затуханию колебаний;

5) амплитуда колебаний, по всей вероятности, будет возрастать, и эти колебания могут привести к вымиранию одного или обоих видов, если хищник может прокормиться при такой плотности популяции жертвы, которая гораздо ниже допустимой емкости среды, и если кривая интенсивности хищничества относится к типу  $A$  (рис. 17), а не  $B$  или  $V$ .

## Е. Функциональная реакция хищников

Анализ, проведенный в предыдущем разделе, показал, что устойчивость системы хищник—жертва может зависеть от того, что Холлинг [22] назвал «функциональной реакцией» хищников на плотность жертвы, т. е. от вида кривой  $\phi(x)$ , описывающей скорость выедания жертвы хищником в зависимости от плотности жертвы  $x$ . Холлинг разбил функциональные реакции хищника на три типа (рис. 18). По его мнению, реакции типа  $I$  необычны, если

не считать такого особого случая, как ракообразные-фильтраторы, питающиеся одноклеточными водорослями. Реакции типа *II* характерны для хищников, относящихся

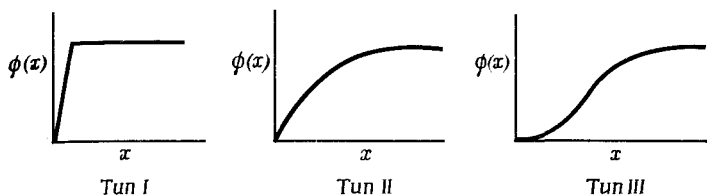


Рис. 18. Три типа функциональной реакции хищника на плотность популяции жертвы [22].

к беспозвоночным. Очевидное объяснение подобной реакции состоит в том, что на убивание и съедание каждой особи жертвы хищнику требуется некоторое время. С учетом некоторого постоянного «времени обработки», затрачиваемого на каждую пойманную особь жертвы, получаем выражение

$$\phi(x) = ax/(1 + bx), \quad (16)$$

хорошо соответствующее экспериментальным данным.

Холлинг обнаружил реакцию типа *III* у позвоночного животного — белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*), которого кормили в лаборатории куколками пилильщика (рис. 19). Важно иметь в виду, что в распоряжении хомячков всегда в избытке была и другая «жертва» — собачьи галеты. Общее потребление пищи держалось на одном уровне, но скорость выедания куколок изменялась в соответствии с кривой типа *III*. S-образная форма кривой объясняется тем, что пока куколок мало, хомячки не могут научиться их отыскивать и устанавливать их съедобность. Для того чтобы построить модель, предсказывающую этот тип реакции, Холлингу пришлось сделать четыре допущения:

- 1) хищнику свойственна генерализованная реакция на незнакомые раздражители;
- 2) частота нападений возрастает, если раздражитель

ассоциируется со съедобной жертвой, и уменьшается, если он ассоциируется с несъедобной жертвой;

3) обучение носит избирательный характер и хищник различает разные стимулы;

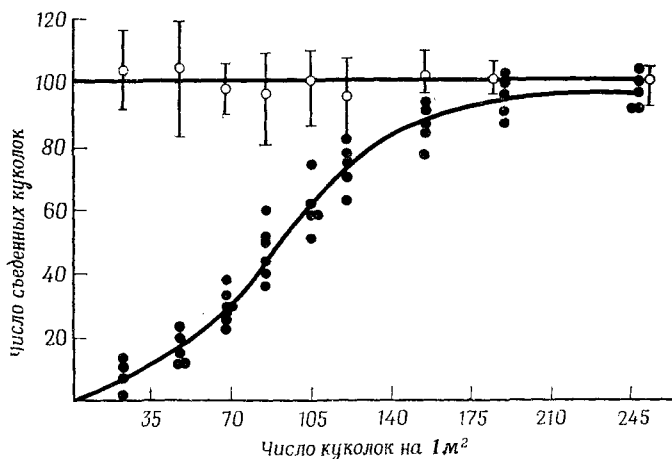


Рис. 19. Влияние плотности куколок пилильщика на число куколок, съдаемых белоногим хомячком *Peromyscus leucopus* [22].

Черные кружки — съеденные куколки; белые кружки — пошеренное поедание куколок и собачьих галет.

4) в отсутствие подкрепления выработанные связи разрушаются.

По-видимому, функциональная реакция, описываемая S-образной кривой, типична для позвоночных хищников, у которых имеется возможность выбора между различными жертвами; Холлинг приводит результаты некоторых полевых наблюдений, подтверждающие такое заключение.

Значение этих результатов для устойчивости систем хищник—жертва состоит в следующем. В довольно распространенных ситуациях, когда обнаруживаются реакции типа II, неустойчивость, подобная изображенной на рис. 14, может возникнуть в результате того, что хищник снижает численность жертвы до уровня, значительно ниже максимально допускаемого емкостью среды. Влияние



на устойчивость системы реакции типа III менее ясно. Для таких реакций необходимо наличие альтернативной жертвы, и поэтому они играют роль лишь в тех случаях, когда хищник зависит от более чем одного вида жертвы. Анализировать проблему устойчивости трехвидовых систем, состоящих из вырабатывающего определенные привычки хищника и двух видов жертвы, довольно сложно уже по одному тому, что при этом трудно выбрать правдоподобные допущения; таких систем мы здесь касаться не будем. В гл. 4 (разд. В), рассматривая систему, состоящую из теплокровного хищника и одного вида жертвы, я принимаю допущение, что хищник уничтожает жертву с постоянной интенсивностью, не зависящей от плотности жертвы, а если он не может найти достаточное количество жертвы, то погибает от голода; это допущение до некоторой степени подтверждается постоянством общего количества потребляемой пищи (рис. 19) и во всяком случае представляется разумным для теплокровного животного.

### Ж. Эксперименты с системой *Paramecium—Didinium*

Важность соотношения между равновесной плотностью  $\hat{x}$  в присутствии хищников и емкостью среды  $x_e$  хорошо иллюстрируют эксперименты Лакинбилла [50] на ресничных простейших: хищнике *Didinium*, поедающем свою жертву *Paramecium*. Некоторые результаты этих экспериментов представлены на рис. 20. Как правило, сначала наблюдается быстрый рост численности жертвы, за которым следует рост численности хищников, вылавливающих всю жертву, а затем погибающих от голода. Существование удавалось продлить, если к среде добавляли метилцеллюлозу (рис. 20, А), при этом среда становилась вязкой и оба ресничных начинали плавать медленнее. Тем не менее в системе происходили колебания численности с возрастающей амплитудой, приводившие в конце концов к вымиранию хищника. Длительного существования (рис. 20, В) удавалось добиться, если, помимо добавления целлюлозы, содержание в культуре корма для жертвы уменьшали вдвое.

Причины колебательной природы этого равновесия

нельзя понять, если не учитывать запаздывающие эффекты, которые будут рассмотрены в гл. 3. В частности, после того как *Didinium*, проголодав в течение нескольких часов, сумеет поймать жертву, рост и деление этого хищника возобновляются не сразу. Тем не менее можно по-

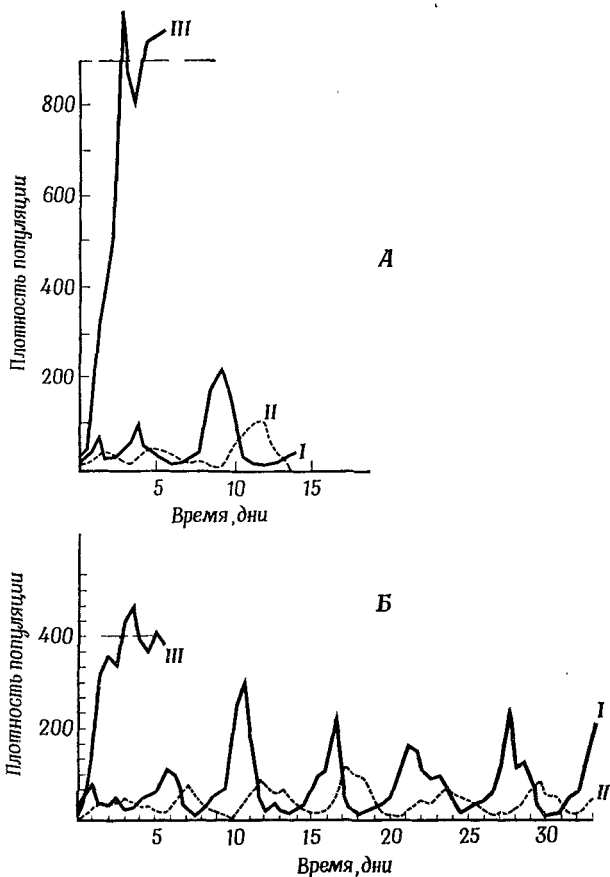


Рис. 20. Сосуществование простейших *Paramecium aurelia* (I) и *Didinium nasutum* (II) [50].

Плотность популяции оценивалась по числу клеток на 1 мл среды. А. При добавлении в среду метилцеллюлозы. Б. При добавлении в среду метилцеллюлозы и снижении вдвое концентрации корма для жертвы. Кривая III на обоих графиках — рост *P. aurelia* в изолированной культуре.

нять, почему добавление метилцеллюлозы и обеднение среды питательными веществами снижает амплитуду колебаний численности. Обсудим сначала влияние метилцеллюлозы. В уравнении (15) мы рассматриваем  $y$  не как численность *Didinium*, а как их биомассу, а  $e$  — как скорость потери биомассы одной особью в отсутствие жертвы. Добавление метилцеллюлозы повысит величину  $e$  относительно интенсивности хищничества  $\phi(x)$ .

Равновесное значение величины  $\hat{x}$  можно получить, решив уравнение  $k\phi(\hat{x}) = e$ . Возрастание величины  $e$  приведет к возрастанию величины  $\hat{x}$  и, следовательно, к уменьшению отношения  $x_e/\hat{x}$ . Точно так же уменьшение концентрации корма для жертвы вызывает уменьшение величины  $x_e$  (это подтверждено экспериментально; соответствующие уровни показаны на рис. 20) и, следовательно, уменьшение отношения  $x_e/\hat{x}$ . Как было показано в разд. Д, это приведет к стабилизации равновесия.

Обратите внимание на то, что для применения этой (а также в сущности и любой другой) математической модели нет необходимости, чтобы модель совершенно точно описывала изучаемую биологическую ситуацию. Достаточно задать вопрос о том, какого рода *изменение* в поведении модели можно вызвать с помощью определенного изменения параметров, и предсказать, что аналогичное изменение произойдет в поведении изучаемой биологической системы.

## СЕЗОНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

## А. Обратная связь с запаздыванием

Инженерам хорошо известно, что если система регулируется петлей обратной связи, в которой происходит существенная задержка, то весьма вероятно возникновение колебаний с большой амплитудой. Подобная же связь между колебаниями и регуляцией с запаздыванием наблюдается в повседневной жизни. Человек, который учится ездить на велосипеде, проходит через такую стадию, когда он все время виляет из стороны в сторону, потому что, хотя он и пытается выправить положение, маневрируя рулем, но всякий раз начинает делать это слишком поздно и к тому же не умеет вовремя остановиться. Иногда, принимая душ, мы то обжигаемся, то замерзаем, потому что между поворотом крана и тем моментом, когда вода достигает кожи, имеется задержка. В качестве более серьезного примера напомним, что экономические бумы и спады в числе прочих причин возникают в результате задержки между тем моментом, когда спрос на какой-то товар превышает предложение, и моментом, когда производитель этого товара может обеспечить производственную площадь и оборудование, необходимые для удовлетворения спроса.

Влияние запаздывания на динамику системы можно сформулировать и несколько точнее. В общем, если продолжительность задержки в петле обратной связи превышает собственное характерное время системы, то возникают колебания с большой амплитудой. Термин «характерное время» надо понимать следующим образом: если увеличение численности какого-либо вида в отсутствие регуляции подчиняется уравнению  $dx/dt = rx$ , то при этом характерное время равно  $1/r$ .

В экосистемах запаздывание регуляции бывает вызвано одной из трех причин:

1. *Время развития.* Какое-либо изменение в окружающей среде, например увеличение ресурсов, может вызвать внезапное повышение продуктивности взрослых особей. Однако соответствующее изменение численности взрослых особей произойдет лишь по прошествии некоторого времени  $T$ , равного тому времени, которое необходимо для развития из яйца взрослой особи. Если  $x$  — численность взрослых особей, то уравнение

$$dx/dt = f(x)$$

следует заменить уравнением

$$dx/dt = f(x_{t-T}),$$

где  $x_{t-T}$  — численность половозрелых особей в момент времени  $t-T$ .

2. *Дискретность сезонов размножения.* Многие виды размножаются лишь в определенное время года. Даже в таких популяциях, особи которых способны размножаться несколько лет подряд, что обычно для млекопитающих и птиц, а также по определению — для многолетних растений, наличие сезонов размножения вносит некоторое запаздывание в процессы регуляции численности. Если жизненный цикл данного вида продолжается несколько лет и его особи ежегодно производят относительно небольшое число детенышей, то запаздывание на один год, обусловленное дискретностью сезонов размножения, нельзя считать долгим по сравнению с характерным временем динамики этого вида, и, таким образом, любые колебания, вызванные запаздыванием, будут затухающими. Если же взрослые особи, размножающиеся в данном году, редко или никогда не доживают до того, чтобы размножаться в следующем году, как, например, у однолетних растений, у многих насекомых, у некоторых мелких млекопитающих и птиц, то это оказывает существенное влияние на динамику их численности. Таким образом, уравнение

$$dx/dt = f(x)$$

следует заменить уравнением

$$x_{n+1} = \phi(x_n),$$

где  $x_n$  — численность популяции в году  $n$ . Очень часто, несмотря на то что для дифференциального уравнения существует положение устойчивого равновесия, соответствующее конечно-разностное уравнение приводит к расходящимся колебаниям.

*3. Запаздывающее действие факторов, ограничивающих численность.* Даже если данный вид мгновенно реагирует на все непосредственно воздействующие на него условия, его численность тем не менее может колебаться при наличии запаздывания в действии ограничивающих эту численность факторов. Это обычно наблюдается в тех случаях, когда самым ограничивающим фактором также является какой-то вид животного или растения, для которого характерно запаздывание реакции, обусловленное длительным временем индивидуального развития или дискретностью сезонов размножения. Причем неважно, какую роль выполняет ограничивающий численность вид: он может быть и хищником, и источником питания.

В этой главе мы рассмотрим все три типа запаздывания.

Среди экологов первым обратил внимание на важную роль запаздываний для динамики экосистем Хатчинсон [25]. Он рассмотрел уравнение

$$dx/dt = x(a - bx_{t-T}). \quad (17)$$

Это уравнение основано на следующих соображениях: по мере увеличения плотности какого-либо вида доступные ему ресурсы сокращаются; эта ситуация описывается логистическим уравнением (7). Однако в реальной экосистеме ресурсы способны к самовозобновлению; поэтому действительный уровень ресурсов, доступных в любой момент времени, будет зависеть от плотности регулируемого вида в некий момент времени  $t-T$  в прошлом, где  $T$  — «время развития» вида, служащего ресурсом. Таким образом, обычное (без запаздывания) логистическое уравнение следует заменить уравнением (17). Если  $T$  велико относительно  $1/a$ , то уравнение (17) приводит к расходящимся колебаниям, хотя логистическое уравнение с  $T = 0$  всегда дает устойчивое неколебательное равновесие.

В этой главе, однако, мы сначала рассмотрим колебания, обусловленные регуляцией с запаздыванием в простой системе, для которой имеются как математическая, так и биологическая модели.

### Б. Запаздывания, обусловленные временем развития

Никольсон [61] показал, что численность лабораторной популяции зеленой падальной мухи *Lucilia cuprina*, которую постоянно обеспечивают кормом, тем не менее подвержена колебаниям с большой амплитудой и постоянным периодом. На рис. 21 изображены колебания численности взрослых мух и личинок в популяционном ящике; личинок снабжали кормом в неограниченном количестве, а взрослым особям ежедневно давали одинаковое, но ограниченное количество корма. Построение простой математической модели этого эксперимента дало интересные результаты.

Пусть  $X$  — численность взрослых особей *Lucilia* в момент времени  $t$ , а  $w\Delta t$  — корм, выдаваемый этим особям за время  $\Delta t$ , где величина  $w$  постоянная. В интервале  $\Delta t$  количество корма, приходящееся на одну особь, равно  $w\Delta t/X$ . Допустим, что для поддержания жизни каждой взрослой особи необходимо, чтобы корм поступал с некоторой постоянной скоростью, которую мы обозначим че-

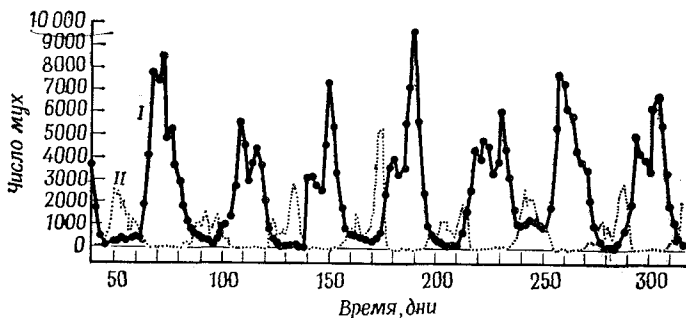


Рис. 21. Численность мух *Lucilia* в популяционном ящике [61]. Личинки получали неограниченное количество корма, а взрослые особи получали только по 0.5 г печени в день. I — число взрослых особей; II — число яиц, откладываемых за один день.

рез  $m$ . Если предположить, что половозрелые самки, превращают избыток корма в яйца с некоторой постоянной эффективностью, то число отложенных яиц, приходящееся на одну самку, составит  $k(w/X - m)\Delta t$ , а общее число яиц, отложенных в популяции (при условии, что число самцов и самок одинаково), будет описываться выражением

$$\frac{1}{2} kX \left( \frac{w}{X} - m \right) \Delta t = \frac{1}{2} k(w - mX) \Delta t.$$

Обратите внимание, что если пренебречь величиной  $m$ , т. е. количеством пищи, необходимым для поддержания жизни, то общая интенсивность откладки яиц окажется независимой от численности популяции  $X$ .

Допустим теперь, что смертность взрослых особей составляет некоторую постоянную величину  $C$ ; при этом мы не учитываем старения, а также возможности повышения смертности взрослых особей при увеличении численности  $X$  и сокращении количества корма на одну взрослую особь. Тогда число взрослых особей, погибающих за единицу времени, будет равно  $CX\Delta t$ .

Допустим, наконец, существование некоторой постоянной вероятности ( $s$ ) того, что каждое данное яйцо выживет и из него получится взрослая особь; при наличии неограниченного количества корма для личинок такое допущение вполне оправдано.

Тогда, если  $\tau$  — время, необходимое для того, чтобы из яйца развилась взрослая особь, то

$$\Delta X = -CX\Delta t + \frac{1}{2} ks(w - mX_{t-\tau}) \Delta t,$$

или

$$dX/dt = \frac{1}{2} ksw - CX - \frac{1}{2} mksX_{t-\tau}. \quad (18)$$

Пусть  $\hat{X}$  — равновесная плотность  $X$ ; иными словами, если  $X$  в течение некоторого периода времени  $\tau$  имеет величину  $\hat{X}$ , то она впоследствии не изменится. Тогда.

$$\hat{X} = \frac{1}{2} ksw \left/ \left( C + \frac{1}{2} mks \right) \right.$$



Пусть  $X = \hat{X}(1 + x)$ ; тогда

$$\hat{X}dx/dt = \frac{1}{2}ksw - C\hat{X}(1 + x) - \frac{1}{2}mks\hat{X}(1 + x_{t-}),$$

или

$$dx/dt = -Cx - \frac{1}{2}mksx_{t-}. \quad (19)$$

Ясно, что если  $m = 0$ , то  $dx/dt = -Cx$ , следовательно, любое отклонение от равновесия экспоненциально затухает.

В уравнении (19)  $C$  и  $m$  обозначают соответственно смертность и количество корма, необходимое для поддержания жизни одной особи, например, в течение одного дня. Это уравнение можно переписать, приняв за единицу времени время развития  $\tau$ :

$$dx/dt = -C\tau x - \frac{1}{2}mks\tau x_{t-1}, \quad (20)$$

где  $\tau$  — время развития в днях;  $C$  — смертность за один день;  $\frac{1}{2}mks$  — количество корма, необходимое для поддержания жизни одной мухи в течение одного дня, измеренное в «яйцах, не отложенных выжившими самками».

Если ввести обозначения  $C\tau = a$  и  $\frac{1}{2}mks\tau = b$ , то уравнение примет вид

$$dx/dt = -ax - bx_{t-1}, \quad (21)$$

где  $a$  и  $b$  — положительные постоянные. Это уравнение аналитически исследуется в приложении, помещенном в конце главы. Характер решения как функция параметров  $a$  и  $b$  показан на рис. 22. Поскольку величины  $a$  и  $b$  непременно положительны, нас интересует только положительный квадрант. Увеличение запаздывания  $\tau$  влечет за собой пропорциональное увеличение  $a$  и  $b$ , так что оно эквивалентно удалению от начала координат, как видно на рисунке. Таким образом, при увеличении  $\tau$  поведение системы изменяется, переходя от экспоненциального затухания возмущений к затухающим колебаниям, а затем (если только отношение  $m/C$  не слишком мало) — к рас-

ходящимся колебаниям. Отсюда следует, что для расходящихся колебаний необходимо:

1) потребление значительного количества пищи для поддержания жизни каждой особи, с тем чтобы по мере

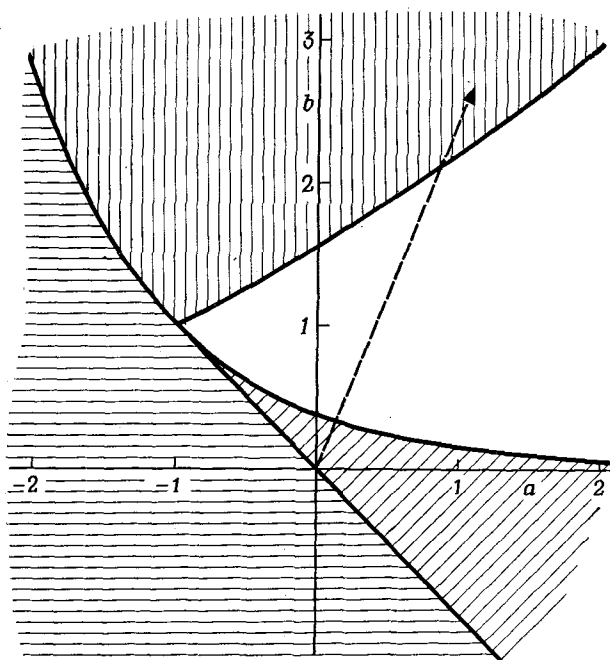


Рис. 22. Границы устойчивости для уравнения  $dx/dt = -ax - bx_{t-1}$ . Горизонтальная штриховка — экспоненциальное удаление от равновесия; косая штриховка — экспоненциальное приближение к равновесию; незаштрихованная область — затухающие колебания; вертикальная штриховка — расходящиеся колебания.

увеличения численности взрослых особей общая интенсивность откладки яиц снижалась;

2) запаздывание, связанное с развитием от яйца до взрослой особи.

Обратите внимание, что неустойчивость возникает только в том случае, если  $a = C\tau > \pi/2$  или, грубо го-

вора, если  $\tau > 1/C$ . Это служит иллюстрацией обобщения, сделанного на стр. 52, согласно которому неустойчивости возникают тогда, когда время запаздывания в петле обратной связи больше, чем характерное время системы.

Никольсон наблюдал незатухающие колебания и в экспериментах, в которых взрослые особи получали неограниченное количество корма, а личинки — ограниченное. Анализ этого примера, произведенный аналогичным образом, показывает, что колебания происходят в том случае, когда увеличение числа яиц, откладываемых при каком-то определенном количестве корма, сверх некоторого оптимального уровня сопровождается снижением числа получающихся из этих яиц взрослых особей. Никольсон показал, что так и обстоит дело в действительности. Когда откладывается слишком много яиц, корм расходуется понапрасну, потому что его съедают личинки, которые погибнут до окукливания; этот напрасно расходуемый корм выполняет ту же роль, что и корм  $m$ , расходуемый на питание взрослых особей в первом опыте.

На основании этих наблюдений Никольсон предлагает различать два типа конкуренции за ресурсы, количество которых ограничено:

1. «Уравниловка» типа наблюдаемой у *Lucilia*, когда каждая особь получает какую-то долю данного ресурса; при этом, если особей больше, чем может быть обеспечено наличным количеством этого ресурса, то большая часть его пропадает зря и число особей, могущих выжить на данном количестве ресурса, уменьшается иногда до нуля.

2. «Состязание», в результате которого некоторые особи получают достаточное количество ресурса с тем, чтобы выжить и оставить потомство, а другие не получают ничего. Подобный эффект возможен при иерархической структуре популяции и при территориальном поведении.

Предшествующий анализ подтверждает точку зрения Никольсона о том, что «уравниловка» приводит к колебаниям численности, а состязание — к устойчивому равновесию.

## В. Матричное представление роста популяции при зависящих от возраста рождаемости и смертности

Популяция может естественным образом распадаться на ряд дискретных возрастных классов; так обстоит дело, например, у видов с одним сезоном размножения в год. Даже если в популяции нельзя обнаружить четко выраженного деления на возрастные классы, удобно произвести такое разделение произвольно; демографические и статистические расчеты для человека обычно начинают с разделения популяции на годовые классы. В таких случаях удобно воспользоваться матричным представлением данных, предложенным Лесли [40, 41]. В момент времени  $t = 0$  популяцию можно представить в виде вектора-столбца

$$\begin{bmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ \vdots \\ n_{m0} \end{bmatrix}.$$

Таким образом,  $n_{i0}$  — число самок  $i$ -го возраста в момент 0. Тогда структура популяции в момент времени  $t = 1$  задается уравнением

$$\begin{bmatrix} n_{01} \\ n_{11} \\ n_{21} \\ \vdots \\ n_{m1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_{m-1} & F_m \\ P_0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ \vdots \\ n_{m0} \end{bmatrix}. \quad (2.1)$$

В этом уравнении  $F_0, F_1, \dots, F_m$  — плодовитость самок разного возраста; таким образом,  $F_i$  — это число особей женского пола, рожденных самкой  $i$ -го возраста, которые доживут до следующего временного интервала и примут участие в создании числа  $n_{01}$ . Сходным образом  $P_i$  — это вероятность того, что данная самка  $i$ -го возраста доживет до возраста  $i + 1$ , так что

$$n_{i+1,1} = P_i n_{i0}.$$

Эта матричная система удобна как для практических вычислений, так и для аналитических исследований. Мы не будем здесь рассматривать ее более подробно, поскольку это уже сделано в книгах Пиелу [63] и Уильямсона [83].

## Приложение

Форма и устойчивость решений уравнения

$$\dot{x}(t) = ax(t) + bx(t-1),$$

где  $a$  и  $b$  — действительные постоянные, а  $x(t) = 0$  для  $t < 0$  и  $x(0) = 1$ .

Применив к обеим частям рассматриваемого уравнения преобразование Лапласа, получаем

$$sX - 1 = aX + be^{-s}X.$$

Отсюда следует, что его решение при заданных начальных условиях имеет вид

$$x(t) = \frac{1}{2\pi i} \int_{c-i\infty}^{c+i\infty} \frac{e^{st}}{s - a - be^{-s}} ds. \quad (1^*)$$

Сингулярности подынтегрального выражения — это точки, где  $s - a - be^{-s}$  обращается в нуль; поэтому решение равно сумме вычетов подынтегрального выражения в этих полюсах. Чтобы найти эти нули, положим  $s = \alpha + i\beta$ , где  $\alpha$  и  $\beta$  действительны; отсюда получаем

$$\alpha + i\beta = a + be^{-(\alpha+i\beta)}$$

и, приравнивая отдельно действительные и мнимые части, получаем систему двух алгебраических уравнений

$$\alpha = a + be^{-\alpha} \cos \beta, \quad (2^*)$$

$$\beta = -be^{-\alpha} \sin \beta. \quad (3^*)$$

Из уравнения (3\*) следует, что  $\beta = 0$ , и тогда уравнение (2\*) примет вид

$$\alpha = a + be^{-\alpha}. \quad (4^*)$$

При  $b \geq 0$  это уравнение имеет только один действительный корень, который положителен, если  $a + b > 0$ , а в противном случае отрицателен.

При  $b < 0$  уравнение (4\*) может иметь либо два действительных корня, либо не иметь ни одного. Для того чтобы уравнение (4\*) имело кратный корень,  $be^{-a}$  должно быть равно  $-1$ ; в этом случае  $\alpha = a - 1$  и, следовательно,

$$1 = -be^{1-a}. \quad (5^*)$$

Поэтому при  $b < 0$  уравнение (4\*) имеет два действительных корня, если  $b > -e^{a-1}$ . Для того чтобы оба эти корня были отрицательными, необходимо, чтобы  $a + b < 0$  и  $a < 1$ ; в других случаях один из корней положителен. Если  $b < -e^{a-1}$ , то уравнение не имеет действительных корней.

Если  $\alpha_0$  — действительный корень уравнения (4\*), то вклад в величину  $x(t)$  от соответствующего вычета имеет

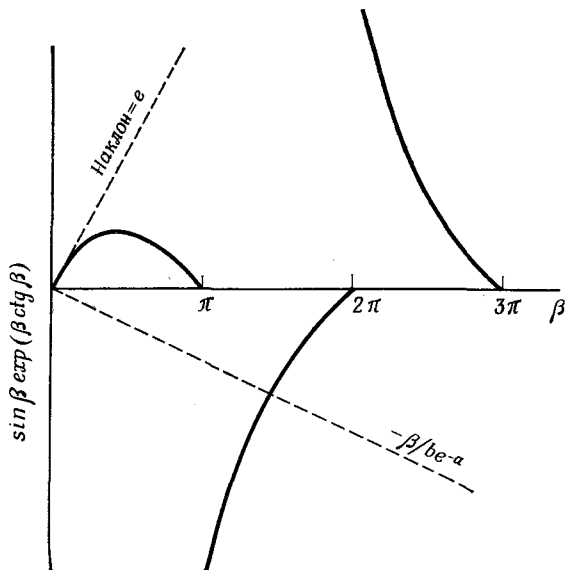


Рис. 23. График  $\sin \beta \exp(\beta \operatorname{ctg} \beta)$  как функции  $\beta$   
 Решения уравнения  $\beta = -b \exp(-a) \sin \beta \exp(\beta \operatorname{ctg} \beta)$  представляются собой пересечения этого графика с графиком для  $-\beta/b \exp(-a)$ .

вид  $A_0 \exp(\alpha_0 t)$ . Следовательно, экспоненциальное удаление от равенства будет происходить в тех случаях, когда  $a + b > 0$  или  $a > 1$  и  $b > -e^{a-1}$ .

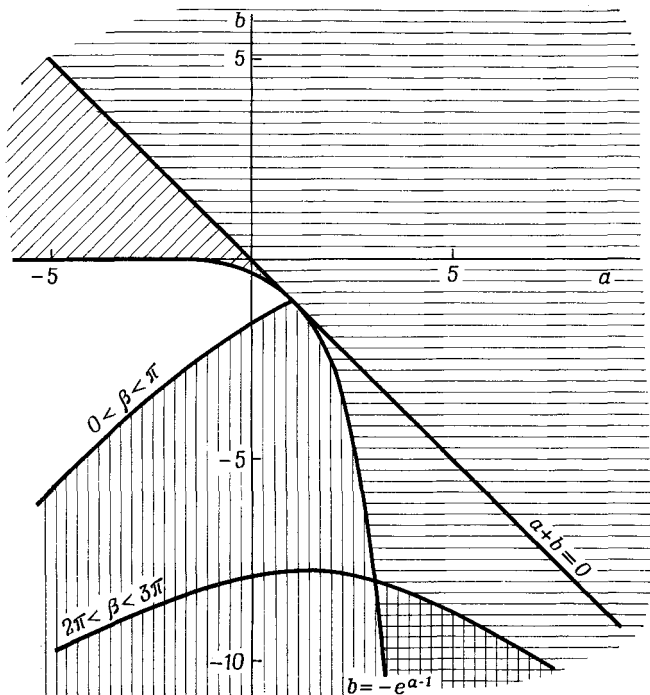


Рис. 24. Границы устойчивости для уравнения  $\dot{x}(t) = ax(t) + bx(t-1)$ .

Горизонтальная штриховка — экспоненциальное удаление от равновесия; косая штриховка — экспоненциальное приближение к равновесию; незаштрихованная область — затухающие колебания; вертикальная штриховка — расходящиеся колебания.

Рассмотрим теперь случай, когда  $\beta \neq 0$ . Исключение  $be^{-a}$  из уравнений (2\*) и (3\*), дает

$$a = a - \beta \operatorname{ctg} \beta; \quad (6^*)$$

подставив это выражение в уравнение (3\*), получим равенство

$$\beta = -be^{-a} \sin \beta \exp(\beta \operatorname{ctg} \beta), \quad (7^*)$$

представляющее собой уравнение относительно  $\beta$ . Если  $\beta$  удовлетворяет уравнению (7\*), то ему удовлетворяет и  $-\beta$ ; поэтому без ограничения общности можно считать, что  $\beta > 0$ . Определив  $\beta$ , находим из уравнения (6\*) значение  $\alpha$ ; вклад в величину  $x(t)$ , вносимый полюсами  $\alpha \pm i\beta$ , имеет вид  $e^{\alpha t} (A \cos \beta t + B \sin \beta t)$ , и каждой паре полюсов вида  $\alpha \pm i\beta$  отвечает указанный выше вклад.

Решения уравнения (7\*) могут быть найдены как пересечения графиков  $x = \sin \beta \exp(\beta \operatorname{ctg} \beta)$  и  $x = -\beta/b e^{-a}$ . На рис. 23 видно, что при  $b > 0$  эти решения лежат в областях, отвечающих значениям  $\beta$  между  $\pi$  и  $2\pi$ ,  $3\pi$  и  $4\pi$  и т. д. При  $b < 0$  решения лежат в областях между  $2\pi$  и  $3\pi$ ,  $4\pi$  и  $5\pi$  и т. д., и, наконец, если  $b < -e^{a-1}$ , то имеется также решение в области между 0 и  $\pi$ .

Границы устойчивости образуют кривые  $\alpha = 0$  в плоскости  $a, b$ , причем для всех нулей выражения  $s - a - be^{-s}$  имеет место устойчивость, если  $\alpha < 0$ , и неустойчивость — в противоположном случае. Границы устойчивости для колебательных решений ( $\beta \neq 0$ ) задаются в параметрической форме выражениями

$$a = \beta \operatorname{ctg} \beta, \quad b = -\frac{\beta}{\sin \beta}, \quad \beta > 0.$$

Границы устойчивости показаны на рис. 24.



СИСТЕМЫ ХИЩНИК—ЖЕРТВА С УЧЕТОМ  
ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ

## А. Уравнения хищник—жертва с запаздыванием

*I. Неперекрывающиеся поколения.* Рассмотрим сначала случай, когда последовательные поколения не перекрываются ни у хищника, ни у жертвы. Если  $X_n$  и  $Y_n$  — плотности популяций соответственно жертвы и хищника в  $n$ -м году, то тогда

$$\left. \begin{aligned} X_{n+1} &= RX_n \\ Y_{n+1} &= rY_n \end{aligned} \right\}, \quad (23)$$

где  $R$  и  $r$ , вообще говоря, функции переменных  $X_n$  и  $Y_n$ . Рассмотрим сначала случай, когда численность хищника ограничивается только жертвой, а численность жертвы — только хищником. Рассмотрим, например, уравнения

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= aX_n - CX_nY_n, \\ Y_{n+1} &= -eY_n + C'X_nY_n. \end{aligned}$$

Эти уравнения соответствуют (применительно к дискретным поколениям) уравнениям Вольтерра без самоограничивающего воздействия. Однако вместо того, чтобы решать их для этого частного случая, рассмотрим общий случай

$$\left. \begin{aligned} X_{n+1} &= X_n \cdot G(Y_n), \\ Y_{n+1} &= Y_n \cdot H(X_n), \end{aligned} \right\} \quad (24)$$

где  $G$  и  $H$  могут быть любыми дифференцируемыми функциями.

Равновесные значения для  $\hat{X}$  и  $\hat{Y}$  можно найти из уравнений

$$G(\hat{Y}) = 1; \quad H(\hat{X}) = 1.$$

Пусть  $X_n = \hat{X}(1 + x_n)$ ;  $Y_n = \hat{Y}(1 + y_n)$ . Тогда для небольших отклонений от равновесия

$$\left. \begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + \hat{Y} \left[ \frac{\partial G(Y)}{\partial Y} \right] y_n, \\ y_{n+1} &= y_n + \hat{X} \left[ \frac{\partial H(X)}{\partial X} \right] x_n, \end{aligned} \right\} \quad (25)$$

где частные производные вычисляются при  $Y = \hat{Y}$ ,  $X = \hat{X}$ . Пусть

$$\hat{Y} [\partial G(Y)/\partial Y] = g \quad \text{и} \quad \hat{X} [\partial H(X)/\partial X] = h.$$

Тогда, исключая  $y_n$  из уравнений (25), получаем

$$x_{n+2} - 2x_{n+1} + (1 - gh)x_n = 0. \quad (26)$$

Это уравнение имеет решение

$$x_n = A\lambda_1^n + B\lambda_2^n, \quad (27)$$

где  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  — решения характеристического уравнения  $\lambda^2 - 2\lambda + (1 - gh) = 0$ , т. е.

$$\lambda_1 = 1 + \sqrt{gh}; \quad \lambda_2 = 1 - \sqrt{gh}. \quad (28)$$

Поскольку эти уравнения описывают взаимодействия в системе хищник—жертва, величина  $h$  положительна, а  $g$  — отрицательна; отсюда произведение  $gh$  также отрицательно, и, следовательно, уравнение (27) описывает расходящиеся колебания. А это значит, что система хищник—жертва, в которой численность каждого из видов ограничивается только другим видом, причем для обоих видов характерны дискретные сезоны размножения, всегда неустойчива, независимо от функциональной формы взаимодействия. Этот вывод прямо противоположен тому, который был получен для системы с непрерывным размножением, где наблюдаются консервативные колебания (стр. 36).

На практике устойчивость или колебательный характер системы хищник—жертва зависит от того, какой из факторов является доминирующим: демпфирование, создаваемое самоограничивающим воздействием жертвы или

хищника, или запаздывание, обусловленное дискретностью сезонов размножения или временем развития.

II. Запаздывания, обусловленные временем развития. Вангерски и Каннингэм [78] рассмотрели уравнения

$$\left. \begin{aligned} dx/dt &= ax - cxy - bx^2, \\ dy/dt &= -ey + c'x_{t-\tau}y_{t-\tau} \end{aligned} \right\} \quad (29)$$

Эти уравнения аналогичны уравнениям (8) с той разницей, что в данном случае предполагается существование временного интервала  $\tau$  между тем моментом, когда убита одна особь жертвы, и тем моментом, когда происходит соответствующее увеличение численности взрослых хищников. Эти уравнения изучались численными методами. Как и следовало ожидать, при  $b = 0$  (в отсутствие самоограничивающего воздействия) имеют место колебательные режимы с широкой амплитудой. Если  $b$  не равно нулю, то поведение системы зависит от относительных величин  $b$  (демпфирование) и  $\tau$  (потеря устойчивости).

Более разнообразные численные исследования системы хищник—жертва с различными типами запаздывания проводил Кесуэлл [9].

## Б. Модели взаимоотношений паразитоид—хозяин

Одна из первых моделей системы с дискретными поколениями — это модель, описывающая взаимоотношения паразитоидного насекомого и его хозяина [62]. Паразитоидом называют такого паразита, взрослые особи которого ведут свободный образ жизни (например, ихневмониды или хальциды), но откладывают яйца в личинок вида-хозяина. Никольсон и Бейли [62] разобрали случай, когда в каждую личинку откладывается только по одному яйцу или же, если откладывается несколько яиц, то выживает лишь одно.

Приняв плотность популяции половозрелых самок паразитоида равной  $Y$ , мы хотим найти величину  $p(Y)$  — вероятность того, что одна определенная личинка хозяина избежит заражения. Предполагается, что каждая самка паразитоида обследует некую площадь  $ka$  ( $k \geq 1$ ) и находит некоторую долю  $1/k$  хозяев; это равноценно до-

пушению, что она обследует некую «эффективную площадь»  $a$ , на которой обнаруживает всех особей хозяина. На некотором участке  $A$ , где  $A \gg a$ , имеется  $AY$  самок паразитоида. Вероятность нахождения данной личинки-хозяина данной самкой паразитоида равна  $a/A$ , а вероятность того, что она избежит обнаружения данным паразитоидом, составляет  $1 - a/A$ . При условии, что паразитоиды ищут личинок независимо друг от друга (т. е. территориальное поведение отсутствует и всех личинок-хозяев находить одинаково легко), мы получим

$$p(Y) = (1 - a/A)^{AY} = e^{-aY}. \quad (30)$$

Если число самок вида-хозяина равно  $X$ , а число приходящихся на одну самку яиц, которые достигают стадии куколки, равно в среднем  $2R$ , то после заражения плотность незараженных куколок составит  $2RXe^{-aY}$ , а плотность зараженных —  $2RX(1 - e^{-aY})$ .

Допустив некую постоянную вероятность  $S$  того, что куколка (зараженная или незараженная) перезимует и превратится во взрослую особь (хозяина или паразита), а также что соотношение полов у обоих видов равно 1, получим

$$\left. \begin{aligned} Y_{n+1} &= RSX_n [1 - \exp(-aY_n)], \\ X_{n+1} &= RSX_n \exp(-aY_n). \end{aligned} \right\} \quad (31)$$

Равновесные значения для  $Y$  и  $X$  равны

$$Y_E = \frac{1}{a} \ln RS; \quad X_E = \frac{\ln RS}{a(RS - 1)}.$$

Рассмотрев небольшие отклонения от этого равновесия, можно показать, что оно неустойчиво и относится к колебательному типу, при условии что  $RS > 1$ , т. е. в случае, если численность вида-хозяина в отсутствие паразита возрастает.

Хотя взаимоотношения хозяин—паразитоид могут приводить к колебаниям с большой амплитудой, такой результат не является неизбежным или даже обычным. В частности, было показано [19, 20], что обследуемая площадь  $a$  не всегда постоянна, как предполагали Никольсон и Бейли, но может уменьшаться при увеличении плот-

ности популяции паразитоида. Если это так, то система может стабилизироваться. Таким образом, исходя из уравнения (30), получаем для эффективной обследуемой площади следующее выражение:

$$a = - \frac{1}{Y} \ln p(Y). \quad (32)$$

Хасселл измерял долю  $1 - p(Y)$  особей огневки *Ephesia cantella*, зараженных ихневмонидой *Nemeritis canescens*, в популяционном ящике. Вычислив эффективную обследуемую площадь по уравнению (32), он установил, что эта площадь непостоянна, но описывается соотношением

$$\ln a = \ln a_0 - m \ln Y. \quad (33)$$

Из уравнений (32) и (33) следует, что

$$p(Y) = \exp(-a_0 Y^{1-m}).$$

Если модифицировать соответствующим образом уравнения (31) и затем вновь рассмотреть небольшие отклонения от равновесия, мы обнаружим, что устойчивость зависит от величины

$$c = \frac{(1-m)RS \ln RS}{RS-1}. \quad (34)$$

Если  $c > 1$ , то система будет подвержена расходящимся колебаниям, а если  $c < 1$ , то колебания будут затухающими.

Если  $m = 0$  (т. е. паразитоиды не взаимодействуют между собой и обследуемая площадь постоянна), то легко показать, что  $c > 1$  и, следовательно, как указывалось выше, система неустойчива. Критические значения  $m$  зависят от  $RS$  следующим образом:

$RS$	$1 + \Delta$	2	4	8	16
Критическое значение $m$	0	0,28	0,53	0,58	0,66

Если  $m$  превышает критическое значение, то колебания будут затухающими. Измеренные в лаборатории значения  $m$  варьировали от 0,4 до 0,8, что с очевидностью свидетельствует о важности этого эффекта.

По-видимому,  $a$  является убывающей функцией  $Y$  по той причине, что при столкновении между самками паразитоида место поисков хозяина может измениться или

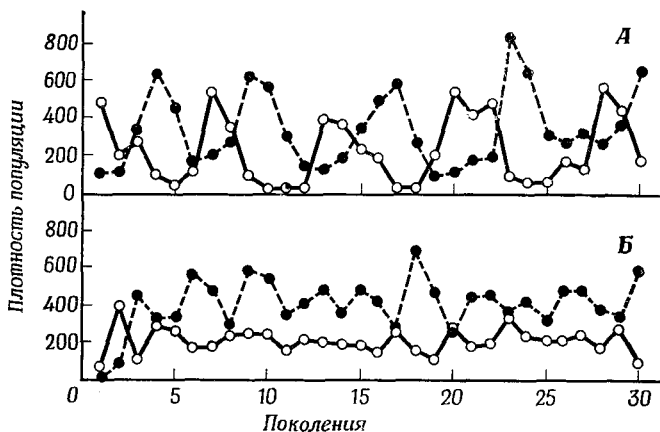


Рис. 25. Колебания численности популяций хозяина и паразита в лабораторных условиях [76].

В обоих случаях видом-хозяином служил соевый долгоносик *Callosobruchus chinensis*. А. Паразитоид — наездник *Heterospilus prosopidis*, создающий колебания плотности с большой амплитудой. Б. Паразитоид — другое перепончатокрылое, *Neocatolaccus tatezophagus*, создающее колебания плотности с малой амплитудой. Черные кружки — плотность популяции хозяина; белые кружки — плотность популяции жертвы.

же поиски на время прекращаются вовсе; в результате время, затрачиваемое непосредственно на поиски, с увеличением плотности популяции паразитоида сокращается. Неясно только, почему мы должны ожидать зависимости, в точности соответствующей уравнению (33).

Модель Хасселла может помочь объяснить результаты экспериментов, проведенных Ютидой [76] с наездниками, паразитирующими на соевом долгоносике *Callosobruchus chinensis* (рис. 25). Ему удалось выращивать долгоносиков в популяционном ящике вместе с наездниками на протяжении 100 поколений. Численность популяций обоих видов испытывала колебания с широкой амплитудой, однако ни один из них не вымер. Еще более неожиданными оказались результаты другого эксперимента Ютиды (выт

ращивание в популяционном ящике долгоносиков с двумя видами паразитирующих на них наездников на протяжении 70 поколений). Модель Никольсона—Бейли не предсказывает сосуществования двух паразитоидов с одним видом-хозяином, однако такое сосуществование укладывается в модель Хасселла—Варли, если допустить, что внутривидовое взаимодействие между паразитоидами, занятыми поисками хозяина, сильнее, чем межвидовое. Возникает естественный вопрос: какое селективное преимущество может давать такое внутривидовое взаимодействие? Единственное возможное объяснение состоит в том, что паразит, не пытающийся удалиться с участка, на котором ведут поиски многие другие особи его вида, рискует отложить яйца в личинку, которая уже заражена.

## В. Теплокровные хищники

Особые трудности возникают, когда мы пытаемся понять саму возможность устойчивого сосуществования между теплокровным хищником и его жертвой. Обычно сезоны размножения и у хищника, и у жертвы дискретны; это влечет за собой запаздывания, которые, по всей вероятности, приводят к колебаниям численности, особенно в тех случаях, когда общая продолжительность жизни одного или обоих видов невелика. В отличие от систем хозяин — паразитоид, наблюдаемых у насекомых, теплокровные хищники особенно интенсивно уничтожают жертву в периоды между сезонами размножения, когда пополнение популяции жертвы не может уравновесить потери; это также способствует созданию неустойчивости. Мэйнард Смит и Слаткин [59] изучали на модельной системе некоторые факторы, способные стабилизировать систему теплокровный хищник—жертва; ниже приводится краткое описание этой модели.

*1. Вид-жертва.* Рассмотрим вид-жертву, особи которой рождаются летом, переживают зиму, доживают до следующего лета, производят потомство, а затем умирают. Такой жизненный цикл примерно соответствует циклу, наблюдаемому у многих мелких грызунов. В  $n$ -й сезон популяция, состоящая в начале сезона из  $x_n$  взрослых

особей, производит  $X_n$  молодых особей, которые составляют популяцию в конце сезона. Тогда

$$X_n = R x_n,$$

и в отсутствие смертности

$$x_{n+1} = X_n.$$

Для простоты смертность от любых других причин, кроме хищничества, во внимание не принимается.

Скорость размножения  $R$  принята равной

$$R = \frac{R_0}{1 + (R_0 - 1) (x_n / x_e)^c}.$$

Это означает, что максимальная скорость увеличения численности жертвы равна  $R_0$ ;  $x_e$  — равновесная плотность жертвы в отсутствие хищничества. Характер равновесия в этом случае зависит от значения постоянной  $c$ . Так, если  $F = c(R_0 - 1) / R_0$ , то можно показать, что при небольших отклонениях от равновесия:

при  $F < 1$  колебаний не наблюдается;

при  $1 < F < 2$  происходят затухающие колебания;

при  $2 < F$  происходят расходящиеся колебания.

Амплитуда колебаний, предсказываемых для  $F > 2$ , не возрастает до бесконечности, но стабилизируется на некотором предельном цикле.

*II. Вид-хищник.* Мы исходили из допущения, что численность хищника ограничивается только наличием жертвы; этот ограничивающий фактор действует в промежутке между данным сезоном размножения и следующим, т. е. в течение зимы.

Если в начале  $n$ -го сезона размножения число взрослых хищников равно  $y_n$  и если  $Y_n$  и  $Z_n$  — численности соответственно взрослых и молодых хищников к концу этого сезона, то

$$Y_n = y_n,$$

$$Z_n = r_0 y_n,$$

где  $r_0$  — скорость размножения хищника — принята пос-



тоянной. Соотношение молодых и взрослых особей хищника, переживающих зиму, зависит от численности жертвы (характер этой зависимости рассматривается в следующем пункте). Предполагается, что к концу зимы некоторая постоянная доля  $M$  выживших взрослых хищников вымирает, а выжившие молодые хищники достигают половозрелости, так что

$$y_{n+1} = (1 - M)f(Y_n) + \phi(Z_n),$$

где  $f(Y_n)$  и  $\phi(Z_n)$  — взрослые и молодые хищники, пережившие зиму.

*III. Взаимодействие между хищниками и жертвой.* Зима разделена на ряд временных интервалов, число которых равно  $W$ . В течение каждого такого интервала каждый хищник должен найти и съесть одну особь жертвы. Если хищнику не удалось найти жертву, он гибнет; если же поиски оказались успешными, то он прекращает охоту до начала следующего интервала.

Обозначив через  $X_t$ ,  $Y_t$  и  $Z_t$  численности жертвы, взрослых хищников и молодых хищников в начале данного интервала, мы должны найти выражения для  $X_{t+1}$ ,  $Y_{t+1}$  и  $Z_{t+1}$  — их численностей в начале следующего интервала. Процесс поиска, выраженный в точном соответствии с моделью Никольсона—Бейли для взаимоотношений хозяин—паразитoid, приводит к уравнениям

$$\left. \begin{aligned} Y_{t+1} &= Y_t [1 - \exp(-\alpha X_t)], \\ Z_{t+1} &= Z_t [1 - \exp(-\beta X_t)], \\ X_{t+1} &= X_t - Y_{t+1} - Z_{t+1}, \end{aligned} \right\} \quad (35)$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  — эффективные обследуемые площади соответственно взрослых и молодых особей. Численности жертвы и хищника к концу зимы можно получить путем  $W$ -кратной итерации этих уравнений.

Наконец, необходимо учесть число особей жертвы, поедаемых в течение сезона размножения. Предполагается, что это число равно  $S(Y_n + Z_n)$ , где  $S$  — число особей жертвы, необходимое одному хищнику для того, чтобы поддерживать свое существование в течение лета или произвести на свет одного потомка.

IV. *Поведение модели.* При построении модели не ставилось задачи точно отразить поведение определенного хищника и его жертвы. Модель была упрощена настолько, насколько это допускали цели ее создания — исследо-

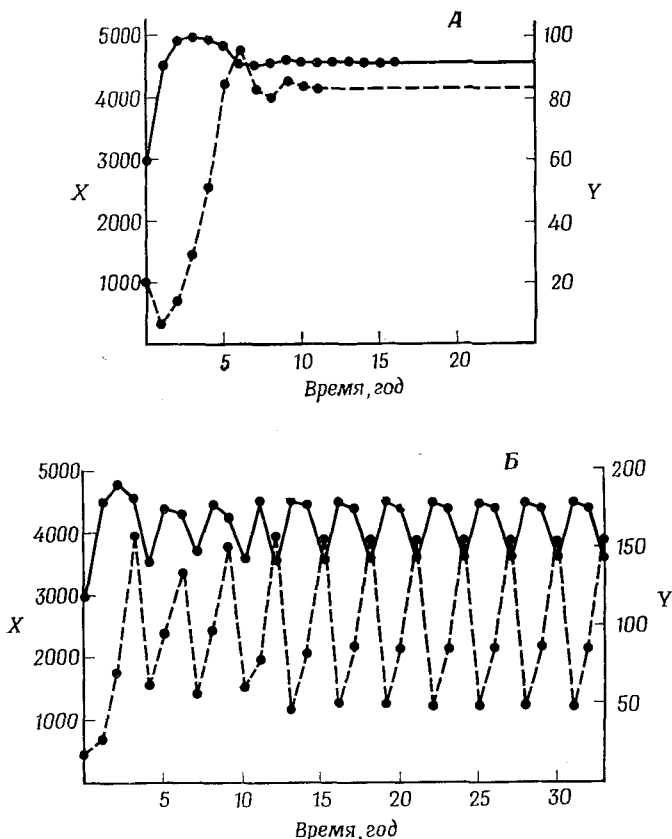


Рис. 26. Два примера длительного сосуществования теплокровного хищника и его жертвы в модельных экспериментах.

В обоих случаях  $R_0 = 10$ ,  $x_c = 5000$ ,  $c = 1$ ,  $r_0 = 2$ ,  $M = 0.4$ ,  $S = 10$  и  $W = 20$ . Сплошная кривая (ордината X) — плотность жертвы к концу сезона размножения. Прерывистая кривая (ордината Y) — плотность хищника к концу сезона размножения. А. Эффективная обследуемая площадь  $\alpha = 0.001$ . Б. Эффективная обследуемая площадь  $\alpha = 0.0015$ . Обратите внимание на то, что небольшое повышение охотничьих способностей ведет к возникновению колебаний, а небольшое их снижение — к вымиранию хищника.

вание факторов, которые могут воздействовать на устойчивость взаимодействия этого типа.

Рассмотрим сначала случаи, когда  $\alpha = \beta$ , т. е. когда взрослые и молодые особи хищника не различаются по своим охотничьим способностям. Представляется возможным найти значения параметров, при которых хищник и жертва могут сосуществовать; два таких примера показаны на рис. 26. На рис. 26, А изображено неколебательное равновесие<sup>1</sup>. Обратите внимание на то, что плотность жертвы близка к  $x_e$ ; иначе говоря, численность жертвы ограничивается необходимыми ей ресурсами, а не хищником. В случае неколебательного равновесия эта модель всегда дает такую картину; если под влиянием хищника численность жертвы становится значительно ниже  $x_e$ , то возникают колебания с большой амплитудой. Это заключение соответствует выводам, сделанным при помощи модели Розенцвейга—Мак-Артура (гл. 2, разд. Д) и из экспериментов Лакинбилла (гл. 2, разд. Ж), но оно является более убедительным.

Хотя достигнуть сосуществования при  $\alpha = \beta$  и возможно, однако при этом величина обследуемого участка  $\alpha$  должна лежать в довольно узких пределах. Если значение  $\alpha$  становится чересчур малым, то хищник вымирает; если же значение  $\alpha$  слишком велико, то возникают колебания, амплитуда которых скоро становится гораздо больше, чем у показанных на рис. 26, Б. В реальной системе такие колебания привели бы к вымиранию одного или обоих видов. Введение в систему хищника может вызвать колебания численности вида-жертвы, которому такие колебания внутренне не присущи ( $F < 1$ ), но никогда не окажет противоположного воздействия.

Поскольку давление естественного отбора на хищника приводит к увеличению  $\alpha$ , а давление на жертву — к ее уменьшению, представляется мало вероятным, чтобы вели-

<sup>1</sup> Термин «неколебательное равновесие» автор в данном случае использует просто в качестве синонима «устойчивого равновесия» как альтернативы устойчивому предельному циклу, не имея в виду никаких особенностей переходного процесса приближения системы к равновесию. Система может приближаться к равновесию как монотонно, так и в результате затухающих колебаний.— *Прим. ред.*

чина  $\alpha$  в течение длительного времени оставалась в тех довольно узких пределах, какие необходимы для сохранения стабильности системы. Поэтому нам следует предпринять поиски других стабилизирующих воздействий. Одним из факторов, оказывающих сильное влияние на стабильность модели, является различие между охотничь-

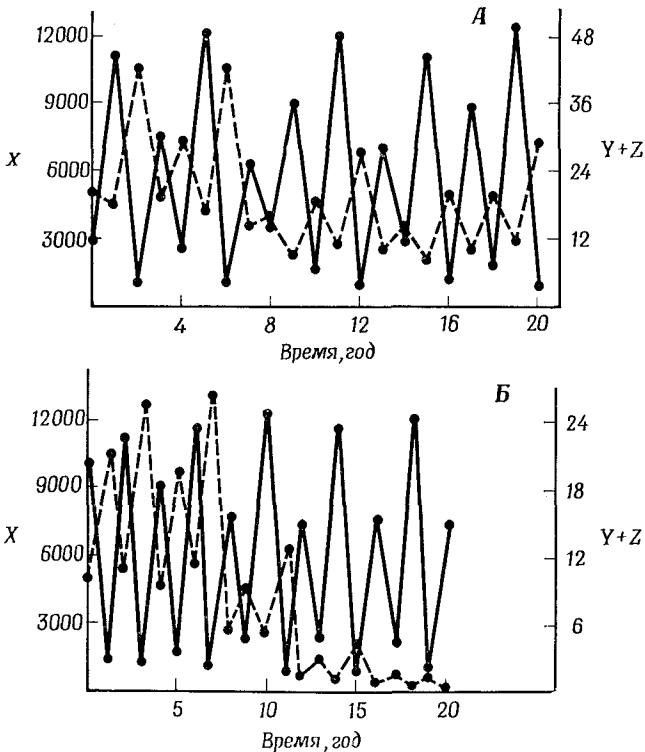


Рис. 27. Две имитации, аналогичные представленным на рис. 26, с той разницей, что  $c = 3$  (это означает, что численность вида-жертвы колеблется сама по себе).

В обоих случаях величина обследуемого участка для взрослых хищников  $\alpha = 0.005$ , а величина его для молодых хищников  $\beta = 0.0005$ . Это различие между молодыми и взрослыми хищниками делает возможным сосуществование (А), несмотря на флуктуации. В случае В имеются убывающая для жертвы ( $\alpha_c = 250$ ), обратите внимание на то, что это не способствует стабильности системы.

ими способностями взрослых и молодых хищников; как известно, такое различие существует у хищников, принадлежащих к позвоночным, поскольку молодые особи должны учиться охотиться (см. например, [73]).

Если же в имитационных моделях допускается, что  $\alpha \gg \beta$ , то для их стабильности уже не требуется, чтобы  $\alpha$  или  $\beta$  оставались в столь узких пределах. В системе могут происходить флуктуации, не приводящие, однако, к вымиранию. Соответствующий пример представлен на рис. 27, А. В сущности происходит следующее: в те годы, когда численность популяции жертвы в начале зимы невелика, молодые хищники быстро умирают от голода, так что взрослым хищникам остается достаточно пищи и они могут пережить зиму. Это служит примером различий между ситуациями, которые Никольсон [61] называет «уровниловкой» и «состязанием». Как он указывает, «уровниловка» легко может привести к неустойчивой экосистеме.

Мы уже говорили (гл. 2, разд. Г) о том, что наличие убежищ для жертвы может оказаться стабилизирующим фактором. Вопреки ожиданиям в данной модели убежища такой роли не играют. Допустим, что в течение зимы некоторое определенное число особей жертвы,  $X_c$ , оказывается огражденным от нападений хищников. Тогда в уравнении (35) для  $Y_{t+1}$  и  $Z_{t+1}$  следует заменить  $X_t$  на  $(X_t - X_c)$ .

Имитационные модели показывают, что наличие убежищ не повышает вероятности длительного сосуществования и может даже понизить ее. Например, на рис. 27, Б имитируется ситуация, идентичная той, которая представлена на рис. 27, А, с той разницей, что здесь  $X_c = 250$ ; поскольку емкость среды для жертвы  $x_e = 5000$ , это означает, что 5% особей жертвы могут находиться в убежищах. В результате система, которая хотя и была колебательной, но сохранялась длительное время, превращается в систему, в которой хищники вымирают.

Есть и другие факторы, которые могут стабилизировать такого рода систему. Здесь, вероятно, важное значение имеет территориальное поведение или иерархическая структура популяции. Например, Мёртон, Уэствуд и Айзаксон [60] показали, что популяции вяхиры (*Columba*

---

*palumbus*) стабилизируются зимой благодаря иерархической структуре. Любой процесс, приводящий к элиминации некоторых членов популяции в начале зимы, в годы, характеризующиеся высокой численностью, позволит избежать катастрофы. Это подчеркивает важность различий между членами популяции, среди которых самыми существенными являются, быть может, возрастные различия.

## КОНКУРЕНЦИЯ

В этой главе мы рассмотрим условия, необходимые для того, чтобы два конкурирующих вида могли сосуществовать в одном местообитании. В общем в ней излагаются хорошо известные сведения, поскольку мы не собираемся предлагать какие-либо новые подходы к этой проблеме, а хотим лишь создать основу, чтобы в последующих главах обсудить более сложные системы, в которых имеются как конкурентные взаимодействия, так и взаимодействия хищник—жертва.

## А. Анализ, основанный на логистическом уравнении

Обычный анализ конкуренции между двумя видами, проводившийся еще в работах Вольтерра [77], Лотки [49], Г. Ф. Гаузе [15], начинается с уравнений

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= x(a - bx - cy), \\ \dot{y} &= y(e - fx - gy), \end{aligned} \right\} \quad (36)$$

где  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $e$ ,  $f$  и  $g$  — положительные постоянные. Эти уравнения выведены из логистического уравнения

$$\dot{x} = x(a - bx),$$

в которое включают дополнительные члены  $-cy$  и  $-fx$ , чтобы описать подавляющее воздействие, оказываемое каждым видом на своего конкурента. Выше уже отмечалось, что логистическое уравнение лучше всего рассматривать как чисто описательное уравнение, выбранное в качестве наиболее простого способа изображения динамики популяции, численность которой экспоненциально уве-

личивается при низкой плотности и монотонно приближается к равновесной. Поэтому анализ уравнений (36) не позволит решить, можно ли ожидать, что конкурентные взаимодействия приведут к колебаниям численности, поскольку

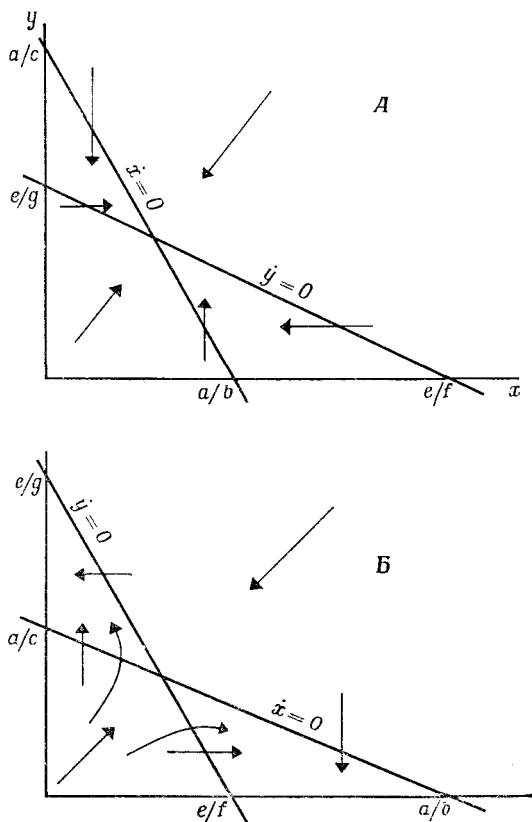


Рис. 28. Конкуренция между двумя видами, приводящая к устойчивому (А) и неустойчивому (В) равновесию.

эта возможность была исключена самим выбором формы уравнений. В разд. Г этой главы высказывается мнение, что конкуренция не вызывает колебаний численности  $y$  вида, не подверженного таким колебаниям в отсутствие



конкуренции. Другие ограничения, возникающие в связи с данной конкретной формой уравнений (36), рассматриваются в разд. Б.

Поведение системы, описываемой уравнениями (36), легче всего понять, построив графики для прямых  $x = 0$  и  $y = 0$  в плоскости  $(x, y)$ , как это было сделано в гл. 2 при анализе системы хищник—жертва с непрерывным размножением. Два интересных примера, в которых наблюдается нетривиальное равновесие, показаны на рис. 28. В случае *A*, когда  $a/b < e/f$  и  $e/g < a/c$ , равновесие устойчиво. В случае *B*, когда оба неравенства заменены на противоположные, равновесие неустойчиво; какой из двух видов выживет, зависит при этом от начальных условий.

Существуют два способа биологической интерпретации этих неравенств. Первый основан на допущении, что истинные скорости роста двух рассматриваемых видов,  $a$  и  $e$ , одинаковы. Тогда необходимыми для устойчивости условиями будут  $b > f$  и  $g > c$ . Эти неравенства показывают, что увеличение численности одного из конкурентов сильнее подавляет его собственный рост, чем рост другого конкурента. Если, например, численность обоих видов ограничивается, частично или полностью, различными ресурсами, то приведенные выше неравенства, вероятно, справедливы; если же оба вида имеют совершенно одинаковые потребности, то один из них, по всей вероятности, окажется более жизнеспособным и вытеснит своего конкурента.

На этом основан так называемый принцип Гаузе, или закон конкурентного исключения, который имеет несколько формулировок; одна из них состоит в том, что два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут сосуществовать в одном местообитании. Хардин [48] указывает, что сам Гаузе не считал себя создателем этого закона, приписывая его идею Лотке [49] и Вольтерра [77]. Однако Лэк [33] в своей книге отдает должное Гаузе; в этой же книге Лэк очень ясно излагает принцип конкурентного исключения и использует его для объяснения особенностей распространения дарвиновых вьюрков на Галапагосских островах.

Второй несколько отличный способ интерпретации

критериев устойчивости иллюстрирует рис. 29, соответствующий случаю *A* на рис. 28. Точки  $(a/b, 0)$  и  $(0, e/g)$  — точки равновесия для каждого вида при раздельном обитании. Необходимое для достижения устойчивого сосуществования условие состоит в том, чтобы точка равновесия

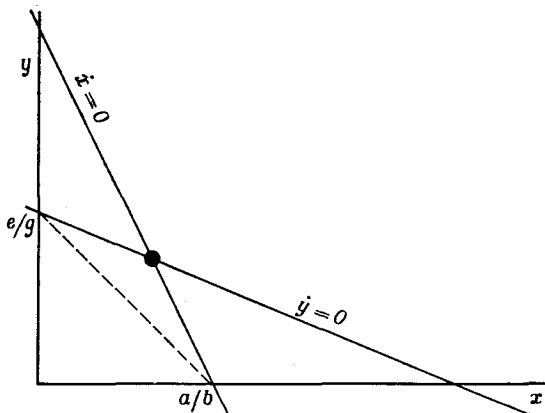


Рис. 29. Конкуренция между двумя видами.

Прерывистая линия описывается уравнением  $x/x_e + y/y_e = 1$ , где  $x_e = a/b$  и  $y_e = e/g$  — равновесные плотности двух рассматриваемых видов, когда они живут порознь. Для того чтобы равновесие при совместном обитании было устойчивым в соответствии с рис. 28, *A*, точка равновесия должна лежать над этой прямой.

для двух конкурирующих видов при совместном обитании лежала над прямой, соединяющей эти две точки. Смысл этого условия станет более понятным, если мы выразим численности обоих видов как «эквивалентные численности», т. е. как доли их равновесных численностей,  $a/b$  и  $e/g$  соответственно. Если равновесие устойчиво, то суммарная эквивалентная численность в состоянии равновесия должна быть больше единицы, т. е. больше, чем эквивалентная численность в точках равновесия для каждого вида в отдельности. Это понятно в том случае, когда два вида используют различные ресурсы. Важно помнить, однако, что такая интерпретация критериев устойчивости зависит, как будет показано в следующем разделе, от точной ормы уравнений (36).

## Б. Конкуренция при непрерывном размножении — более общий случай

В ситуации, изображенной на рис. 28, А, линии  $\dot{x} = 0$  и  $\dot{y} = 0$  не обязательно должны быть прямыми для того, чтобы равновесие было устойчивым. Они могут, например, иметь вид, изображенный на рис. 30; при этом точка равновесия, соответствующая сосуществованию двух видов, лежит ниже прямой, соединяющей точки, соответствующие равновесным численностям этих двух видов по отдельности. Реальную возможность такой ситуации подтвердили результаты экспериментов Айалы [4], проведенных в популяционных ящиках, в которых содержали *Drosophila pseudoobscura* и *D. serrata*. Поначалу Айала истолковал свои результаты как опровергающие принцип взаимного исключения. Однако, как указывают в числе других авторов Антонович и Форд [2] и Джилпин и Джастис [16], гораздо правильнее рассматривать эти результаты как иллюстрацию несостоятельности подхода, осно-

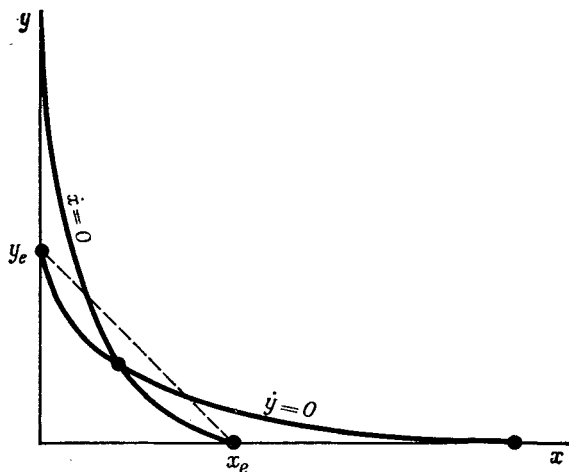


Рис. 30. Конкуренция между двумя видами.

Устойчивое равновесие, не подпадающее под правило, которое иллюстрирует рис. 29.

ванного на логистическом уравнении, для анализа некоторых случаев конкуренции.

Допустим, что конкуренция между двумя видами описывается уравнениями

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= xf(x, y), \\ \dot{y} &= y\phi(x, y). \end{aligned} \right\} \quad (37)$$

Допустим также, что существует нетривиальное положение равновесия с  $f(x, y) = \phi(x, y) = 0$ , и попытаемся выяснить, является ли оно устойчивым.

Наклон кривой  $f(x, y) = 0$  дается выражением

$$\frac{dy}{dx} = - \left[ \frac{\partial f / \partial x}{\partial f / \partial y} \right];$$

сходное выражение дает наклон кривой  $\phi(x, y) = 0$ . Необходимое условие устойчивости, вытекающее из рис. 28, состоит в том, что наклон кривой  $\dot{x} = 0$  должен быть круче, чем наклон кривой  $\dot{y} = 0$  в точке их пересечения, т. е.

$$- \left[ \frac{\partial f / \partial x}{\partial f / \partial y} \right] < - \left[ \frac{\partial \phi / \partial x}{\partial \phi / \partial y} \right],$$

или

$$\frac{\partial f}{\partial x} \cdot \frac{\partial \phi}{\partial y} > \frac{\partial f}{\partial y} \cdot \frac{\partial \phi}{\partial x}, \quad (38)$$

где производные вычислены в точке равновесия. Производные в левой части последнего неравенства характеризуют подавляющие воздействия, оказываемые каждым из видов на самого себя, а производные в правой части — воздействия каждого вида на своего конкурента. Следует отметить, что (по самому определению конкуренции) все эти воздействия носят отрицательный характер и, следовательно, наклоны линий  $\dot{x} = 0$  и  $\dot{y} = 0$  отрицательны.

Джилпин и Джастис [16] сформулировали этот вывод без доказательства в следующей форме: «Необходимое и достаточное условие для устойчивости конкурентного равновесия состоит в том, чтобы произведение величин, харак-

теризующих внутривидовые взаимодействия, регулирующие рост популяций, было больше произведения аналогичных величин для межвидовых взаимодействий».

Уместно спросить: каковы факторы, ответственные за кривизну линий  $\dot{x} = 0$  и  $\dot{y} = 0$ , подразумеваемую результатами таких исследований, как работа Айалы? Ответить на этот вопрос мы не можем. Один из возможных подходов к его решению состоит в следующем. Уравнения, соответствующие фазовому портрету, изображенному на рис. 30, могут иметь вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= x(a - bx - cy - kxy), \\ \dot{y} &= y(e - fx - gx - lxy). \end{aligned} \right\} \quad (39)$$

Члены, содержащие  $xy$ , заставляют полагать, что рост обоих видов испытывает некое подавляющее воздействие, равное нулю при отсутствии того или другого вида и достигающее максимума, когда оба вида достаточно многочисленны. Одна из возможностей, заслуживающая изучения, заключается в том, что каждый вид продуцирует какое-то вещество, токсичное для другого вида, но делает это лишь в том случае, когда этот другой вид присутствует в данном местообитании. Альтернативная возможность состоит в том, что один из видов продуцирует вещество, токсичное для обоих видов, но делает это лишь в присутствии другого вида. Никаких данных, указывающих на существование таких веществ, у нас нет, однако их поисками стоило бы заняться.

Заметим, что если каждый вид продуцирует вещество, токсичное для другого, с некоторой постоянной скоростью независимо от плотности этого другого вида, то это равноценно введению члена  $-ky$  в первое уравнение и  $-lx$  во второе. При этом случай *A* (устойчивое сосуществование) превращается в случай *B* (победа того вида, численность которого с самого начала была выше).

Конечно, существуют и другие функции, графики которых имеют тот же вид, что и изображенные на рис. 30, но уравнения (39) наиболее хорошо поддаются биологической интерпретации.

## В. Перекрывание ниш и вариабельность среды

Модель конкуренции между двумя видами, предложенная Лоткой—Вольтерра, имеет одно слабое место: она заставляет сделать заключение, что сосуществование двух видов возможно лишь в том случае, если их численность ограничивается разными факторами, однако эта модель не содержит никаких указаний на то, сколь велики должны быть эти различия для обеспечения длительного сосуществования. Более того, модель подразумевает, что любого различия в соответствующих экологических потребностях, сколь бы оно ни было мало, достаточно для обеспечения сосуществования. Однако здравый смысл подсказывает, что для длительного сосуществования, во всяком случае в изменчивой среде, необходимо различие, достигающее некоторой определенной величины. Важный первый шаг на пути к выяснению величины различий, необходимых для обеспечения сосуществования двух видов в изменчивой среде, сделали Мэй и Мак-Артур [56]. Мы опишем их модель, не вдаваясь в математические подробности.

Допустим, что в некотором местообитании живет ряд видов, конкурирующих за какой-то ресурс, изменчивый по одному параметру; примером могут служить зерноядные виды, питающиеся семенами разного размера. Для каждого вида существует «функция использования ресурса» (рис. 31), которая в случае семян определяется долей в пище семян разного размера. Если форма функции использования ресурса одинакова для всех видов, то уровень межвидовой конкуренции можно задавать значением  $w/d$ , где  $w$  — среднее квадратичное отклонение функции использования ресурса, а  $d$  — расстояние между максимумами соответствующих функций.

При наличии  $n$  видов с плотностями  $N_1, \dots, N_i, \dots, N_n$  уравнениями конкуренции, соответствующими уравнению (36), будут

$$dN_i/dt = N_i \left[ k_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \right]. \quad (40)$$

В этих уравнениях постоянная  $k_i$  выражает соответствие среды потребностям  $i$ -го вида (в примере с зернояд-

ными — обилие семян соответствующей величины), а коэффициент  $\alpha_{ij}$  служит мерой перекрытия функций использования ресурса  $i$ -го и  $j$ -го видов. Таким образом

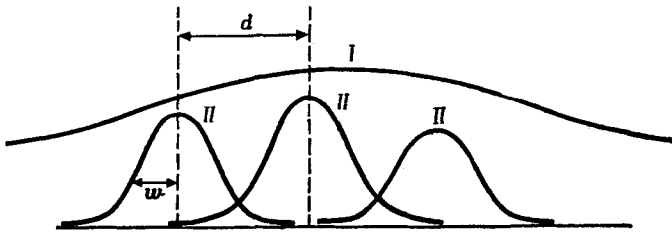


Рис. 31. Графики функции использования ресурса.

$I$  — весь запас данного ресурса используется одним видом;  $II$  — функции использования ресурса для разных видов. Этот график (и основанный на нем анализ «упаковки видов») исходит из допущения, что рассматриваемые виды конкурируют за какой-то ресурс, изменчивый по одному параметру.

$\alpha_{ii}$  — член уравнения, описывающий самоограничение, — равен 1 для всех видов, а  $\alpha_{ij}$  лежит между 0 и 1 в зависимости от степени перекрытия экологических потребностей видов.

Если считать все  $k$  и все  $\alpha$  постоянными, соответствующими некоторой однородной среде, то оказывается, что рассматриваемые виды можно располагать сколь угодно плотно, почти до полного совпадения, и при этом все же сохраняется устойчивое равновесие. Варибельность среды вводят в модель, приняв

$$k_i = \bar{k}_i + \gamma_i(t),$$

где  $\bar{k}$  — постоянное среднее значение, а  $\gamma_i(t)$  — гауссов «белый шум» с дисперсией  $\sigma^2$ . В примере с величиной семян это означает случайную изменчивость в обилии семян разного размера.

Тогда получается, что для устойчивости сообщества необходимо, чтобы  $d/w$  было выше некоторого специфического значения, которое зависит от уровня шума  $\sigma^2$ , а также от числа видов и от других параметров модели. Наиболее интересный вывод, который можно сделать из этого анализа, состоит в том, что величина  $d/w$ , необходимая

для устойчивости, не особенно чувствительна к уровню шума при колебаниях его в довольно широких пределах. Для значений  $\sigma^2/\bar{k}$  между 0,01 и 0,3 весьма приблизительно можно сказать, что устойчивость достигается, если  $d/w$  больше единицы.

Форма графика, характеризующего весь диапазон возможных ресурсов, или графиков функций использования ресурсов не имеет решающего значения для этого вывода. Однако вывод зависит от того, какова форма допущенной нами конкуренции. В сущности важное значение имеют два допущения:

- 1) конкуренция происходит за некий «ресурс», изменчивый по одному параметру;
- 2) если одна особь завладела одним экземпляром данного ресурса, он становится недоступным для остальных особей.

Эта модель, по-видимому, довольно хорошо приложима к случаям конкуренции за пищевые объекты различных размеров; менее ясно, годится ли она для тех случаев, когда один вид замещает другой с изменением высоты над уровнем моря, зоны побережья или других физических условий.

Ценность описанной здесь модели состоит в том, что она дает нам первый ключ к пониманию видового разнообразия.

## Г. Отсутствие колебаний, обусловленное конкуренцией

В гл. 2 было показано, что взаимоотношения хищник—жертва могут вызвать колебания, иногда расходящиеся. численности вида-жертвы, у которого в отсутствие хищника не наблюдается колебаний численности. Конкурентные взаимоотношения колебаний не вызывают. Это легче всего увидеть на рис. 28. Итак, независимо от характера конкурентных взаимоотношений между двумя видами повышение численности одного вида всегда (по определению) приводит к снижению численности другого вида.

$$\frac{\partial}{\partial y} \left( \frac{dx}{dt} \right) < 0; \quad \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{dy}{dt} \right) < 0. \quad (41)$$



Отсюда следует, что и кривая  $\dot{x} = 0$ , и кривая  $\dot{y} = 0$  монотонно убывают, как это показано на рис. 28. Поэтому положение равновесия, если оно существует, либо устойчиво (случай А), либо неустойчиво (случай В), но в любом случае колебания отсутствуют.

К сходному заключению приводит рассмотрение уравнений

$$\left. \begin{aligned} X_{n+1} &= X_n \phi(X_n, Y_n), \\ Y_{n+1} &= Y_n \psi(X_n, Y_n), \end{aligned} \right\} \quad (42)$$

описывающих конкуренцию между видами с неперекрывающимися поколениями.

Равновесие  $\hat{X}$ ,  $\hat{Y}$  дается решением уравнений  $\phi(\hat{X}, \hat{Y}) = 1$ ;  $\psi(\hat{X}, \hat{Y}) = 1$ .

Записав  $X_n = \hat{X}(1 + x_n)$  и  $Y_n = \hat{Y}(1 + y_n)$ , где  $x_n$  и  $y_n$  малы, можно показать, что

$$\left. \begin{aligned} x_{n+1} &= (1 - b)x_n - cy_n, \\ y_{n+1} &= -fx_n + (1 - g)y_n, \end{aligned} \right\} \quad (43)$$

где в коэффициентах

$$\begin{aligned} b &= -\hat{X} \partial \phi / \partial X, \quad c = -\hat{Y} \partial \phi / \partial Y, \\ f &= -\hat{X} \partial \psi / \partial X, \quad g = -\hat{Y} \partial \psi / \partial Y, \end{aligned}$$

производные вычислены в точке равновесия. Если рассматриваемые виды конкурируют между собой, то  $b$ ,  $c$ ,  $f$  и  $g$  — положительные постоянные.

Исключая  $x$  из уравнений (43), получим

$$y_{n+2} - (2 - S)y_{n+1} + (1 - S + R)y_n = 0, \quad (44)$$

где  $S = b + g$  и  $R = bg - fc$ . Это уравнение имеет решение  $y_n = K_1 \lambda_1^n + K_2 \lambda_2^n$ , где

$$\lambda_1, \lambda_2 = 1 - \frac{1}{2} S \pm \frac{1}{2} \sqrt{(S^2 - 4R)}. \quad (45)$$

Если  $R < 0$ , то  $\lambda_1 > 1$  и  $y_n$  возрастает без перемены знака. Следовательно, для того чтобы равновесие было

устойчивым, необходимо, чтобы  $bg > fc$ ; это соответствует критерию Джилпина—Джастиса для сосуществования непрерывно размножающихся видов.

Но  $S^2 - 4R = (b - g)^2 + 4fc$ , т. е. всегда положительно. Следовательно, никаких колебаний с длительным периодом происходить не может. Колебания с периодом, соответствующим по продолжительности двум поколениям, возможны в том случае, если  $\lambda_1$  или  $\lambda_2$  действительны и меньше  $-1$ . Такие колебания с коротким периодом происходят в отсутствие конкуренции (если либо  $b > 2$ , либо  $g > 2$ ), и наличие конкуренции не повышает их вероятности.

## МИГРАЦИЯ

Эта глава посвящена влиянию миграции на устойчивость системы хищник—жертва. Рассматриваются ситуации двух типов. В первом случае местообитание более или менее непрерывно, так что миграция представляет собой обычное явление; во втором местообитание носит пятнистый характер, так что успешная миграция от одного пятна к другому происходит сравнительно редко.

### А. Миграция в непрерывном местообитании

Рассмотрим модель, основанную на следующих допущениях:

1. Местообитание разделено на некоторое число «клеток». В пределах каждой клетки данный вид можно рассматривать как единую популяцию, пренебрегая пространственным разделением. Миграция между соседними клетками — явление обычное, так что влияние иммиграции и эмиграции на численность популяции в данной клетке по порядку величин не отличается от влияния размножения и гибели. Таким образом, модель может представлять либо непрерывное местообитание, произвольно разделенное на клетки для удобства математического описания, либо пятнистое местообитание в случае, когда разрывы между пятнами не создают серьезных препятствий для перемещения особей.

2. Влияния иммиграции и эмиграции сказываются медленно; т. е. время, затрачиваемое на миграцию, невелико по сравнению с продолжительностью жизненного цикла.

3. Миграция «консервативна», т. е. в процессе мигра-

ции не происходит потеря, и особь, покинувшая одну клетку, непременно приходит в другую.

4. Среда однородна, т. е. условия в соседних клетках идентичны.

В следующем разделе рассматривается модель, в которой первые два из этих допущений изменены. В конце настоящего раздела вкратце обсуждаются результаты, к которым приводит отказ от двух последних допущений.

Допустим, что взаимодействия между хищником и жертвой таковы, что в отдельно взятой клетке в отсутствие миграции существует предельный цикл, соответствующий колебаниям с большой амплитудой.

В этом случае нам необходимо выяснить, не приведет ли миграция к уменьшению амплитуды предельного цикла. Совершенно ясно, что если колебания численности в двух соседних клетках в точности совпадают по фазе, то из допущений 2 и 3 следует, что миграция не оказывает влияния на численность особей в той или другой из этих клеток и поэтому не изменяет амплитуды цикла. Итак, главный вопрос, который мы должны решить, состоит в следующем: приводит ли миграция к тому, что колебания численности в соседних клетках будут совпадать по фазе или же она вызывает нарушение синхронности колебаний? Для того чтобы ответить на этот вопрос, можно прибегнуть к методу, сходному с тем, который использовал Уинфри [85] при исследовании биологических часов.

Рассмотрим схемы, изображенные на рис. 32. Поведение системы в одной клетке представлено в виде замкнутой петли, проходимой против часовой стрелки в плоскости  $(x, y)$ , где  $x$  и  $y$  — численности жертвы и хищника соответственно. Точки 1, 2, 3 и 4 представляют последовательные состояния некоторой клетки  $a$ , а точки 1', 2', 3' и 4' — соответствующие состояния соседней клетки  $b$ , процесс в которой по предположению несколько опережает по фазе процесс в клетке  $a$ .

Стрелки показывают влияние, оказываемое на состояние этих двух клеток миграцией между ними, которая может относиться к одному из четырех типов:

А. Жертва уходит из клеток, где много особей жертвы.

Б. Жертва уходит из клеток, где много хищников.

В. Хищники уходят из клеток, где много хищников.

Г. Хищники уходят из клеток, где мало жертвы.

Таковы четыре чистых типа миграции между соседними клетками. В случаях А и В, когда перемещение вида зависит от его собственной плотности, для модели не имеет значения, обусловлена ли миграция просто «диффузией»

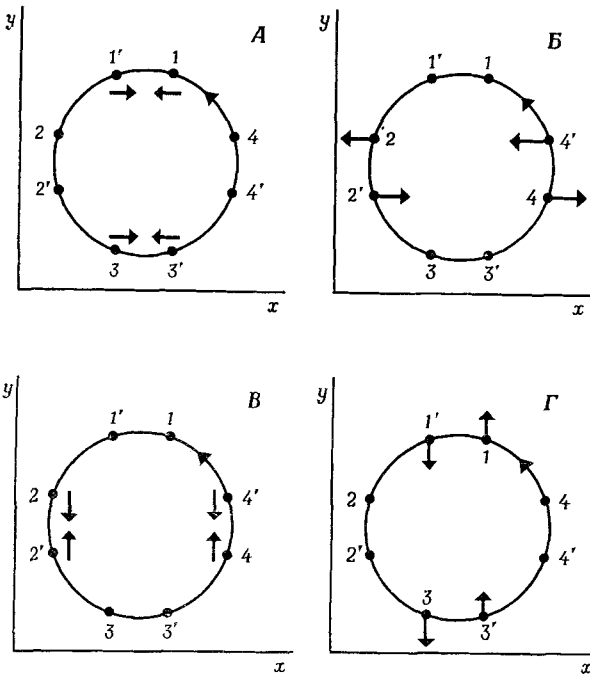


Рис. 32. Влияние миграции между соседними клетками на состояние системы в этих клетках.

(при которой отдельные особи с равной вероятностью будут перемещаться в любом направлении при любой плотности, что приводит в конечном счете к убыванию особей из клеток с высокой плотностью) или же направление перемещения особей явным образом зависит от плотностей популяции в соседних клетках. Ясно, что в каждом из этих четырех случаев миграция может иметь

и противоположное направление, хотя, как правило, она при этом окажется, вероятно, неадаптивной.

Как показывает рис. 32, миграции типа *Б* и *Г*, при которых перемещение одного вида вызывается высокой численностью другого, не оказывают реального эффекта на различие между двумя клетками по фазе. Миграции типа *А* и *В* приводят к колебаниям в соседних клетках к одной и той же фазе.

Все это позволяет сделать вывод, что миграция, носит ли она характер диффузии или зависящего от плотности популяции расселения, приводит к синхронизации колебаний численности в соседних клетках. Однако, как уже было показано, в случае синхронности процессов в соседних клетках миграция не оказывает влияния на устойчивость системы. Колебания численности в соседних клетках становятся асинхронными лишь при таких типах миграции, когда либо хищник, либо жертва перемещаются к плотным скоплениям особей своего собственного вида.

Если миграция неконсервативна, т. е. сопровождается потерей значительного числа особей, то при этом заключение о синхронизации колебаний в соседних клетках остается в силе. Воздействие неконсервативной миграции равносильно снижению скорости размножения соответствующего вида в отдельной клетке. При этом амплитуда колебаний численности уменьшается. Однако с эволюционной точки зрения миграцию подобного рода объяснить трудно, если только не принять допущение, что мигранты, даже оставаясь на месте, в любом случае не участвовали бы в размножении.

Если соседние клетки различаются по условиям среды, то естественные периоды их предельных циклов различны. Если эти различия не очень велики, то колебания в соседних клетках под действием миграции придут в одну фазу, причем период этих колебаний будет промежуточным между естественными периодами этих двух клеток. Построены численные модели двухклеточных систем такого рода. Влияние миграции выражается в уменьшении амплитуды колебаний численности, однако влияние это невелико и вряд ли может иметь важное значение на фоне таких стабилизирующих воздействий, как ограничение численности определенным ресурсом и наличие убежищ для жертвы.

## Б. Миграция и локальное вымирание

Сделанному в предыдущем разделе заключению о том, что миграция не может стабилизировать внутренне неустойчивую систему хищник—жертва, казалось бы, противоречат результаты экспериментов Хаффэйкера [24]. Эти

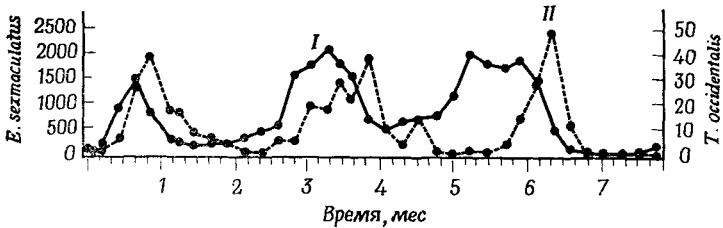


Рис. 33. Три последовательных колебания пиков численности лабораторной популяции растительноядных (кривая I) и хищных (кривая II) клещей [24].

эксперименты проводились на двух видах клещей: хищнике *Typhlodromus occidentalis* и его жертве, растительноядном виде *Eotetranychus sexmaculatus*. Среду составляли несколько апельсинов, служивших пищей для жертвы; время от времени апельсины заменяли свежими. Число апельсинов и легкость, с которой клещи могли мигрировать от одного из них к другому, варьировали. В большинстве случаев наблюдалось сначала повышение, а затем спад численности жертвы, сопровождавшиеся соответствующим повышением и спадом численности хищника, за которыми следовало вымирание хищника. Для того чтобы сосуществование этих двух видов могло продолжаться на протяжении трех циклов повышения численности (рис. 33), пришлось увеличить число апельсинов до 120, замедлить миграцию хищников, поместив между апельсинами преграды из вазелина, и в то же время усилить миграцию жертв, установив деревянные столбики, к которым они могли подвешиваться на шелковинках. Ветерок, специально создаваемый с помощью электрического фена, раскачивал шелковинки, помогая клещам перескакивать с апельсина на апельсин.

Рассматриваемые здесь модели были созданы под влиянием экспериментов Хаффэйкера. В основе этих моделей лежит следующее соображение: любое локальное пятно какой-либо среды (например, апельсин), которое мы далее будем называть «клеткой», содержащее и хищника, и жертву, в какой-то момент в будущем окажется «пустым»; иными словами, как хищник, так и жертва вымрут. После этого такая клетка может быть заселена вновь.

В простейшей модели подобной системы отдельная клетка может находиться в одном из трех состояний:

*E* — пустая, не содержит ни хищников, ни жертвы;

*H* — содержит только жертву («растительнойдных»);

*M* — смешанная, содержит и хищников, и жертву.

Я сначала приму упрощающее (и, как окажется впоследствии, уводящее с правильного пути) допущение, что переход из одного состояния в другое происходит одновременно во всех клетках данной системы. Таким образом, мы принимаем за единицу времени *T* период от попадания хищника в клетку, находящуюся в состоянии *H*, до момента, когда эта клетка оказывается пустой. За промежуток времени *T* все клетки в данной системе могут претерпевать переход из одного состояния в другое со следующими вероятностями:

	<i>E</i>	<i>H</i>	<i>M</i>
<i>E</i>	$1 - PH$	$PH$	0
<i>H</i>	0	$1 - PP$	$PP$
<i>M</i>	1	0	0

Допущенная здесь невозможность перехода  $E \rightarrow M$  требует некоторых пояснений. Мы исходим из предположения, что хищник, попадающий в результате миграции в некую клетку, погибнет от голода, если эта клетка не содержит популяции растительнойдных. Таким образом, клетка, находящаяся в состоянии *E*, может перейти в состояние *M* только после некоторого промежуточного периода, в течение которого она находится в состоянии *H* и в ней возникает популяция растительнойдных.

В приведенной таблице  $PP$  — вероятность того, что за время *T* в клетку проникнет хотя бы один хищник, а  $PH$  — вероятность того, что в нее проникнет хотя бы одна особь жертвы. Вообще говоря,  $PH$  и  $PP$  — переменные



величины, так как они зависят от того, сколько соседних клеток содержат жертву, а сколько — хищников.

Как будет вести себя такая система? Мы рассмотрим лишь два простых случая, поскольку довольно быстро становится очевидным, что допущение «синхронности» достаточно неправдоподобно и проводить более подробный анализ не имеет смысла.

Рассмотрим сначала модель, состоящую из многих клеток, между которыми происходит такая миграция, что из каждой клетки можно добраться до любой другой; в популяционной генетике подобные модели называют «островными». Допустим также такую интенсивность миграции, при которой  $PH = PP = 1$ . В этом случае каждая отдельная клетка претерпевает ряд переходов  $E \rightarrow H \rightarrow M \rightarrow E$  и так до бесконечности. Поэтому общие количества клеток в состояниях  $E$ ,  $H$  и  $M$ , усредненные по времени, равны между собой. Однако численность клеток каждого типа претерпевает колебания, амплитуда которых зависит от начальных условий, а период равен  $3T$ . Обозначим через  $E$ ,  $H$  и  $M$  численности клеток, находящихся в соответствующих состояниях в любой момент времени, и допустим, что в системе, состоящей из 50 клеток, исходные значения равны:  $E = 25$ ,  $H = 20$ ,  $M = 5$ . Тогда последующее поведение системы можно представить в виде таблицы:

Временной интервал	0	1	2	3	4	5	...
$E$	25	5	20	25	5	20	
$H$	20	25	5	20	25	5	
$M$	5	20	25	5	20	25	

Если вероятность миграции мала, так что либо  $PH$ , либо  $PP$  существенно меньше единицы, то в этом случае усредненные по времени количества клеток, находящихся в каждом из трех состояний, уже не равны между собой. Если число особей конечно, то в системе такого рода один или оба составляющих ее вида в конце концов вымирают, хотя математическое ожидание продолжительности жизни системы (которое зависит от  $PH$ ,  $PP$  и от числа клеток) может быть очень велико.

На первый взгляд эта модель приводит к выводу, что при достаточной способности обоих видов к миграции

такая система будет существовать бесконечно долго. Однако нетрудно убедиться, что подобный вывод не может быть правильным, потому что если интенсивности миграции обоих видов достаточно велики, то все клетки, входящие в состав системы, можно рассматривать как одну

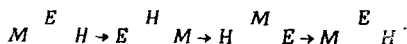
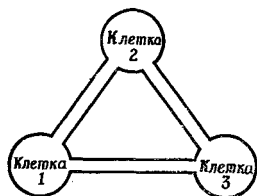


Рис. 34. Среда, состоящая из трех клеток.

большую клетку, в которой неизбежно произойдет быстрое вымирание. Слабое место этой модели связано с допущением синхронности, в чем можно убедиться, если рассмотреть систему, которая состоит всего лишь из трех клеток (рис. 34).

В соответствии с принятыми нами допущениями, если  $RH = RP = 1$ , то эта трехклеточная система будет бесконечно долго проделывать изображенный на схеме трехтактный цикл. Но если отказаться от допущения синхронности, то такое поведение оказывается невозможным. Так, допустим, что в момент времени  $t = 0$  система находится в состоянии  $MEH$ , причем в клетку, находящуюся в состоянии  $M$ , только что переместился хищник. Если допустить синхронность, то клетка  $E$  должна теперь оставаться пустой в течение некоторого времени  $T$ . Однако на самом деле в момент времени  $\Delta t$  в клетку  $E$  может переместиться растительноядное из клетки  $H$ , в результате чего система окажется в состоянии  $MHH$ . В таком случае в дальнейшем будут происходить следующие переходы:  $MHH \rightarrow EMM \rightarrow EEE$ .

Более реалистичная модель. Для создания совершенно реалистичной модели следовало бы отказаться от описа-

ния клетки, находящейся в одном из небольшого числа дискретных состояний, и вместо этого характеризовать ее численностью, возрастным составом и т. д. содержащихся в ней популяций жертвы и хищников. Однако, будучи реалистичной, такая модель трудна для анализа и

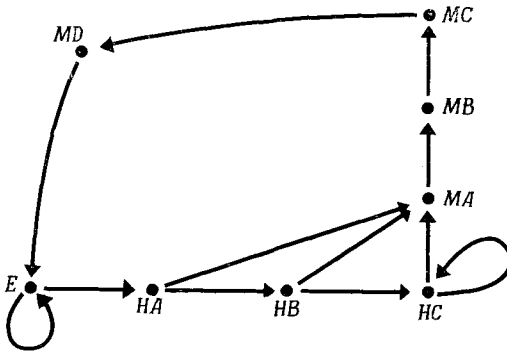


Рис. 35. Граф, показывающий переходы в системе с 8 состояниями. Граф ориентирован таким образом, чтобы цикл хищник—жертва в пространстве состояний был сравним с циклами, изображенными на рис. 32.

для понимания. Поэтому я предпочел сохранить модель с дискретными состояниями, характеризующуюся синхронными переходами отдельных клеток из одного состояния в другое, но увеличил число возможных состояний отдельной клетки с тем, чтобы уменьшить искажающие воздействия, порождаемые допущением синхронности. Это аналогично замене дифференциального уравнения уравнением в конечных разностях, в котором выбраны достаточно короткие временные интервалы, с тем чтобы его поведение было сходно с поведением исходного уравнения. Можно надеяться, что эта модель достаточно хорошо отражает взаимодействия в реально существующих системах и позволит получить некоторое представление о влиянии, оказываемом на стабильность системы такими параметрами, как относительная способность к миграции жертвы и хищника, наличие убежищ для жертвы, а также число клеток и степень их связности.

Предлагаемую нами модель иллюстрируют табл. 1 и рис. 35. Для каждой клетки возможны следующие восемь состояний:

- $E$  — пустая;
- $HA$  — низкая численность жертвы;
- $HB$  — повышение численности жертвы;
- $HC$  — высокая численность жертвы;
- $MA$  — высокая численность жертвы, низкая численность хищника;
- $MB$  — высокая численность жертвы, повышение численности хищника;
- $MC$  — высокая численность жертвы и хищника;
- $MD$  — низкая численность жертвы, высокая численность хищника.

Таблица 1

Вероятности переходов между состояниями в модели системы хищник — жертва, в которой происходят иммиграция и локальное вымирание

	$E$	$HA$	$HB$	$HC$	$MA$	$MB$	$MC$	$MD$
$E$	$(1 - PH)$	$PH$	0	0	0	0	0	0
$HA$	0	0	$1 - PP$	0	$PP$	0	0	0
$HB$	0	0	0	$1 - PP$	$PP$	0	0	0
$HC$	0	0	0	$1 - PP$	$PP$	0	0	0
$MA$	0	0	0	0	0	1	0	0
$MB$	0	0	0	0	0	0	1	0
$MC$	0	0	0	0	0	0	0	1
$MD$	1	0	0	0	0	0	0	0

Предполагается, что число мигрирующих особей всегда невелико. Поэтому мигрирующие особи обуславливают переходы  $E \rightarrow HA$  и  $H \rightarrow MA$ , но не вызывают существенного изменения скоростей переходов  $HA \rightarrow HB \rightarrow HC$  или  $MA \rightarrow MB \rightarrow MC \rightarrow MD$ .

Мигрирующий хищник, пришедший в клетку  $E$ , погибает от голода, но попав в клетку  $HA$ ,  $HB$  или  $HC$ , он превращает ее в клетку  $MA$ . Миграция растительноядного превращает клетку  $E$  в клетку  $HA$ .

Вероятность  $PH$  превращения клетки  $E$  в клетку  $HA$  составляет  $1 - (1 - ph)^r$ , где  $ph$  — вероятность того, что за единицу времени одно растительноядное придет в клетку  $E$  из какой-либо соседней клетки, содержащей много растительноядных, а  $r$  — число соседних клеток, содержащих много растительноядных, т. е. находящихся в состоянии  $HC$ ,  $MA$ ,  $MB$  или  $MC$ . В каждой отдельной имитации  $ph$  — постоянная, а  $r$  — переменная.

Аналогичным образом  $PP$  — вероятность превращения клетки  $HA$ ,  $HB$  или  $HC$  в клетку  $MA$  — равна  $1 - (1 - pp)^s$ . Здесь  $pp$  — постоянная вероятность того, что одна особь хищника придет в данную клетку из какой-либо соседней клетки, содержащей мигрирующих хищников. Были рассмотрены два варианта этой модели. В одном варианте принималось, что хищники мигрируют лишь в том случае, если они голодны, т. е.  $s$  — число соседних клеток в состоянии  $MD$ . В другом варианте  $s$  — число клеток  $MB$ ,  $MC$  и  $MD$ .

Поведение модели имитировалось на вычислительных машинах для различных значений  $ph$  и  $pp$ , для «островных» и «шахматных» (stepping stone) моделей и для разного числа клеток. В результате проведенного анализа был сделан общий вывод, что для такой модели довольно легко можно достигнуть стабильного сосуществования хищника и жертвы; иными словами, достижение стабильности не требует особенно тщательного подбора значений параметров.

Опишем сначала случай, когда ни один из видов не вымирал. Модель состоит из 25 клеток, расположенных в виде квадрата  $5 \times 5$ . Это шахматная модель, в которой из каждой клетки возможна миграция только в четыре непосредственно примыкающие к ней клетки. Рассматривается «второй вариант», т. е. миграция хищников из клеток  $MB$ ,  $MC$  и  $MD$ . Вероятности миграции  $ph = pp = 0,438$ .

Эта модель просчитывалась пять раз, с разными начальными условиями, каждый раз на протяжении 100 временных интервалов; при этом ни один из двух видов не вымирал. Число клеток  $E$ ,  $H$  и  $M$  оставалось довольно постоянным, несколько отклоняясь в обе стороны от вычисленных ниже теоретических равновесных значений. На

рис. 36 показан небольшой участок одной из машинных реализаций.

На основании ряда проведенных на вычислительной машине имитаций был сделан вывод, что длительному

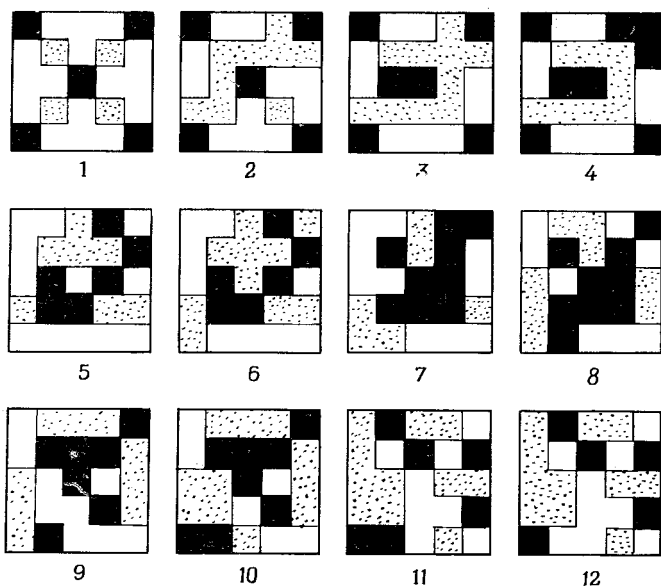


Рис. 36. Имитация системы, представленной на рис. 35, в среде, состоящей из 25 клеток.

Показаны первые двенадцать тактов. Черные квадраты — клетки, содержащие и хищника, и жертву; покрытые точками — содержащие только жертву; белые — пустые.

существованию благоприятствуют следующие условия:

1) высокая способность жертвы к миграции (высокая  $PH$ );

2) наличие убежищ для жертвы; если предполагается, что несколько особей жертвы остается в живых после вымирания хищника, то это равноценно допущению, что клетки  $E$  всегда превращаются в клетки  $HA$ , т. е.  $PH = 1$ ;

3) ограничение времени, в течение которого хищники мигрируют; таким образом первый вариант модели, в котором миграция происходит только из клеток  $MD$ ,

обеспечивает более длительное сосуществование, чем второй<sup>1</sup>;

4) большое число клеток; ясно, что, чем меньше число клеток, тем выше вероятность вымирания.

Как мы увидим, пример, используемый здесь в качестве иллюстрации, обладает не всеми этими чертами.

Способность хищников к миграции не должна быть слишком низкой, так как это привело бы к их вымиранию; высокая способность хищников к миграции благоприятствует непрерывному сосуществованию до тех пор, пока жертва также обладает высокой подвижностью. Не следует, однако, забывать принятое при построении модели допущение о том, что эффект иммиграции в данную клетку всегда пренебрежимо мал по сравнению с происходящим в ней размножением (при условии, что размножение действительно происходит).

Трудно формулировать обобщения относительно эффектов, обусловленных связностью клеток, т. е. сравнивать стабильность островной и шахматной моделей. Так,

$$\widehat{PH} = 1 - (1 - ph)^{\widehat{r}},$$

$$\widehat{PP} = 1 - (1 - pr)^{\widehat{s}},$$

где  $\widehat{PH}$ ,  $\widehat{PP}$ ,  $\widehat{r}$  и  $\widehat{s}$  — равновесные значения. Для шахматной модели значения  $\widehat{r}$  и  $\widehat{s}$  лежат между 0 и 4, тогда как для островной модели они могут быть велики и зависят от общего числа клеток. Поэтому представляется наиболее целесообразным сравнивать стабильность островной и шахматной моделей, зафиксировав значения  $\widehat{PH}$  и  $\widehat{PP}$  и варьируя значения  $ph$  и  $pr$ , соответственно. Иными словами, мы сравниваем стабильность моделей этих двух типов в случае, когда полные вероятности прихода мигранта в данную клетку из любой другой клетки одинаковы в обеих моделях (в равновесии), что предполагает гораздо более низкие значения  $ph$  и  $pr$  для островных моделей.

<sup>1</sup> Время, в течение которого хищники способны мигрировать, в модели нигде не фигурирует. Речь идет, по-видимому, об ограничении набора состояний, из которых возможна миграция.— *Прим. ред.*

Если принять это допущение, то островная модель более стабильна, чем шахматная, однако различие между ними не слишком велико. Это наводит на мысль, что в природе случайные миграции отдельных особей на большие расстояния способствуют стабильности системы.

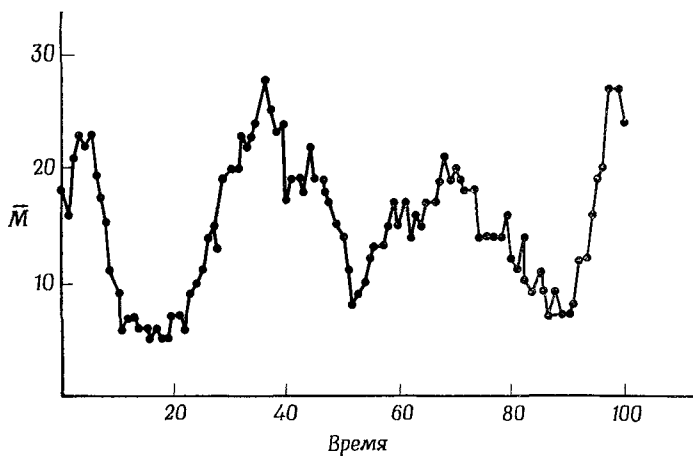


Рис. 37. Низкочастотный цикл в имитационной модели системы, показанной на рис. 35.

Это островная модель, состоящая из 100 клеток;  $\widehat{PH} = \widehat{PP} = 0,1$  (определения см. на стр. 98).  $\bar{M}$  — общее число клеток, содержащих хищников.

Имитации на вычислительных машинах позволили сделать еще один вывод, который мы приведем, прежде чем обосновать его аналитически. Этот вывод касается колебательного поведения модели. У островной модели наблюдаются высокочастотные двух-, четырех- или восьмитактные колебания. Они сходны с трехтактными циклами, описанными выше для простой модели трех состояний; быть может, эти колебания просто отражают несовершенство модели, а не соответствуют ничему такому, что происходит в реальных экосистемах. Но, как показывает рис. 37, возможны и низкочастотные колебания. Они, по-видимому, не обусловлены допущением о ряде дискретных состояний с синхронизованными переходами. Как это характер-



но для любых колебаний в экологических системах, возникновение таких низкочастотных колебаний легче всего объяснить задержками в регуляции, связанными с тем, что между моментом, когда данная клетка заселяется растительноядными или хищниками, и моментом, когда она сама становится источником расселяющихся особей, проходит известное время. Колебания, показанные на рис. 37, следует сравнить с теми, которые обнаружил Хаффэйкер (рис. 33).

Эти выводы станут более понятными, если провести следующий анализ. Пусть  $E$ ,  $HA$ ,  $HB$ ,  $HC$ ,  $MA$ ,  $MB$ ,  $MC$ ,  $MD$  — доли клеток, находящихся в соответствующих состояниях в положении равновесия, и пусть  $\widehat{PH}$  и  $\widehat{PP}$  — значения  $PH$  и  $PP$  в равновесии. Пусть, далее,  $HA + HB + HC = H$ , а  $MA + MB + MC + MD = M$ . Мы хотим найти значения  $E$ ,  $H$  и  $M$  (т. е. доли пустых клеток, клеток, занятых растительноядными, и клеток, содержащих как растительноядных, так и хищников) как функций  $\widehat{PH}$  и  $\widehat{PP}$ . Из табл. 1 находим, что

$$MA = MB = MC = MD,$$

$$E(1 - \widehat{PH}) + MD = E, \quad \text{или} \quad E = MD/\widehat{PH},$$

$$HA = E \cdot \widehat{PH} = MD,$$

$$HB = HA(1 - \widehat{PP}) = MD(1 - \widehat{PP}),$$

$$HC(1 - \widehat{PP}) + HB(1 - \widehat{PP}) = HC, \quad \text{или} \quad HC = MD(1 - \widehat{PP})^2/\widehat{PP}$$

Отсюда

$$E = MD/\widehat{PH},$$

$$M = 4MD,$$

$$H = MD/\widehat{PP},$$

и поскольку  $E + M + H = 1$ ,  $MD = 1/(4 + 1/\widehat{PH} + 1/\widehat{PP})$ .

Следовательно, для любых значений  $\hat{P}H$  и  $\hat{P}P$  можно найти равновесные фракции  $E$ ,  $H$  и  $M$ . Некоторые значения приведены в табл. 2.

Таблица 2

Равновесные частоты клеток  $E$ ,  $H$  и  $M$  как функции  $\hat{P}H$  и  $\hat{P}P$  — вероятностей того, что в данную клетку в единицу времени поступит по крайней мере один иммигрант (растительноядное или хищник)

	$\hat{P}P = 0,1$			$\hat{P}P = 0,9$		
	$\hat{E}$	$\hat{H}$	$\hat{M}$	$\hat{E}$	$\hat{H}$	$\hat{M}$
$\hat{P}H = 0,1$	0,417	0,417	0,166	0,662	0,073	0,265
$\hat{P}H = 0,9$	0,073	0,662	0,265	0,178	0,178	0,644

В такой системе вымирание может быть вызвано одной из трех причин.

1. Во все клетки  $H$  могут проникнуть хищники и выесть растительноядных прежде, чем какие-либо клетки  $E$  будут заселены растительноядными. Оба вида вымирают.

2. Все клетки  $M$  могут перейти в клетки  $E$  прежде, чем какие-либо хищники мигрировали из них в клетки  $H$ . Вымирают только хищники.

3. Равновесие может быть неустойчивым, и могут происходить колебания с большой амплитудой. При этом как первый, так и второй типы вымирания становятся достаточно вероятными.

Изучение имитаций на вычислительных машинах, а также некоторые весьма приближенные расчеты, основанные на равновесных значениях из табл. 2, привели к следующим выводам.

Вымирания типа 1 следует ожидать в тех случаях, когда значение  $\hat{P}P$  велико, а  $\hat{P}H$  мало. При этом, поскольку число клеток  $H$  мало, а значение  $\hat{P}P$  велико, ни одна из клеток, содержащих только растительноядных, не может избежать заселения хищниками в течение длительного времени. А следовательно, даже если число клеток  $E$

велико, низкое значение  $\widehat{PH}$  означает, что существует опасность вымирания.

Вымирания типа 2 следует ожидать при малых значениях как  $\widehat{PP}$ , так и  $\widehat{PH}$ . В этом случае низкое значение  $\widehat{PP}$  создает высокую вероятность того, что ни одна из клеток  $H$  не будет заселена хищниками. Вымирания следует ожидать скорее при низких, чем при высоких значениях  $\widehat{PH}$ , потому что при этом число клеток  $H$ , которым угрожает проникновение хищников, ниже.

Для проблем, связанных с биологическими методами регуляции численности, особенно важное значение имеет равновесная плотность популяции растительноядных по сравнению с ее плотностью в отсутствие хищников, которую мы примем равной 1,0. Как показывает таблица, равновесие возможно при такой плотности растительноядных, которая гораздо ниже емкости среды. Для этого значение  $\widehat{PH}$  должно быть мало, а  $\widehat{PP}$  — велико. Имитации на вычислительной машине показали, что при небольшом числе клеток (20—25) и при таких значениях  $\widehat{PH}$  и  $\widehat{PP}$  быстро наступает вымирание одного или обоих видов. Детерминистская «островная» модель, в которой предполагалось существование большого числа клеток, действительно приводила к стабильному равновесию, причем плотность растительноядных была низкой, а большинство клеток были пустыми.

Наконец, следовало объяснить, почему ход рассуждений, использованный в предыдущем разделе, неприложим к рассматриваемым здесь моделям. На рис. 35 различные состояния клетки представлены в виде фазовой диаграммы<sup>1</sup>. Важный момент, на который следует обратить внимание, состоит в том, что та или иная клетка сама по себе не будет проходить цикл, а достигнув состояния  $E$  или  $HC$  (в зависимости от своего исходного состояния), будет оставаться в нем. Таким образом, клетка как бы

<sup>1</sup> В действительности это не фазовая диаграмма, а, как указано в подписи к рис. 35, граф переходов. На фазовой диаграмме положение точки однозначно определяет ее дальнейшее поведение, и поэтому ветвление траекторий, подобное изображенному на рис. 35, в точках  $E$ ,  $HA$ ,  $HV$ ,  $HC$  недопустимо. — Прим. ред.

стремится не совпадать по фазе с соседней клеткой, задерживаясь в состоянии *E* или *HC*, до тех пор, пока соседняя клетка не разойдется с ней по фазе. Действительно, данная клетка будет оставаться в состоянии *E*, пока соседняя клетка не достигнет состояния *HA*, *MA*, *MB* или *MC*, и в состоянии *HC*, пока соседняя клетка не достигнет состояния *MD* (первый вариант) или состояния *MB*, *MC* или *MD* (второй вариант). Поэтому аргументы в пользу того, что соседние клетки придут к одной фазе, в данном случае неприменимы.

## В. Эволюция миграции

Переход в процессе эволюции от оседлого образа жизни к миграциям обычно всегда бывает вызван тем, что в среднем мигрирующие особи получают некое селективное преимущество над оседлыми. Другое возможное объяснение состоит в том, что миграция возникла в результате «родственного отбора»: хотя миграция приводит к снижению средней численности потомства у мигрантов, она повышает среднюю численность потомства у их близких родичей. В последующем изложении возможность «родственного отбора» не учитывается, хотя исключить ее нельзя.

Селективное преимущество, создаваемое миграцией, зависит от характера местообитания.

1. *Прерывистое и временное местообитание.* Примерами служат недавно распаханые земли (для колонизирующих растений), организмы-хозяева (для соответствующих паразитов), экскременты и трупы организмов (для организмов-деструкторов). В подобных местообитаниях для того, чтобы выжить, совершенно необходим какой-то механизм расселения.

2. *Прерывистое и длительно сохраняющееся местообитание.* В любой пятнистой среде длительность существования областей, содержащих хотя бы несколько подходящих для обитания пятен, по всей вероятности, будет значительно больше длительности существования любого отдельного пятна. Поэтому, даже если длительность существования пятен и велика по сравнению с продолжительностью жизни отдельного организма, отбор будет

благоприятствовать некоторому стремлению к миграции. Степень миграции зависит от динамики численности популяции в пределах данного пятна. При этом возможны две крайние ситуации: 1) если численность популяции в пределах пятна постоянна, то миграция лишь в редких случаях может создавать селективное преимущество; 2) если локальные популяции нередко вымирают, как в моделях, рассмотренных в предыдущем разделе, то миграция часто будет создавать селективное преимущество.

3. *Непрерывное местообитание.* В этом случае перемещения происходят чаще всего на небольшие расстояния и носят диффузный характер. Если численность данной популяции подвержена колебаниям большой амплитуды, то колебания численности соседних популяций будут совпадать с ними по фазе, тогда как колебания отдаленных популяций могут и не совпадать. Поэтому в периоды перенаселенности миграции на небольшие расстояния не создают селективного преимущества — при этом иммигрант просто попадает в другую перенаселенную область. Однако отбор может благоприятствовать такой миграции, при которой часть особей из популяций с пиковой численностью мигрирует на большие расстояния, преодолевая преграды, которые они никогда не переступают при обычном диффузном перемещении. Возможным примером такого рода миграции служат миграции леммингов.

УСТОЙЧИВОСТЬ И СЛОЖНОСТЬ (ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ)

Как отметили Уилсон и Боссерт [84] в своей книге по биологии популяций, одна из трафаретных сентенций экологии состоит в том, что устойчивость естественных экосистем, которую мы наблюдаем, следует относить за счет их сложности, т. е. большого числа входящих в их состав видов и взаимодействий между этими видами. Элтон [11] четко изложил все аргументы в пользу того, что возрастающая сложность ведет к устойчивости. Простые лабораторные модели систем хищник—жертва, состоящих всего из двух или нескольких видов, обычно бывают неустойчивы. На возделываемых площадях вспышки размножения возникают чаще, чем в естественных сообществах, причем они бывают особенно резко выражены, если посевы представляют собой монокультуру. Противоположная крайняя ситуация — тропические леса, где вспышек численности вообще не происходит; в этих богатых по видовому составу лесах колебания численности гораздо слабее, чем в лесах субарктической зоны, для которых характерно относительно небольшое разнообразие видов при высокой численности каждого из них. Аналогичных взглядов придерживается Хатчинсон [26].

Эти наблюдения подтверждают положение о том, что сложность ведет к устойчивости, хотя возможны и другие объяснения. Например, различия между естественными сообществами и сообществами, складывающимися на возделываемых землях, могут быть обусловлены тем, что виды, образующие естественную экосистему, прошли через длительный период коэволюции, а различия между экосистемами тропической и субарктической зоны — резкими колебаниями климатических условий в последней, оказывающими дестабилизирующее воздействие. Остав-

шиеся главы этой книги посвящены теоретическому анализу соотношения между устойчивостью и сложностью. Это нелегкая проблема, и выводы, которые мы делаем, носят предварительный характер. Ниже кратко изложены основные положения наших рассуждений.

### А. Метод статистической механики

Этот подход, который впервые применили Кернер [27, 28] и Лей [38, 39], будет рассмотрен в гл. 8. Несмотря на изящество метода и его аналитические возможности, мне кажется сомнительным, что его удастся использовать в экологии. Основная трудность состоит в следующем. Для того чтобы применять этот метод, необходимо прежде всего иметь систему уравнений движения, для которых можно найти некоторую «сохраняющуюся величину», подобную общей кинетической энергии молекул идеального газа. Для большинства используемых в экологии уравнений (например, для логистического уравнения) такой сохраняющейся величины не существует. Поэтому Кернер и Лей положили в основу своего анализа уравнения хищник—жертва Вольтерра без демпфирования. Об искусственном характере подобных уравнений мы уже говорили (стр. 23). Они приводят к структурно неустойчивой динамической системе, т. е. любое небольшое изменение формы уравнения (путем прибавления  $\epsilon\phi(x)$ , где  $\phi(x)$  — произвольная функция, а  $\epsilon$  мало) может полностью изменить поведение системы.

### Б. Сложность при одном трофическом уровне

Этой теме посвящена гл. 9. Хорошо известно (см. гл. 5, разд. А), что сосуществование двух конкурирующих видов возможно лишь при выполнении двух неравенств. С увеличением  $n$  — числа конкурирующих видов — возрастает и число неравенств, которым должны удовлетворять параметры, описывающие конкуренцию. Стробек [75] показал, что число таких неравенств составляет  $2(n - 1)$ . Ясно, что при больших значениях  $n$  шансы на сосуществование очень невелики, за исключением тех случаев, когда зна-

чения самих параметров выбраны в высшей степени неслучайным образом.

Затем я перейду к вопросу о том, каким образом число сосуществующих в условиях конкуренции видов зависит от числа доступных им ресурсов. Основной вывод, сделанный Мак-Артуром и Левинсом [51], а также Ресциньо и Ричардсоном [69], состоит в том, что число видов в данном местообитании не может превышать определенного количества ресурсов, от которых эти виды зависят. В связи с этой теоремой возникают два затруднения. Во-первых, она утверждает лишь то, что при числе наличных ресурсов, равном  $n$ , число зависящих от этих ресурсов видов не может быть больше  $n$ . Будет ли при этом число видов достигать  $n$  и будет ли оно хотя бы выше единицы, зависит от эволюционных критериев, рассматриваемых в гл. 11. Во-вторых, возникают затруднения в связи с определением самого понятия «ресурс». Несколько ниже я попытаюсь разъяснить это.

Я рассматриваю также некоторое обобщение теоремы Левина [42], вводящее два новых момента. Во-первых, оно заставляет учитывать климатические и другие не зависящие от плотности условия в качестве факторов, ограничивающих численность. Приводимые мной основания позволяют считать, что подобный подход неверен и что он создает ненужные осложнения. Во-вторых, и это более важно, обобщение относится не только к конкурентным взаимоотношениям, но и к взаимоотношениям хищник—жертва и ведет к сравнительно общей формулировке условий (необходимых, но, к сожалению, недостаточных), которые должны быть выполнены для того, чтобы два вида могли сосуществовать в одном местообитании.

## **В. Сложность в экосистемах с несколькими трофическими уровнями**

В уравнениях Вольтерра, описывающих взаимоотношения хищник—жертва [уравнения (8)] при ограничении численности жертвы наличными ресурсами, для сосуществования достаточно, чтобы выполнялось одно неравенство. Нетрудно показать, что при удлинении пищевой цепи до  $n$  звеньев для обеспечения



существования  $n + 1$  видов все еще достаточно выполнения одного неравенства. Таким образом, в данном случае нет никаких доводов, сравнимых с приведенными выше для случая  $n$  конкурирующих видов, которые бы позволяли объяснить, почему увеличение числа трофических уровней в системе должно само по себе вести к неустойчивости.

Мы рассмотрим два подхода к проблеме устойчивости многовидовых экосистем. Один из них, впервые использованный Мэем [53—55] и вслед за ним другими исследователями, состоит в том, чтобы рассматривать устойчивость экосистем, описываемых системами дифференциальных уравнений, в которых знаки и величины коэффициентов взаимодействия выбираются случайным образом. Для довольно общего типа уравнений Мэй сумел показать, что возрастание сложности системы, будь то за счет увеличения числа видов или числа взаимодействий между ними, обычно влечет за собой неустойчивость системы в целом. Это заставляет сделать вывод, что единственная причина устойчивости сложных естественных экосистем — высшая степень неслучайности происходящих в них взаимодействий.

Другой возможный подход основан на рассмотрении некой модельной экосистемы, в которой величины взаимодействия выбираются систематически, а не случайно. Это делается применительно к экосистеме, описываемой конечно-разностными, а не дифференциальными уравнениями для того, чтобы можно было учесть дестабилизирующие воздействия временных задержек, играющих важную роль. Подобный анализ приводит к выводу, что конкуренция за необходимые ресурсы, происходящая на низших трофических уровнях какой-либо экосистемы, ведет к неустойчивости, тогда как конкуренция между хищниками в конечных звеньях пищевой цепи оказывает стабилизирующее воздействие.

## Г. Эволюция экологических параметров

Как показало предшествующее обсуждение, устойчивость сложных экосистем требует, чтобы параметры, описывающие взаимодействия между видами, выбирались

специальным образом. Эти параметры, или скорее взаимодействия, которые они описывают, представляют собой продукт естественного отбора. Именно это обстоятельство и служит основным оправданием существования «популяционной биологии» — науки, объединяющей в себе экологию и популяционную генетику.

Было бы серьезной ошибкой считать, что отбор может быть эффективным в силу того, что он благоприятствует сохранению устойчивых экосистем в ущерб неустойчивым. Отбор способствует сохранению и дальнейшему развитию признаков, обеспечивающих выживание и размножение тех особей, которые этими признаками обладают; иногда в результате родственного отбора, могут сохраняться признаки, обеспечивающие выживание близких родичей таких особей, или даже — в результате группового отбора — признаки, обеспечивающие выживание больших консpezifичных популяций. Не следует, однако, представлять себе экосистему в целом как некую единицу, на которую может действовать отбор.

Существуют два главных способа, при помощи которых отбор мог бы создавать сложные и устойчивые экосистемы: назовем их «генетической обратной связью» и «исключением видов».

Допустим, что два вида в течение некоторого времени сосуществуют в какой-то экосистеме, взаимодействуя друг с другом; при этом у них, по всей вероятности, возникнут какие-то генетические изменения, вызванные этим взаимодействием; иными словами, эти два вида претерпят «коэволюцию». Отсюда следует, что соответствующие параметры, входящие в наши экологические уравнения, будут изменяться под действием естественного отбора. Они вовсе не обязательно должны эволюционировать в направлении увеличения устойчивости системы. Достижение устойчивости зависит главным образом от того, получают ли при этом отдельные особи какое-либо селективное преимущество. В некоторых ситуациях можно с достаточной вескими основаниями полагать, что отбор обычно будет оказывать стабилизирующее воздействие. Примером может служить эволюция паразитов от форм, оказывающих летальное воздействие на хозяина, к формам, вступающим с ним в отношения комменсализма. Следует отметить,

что этот процесс может содержать элементы родственного или группового отбора; воздерживаясь от нанесения сильного вреда организму-хозяину, паразит тем самым обеспечивает более длительное пристанище не только для самого себя, но и для других паразитов этого вида-хозяина, которые нередко бывают связаны близким родством. Пинментель [64] считает, что существуют причины более общего характера, по которым коэволюция обычно приводит к экологической устойчивости; соответствующий процесс он назвал «генетической обратной связью». Состоятельность его рассуждений рассматривается в гл. 11.

Процесс «исключения видов» можно легче всего себе представить, рассматривая фауну и флору некоего острова. Время от времени на остров прибывают виды-иммигранты. Некоторым из этих видов не удается обосноваться на острове. Среди тех видов, которым удается закрепиться, одни просто включаются в существующее на острове сообщество, а другие в результате хищничества или конкуренции приводят при этом к элиминации одного или нескольких исконных обитателей острова. Иногда, вызвав элиминацию других видов, они затем вымирают сами. Виды, населяющие остров в любой момент времени, образуют достаточно устойчивую экосистему. Однако их ни в коей мере нельзя рассматривать как случайную выборку из видов, прибывавших на остров в разное время; они представляют собой в сущности выборку, сохраненную отбором в силу способности к сосуществованию. В соответствии с таким ходом рассуждений реальные экосистемы, как сложные, так и любые другие, сохраняются в течение длительного времени, потому что те виды, присутствие которых было бы несовместимо с устойчивостью системы, исключаются из нее. Подобные рассуждения легко приложимы к островным сообществам; что касается возможности их использования применительно к сообществам, обитающим на обширных материковых пространствах, то она не столь ясна.

В гл. 11 рассматриваются факторы отбора, действующие в тех случаях, когда два вида сосуществуют в одном и том же местообитании. Сначала мы коснемся вопроса о том, существуют ли какие-либо общие причины, по которым коэволюция неизменно должна приводить

к экологической устойчивости. Затем мы опишем факторы отбора, под влиянием которых тот или иной вид становится узкоспециализированным или неспециализированным. Это имеет очевидное отношение к устойчивости экосистем, поскольку два вида, специализирующиеся к различным ресурсам, способны к сосуществованию, тогда как два конкурирующих неспециализированных вида могут оказаться неспособными к этому. В гл. 12 рассматривается эволюция территориального поведения, которая может вести к непосредственной саморегуляции хищников и тем самым оказывать важное стабилизирующее воздействие.

## СТАТИСТИЧЕСКАЯ МЕХАНИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Один из возможных подходов к анализу сложных экосистем состоит в использовании методов статистической механики, разработанных физиками для анализа таких систем, которые слишком сложны, чтобы к ним можно было применять более стандартные методы, связанные с нахождением решений детерминистских уравнений. Цели подобного подхода к экологии и его возможные перспективы легче представить себе в свете тех достижений, к которым он привел в физике. По существу статистическая механика пытается объяснить известные законы, связывающие между собой такие «макроскопические» переменные, как температура или давление (например, «газовый закон»,  $PV = MRT$ ), в терминах движения «микроскопических» частиц, подчиняющихся известным механическим законам движения (например, Сила = Масса  $\times$  Ускорение).

Поскольку при обычных условиях в 1 см<sup>3</sup> газа содержится порядка  $10^{19}$  частиц, совершенно ясно, что о решении этих уравнений в явном виде не может быть и речи. Однако оказалось возможным установить закономерности, относящиеся к статистическим свойствам популяций таких частиц; примерами подобных закономерностей служат теорема равнораспределения, согласно которой в газе, содержащем частицы разной массы, кинетическая энергия, усредненная по времени, одинакова для всех частиц, или закон Максвелла—Больцмана, выражающий распределение скоростей для частиц, имеющих одинаковую массу. Ниже будут рассмотрены экологические аналоги этих двух утверждений. В статистической механике имеется также ряд положений, касающихся наблюдаемых макроскопических параметров. Например, давление равно

2  $nti$ , где  $n$  — среднее число частиц массы  $m$ , отражающихся от единицы площади стенки за единицу времени, а  $i$  — средняя перпендикулярная стенке составляющая скорости до (или после) отражения. Эти положения удалось сформулировать после того, как была найдена некая сохраняющаяся величина, остающаяся постоянной в течение всего движения; для того чтобы стало возможным использовать статистическую механику в экологии, необходимо найти соответствующую сохраняющуюся величину.

В экологии за микроскопические переменные, соответствующие массе или скорости частицы, были приняты плотности популяций отдельных видов. Совершенно очевидно, что «замкнутая» экологическая система, соответствующая замкнутой физической системе, которая характеризуется тем, что она не получает извне и не отдает ни вещество, ни энергию, не может быть замкнутой в физическом смысле; в экологии замкнутой считается система, в которой не происходит ни эмиграции, ни иммиграции. То обстоятельство, что в реальном мире не существует замкнутых экосистем (за исключением, быть может, нашей планеты в целом), не должно нас особенно беспокоить, поскольку замкнутых физических систем также не существует.

Вопрос о том, что следует считать «макроскопическими» переменными в экологии, менее ясен. Возможными макроскопическими переменными являются первичная продуктивность, биомасса, число видов, среднее и дисперсия числа особей, приходящихся на каждый вид, а также средняя амплитуда колебаний численности особей. Примером закона, связывающего между собой макроскопические переменные и соответствующего газовому закону, служит «закон»  $N = AS^k$ , где  $N$  — число видов, которым представлен данный таксон на острове, а  $S$  — площадь этого острова. Однако в экологии нет такого общепринятого для описания экосистем набора макроскопических переменных подобных давлению и температуре, которые были приняты для описания состояния газов еще до того, как они получили объяснение на микроскопическом уровне. Поэтому всем тем, кто пытается применять методы статистической механики в экологии, остается лишь надеяться

ся, что такие макроскопические переменные удастся открыть или изобрести.

Другая трудность заключается в отсутствии чего-либо соответствующего законам движения Ньютона. По причинам, которые мы разъясним чуть ниже, в качестве формулировки законов движения на микроуровне были выбраны уравнения Вольтерра без демпфирования. Следует, однако, сказать, что эти уравнения не могут претендовать на столь близкое соответствие реальному положению вещей, как законы Ньютона или законы Менделя, послужившие основой для математического развития популяционной генетики.

Использование методов статистической механики в экологии по сравнению с применением их в теории газов облегчается тем, что в некоторых случаях у нас есть возможность непосредственно проследить за изменением микроскопической переменной, например плотности отдельного вида. Для того, чтобы это стало более понятным, допустим, что физик, не имея представления о температуре и не располагая никаким термометром, тем не менее пытался бы выработать некую осмысленную концепцию температуры, наблюдая за изменениями скорости движения отдельных частиц в газе. Следует отметить, что если бы удалось найти способ, позволяющий проследить таким образом за движением отдельных частиц, то это, вполне возможно, позволило бы сформулировать представление о температуре и привело бы к созданию прибора для ее измерения.

Впервые методы статистической механики использовал в экологии Кернер [27]; в дальнейшем их применение разрабатывали Кернер [28] и Лей [38, 39]. Ниже мы рассмотрим допущения, принятые этими авторами, и некоторые из наиболее интересных сделанных ими заключений, опуская соответствующие математические выкладки. Затем мы обсудим правомерность принятых Кернером и Леем допущений, а также различные возможные способы проверки их выводов по данным наблюдений.

Рассмотрим замкнутую экосистему, в которую входит  $k$  видов, с численностями  $N_1, N_2, \dots, N_k$ . Предполагается, что изменение этих численностей во времени полно-

стью описывается уравнением

$$\frac{dN_r}{dt} = \varepsilon_r N_r + \frac{1}{\xi_r} \sum_s \alpha_{sr} N_s N_r. \quad (46)$$

Это уравнение Вольтерра, в которых не учитываются временные задержки, связанные с сезонами размножения или возрастной структурой. Предполагается, что «самоограничивающиеся» или «демпфирующие» члены квадратичной формы  $\alpha_{rr} N_r^2$  отсутствуют, т. е. что  $\alpha_{rr} = 0$  для всех  $r$ . Далее принимается, что  $\alpha_{sr} = -\alpha_{rs}$  для всех пар видов. Таким образом, все взаимодействия между видами относятся к типу хищник—жертва, а конкуренция или комменсализм отсутствуют. Все самоограничивающиеся и конкурентные воздействия игнорируются по той причине, что лишь таким образом можно получить систему с сохраняющейся величиной; а как говорилось выше, для того чтобы можно было применять методы статистической механики, необходимо иметь какой-либо закон сохранения.

Принимая  $\alpha_{sr} = -\alpha_{rs}$ , мы подразумеваем, что каждая съеденная особь жертвы превращается в одну особь хищника, чего обычно не бывает. Эту трудность можно обойти следующим образом. Во-первых, мы примем, что  $N_r$  — биомасса данного вида, а не его численность. Во-вторых, если  $\lambda$  единиц биомассы жертвы необходимо для создания одной единицы биомассы хищника, то в уравнении (46) величина  $N_r$  для вида хищника должна быть в  $\lambda$  раз больше фактической биомассы. В экосистеме с несколькими трофическими уровнями виды, образующие третий уровень, следует рассматривать с весами  $\lambda_1 \lambda_2$ , где  $\lambda_1$  — эффективность превращения между первым и вторым уровнями,  $\lambda_2$  — между вторым и третьим и так далее.

Если равновесное значение величины  $N_r$  равно  $q_r$ , то

$$\varepsilon_r \xi_r + \sum_s \alpha_{sr} q_s = 0. \quad (47)$$

В дальнейшем изложении мы допускаем, что уравнение (47) имеет единственное решение, где все  $q$  положительны; для этого необходимо (но недостаточно), чтобы число  $k$  было четным и чтобы не все  $\varepsilon$  имели одинаковый знак.

Вольтерра показал, что величины  $N_r$  изменяются в



конечных пределах, оставаясь положительными; некоторые из них, а нередко и все, подвержены незатухающим колебаниям, и их усредненные по времени значения соответствуют равновесным значениям  $q_r$ .

Для того чтобы найти искомую сохраняющуюся величину, удобно изменить обозначения, положив  $N_r/q_r = n_r$  и  $v_r = \log n_r$ . При этом основное уравнение принимает вид

$$\frac{dv_r}{\beta_r dt} = \sum_s \alpha_{sr} q_s (\exp v_r - 1). \quad (48)$$

В таком случае можно показать, что

$$G = \sum_r \beta_r q_r (\exp v_r - v_r) = \text{const}. \quad (49)$$

Таким образом, величина  $G$  — интеграл движения. Обратите внимание на то, что  $G$  представляет собой сумму ряда членов  $G_r = \beta_r q_r (\exp v_r - v_r)$ , по одному на каждый из видов. Каждый член  $G_r$  имеет минимум  $\beta_r q_r$ , когда  $v_r = 0$ , и, следовательно,  $N_r$  равна  $q_r$ , т. е. своему равновесному значению. Называя величину  $G$  интегралом движения, мы подразумеваем, что если в исходном состоянии системы  $G$  было равно  $G_0$ , то  $G_0$  будет сохранять свое значение бесконечно долго. Конечно, одна и та же система (т. е. система с одинаковыми значениями  $\varepsilon_r$ ,  $\beta_r$ ,  $\alpha_{sr}$ ) может иметь в исходном состоянии высокие или низкие значения  $G$ . Вообще говоря, чем сильнее отличаются исходные значения  $N_r$  от своих равновесных значений  $q_r$ , тем больше величина  $G$ .

Используя тот факт, что величина  $G$  сохраняет свое значение, Кернер определил модуль  $\theta$ , который он называет «температурой» системы, и показал, что для любого  $r$ -го вида справедливо

$$\frac{\beta_r}{q_r} \overline{(N_r - q_r)^2} = \theta, \quad (50)$$

где черта означает усреднение по времени величины  $(N_r - q_r)^2$ . Таким образом, температура  $\theta$  служит мерой среднего квадратичного отклонения численности каждого вида от его равновесной численности. Справедливость

уравнения (50) для всех видов позволяет считать, что колебания численности у всех видов происходят с одинаковой «энергией»; таким образом, уравнение (50) аналогично закону статистической механики, согласно которому все частицы обладают одинаковой средней кинетической энергией.

Затем Кернер находит вероятность того, что численность данного вида в любой момент времени лежит в интервале от  $n_r$  до  $n_r + dn_r$ , а именно

$$P(n_r) dn_r = \text{const} \cdot n_r^{x_r - 1} \exp(-x_r n_r) dn_r, \quad (51)$$

где  $x_r = \beta_r q_r / \theta$ . Это распределение аналогично распределению Максвелла—Больцмана. Кернер указывает, что при очень больших значениях  $\theta$  уравнение (51) сводится к распределению, которое Фишер (см. [12]) ввел для численностей  $n_r$  разных видов в одной экосистеме с тем, чтобы объяснить соотношение численностей особей разных видов тропических бабочек, наблюдаемое в выборке. Значение этого соответствия между теорией и результатами наблюдения обсуждается ниже.

Дальнейшие следствия из модели Кернера выводит Лей [38, 39]. Он рассматривает, в частности, «устойчивость» системы; под устойчивостью он имеет в виду примерно то, что я в этой книге называю «стабильностью», поскольку его интересует частота резких колебаний численности претерпеваемых данным видом, которые в конечной системе могут привести к вымиранию. Он пользуется переменной  $x_i = (N_i - q_i) / q_i$ ; таким образом, величина  $x_i$  — это нормализованное отклонение от равновесия. Среднее значение  $x_i$  равно нулю. Лей хочет выяснить, с какой частотой отклонение величины  $x_i$  от ее нулевого равновесного значения бывает в точности равно некоторому данному расстоянию  $a$ . Очевидно, что для данного  $\theta$  такое отклонение будет встречаться тем реже, чем больше расстояние  $a$ . Лей показал, что искомая частота равна

$$\frac{1}{\pi} \exp\left(-\frac{q_i a^2}{2\theta}\right) \sqrt{\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r}. \quad (52)$$

Таким образом, если мы минимизируем среднее значение

ние (для всех  $k$  видов) величины  $\sum_{r=1}^k \alpha_{ir}^2 q_i q_r$ , то мы тем самым минимизируем частоту резких колебаний численности отдельных популяций, которые могли бы привести к вымиранию, одновременно максимизируя то, что я называю стабильностью.

Необходимо наложить некоторые ограничения на масштабы и характер экосистемы, для которой нужно минимизировать частоту (52); иначе мы могли бы минимизировать эту частоту, положив все  $\alpha_{ir} = 0$ . Лей минимизирует величину  $\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r$  при ограничивающем условии, состоящем в том, что суммарная продуктивность  $P$  экосистемы должна быть постоянной. Как следует измерять величину  $P$ ? Если рассматривать экосистему, разделяя ее на первичные продуценты и все прочие, то к первичным продуцентам следует отнести тех, для которых величина  $\varepsilon_r$  в уравнении (46) положительна, а среднее значение суммарной первичной продукции будет равно  $\sum \varepsilon_r q_r$ , где сумма берется по всем первичным продуцентам. Для экосистемы, в которой имеется всего два трофических уровня, эта сумма равна

$$\frac{1}{2} \sum_{rs} | \alpha_{rs} | q_r q_s,$$

когда экосистема находится в состоянии равновесия. Для экосистем, в которых число трофических уровней больше двух, эта сумма требует несколько более сложного выражения, но для простоты Лей принимает

$$P = \frac{1}{2} \sum_{rs} | \alpha_{rs} | q_r q_s.$$

Нетрудно видеть, что при постоянном значении  $P$  величина  $\sum \alpha_{ir}^2 q_i q_r$  будет минимизирована при условии, что все  $\alpha_{ir}$  равны между собой. Следовательно, стабильность экосистемы возрастает при наличии большого числа слабых связей между входящими в ее состав видами, а не при наличии небольшого числа сильных связей.

Если принять, что все  $\alpha_{ir}$  равны между собой, то при

условии, что число видов не слишком мало, можно показать, что частота (52) пропорциональна

$$\frac{P}{B} \sqrt{\left[ \frac{1}{k} \exp(-q_i a^2/2\theta) \right]}, \quad (53)$$

где  $B$  — суммарная биомасса системы  $\sum_i N_i$ .

Таким образом, если степень связности пищевой сети достаточно высока, стабильность системы возрастает при условии снижения продуктивности относительно биомассы<sup>1</sup>.

На этом мы закончим очерк теории. К сожалению, сомнительно, чтобы эта теория могла помочь нам понять причины стабильности экосистем. Уравнение (46), лежащее в основе всей теории, описывает консервативную систему, в которой резкость колебаний численности видов целиком и полностью зависит от начальных условий. Это неизбежно, поскольку к неконсервативным системам методы статистической механики неприменимы. Однако в то же время это означает, что подход с позиций статистической механики не позволяет нам понять, чем в действительности определяется резкость колебаний численности.

Эта трудность вырисовывается более четко, если мы рассмотрим два предсказания теории. Обратимся сначала к выведенному Кернером распределению обилия вида, которое как будто до некоторой степени подтверждается результатами наблюдений. На самом же деле Престон [68] показал, что логарифмически нормальное распределение обилия видов лучше соответствует результатам наблюдений, чем распределение, выбранное Фишером и предсказанное Кернером. Это, однако, всего лишь второстепенное возражение. Главное же возражение против распределения (51) заключается в том, что это распределение не величины  $N_r$  — подлинного обилия видов

<sup>1</sup> Автор не определяет точно употребляемое им понятие «степень связности» (connectedness). однако подразумевается, что степень связности велика, если все  $\alpha_{ir}$  близки друг другу, и мала, если некоторые из  $\alpha_{ir}$  велики, а другие малы или вовсе равны нулю. Действительно, чем большее число  $\alpha_{ir}$  равно нулю, тем меньше трофических связей в системе. — Прим. ред.

(или скорее их биомасс), а величины  $n_r = N_r/q_r$ . Таким образом, предложенная Кернером теория предсказывает соответствующее распределение лишь для того случая, когда допускается, что все виды имеют одинаковую равновесную плотность  $q_r$  и испытывают колебания численности с большой амплитудой (большие значения  $\theta$ ). Следовательно, предсказанное распределение отражает отклонение обилия видов от их средних значений. Отсюда вытекает, что если из одной и той же экосистемы взять две выборки с достаточно большим разрывом во времени, в течение которого могло бы произойти несколько циклов изменений численности, то распределение по обилию видов в обеих выборках будет одинаковым, однако виды, обычные в первой выборке, окажутся редкими во второй, и наоборот. Если, чего скорее всего можно ожидать на практике, окажется, что одни и те же виды остаются обычными в последовательных выборках, то это будет означать, что распределение не имеет отношения к колебаниям, а отражает различия между равновесными значениями  $q_r$ , о которых теория Кернера ничего сказать не может.

Сходные затруднения возникают при попытках интерпретировать произведенный Леем анализ стабильности экосистем и показанную им максимизацию этой стабильности в системе с постоянной продуктивностью при равенстве всех взаимодействий  $\alpha_{ir}$ . Поскольку размах коле-

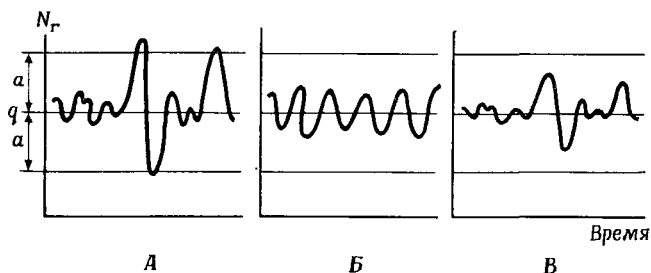


Рис. 38. Изменение численности  $N_r$  вида во времени в модели Кернера—Лея.

А. Пищевая сеть с небольшим числом сильных взаимодействий. Б. Пищевая сеть с большим числом слабых взаимодействий. В. Пищевая сеть с небольшим числом сильных взаимодействий, но при начальных условиях, близких к равновесным. Эти кривые не являются результатом точных расчетов, а дают лишь качественное представление о различиях, которые следует ожидать.

баний численности зависит лишь от начальных условий, то единственное, к чему может привести изменение степени связности пищевой сети, так это к изменению формы колебаний численности. Как показано на рис. 38, график зависимости величины  $N_r$  от времени для любого вида будет сходен с кривой  $A$ , если число сильных связей в пищевой сети невелико, и с кривой  $B$ , если в пищевой сети имеется сравнительно большое число слабых связей. Теория не дает никаких указаний на то, что с возрастанием степени связности кривая  $A$  примет вид кривой  $B$ , поскольку это различие зависит исключительно от начальных условий. Таким образом, кривые  $A$  и  $B$  соответствуют одной и той же «температуре»  $\theta$  и имеют одинаковое среднее квадратичное значение амплитуды колебаний; однако кривая  $A$  пересекает линию  $N = (q + a)$  чаще, потому что ее амплитуда варьирует сильнее. Это различие может существовать как между двумя видами, входящими в состав одной и той же экосистемы (если  $A$  соответствует динамике вида, имеющего меньше взаимодействий первого порядка, чем вид  $B$ ), так и между всеми видами одной экосистемы и всеми видами другой, слабо сопряженной с первой и потому находящейся при той же температуре, тогда как различие между системами  $A$  и  $B$  — это различие в температуре, зависящее не от связности, но от начальных условий или от флуктуаций среды. Так или иначе различие между типами  $A$  и  $B$  представляется подлинным предсказанием теории, и вполне может оказаться, что оно сохраняет силу и для неконсервативных систем.

## СЛОЖНОСТЬ ПРИ ОДНОМ ТРОФИЧЕСКОМ УРОВНЕ

**А. Условия для сосуществования конкурирующих видов**

Хорошо известное заключение, которое вытекает из модели Лотки—Вольтерра для конкуренции между двумя видами, состоит в том, что для устойчивого сосуществования этих видов параметры конкуренции должны удовлетворять двум неравенствам (см. гл. 5). Стробек [75] показал, что если рассматривать соответствующие уравнения, описывающие конкуренцию между  $n$  видами, то для устойчивого сосуществования всех  $n$  видов необходимо выполнение  $2(n - 1)$  неравенств. Об этом следует помнить, рассматривая устойчивость  $n$ -видовых экосистем со взаимоотношениями хищник—жертва, комменсализмом и конкуренцией. Вывод Стробека служит еще одним аргументом в пользу представления о том, что большие экосистемы с произвольными взаимодействиями вряд ли могут быть устойчивыми.

**Б. Сколько ограничивающих ресурсов?**

Мак-Артур и Левинс [51] и независимо от них Ресциньо и Ричардсон [69] показали, что число видов в данном местообитании не может превышать число независимых ресурсов, ограничивающих эти виды. Ранее подобное взгляды высказывал Уильямсон [82]. Трудность приложения этой теоремы связана с необходимостью решить, каково истинное число независимых ресурсов. Я сначала изложу вариант Мак-Артура и Левинса, который, хотя он и является менее строгим, легче интерпретировать с экологических позиций. Затем я приведу несколько кажущихся противоречащими примеров, после чего попытаюсь в свете этих примеров сформулировать более точно, что же

следует понимать под словами «два независимых ресурса». И наконец, я опишу одно обобщение этих рассуждений, принадлежащее Левину [42].

Рассмотрим сначала случай, когда имеется два ресурса с плотностями  $R_1$  и  $R_2$ . Требуется доказать, что одни лишь

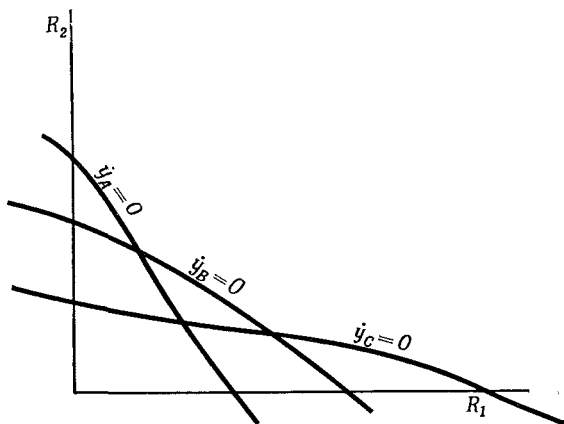


Рис. 39. Три вида при наличии двух ограничивающих ресурсов.

эти ресурсы могут ограничить численность не более чем двух видов. Если вид  $A$  с плотностью  $y_A$  ограничивается только этими ресурсами, то в плоскости  $(R_1, R_2)$  есть линия, для которой  $y_A = 0$  (рис. 39). Аналогичным образом для видов  $B$ ,  $C$  и т. д. должны существовать линии  $y_B = 0$ ,  $y_C = 0$  и т. д.

Для того чтобы виды  $A$  и  $B$  могли сосуществовать, должна быть некая точка на плоскости, где  $y_A = 0$  и  $y_B = 0$ ; иными словами, эти две линии должны пересекаться в некоторой точке. Однако «бесконечно неправдоподобно» (по терминологии Мак-Артура и Левинса), чтобы три линии пересеклись в одной точке, и, следовательно, три вида не могут сосуществовать, если их численность ограничивается только двумя ресурсами. Необходимо сказать несколько слов в оправдание этого положения. С математической точки зрения ничто не препятствует



пересечению трех линий в одной точке. Однако в экологической ситуации, воспроизводимой этой моделью, любое изменение одного из видов (например, изменение частоты генов) повлечет за собой изменение положения соответствующей линии. Следовательно, положение о бесконечной неправдоподобности того, что три линии пересекутся в одной точке, представляет собой вполне веский аргумент, если только не допустить наличия какого-то стабилизирующего процесса, вынуждающего их к такому пересечению. Однако такое допущение равносильно допущению прямого стабилизирующего действия отбора на экосистемы, которого на самом деле нет.

Если считать, что наши рассуждения справедливы применительно к двум ресурсам, то их можно без труда распространить и на случаи, когда имеется  $n$  ресурсов, т. е. можно утверждать, что в местообитании, в котором имеется  $n$  ограничивающих численность ресурсов, возможно сосуществование не более чем  $n$  видов. Обратите внимание, что при этом устанавливается лишь верхний предел для числа видов; никаких доказательств того, что при наличии  $n$  ресурсов число сосуществующих видов должно быть равно  $n$ , не приводится.

Рассмотрим теперь два примера, казалось бы противоречащих этому положению:

1) численность двух видов хищников ограничивается одним видом жертвы, причем один хищник питается личинками, а другой — взрослыми особями;

2) численность двух растительноядных видов ограничивается одним видом растений, причем одно растительноядное питается корнями этого растения, а другое — листьями.

В обоих этих случаях нетрудно построить правдоподобные модели, приводящие к устойчивому сосуществованию таких двух видов (подробнее см. [17]). Таким образом, для того чтобы теорема оставалась справедливой, необходимо рассматривать личинок и взрослых особей одного и того же вида насекомых или же корни и листья одного и того же вида растений как независимые ресурсы. Совершенно ясно, что независимость двух ресурсов, подразумеваемая в этой теореме, вовсе не требует их статистической независимости.

Допустим, однако, что плотности двух ресурсов связаны функциональной зависимостью, так что  $R_2 = f(R_1)$ . В таком случае, как показывает рис. 40, для того чтобы

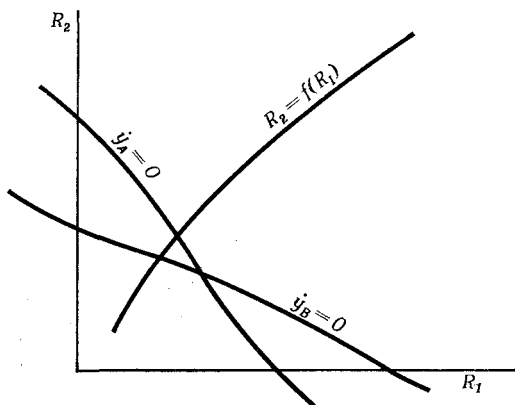


Рис. 40. Два вида, зависящие от двух ресурсов, плотности которых функционально связаны друг с другом.

между видами  $A$  и  $B$  могло существовать равновесие, три кривые должны пересекаться в одной точке, а это, как мы уже убедились, бесконечно маловероятно.

Простейшая причина, обуславливающая наличие функциональной зависимости между плотностями двух ресурсов, может заключаться в их «мелкозернистости» в том смысле, какой в это вкладывает Левинс [43]. Если какой-либо вид всегда потребляет два данных ресурса в той пропорции, в какой они встречаются в данном местообитании (как, например, какой-нибудь фильтратор, неспособный отличать один вид организмов, служащих ему пищей, от другого), то эти ресурсы нельзя считать независимыми и следует рассматривать как единый ресурс. Необходимо обратить внимание на то, что два пищевых объекта могут представлять собой два независимых ресурса или один ресурс в зависимости от природы хищника. Так, печень и кишечник мыши представляют один ресурс для совы, но два независимых ресурса для паразитических организмов.

В 1972 г. Левин обобщил эту теорему. Он рассматривает судьбу  $n$  видов с плотностями  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , которые подчиняются уравнениям

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, \dots, x_n, y_1, \dots, y_m). \quad (54)$$

В этих уравнениях  $y_1, \dots, y_m$  — такие переменные (например, климатические условия или мигрирующие извне виды), которые не являются функциями  $x$ -ов, но могут быть функциями  $t$ . Помимо этих переменных, единственные «ресурсы», появляющиеся в качестве ограничивающих факторов в правой части уравнений, — это сами плотности рассматриваемых видов. Это не означает, что какой-либо «фиксированный» ресурс, как, например, пространство, не может действовать в качестве ограничивающего фактора, потому что величина пространства, приходящегося на одну особь вида  $i$ , — это функция плотности  $x_i$  и должна была бы войти в таком виде в уравнения для  $x_i$ .

Затем Левин вводит новые переменные  $z_1, \dots, z_p$ , где  $p < n + m$ . Каждое  $z$  есть функция  $x$ -ов и  $y$ -ов, и значения  $z$ -ов выбираются так, чтобы они образовывали «минимальное независимое множество» переменных, так что каждая  $f_i$  может быть представлена как функция  $z$ -ов. Далее Левин доказывает, что устойчивое равновесие или непрерывный цикл возможны лишь при условии  $p \geq n$ . Таким образом, переменные  $z$  представляют собой «ограничивающие факторы» или «ресурсы» и число наличных независимых ресурсов должно по меньшей мере быть равно числу видов, численность которых подлежит регуляции.

Переменные  $z$  вводятся с тем, чтобы предусмотреть обсуждавшееся выше положение о том, что два рассматриваемых ресурса не должны функционально зависеть друг от друга. Так, допустим, что, когда бы величины  $x_1$  или  $x_2$  ни появлялись в правой части уравнения, они появляются в форме  $(x_1 + 4x_2)$ ; в таком случае вполне уместно заменить  $(x_1 + 4x_2)$  на  $z_1$  — единый ограничивающий фактор.

Эту теорему можно упростить в тех случаях, когда удается установить, что переменные  $y_1, \dots, y_m$  несущественны. Так, рассмотрим уравнения

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, y), \quad (55)$$

$$\dot{x}_2 = x_2 f_2(x_1, y), \quad (56)$$

где  $y$  не является функцией  $x_1$  или  $x_2$ , но может варьировать во времени. Формулировка теоремы, предложенная Левином, не содержит ничего, что указывало бы на невозможность существования равновесия, поскольку здесь имеется два ограничивающих фактора  $x_1$  и  $y$ .

Уравнение (55) можно переписать в виде

$$\dot{x}_1 = F_1(x_1, t),$$

решение которого при выбранных начальных условиях

$$x_1 = g(t).$$

Таким образом, уравнение (56) примет вид

$$\dot{x}_2 = x_2 F_2[g(t), t],$$

т. е.  $\dot{x}_2 = x_2 h(t)$ .

Рассмотрим уравнение  $\dot{x}_2 = x_2[h(t) + \varepsilon]$ , где величина  $\varepsilon$  мала, но не равна нулю. Это уравнение имеет решение

$$x_2 = K \exp(\varepsilon t) \exp\left[\int h(t) dt\right]. \quad (57)$$

В нашем случае  $\varepsilon = 0$ , поэтому для равновесия выражение  $K \exp\left[\int h(t) dt\right]$  должно быть строго больше нуля и меньше бесконечности. Значит, введение небольшого ненулевого  $\varepsilon$ , который может возникнуть в результате незначительного изменения в биологии одного или другого вида, приведет к тому, что правая часть равенства (57) будет стремиться либо к бесконечности, либо к нулю в зависимости от того, будет ли  $\varepsilon$  больше или меньше нуля. Следовательно, исходная система уравнений (55), (56) неустойчива.

Приведенные выше рассуждения можно без труда перенести на случай  $n$  видов [7]. При этом доказательства Левина полностью остаются в силе. Так, для  $n$  уравнений вида

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, \dots, x_n, t) \quad (58)$$

Левин показал, что наличие устойчивого равновесия возможно только в том случае, когда: 1) не существует такого

замкнутого подмножества из  $r$  уравнений, в котором менее чем  $r$  плотностей играют роль ограничивающих факторов. В некотором частном случае все  $n$  плотностей должны войти по крайней мере в одну ограничивающую функцию  $f_i$ ; 2) невозможно заменить переменные  $x_1, \dots, x_n$  на переменные  $z_1, \dots, z_p$ , где  $p < n$ , так чтобы все  $f_1, \dots, f_n$  можно было выразить как функции переменных  $z_1, \dots, z_p, t$ .

Первое условие говорит нам кое-что относительно минимальной сложности устойчивой экосистемы, в том числе и о том, что в любой экосистеме, содержащей  $n$  видов, плотность каждого вида должна оказывать влияние на скорость роста либо его собственной численности, либо численности какого-нибудь другого вида в данной экосистеме.

Второе условие выражает, по-видимому, в очень общей форме «закон Гаузе». Этот закон формулируют по-разному<sup>1</sup>; наиболее обычная формулировка сводится к следующему: никакие два вида, имеющие сходные экологические потребности, не могут в течение длительного времени сосуществовать в одном и том же местообитании. Второе условие утверждает, что если два вида идентичны (или если один представитель одного вида идентичен  $r$  представителям другого вида) в качестве ограничивающих факторов, то ни одна экосистема, в которую входят оба эти вида, не может быть устойчивой.

---

<sup>1</sup> Сам Гаузе ни разу его не сформулировал. Происхождение закона Гаузе и его значение подробно изложены Хардином [18].

## СЛОЖНОСТЬ ПРИ НЕСКОЛЬКИХ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЯХ

## А. Пищевые цепи, в которых число звеньев больше единицы

В начале гл. 9 было показано, что с возрастанием числа конкурирующих видов, находящихся на одном трофическом уровне, соответственно возрастает и число неравенств, которые должны выполняться для того, чтобы стало возможным достижение устойчивого равновесия. Увеличение длины пищевой цепи не сопровождается соответствующим увеличением числа условий, необходимых для достижения устойчивости. Рассмотрим пищевую цепь, состоящую из одного растительноядного вида с плотностью  $x$  и трех видов хищников с плотностями  $y$ ,  $z$  и  $w$ , каждый из которых питается видом, находящимся на одну ступень ниже в пищевой цепи. В таком случае, если допустить, что численность растительноядного вида ограничена наличием в среде определенного ресурса, а численность хищников — только их жертвами, получим

$$\left. \begin{aligned} \dot{x} &= x(a - bx - c_1y), \\ \dot{y} &= y(-e + c'_1x - c_2z), \\ \dot{z} &= z(-f + c'_2y - c_3w), \\ \dot{w} &= w(-g + c'_3z), \end{aligned} \right\} \quad (59)$$

где все коэффициенты положительны. Нетрудно показать, что имеется положение равновесия, для которого  $x$ ,  $y$ ,  $z$  и  $w$  положительны при условии, что

$$\frac{a}{b} > \frac{e}{c_1} + \frac{fc_1}{bc_2} + \frac{gc_2}{c_1c_3}. \quad (60)$$

Это соответствует условию  $a/b > e/c$ , которое должно

выполняться для того, чтобы было возможно сосуществование одного вида хищника и его жертвы. Хотя равновесная плотность  $a/b$  растительноядного вида сама по себе должна быть больше, если он должен поддерживать существование трех хищников, чем если бы он поддерживал только хищника первого порядка, при этом все еще необходимо выполнение лишь одного неравенства. Такое заключение справедливо для пищевых цепей любой длины. Я не исследовал эти положения равновесия на устойчивость, однако, по всей вероятности, они будут устойчивы.

Следовательно, увеличение длины пищевых цепей само по себе не создает неустойчивости.

## Б. Экосистемы со случайными взаимодействиями

При изучении сложности в экосистемах, для которых характерны как взаимодействия хищник—жертва, так и конкуренция, использовались два метода. Первый метод, рассматриваемый в этом разделе, сводится к анализу влияний, оказываемых на устойчивость данной экосистемы случайными изменениями знака и величины взаимодействий между видами. Этот метод описан в интересной работе Мэй [54].

Мэй сначала разбирает некоторое обобщение уравнений Вольтерра для случая, когда запасы ресурса не ограничены (гл. 2, разд. Б). Он рассматривает экосистему, в которую входят  $n$  видов хищников с плотностями  $P_1, P_2, \dots, P_j, \dots, P_n$  и  $n$  видов жертвы с плотностями  $H_1, H_2, \dots, H_j, \dots, H_n$ ; здесь  $H$  можно считать обозначением для плотностей растительноядных видов. Соответствующие уравнения, аналогичные уравнениям Вольтерра, имеют вид

$$\left. \begin{aligned} dH_j/dt &= H_j \left[ a_j - \sum_{k=1}^n \alpha_{jk} P_k \right], \\ dP_j/dt &= P_j \left[ -b_j + \sum_{k=1}^n \beta_{jk} H_k \right], \end{aligned} \right\} \quad (61)$$

где  $j = 1, 2, \dots, n$ .

Эти уравнения отличаются от уравнения, которое рассматривал Кернер (стр. 120), тем, что для них не прини-

мается  $\alpha_{jk} = \beta_{kj}$ ; единственное ограничение, накладываемое на коэффициенты, состоит в том, что они должны давать положительные конечные значения для всех равновесных плотностей. Мэй [54] показал, что *либо* изменения численности носят чисто колебательный характер, как это всегда бывает при взаимодействии двух видов, *либо* система неустойчива. Вывод, таким образом, ясен: возрастание сложности экосистемы не обязательно должно приводить к увеличению ее устойчивости и во всяком случае не исключает возможности того, что она станет менее устойчивой.

Затем Мэй переходит к анализу экосистемы, состоящей из видов с плотностями  $N_1, N_2, \dots, N_m$ , подчиняющимися достаточно общим уравнениям

$$dN_j/dt = F_j(N_1, N_2, \dots, N_m), \quad (62)$$

где  $j = 1, 2, \dots, m$ .

Появившиеся здесь  $m$  функций  $F_j$  — произвольные нелинейные функции от плотностей популяций. Точки равновесия представляют собой решения системы из  $m$  уравнений

$$F_j(\hat{N}_1, \hat{N}_2, \dots, \hat{N}_m) = 0. \quad (63)$$

Неявное ограничение на функции  $F_j$  состоит в том, что эти уравнения имеют по крайней мере одно решение, для которого значения  $\hat{N}_1, \hat{N}_2, \dots, \hat{N}_m$  положительны. Устойчивость равновесия для малых отклонений можно проанализировать, положив  $N_j$  равным  $N_j(1 + n_j)$ , где малые в начальный момент  $n_j$  служат мерой отклонения от равновесной популяции. Уравнения (62) сводят затем к линейным дифференциальным уравнениям

$$dn_j/dt = \sum_{k=1}^m a_{jk} n_k, \quad (64)$$

где  $a_{jk}$  дается формулой  $a_{jk} = \frac{\hat{N}_k}{\hat{N}_j} \frac{\partial F_j}{\partial N_k}$ ,

а частные производные берутся в положении равновесия.

Следовательно, устойчивость системы зависит от матрицы с элементами  $a_{jk}$ .

Допустим теперь, что каждый вид сам по себе имеет устойчивую равновесную плотность, к которой он при-



ближается с некоторой постоянной скоростью. Это равносильно допущению, что

$$a_{jj} = -1 \text{ для всех } j. \quad (65)$$

Затем делается допущение, что все другие  $a_{jk}$  (при  $j \neq k$ ) подчинены распределению вероятностей с нулевым средним и дисперсией  $S^2$ . Мы можем представить себе, что величина  $S$  характеризует среднюю интенсивность взаимодействия между видами. Эти взаимодействия могут иметь любой знак; если говорить о парных взаимодействиях видов, то наше предположение означает, что конкуренция и комменсализм встречаются одинаково часто, и в сумме их частота соответствует частоте взаимодействий хищник—жертва. Далее Мэй показывает, что если  $m \gg 1$ , то в случае

$$S < (2m)^{-\frac{1}{2}} \quad (66)$$

система почти наверное устойчива, а в случае

$$S > (2m)^{-\frac{1}{2}} \quad (67)$$

система неустойчива.

Затем Мэй переходит к предположению, согласно которому  $a_{jh}$  с вероятностью  $C$  подчинены приведенному выше статистическому распределению, а с вероятностью  $1 - C$  равны нулю, и показывает, что критерий устойчивости, соответствующий неравенству (66), примет в этом случае вид

$$S < (2mC)^{-\frac{1}{2}}. \quad (68)$$

Величина  $C$  представляет собой вероятность того, что любые два вида непосредственно взаимодействуют друг с другом, и ее называют «связываемостью» („connectance“) пищевой сети. Этот аналитический результат хорошо соответствует результатам, полученным Гарднером и Эшби [14] для имитации с помощью вычислительной машины при  $m$ , равных 4, 7 и 10.

Как следует интерпретировать эти результаты? Они свидетельствуют о том, что если каждый из некоторого

числа видов, будучи изолированным, имеет некоторое устойчивое равновесие, то при возрастании числа видов  $m$  или связываемости  $C$  средняя интенсивность взаимодействия  $S$  между видами, совместимая с устойчивостью, уменьшается. А это снова приводит к выводу, что устойчивость больших и богатых связями природных экосистем обусловлена только высокой степенью неслучайности их связей.

Если исходить из предположения, что в основе устойчивости реальных экосистем лежит «исключение видов» (гл. 7, разд. Г), то модель Мэя вызывает еще ряд вопросов. Мэй показал, что экосистема, в которую входит  $m$  видов, взаимодействующих друг с другом случайным образом, вряд ли окажется устойчивой, если  $m$  велико. Однако можно задать следующий вопрос: если в какое-либо сообщество ввести  $m$  видов, то каково ожидаемое число  $r$  (где  $r \leq m$ ) видов, которые останутся в устойчивой системе после завершения процесса исключения видов? Ответ на этот вопрос зависит от того, вводились ли виды по одному или все разом, а также от других допущений. Но если окажется, что при больших  $m$  отношение  $r/m$  немногим меньше единицы и что модель, основанная на «исключении видов», приложима как к материковым, так и к островным экосистемам, то существование сложных экосистем можно будет объяснить, не прибегая к «генетической обратной связи». Однако все эти «если» весьма велики.

### В. Упорядоченно связанные сети

Другой метод состоит в том, чтобы рассматривать экосистему, изменяя каким-либо упорядоченным образом связность (connectivity), но не затрагивая прочие черты системы. В качестве примера рассмотрим экосистему (на рис. 41), состоящую из двух видов жертвы, двух видов хищников, образующих промежуточный уровень, и двух видов хищников, составляющих последнее звено цепи. Предполагается, что численность двух видов жертвы ограничивается наличием ресурсов. Связность системы можно изменять, увеличивая или уменьшая роль стрелок  $C$  (выражающих конкуренцию между видами жертвы),  $D$  (выражающих конкуренцию между промежуточными

хищниками) или  $E$  (выражающих конкуренцию между хищниками последних звеньев).

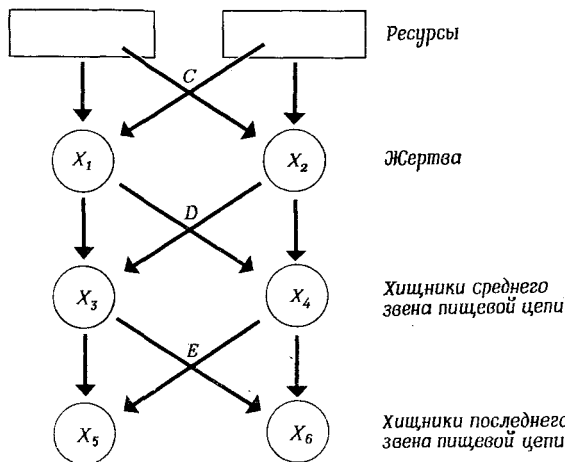


Рис. 41. Экосистема, в которую входит шесть видов. Стрелки показывают направление потоков вещества.

Эту систему можно описать при помощи уравнений

$$\left. \begin{aligned} X_1' &= X_1(a_{10} - a_{11}X_1 - a_{12}X_2 - a_{13}X_3 - a_{14}X_4), \\ X_2' &= X_2(a_{20} - a_{21}X_1 - a_{22}X_2 - a_{23}X_3 - a_{24}X_4), \\ X_3' &= X_2(a_{30} + a_{31}X_1 + a_{32}X_2 - a_{35}X_5 - a_{36}X_6), \\ X_4' &= X_4(a_{40} + a_{41}X_1 + a_{42}X_2 - a_{45}X_5 - a_{46}X_6), \\ X_5' &= X_5(a_{50} + a_{53}X_3 + a_{54}X_4), \\ X_6' &= X_6(a_{60} + a_{63}X_3 + a_{64}X_4). \end{aligned} \right\} (69)$$

В этих уравнениях все  $a_{ij}$  положительны. Коэффициенты  $a_{10}$  и  $a_{20}$  больше единицы, а  $a_{30}$ ,  $a_{40}$ ,  $a_{50}$ ,  $a_{60}$  меньше единицы.

Следует отметить два допущения, лежащих в основе нашего анализа.

1. Эти уравнения записаны в разностной форме, что равносильно допущению неперекрывающихся поколе-

ний. Они, однако, могут служить также для описания экосистемы с непрерывным размножением, но с запаздывающей регуляцией.

2. Только уравнения для двух видов жертвы содержат члены, соответствующие самоограничению. Таким образом допускается, что виды жертвы ограничиваются ресурсами среды, тогда как численность остальных видов ограничивается только их пищей<sup>1</sup>.

Поведение этой системы зависит от относительной роли запаздываний, порождаемых дискретностью сезонов размножения, и демпфирования, обусловленного самоограничивающимися членами.

В уравнениях (69) имеется 26 произвольных постоянных. Требуется свести их к трем параметрам —  $c$ ,  $d$  и  $e$ , служащим мерой связности сети на трех трофических уровнях. Этого можно достигнуть следующим образом.

1. Пусть  $a_{ij} = a_{ji}$  для всех коэффициентов, кроме  $a_{12}$  и  $a_{21}$ . Это означает, что  $X_1, \dots, X_6$  выражают «эквивалентную биомассу», а не число особей. Так, если, например,  $n$  граммов жертвы превращаются в 1 г промежуточного хищника и если  $X_1$  и  $X_2$  соответствуют фактической биомассе жертвы, то в каком случае  $X_3$  и  $X_4$  выражают фактическую биомассу хищников, умноженную на  $n$ .

2. Значения  $\hat{X}_1, \dots, \hat{X}_6$  для каждого вида в точке равновесия считаются постоянными и равными единице. Поскольку они выражают эквивалентные, а не фактические биомассы, допущение о том, что количества биомассы на всех трех уровнях одинаковы, нельзя считать нереалистичным. Выбор единицы в данном случае можно рассматривать просто как нормировку.

3. Истинные скорости роста  $a_{10}, \dots, a_{60}$  выбраны следующим образом: при отсутствии взаимодействия между двумя пищевыми цепями,  $X_1-X_3-X_5$  и  $X_2-X_4-X_6$ , значения  $a_{10}, \dots, a_{60}$  таковы, чтобы обеспечивать колебания каждой цепи вокруг соответствующего равновесного

---

<sup>1</sup> В действительности различие между жертвами и хищниками в том, что численность жертвы ограничена неким постоянным количеством ресурсов, а численность хищника — изменяющимся во времени количеством жертвы. — Прим. ред.

значения с постоянной амплитудой. Во избежание резонансных эффектов периоды колебаний каждой цепи по отдельности различны, соответствуя 6 поколениям для одной цепи и 8 поколениям для другой.

Из допущения 1 следует восемь уравнений, из допущения 2 — шесть уравнений и из допущения 3 — еще шесть, связывающих эти 26 коэффициентов. В результате для описания интенсивности связей между двумя пищевыми цепями остается шесть уравнений. Эти уравнения зависят от трех параметров и имеют следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} a_{12} &= ca_{11}, & a_{21} &= ca_{22}, \\ a_{14} &= da_{13}, & a_{23} &= da_{24}, \\ a_{45} &= ea_{35}, & a_{36} &= ea_{46}. \end{aligned} \right\} \quad (70)$$

При этом следует считать, что если  $c = 0$ , то между видами жертвы конкуренция отсутствует; если  $c = 1$ , то конкуренция между видами жертвы достигает максимальной степени и каждый вид жертвы подавляет в равной мере как своего конкурента, так и самого себя; если же  $c > 1$ , то равновесие между видами жертвы при полном отсутствии хищников будет неустойчивым. Параметры  $d$  и  $e$  имеют сходные значения для конкуренции между хищниками промежуточных и конечных звеньев цепи.

Используя допущения 1—3 и уравнения (70), можно вычислить коэффициенты  $a_{ij}$  как функции параметров  $c$ ,  $d$  и  $e$ . Если теперь записать  $X_i = \tilde{X}_i(1 + x_i)$  для всех  $i$  и рассматривать только небольшие отклонения от равновесия, то уравнения (69) примут вид

$$\begin{pmatrix} x'_1 \\ x'_2 \\ x'_3 \\ x'_4 \\ x'_5 \\ x'_6 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1-a_{11}) & -a_{12} & -a_{13} & -a_{14} & 0 & 0 \\ -a_{21} & (1-a_{22}) & -a_{23} & -a_{24} & 0 & 0 \\ +a_{31} & +a_{32} & +1 & 0 & -a_{35} & -a_{36} \\ +a_{41} & +a_{42} & 0 & +1 & -a_{45} & -a_{46} \\ 0 & 0 & +a_{53} & +a_{54} & +1 & 0 \\ 0 & 0 & +a_{63} & +a_{64} & 0 & +1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \\ x_4 \\ x_5 \\ x_6 \end{pmatrix}. \quad (71)$$

Эти уравнения решаются на ЭВМ методом итерации для достаточного числа поколений, чтобы можно было изу-

чить их устойчивость. Это было сделано для различных значений параметров  $c$ ,  $d$  и  $e$ ; результаты представлены на рис. 42. При интерпретации этой фигуры следует пом-

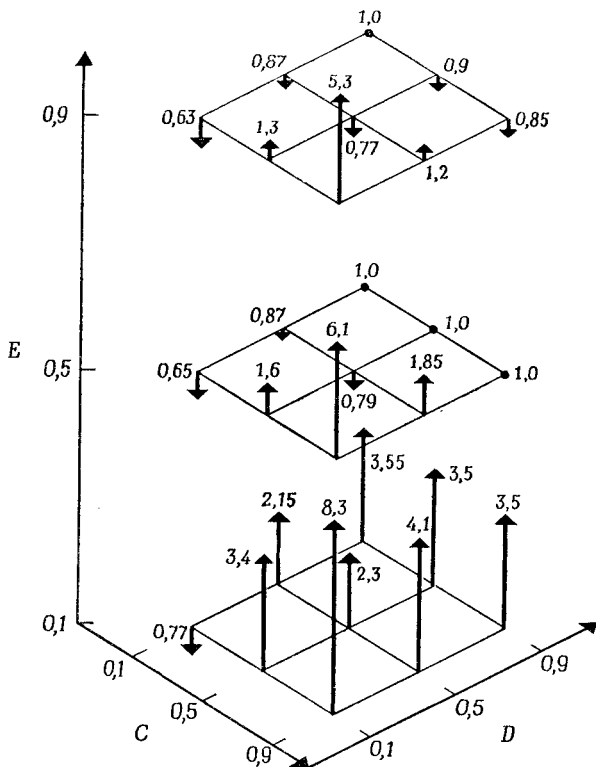


Рис. 42. Поведение шестивидовой экосистемы при разных значениях  $c$ ,  $d$  и  $e$ .

Во всех случаях при  $t \rightarrow \infty$  преобладает колебательное поведение. Числа над стрелками указывают отношение амплитуды произвольного колебания к амплитуде предшествующего; длина стрелок пропорциональна логарифмам этого отношения. Таким образом, стрелки, направленные вверх, соответствуют растущим колебаниям.

нить, что в изолированных цепях (когда  $c = d = e = 0$ ) происходят колебания с постоянной амплитудой. Таким образом, стрелка, направленная вверх, показывает, что

связность вызвала неустойчивость, а стрелка, направленная вниз, — устойчивость. Ясно, что связность может как стабилизировать, так и дестабилизировать систему в зависимости от того, на каком уровне она проявляется. Вообще конкуренция между видами жертвы оказывает дестабилизирующее воздействие, тогда как конкуренция между хищниками, составляющими концевые звенья цепи (т. е. неспециализированными, а не узко специализированными хищниками), приводит к стабилизации. Конкуренция на промежуточных уровнях действует в разных случаях по-разному.

В поведении рассматриваемой системы есть одна особенность, не выявляемая на рис. 42. В тех случаях, когда связность стабилизирует систему, колебания в обеих пищевых цепях совпадают по фазе, а их период примерно соответствует семи поколениям, будучи промежуточным между периодами для каждой из цепей по отдельности. Если же связность оказывает дестабилизирующее воздействие, то колебания в этих двух цепях не совпадают по фазе (при возрастании численности одного вида жертвы численность другого сокращается), а их период составляет от 10 до 20 поколений.

Из этой модели следует три основных вывода:

- 1) конкуренция на уровне жертвы оказывает дестабилизирующее воздействие на экосистему;
- 2) конкуренция между хищниками (т. е. между неспециализированными, а не между узко специализированными-

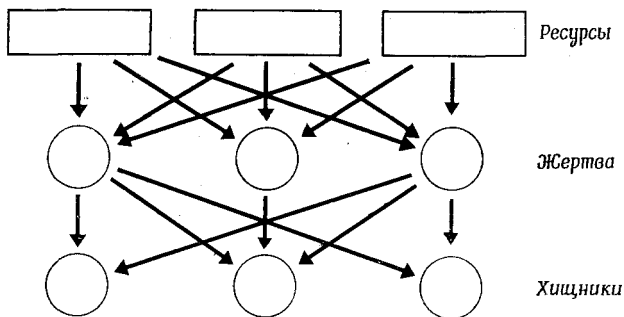


Рис. 43. Другой пример шестивидовой экосистемы.

ми хищниками) оказывает стабилизирующее действие;

3) когда под действием связности система дестабилизируется, колебания входящих в нее компонентов не совпадают по фазе, причем период этих колебаний больше, чем в том случае, когда эти компоненты изолированы.

Важно установить, не оказывает ли влияния на перечисленные нами выводы структура именно той экосистемы, которая изображена на рис. 41, или же различные принятые нами дополнительные допущения. По-видимому, это влияние отсутствует, поскольку в точности такие же заключения вытекают из аналогичного анализа системы, представленной на рис. 43. Показано также, что на эти заключения не влияют изменения собственного периода колебаний изолированных пищевых цепей или изменения равновесных значений биомассы разных видов.

## Г. Соответствие моделей результатам полевых наблюдений

В какой мере модели, описанные в этой и в предыдущей главах, соответствуют представлению об устойчивости как о следствии сложности? Обсуждение этой проблемы полезно начать с изложения работ Уатта [79, 80], в которых он пытается выяснить, приводит ли в природных условиях сложность пищевых сетей к устойчивости или к неустойчивости. Уатт проанализировал обширные данные, собранные Canadian Forest Insect Survey, относительно влияния на численность популяций различных видов бабочек тех кормовых растений, которыми они питаются, и таксономических взаимоотношений между ними. Он пришел к выводу, что устойчивость на любом трофическом уровне, как растительном, так и плотоядном:

1) возрастает с увеличением числа конкурирующих видов на этом уровне;

2) уменьшается с уменьшением числа конкурирующих видов, питающихся видами, составляющими этот уровень;

3) уменьшается с уменьшением доли среды, содержащей потребную пищу.

Термин «устойчивость» используется здесь применительно к одному виду; устойчивость считается максимальной, когда годовые колебания численности (по логарифми-



ческой шкале) данного вида минимальны. Свое первое заключение Уатт вывел на основании наблюдений, показавших, что численность видов, которые питаются на кормовых растениях, служащих также пищей и для многих других видов, колеблется меньше, чем численность видов, которые разделяют свою пищу с небольшим числом других видов. Третье заключение Уатта основано на двух группах данных: во-первых, численность видов, которые питаются на большом числе кормовых растений, подвержена более резким колебаниям, чем численность видов, питающихся лишь на нескольких растениях; во-вторых, в случае, наиболее явно противоречащем этому правилу (еловая листовертка, которая питается всего лишь на двух кормовых растениях, но численность которой тем не менее весьма неустойчива), эта неустойчивость наблюдается только в тех районах, где кормовые растения этой листовертки составляют основную часть среды. Второе заключение Уатта не вытекает из проведенного им анализа, а сформулировано для того, чтобы учесть данные Цвёльфера [87], который обнаружил, что чешуекрылым, подвергающимся нападению нескольких паразитов, скорее удастся «увильнуть» и у них чаще возникают нерегулируемые колебания численности, чем у тех, на которых паразитирует только один вид.

Как можно объяснить все эти заключения? Третье заключение Уатта понять довольно легко. Численность популяции растительоядного вида, по всей вероятности, будет подвержена колебаниям с большой амплитудой, если ее истинная скорость роста велика, а скорость эта велика в тех случаях, когда пища легко доступна и распределена достаточно плотно, так что потери особей при расселении незначительны. Два других заключения понять труднее. На первый взгляд они, казалось бы, противоречат тому, что вытекает из только что проведенного рассмотрения шестивидовых экосистем. Однако подобное сравнение явно неправомерно. Заключение Уатта касается относительных амплитуд колебания разных видов в пределах одной экосистемы; в наших же моделях сравнивается устойчивость разных экосистем. В частности, второе заключение Уатта заставляет думать, что если виды, находящиеся на одном трофическом уровне, неспособны к

быстрому росту численности и, следовательно, устойчивы, то виды, образующие тот трофический уровень, который лежит непосредственно под первым, могут оказаться неустойчивыми.

Отсюда следует, что проведенный Уаттом анализ имеет важное значение для понимания относительной устойчивости видов в пределах данной экосистемы. Обсуждавшиеся в этой главе модели, в которых сравнивается устойчивость различных экосистем, лишь косвенным образом помогают понять заключения Уатта.

Существует еще одна несколько особая причина, по которой рассматриваемые здесь модели, и в частности модель Мэя, могут не вполне соответствовать экологическим выводам, основанным на данных полевых наблюдений. Все аргументы, приводимые Элтоном [11] и вкратце изложенные в начале гл. 7, относятся к одной категории: они свидетельствуют о том, что расходящиеся колебания при взаимодействиях хищник—жертва (под этим термином мы объединяем все плюс—минус-взаимодействия) чаще наблюдаются в экосистемах с небольшим числом видов. Между тем модель Мэя ни в коем случае не допускает расходящихся колебаний при взаимодействии хищник—жертва. Так, если  $N_j$  и  $N_k$  — численности соответственно жертвы и хищника, то отклонения этих численностей от равновесных описываются уравнениями

$$\begin{aligned}\dot{n}_j &= -n_j - a_{jk} n_k, \\ \dot{n}_k &= a_{kj} n_j - n_k,\end{aligned}$$

где и  $a_{ik}$ , и  $a_{kj}$  положительны. Легко показать, что эти уравнения не могут привести к расходящимся колебаниям. По существу в этих уравнениях предполагается, что численность всех видов, в том числе и хищников, самоограничивается; кроме того, в них не учитываются задерживания по времени. А следовательно, возникающие в них неустойчивости в большинстве случаев относятся к типу «конкурентного исключения», так что любые неустойчивости осциллирующего характера будут возникать в результате взаимодействий между многими видами, а не в результате простых взаимодействий хищник—жертва.

Таким образом, модель Мэя не подтверждает, но и не

опровергает предположения о том, что многовидовые экосистемы более устойчивы, потому что они уменьшают вероятность колебаний при взаимодействиях хищник—жертва. Однако в пользу подобного предположения свидетельствуют наблюдения Уатта [80], согласно которым колебания численности растительноядных насекомых более вероятны в тех случаях, когда кормовое растение (или растения) составляет значительную часть среды; аналогичные примеры приводят и другие авторы (например, Сатчел [72] о дефолиации дубов листоверткой *Tortrix*). Этим данным соответствует также интересное предположение, высказанное Коннеллом [10], относительно высокой численности конкурирующих видов в тропических экосистемах. Коннелл считает, что в дождевом тропическом лесу ни один вид деревьев не может стать чересчур многочисленным, так как в этом случае на него накинется специализированные хищники и фитопатогены. Это равносильно утверждению, что плотность каждого вида древесных растений поддерживается на некотором невысоком равновесном значении  $\hat{x}$ ; значение это гораздо ниже значения емкости среды  $x_c$ , которого она могла бы достигнуть в отсутствие хищников или болезней. На первый взгляд создается впечатление, что при этом должны возникать обычные неустойчивости осциллирующего характера. Так, высказывалось мнение (стр. 43), что колебания в системе хищник—жертва наиболее вероятны в том случае, когда  $\hat{x} \ll x_c$ . Однако при этом ввиду конкуренции с другими видами деревьев ни один вид не способен за короткое время увеличить свою плотность так, чтобы она превысила равновесную плотность  $\hat{x}$ , а следовательно, колебания численности возникнуть не могут. Может быть, в конечном счете, если бы все хищники были устранены, один или несколько видов деревьев путем конкурентного исключения вытеснили бы все другие виды, но этот процесс должен быть очень длительным по сравнению с жизненным циклом хищника.

Таким образом можно представить себе некую устойчивую экосистему, в которой каждый вид деревьев встречается относительно редко и находится в состоянии равновесия со своими хищниками и патогенами. Эти равновесия

устойчивы, потому что конкуренция препятствует быстрому росту численности любого вида деревьев. В то же время конкурентное исключение среди видов деревьев предотвращается специфичностью хищников. Подобная система может быть устойчивой, тогда как система, состоящая лишь из нескольких видов деревьев и их хищников, может оказаться неустойчивой.

Причины отсутствия аналогичных сложных экосистем в умеренных и арктических областях неясны. Коннелл предполагает, что «хищники» более чувствительны к резким колебаниям климатических условий, чем их «жертвы», и, следовательно, способны препятствовать видам жертвы достигать высоких плотностей лишь в условиях тропиков. Возможно, что это предположение и справедливо, однако причины подобных различий в чувствительности непонятны.

Итак, математические модели, подобные моделям Мэя [51] и Стробека [75], ясно показывают, что устойчивость не является необходимым или даже просто правдоподобным следствием возросшей сложности. Тем не менее возможны особые случаи, когда в результате увеличения числа видов в экосистеме ее устойчивость может возрасти. Судя по данным наблюдений, расходящиеся колебания хищник—жертва скорее можно ожидать в экосистемах, состоящих из небольшого числа видов; теоретически нет никаких причин сомневаться в справедливости такого вывода.

## КОЭВОЛЮЦИЯ

## А. Генетическая обратная связь

Поскольку возрастание числа видов и межвидовых взаимодействий само по себе не ведет к устойчивости, реальную стабильность экосистем можно объяснить лишь тем, что эти взаимодействия в высшей степени неслучайны, т. е. что они сложились под действием отбора того или иного типа. Можно представить себе два способа такого действия отбора. Во-первых, предположим, что генетические свойства видов закреплены (или же их эволюция не обязательно ведет к устойчивости). Та группа видов, которую мы находим в любой данной области, представляет собой подмножество видов, пришедших в эту область в прошлом. Они непременно представляют собой стабильное подмножество, потому что в противном случае мы просто не могли бы застать их в этой области. Кроме того, это подмножество должно быть способно вытеснить большинство новых пришельцев, иначе виды, занимающие какую-либо область, изменялись бы гораздо чаще и гораздо сильнее, чем это, очевидно, происходит на самом деле. В соответствии с подобным объяснением стабильности необходимое для нее условие состоит в том, чтобы из общего числа  $N$  видов, пришедших в данную область, некоторое подмножество из  $r$  видов образовало стабильную экосистему, способную противостоять вторжению большинства остальных ( $N - r$ ) видов. Это гораздо более вероятно, чем допущение о возможности сосуществования всех  $N$  видов; именно против этого последнего допущения применительно к большому числу  $N$  свидетельствуют доводы, подобные доводам Стробека [75] и Мэя [54].

Во-вторых, отбор мог бы приводить к стабильности в том случае, если бы в результате сосуществования двух видов в течение некоторого времени в них под действием

отбора возникали бы изменения, способствующие дальнейшему устойчивому сосуществованию. Главным приверженцем точки зрения, согласно которой такая форма отбора, известная под названием «генетической обратной связи», существует, был Пиментель [64] (см. также Пиментель и Соанс [67]). Предполагалось два возможных механизма генетической обратной связи; мы сначала опишем эти механизмы, а затем рассмотрим относящиеся к ним фактические данные.

Первый механизм состоит в следующем. По мере изменения относительного обилия двух видов интенсивность действующего на них отбора изменяется таким образом, что способствует устойчивости. Рассмотрим, например, два конкурирующих вида, *A* и *B*. Если вид *A* встречается часто, а вид *B* — редко, то вид *B* будет взаимодействовать главным образом с видом *A* и отбор будет действовать в сторону повышения эффективности вида *B* в межвидовой конкуренции; по той же самой причине отбор будет повышать эффективность вида *A* во внутривидовой конкуренции. В результате этих изменений относительное обилие вида *B* по сравнению с видом *A* возрастет. Таким образом, под действием отбора численность обоих видов будет изменяться так, что сравнительно редкий вид станет более обильным.

Аналогичные рассуждения приложимы, хотя и в меньшей степени, к случаю сосуществования хищника и его жертвы. Рассмотрим модель теплокровного хищника и его жертвы (гл. 4, разд. В); эта модель выбрана потому, что успех поисков хищника входит в модель в явном виде, однако подобный ход рассуждений применим к любому взаимодействию хищник—жертва. Для этой модели было показано, что необходимым условием стабильности является наличие известных пределов, за которые эффективная обследуемая область  $\alpha$  выходить не должна; если  $\alpha$  слишком мала, то хищник вымирает, а если  $\alpha$  слишком велика, то вымирают оба вида. Отбор, действующий на хищника, приводит к увеличению  $\alpha$ , а отбор, действующий на жертву, — к ее уменьшению. Если хищник встречается редко и тем самым его роль в гибели жертвы относительно невелика, давление отбора, направленное на совершенствование у жертвы приспособлений, связанных с защитой

или бегством, будет низким. Поскольку защитные действия обычно требуют затраты энергии, естественно ожидать, что в отсутствие интенсивного отбора их эффективность понизится, а в таком случае возрастет величина  $\alpha$  и вслед за этим — численность хищников. К сожалению, возможность обратного процесса представляется менее ясной. Часто встречающийся хищник, играющий значительную роль как фактор гибели жертвы, тем не менее подвергается интенсивному отбору, направленному на увеличение  $\alpha$ .

Второй механизм генетической обратной связи лишь подразумевается Пиментелем, но не был описан им в явном виде. Суть этого механизма состоит в том, что отбор, благоприятствующий выживанию целых популяций (т. е. групповой отбор), благоприятствует экологической устойчивости. В таких утверждениях, как «если животное проедает «капитал» (энергию, необходимую для роста, поддержания жизни и размножения), то оно в конце концов уничтожит как свои пищевые ресурсы, так и самого себя» [67], слово «животное» может означать только популяцию животных. Та же мысль, по-видимому, кроется в утверждении, что эволюция хищника должна происходить таким образом, чтобы он мог существовать на «проценты», не трогая «капитала». Это представление кажется довольно бесполезным, так как в случае устойчивого равновесия между хищником и его жертвой по определению верно, что хищник существует «на проценты от капитала»; таким образом, перед нами вновь встает исходная проблема — дать объяснение существованию устойчивого равновесия. Такая концепция генетической обратной связи, зависящей от механизмов группового отбора, не отличается от концепций, очень подробно разработанных Винн-Эдвардсом [86].

Наиболее убедительные данные о действии генетической обратной связи на конкурирующие виды получены при изучении конкуренции между комнатной мухой (*Musca domestica*) и синей падальной мухой (*Phaenicia sericata*) [66]. Когда комнатных и синих мух, взятых из диких популяций, помещали вместе в маленький популяционный ящик, между ними возникала конкуренция с неопределенными результатами — иногда выживал один

вид, а иногда другой. Когда же эксперимент проводился в большом ящике, то численность комнатной мухи вначале повысилась, а численность синей мухи оставалась низкой, едва превышая минимальный для сохранения популяции уровень. По прошествии 55 недель (примерно по две недели на генерацию) у синей мухи возникла вспышка численности, а популяция комнатной мухи спустя 65 недель просто вымерла. Это позволяет предполагать, что развитие первоначально немногочисленного вида направлено на повышение его способности к конкуренции, т. е. происходит так, как это предсказывает теория.

Для проверки этих данных эксперименты по конкуренции в маленьких ящиках ставились с «экспериментальными» мухами, которые уже были изменены в результате конкуренции в больших ящиках (откуда их брали спустя 38 недель), а также с «дикими» мухами, не измененными конкуренцией; результаты экспериментов представлены в табл. 3. В общем эти результаты соответствуют предсказаниям теории. Очевидно, у синих мух способность к конкуренции повысилась; что же касается комнатных мух, то для них соответствующих данных получено не было.

Таблица 3

## Козволюция комнатных и синих мух [66]

Результаты конкуренции в маленьких популяционных ящиках между мухами, изменившимися (козволюционировавшими) в результате сосуществования на протяжении примерно 20 поколений, и неизменными мухами. В течение периода козволюции синие мухи были относительно редкими, а комнатные мухи преобладали.

Происхождение мух		Общее число популяционных ящиков	Победили в конкуренции, число ящиков	
синие	комнатные		комнатные мухи	синие мухи
Неизмененные Неизмененные	Неизмененные	9	6	3
	Козволюционировавшие	5	0	5
Козволюционировавшие	Неизмененные	5	3	2
Козволюционировавшие	Козволюционировавшие	5	0	5



Пиментель и Эль-Хафид [65] провели подобное исследование генетической обратной связи на системе из насекомого-хозяина, которым служила опять-таки *Musca domestica*, и паразитической осы *Nasonia vitripennis*, которая откладывает яйца в куколки хозяина. Получены данные, позволяющие считать, что устойчивость мух к паразиту повышается, однако данные об изменениях паразита менее убедительны. Совершенно иной пример генетической обратной связи в системе хищник—жертва, полученный на *Escherichia coli* и T-четных бактериофагах при культивировании в хемостате, приводит Хорн [23]. В этой системе вначале наблюдались колебания с очень большой амплитудой, но Хорн обнаружил, что как у хозяина, так и у паразита многократно происходят изменения, приводящие к относительно устойчивому равновесию при очень низкой частоте инфекционного фага. Природа этих генетических изменений неизвестна. Было высказано два предположения: 1) у бактерий выработалась устойчивость, а фаги выживают лишь в тех клетках, которые вновь стали чувствительными в результате обратной мутации; 2) фаги становятся умеренными.

Таким образом, концепция генетической обратной связи подтверждается некоторыми экспериментальными данными. Приведенные здесь примеры, по-видимому, обусловлены первым из указанных выше механизмов, т. е. изменением интенсивности отбора при изменении относительного обилия.

## Б. Специализированная или неспециализированная форма?

Станет ли данный вид узкоспециализированной формой, связанной с наличием одного или нескольких ресурсов, или же превратится в неспециализированную форму, потребляющую много разных ресурсов, зависит от действия естественного отбора. Описываемая в данном разделе модель создана для того, чтобы выяснить, какие обстоятельства приводят к развитию специализированных или неспециализированных форм. Рассмотрим сначала поведение отдельно взятого вида, а затем проанализируем воздействие, оказываемые конкуренцией со стороны других

видов. Пусть

- $x$  — плотность вида-хищника;
- $R_j$  — плотность  $j$ -го ресурса, принятая постоянной;
- $p_j$  — вероятность того, что при встрече с ресурсом  $j$  произойдет «нападение»;
- $D_j$  — время, затрачиваемое на «нападение» на ресурс  $j$  вплоть до того момента, когда хищник готов вновь начать охотиться;
- $W_j$  — прирост (в единицах плотности  $x$ ), ожидаемый от нападения на ресурс  $j$  с учетом возможности неудачи при попытке захватить ресурс;
- $n_j$  — число нападений на ресурс  $j$  в расчете на одного хищника в единицу времени.

Естественный отбор может изменять величины  $p_j$ ,  $D_j$  и  $W_j$ . Отбор склонен максимизировать отношение  $W/D$  для любого ресурса, для которого  $p$  не равно нулю, однако обычно увеличение отношения  $W/D$  для одного ресурса влечет за собой его уменьшение для других ресурсов. Значения  $p$  могут быть изменены под действием отбора или же могут изменяться в результате обучения, без соответствующих генетических изменений: вообще говоря, нет никаких причин, которые препятствовали бы тому, чтобы значения  $p$  для одного ресурса изменялись независимо от значений  $p$  для других ресурсов.

Наиболее правдоподобная модель эволюции состоит в следующем: при фиксированных значениях переменных  $W$  и  $D$  отбор будет изменять значения  $p$  таким образом, чтобы максимизировать скорость увеличения численности вида хищника. Действие отбора будет направлено также на то, чтобы максимизировать отношение  $W/D$  для тех ресурсов, для которых  $p$  не равно нулю, поскольку отбор благоприятствует развитию более обильных ресурсов.

Время, затрачиваемое одной особью хищника на поиски ресурса, равно  $1 - \sum n_j D_j$ . Следовательно,

$$n_j = K R_j p_j (1 - \sum n_j D_j), \quad (72)$$

где  $K$  — постоянная величина. При этом предполагается, что число эффективных встреч с ресурсом  $j$  пропорционально плотности этого ресурса. А это в свою очередь равносильно допущению об отсутствии такой дифференцировки местообитаний, при которой разные местообитания

различаются по обилию тех или иных ресурсов; при этом мы пренебрегаем также выработкой у хищника «поискового образа», которая могла бы привести к тому, что частота эффективных встреч с разными ресурсами не была бы пропорциональна их плотностям. Влияние дифференцировки местообитаний и выработки поисковых образов будет рассмотрено позднее.

Скорость увеличения численности хищника задается уравнением

$$dx/dt = x(\sum n_j W_j - T), \quad (73)$$

где  $T$  — постоянная, а правая часть уравнения определяется количеством пищи, необходимым для поддержания существования одной особи.

Ряд преобразований над уравнением (72) приводит к равенству

$$\sum n_j D_j = \frac{K \sum p_j R_j D_j}{1 + K \sum p_j R_j D_j} = \frac{a}{1 + a}, \quad (74)$$

где  $a = K \sum p_j R_j D_j$ .

Исключив при помощи этого выражения  $n_j$  из уравнения (73), получим

$$dx/dt = x \left( \frac{K \sum p_j R_j W_j}{1 + K \sum p_j R_j D_j} - T \right). \quad (75)$$

Естественный отбор будет оказывать на значения  $p$  такое воздействие, чтобы максимизировать это выражение. Рассмотрим сначала два простых случая:

*Случай I:  $a \gg 1$ .* В этом случае  $\sum n_j D_j \simeq 1$ , хищник затрачивает большую часть времени на преследование, нападение и пожирание жертвы и очень немного времени на ее поиски.

В этом случае отбор будет максимизировать выражение

$$\frac{\sum p_j R_j W_j}{\sum p_j R_j D_j}.$$

Этого можно достигнуть, положив  $p_j = 1$  для того ресурса, для которого отношение  $W_j/D_j$  имеет наибольшую величину, и  $p_j = 0$  для всех других ресурсов. Иными словами, в тех случаях, когда ресурсы обильны, но их трудно поймать или съесть, отбор будет вести к специализации.

Крайний случай  $\sum n_j D_j = 1$  вряд ли может встретиться в действительности, так как при этом подразумевается, что численность хищника не ограничивается наличием ресурсов. Таким образом, уравнение (75) принимает вид

$$dx/dt = x \left( \frac{W_j}{D_j} - T \right),$$

что подразумевает нерегулируемое увеличение или уменьшение величины  $x$  во времени.

*Случай II:  $a \ll 1$ .* В этом случае  $\sum n_j D_j \cong 0$  и хищник затрачивает большую часть времени на поиски съедобных объектов, а их поимка и поедание занимают мало времени.

В этом случае отбор будет максимизировать выражение

$$\sum p_j R_j W_j.$$

Этого можно достигнуть, положив  $p_j = 1$  для всех тех ресурсов, для которых величина  $W_j$  положительна. Иными словами, когда ресурсы находить трудно, отбор будет вести к возникновению неспециализированных форм.

Приведенные выше заключения достаточно очевидны и без математических выкладок. Они ясно изложены Мак-Артуром и Уилсоном [52]. Эти авторы рассматривают также воздействия, оказываемые конкуренцией, и в частности эволюцию «дивергенции признаков», приводящую к тому, что два конкурирующих вида, географические ареалы которых частично перекрываются, сильнее различаются по своим признакам в зоне перекрывания. На это явление впервые обратили внимание Браун и Уилсон [8], выдвинувшие также два независимых механизма отбора, которые могли бы привести к нему, а именно: отбор на распознавание видов и отбор, ослабляющий межвидовую конкуренцию.

Мак-Артур и Уилсон [52] произвели дальнейший анализ роли конкуренции как фактора, обуславливающего дивергенцию признаков. К сожалению, по этому поводу необходимо сделать ряд критических замечаний. В основе этого анализа лежит модель, сходная с предложенной мною, но с двумя дополнительными упрощающими допущениями: 1) ресурсы «мелкозернистые», а поэтому их потребление по необходимости пропорционально их встречаемости в среде; 2) на поимку и пожирание ресурса никакого

времени не затрачивается. Недостаток подобного анализа состоит в том, что, как показали сами авторы, эти два допущения делают невозможным сосуществование двух хищников в одном местообитании.

Быть может, это возражение не служит достаточным основанием для того, чтобы совершенно отвергнуть предложенный Мак-Артуром и Уилсоном метод анализа. Если даже два вида и не могут сосуществовать в данном местообитании в условиях изоляции, они могут тем не менее встречаться совместно в этом местообитании неограниченно долго благодаря иммиграции из других мест, как это вполне может произойти в области перекрывания ареалов двух видов. И все-таки имеет смысл еще раз рассмотреть проблему дивергенции признаков в рамках описанной выше более общей модели.

Конкуренция со стороны какого-либо второго вида скажется на первом виде, поскольку она приведет к снижению плотности некоторых или всех ресурсов, от которых этот вид зависит. Как при этом изменятся оптимальные значения  $p_j$ ?

Значения  $p$  будут таковы, чтобы максимизировать выражение

$$\frac{K \sum p_j R_j W_j}{1 + K \sum p_j R_j D_j}.$$

Применительно к какому-либо определенному  $p_j$  это выражение имеет вид  $(e + fp_j)/(g + hp_j)$ , где  $e$ ,  $f$ ,  $g$  и  $h$  — положительные постоянные. Нетрудно показать, что это выражение максимизируется, если принять  $p_j = 1$  в случае  $fg - eh > 0$  или принять  $p_j = 0$  во всех других случаях. Смысл этого неравенства легче всего понять, рассматривая только два ресурса, 1 и 2.

При этом критерий  $fh - eh > 0$  принимает вид

$$\frac{W_2}{D_2} = \frac{K R_1 W_1}{1 + K R_1 D_1},$$

если оказывается целесообразным потребление не только ресурса 1 но и ресурса 2, и

$$\frac{W_1}{D_1} = \frac{K R_2 W_2}{1 + K R_2 D_2},$$

если оказывается целесообразным потребление не только ресурса 2, но и ресурса 1.

Смысл этих неравенств состоит в том, что если в результате конкуренции плотность ресурса  $R_1$  или  $R_2$  уменьшится, то может оказаться целесообразным потребление второго ресурса, который прежде не представлял ценности. Но при этом конкуренция никогда не приведет к прекращению потребления ресурса, использовавшегося прежде. Таким образом, при отсутствии дифференцировки местообитания два неспециализированных вида в зоне перекрывания не станут специализированными к разным ресурсам. Однако если у двух видов, специализированных к одному и тому же ресурсу, имеется область перекрывания, то один из них может стать в этой зоне неспециализированным.

Этот процесс мог сказаться на характере дивергенции, но маловероятно, чтобы он был ее основной причиной. Более прямое воздействие наблюдается в том случае, если в зоне перекрывания ареалов местообитания дифференцированы. Тогда виды, которые в отсутствие конкуренции заняли бы оба местообитания, будут иметь возможность занять в этой зоне только одно.

К сделанным в этом разделе заключениям можно было бы прийти и без математических выкладок; привлечение математики просто позволяет лучше выявить лежащие в их основе допущения. Подведем краткие итоги. Мы считаем, что виды, затрачивающие большую часть своего времени на поиски пищи, на поимку и поедание которой, после того как она обнаружена, требуется немного времени, будут неспециализированными, а виды, зависящие от обильных и легко обнаружимых ресурсов, на поимку и поедание которых приходится затрачивать много времени и усилий, будут специализированными. Конкуренция между симпатрическими видами может привести к различиям в местообитаниях и как следствие этого — к дивергенции признаков. В отсутствие дифференцировки по местообитаниям конкуренция не может превратить неспециализированные виды в специализированные, но может привести к тому, что специализированный вид начнет питаться такими объектами, которыми он пренебрег бы в отсутствие конкуренции.

## ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

### А. Постановка проблемы

Вполне возможно, что у всех видов животных, у которых наблюдается территориальное поведение, оно представляет собой важнейший фактор, стабилизирующий численность популяции. К сожалению, это явление трудно изучать на лабораторных моделях. Поэтому в настоящей главе я попытаюсь связать более непосредственно математические рассуждения с данными полевых наблюдений, в частности, по территориальному поведению большой синицы (*Parus major*). В мои намерения не входит, однако, исчерпывающее изложение работ, проведенных на этом виде птиц. Я просто использую эти работы для того, чтобы наметить проблемы, заслуживающие теоретического анализа.

Исследование территориального поведения затрудняется тем, что при этом приходится одновременно изучать лежащие в его основе этологические механизмы, экологические последствия этого поведения и эволюционные процессы, в результате которых оно сложилось. Особенно важно уметь разграничить функции территориального поведения и его последствия. Под функцией территориального поведения я имею в виду такое его свойство, которому благоприятствовал естественный отбор и которое, следовательно, обусловило развитие этого поведения. Если регуляцию численности популяции следует рассматривать как функцию территориального поведения, то в таком случае отбор должен был действовать как «групповой отбор», благоприятствуя выживанию некоторых популяций за счет других. Этот момент ясно понимает Винн-Эдвардс [86], выступающий в качестве главного сторонника точки зрения, согласно которой функция территориального поведения заключается в регуляции численности популяции.

Попытки объяснить развитие приспособлений действием группового отбора сталкиваются с серьезными затруднениями [36, 57, 81], если не считать тех случаев, когда виды разделены на мелкие группы, репродуктивно изолированные друг от друга. Лэк [36] и Браун [6] приводят причины, позволяющие считать, что территориальное поведение не обязательно следует объяснять с помощью группового отбора. Поэтому мы здесь принимаем, что регуляция численности популяции не является функцией территориального поведения и что последнее возникло потому, что оно повышает шансы особи выжить и оставить потомство.

Лэк [37] (см. также более ранние работы) высказал мнение, что у многих одиночно живущих видов птиц территориальность может играть важную роль в защите от хищников. Кребс [31] показал, что когда гнезда большой синицы расположены в непосредственной близости друг от друга, их чаще разоряют мелкие куньи. Он считает также, что территориальность дает возможность сохранять запасы пищи для молодежи; по-видимому, это второе объяснение имеет более общий смысл. Даже если после вылупления птенцов территория защищается не слишком энергично, пара птиц, которая не допустила постройки вблизи своего гнезда других гнезд, обеспечила тем самым некоторый запас пищи вылунившимся птенцам; при этом уже нет необходимости продолжать далее защиту своей территории.

Будет ли территориальное поведение как-то влиять на регуляцию численности популяции или нет, зависит от соотношения между числом взрослых особей в данной области непосредственно перед занятием территорий и числом особей, которым в самом деле удалось занять территорию. Два возможных типа таких соотношений представлены на рис. 44.

Соотношение типа А получается в тех случаях, когда пары птиц распределены равномерно по всему местообитанию и когда не существует нижнего предела для величины территории, приемлемой для отдельной особи (или если этот нижний предел столь мал, что практически никогда не достигается). По мнению Лэка [35], территориальное поведение большой синицы (*Parus major*) относится к



этому типу. В таких случаях территориальность не оказывает никакого влияния на регуляцию численности популяции.

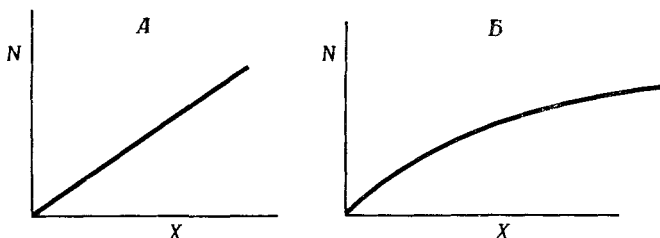


Рис. 44. Два возможных типа соотношения между  $N$  — числом занятых территорий в данной области — и  $X$  — числом пар, пытающихся занять территории в этой области.

Соотношение типа *B* получается в тех случаях, когда для приемлемой величины территории существует нижний предел и пары, которым не удалось занять такую минимальную территорию, вынуждены покинуть данную область. В таких случаях территориальность оказывает влияние на численность популяции.

## Б. Поведенческая модель

Начнем с того, что опишем простую модель территориального поведения. От этой модели требуется, чтобы она предписывала особям (или парам особей) такой тип поведения, в результате которого популяция распределилась бы в пространстве неким определенным образом. Затем мы будем использовать описанную нами модель по двум линиям. Во-первых, она позволит сделать выводы относительно флуктуаций величины территории, которые могут быть вызваны различиями в степени синхронности начала размножения у разных птиц. Во-вторых, модель дает основу для обсуждения территориального поведения и его экологических последствий.

Я полагаю, что в период занятия территорий каждая территория имеет в любой момент времени некий «центр», во все стороны от которого хозяин проявляет свое территориальное поведение, оказывая на соседей известное «давление», ослабевающее по мере возрастания  $l$  — рас-

стояния от центра. Для простоты примем, что все птицы идентичны, т. е. оказываемое ими давление одинаковым образом зависит от  $l$ . В результате такого поведения граница между двумя территориями перемещается до тех пор, пока давление с обеих сторон не выравнивается, иными словами, пока она не окажется на равном расстоянии от обоих центров.

Предполагается, что поведение каждой особи или пары особей делится на две фазы, причем поведение разных пар не обязательно должно быть синхронным.

*Фаза 1.* Центр территории не зафиксирован в пространстве. После описанной выше «подгонки» границ центр каждой территории устанавливается на полпути от ее границ. Затем происходит новая подгонка границ, и процесс продолжается до тех пор, пока границы не займут некоторое стационарное положение.

*Фаза 2.* Центр территории зафиксирован, что может совпасть по времени с выбором места для гнезда и началом гнездостроения. Начиная с этого момента, перемещаются только границы территории.

Как для первой, так и для второй фазы принято допущение, что если после установления стационарной границы расстояние между центрами каких-либо двух территорий меньше, чем  $2r$ , то одна из этих двух территорий будет заброшена, после чего границы остальных территорий соответствующим образом переместятся. Это равносильно допущению о существовании неких минимально приемлемых размеров территории. Если минимального расстояния  $r$  не существует, то возникает соотношение типа  $A$  (рис. 44).

Такая модель содержит простейшие правила поведения, приводящие к разделению данной области на территории примерно одинакового размера, что сопровождается вытеснением некоторых особей из этой области. Отсюда вытекает ряд интересных следствий. Рассмотрим сначала линейное местообитание (например, береговую линию, реку, живую изгородь). Допустим, что имеется некая область длиной  $d$ , где  $d \gg r$ . Мы хотим узнать, каким образом число занятых территорий зависит от степени синхронности заселения местообитания различными парами. Следует рассмотреть три случая:

1. Допустим, что некоторое число пар, равное  $N$ ,

где  $N > d/2r$ , одновременно прибывают в данную область и что ни одна пара не переходит из фазы 1 в фазу 2 до тех пор, пока не достигается некоторое стационарное состояние. Нетрудно видеть, что при этом число занятых территорий будет равно  $d/2r$  или, точнее, ближайшему целому

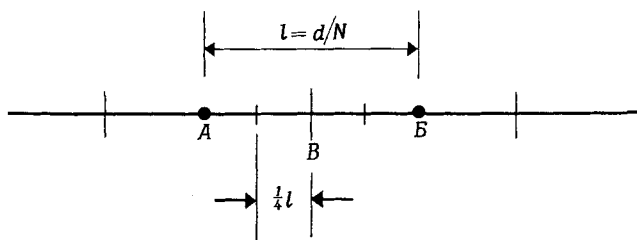


Рис. 45. Территории в линейном местообитании.

Две пары уже заняли территории с центрами в точках А и В. Вновь прибывшая особь пытается занять территорию с центром в точке В, на границе между А и В. Для того чтобы эта попытка оказалась успешной,  $\frac{1}{4}l$  должна быть больше  $r$ .

числу, меньшему  $d/2r$ . Остальные пары покидают данную область.

2. Допустим теперь, что некоторое число  $N$  пар, где  $N < d/2r$ , прибыв одновременно в некоторую область, занимают территории и переходят в фазу 2. Расстояние между центрами  $l$  будет при этом равно  $d/N$ . Спрашивается, при каком значении  $N$  данная область заполнится до такой степени, что ни один более поздний пришелец не сможет занять себе территорию? Рис. 45 ясно показывает, что если  $l < 4r$ , то ни один новый пришелец не сможет занять для себя территорию. (Допускается, что данную область покидает именно вновь прибывшая особь, а не та, которая уже заняла территорию, потому что новый пришелец, пытающийся занять территорию, подвергается энергичному нападению соседей со всех сторон.) Если  $l < 4r$ , то тогда  $N > d/4r$ ; иными словами, любое число, большее чем  $d/4r$ , исключает возможность новых иммигрантов. Это соответствует половине той плотности, при которой занятие территорий может происходить вполне синхронно.

3. Допустим, наконец, что каждая пара прибывает, занимает территорию и переходит в фазу 2, прежде чем прибудет следующая пара. В этом случае число особей, которые в конечном счете сумели занять для себя терри-

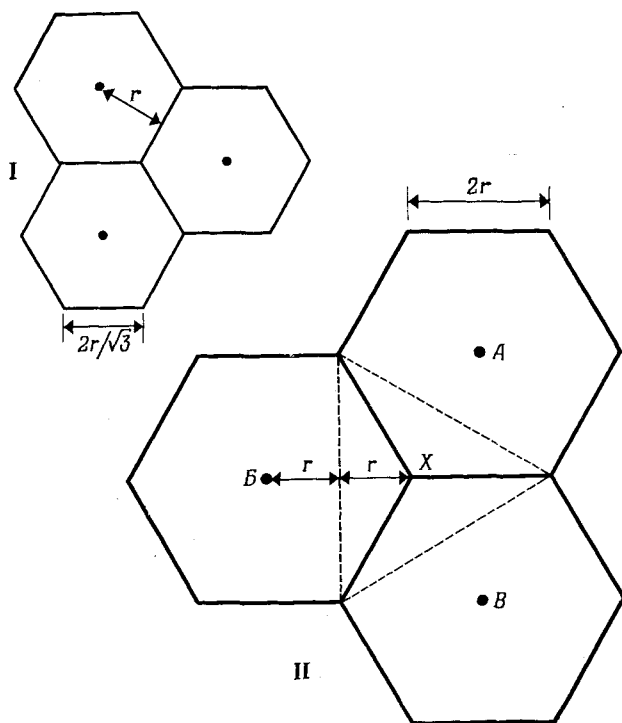


Рис. 46. Распределение территорий в двумерном местообитании. I. Одновременно занятые территории с минимальным расстоянием между центрами, равным  $2r$ . II. Занятые территории с центрами в точках  $A$ ,  $B$ ,  $V$  допускают занятие новой территории (границы указаны прерывистой линией) с центром в точке  $X$ .

тории, зависит от расположения, по-видимому произвольного, территорий, занятых несколькими парами, прибывшими первыми. Однако это число будет находиться между числом, достигаемым в случае 1, т. е. при полной синхронности, и половиной этого числа. В небольших областях

число особей в разные годы может флуктуировать непредсказуемым образом между этими плотностями.

Эти выводы можно без труда распространить на двумерное местообитание. В случае полной синхронности территории будут иметь форму шестиугольников со стороной, равной  $2r/\sqrt{3}$ . Как показано на рис. 46, равномерно распределенная популяция, плотность которой составляет одну треть этой плотности, не допустит прибытия новых особей.

Эта модель слишком искусственна и не заслуживает дальнейшей разработки. Имеются, однако, некоторые экспериментальные данные, свидетельствующие в ее пользу. Как показал Ван дер Ассем [3], при одновременном внесении в резервуар с водой нескольких самцов колюшки можно достигнуть вдвое большей плотности, чем при последовательном внесении.

Модель позволяет сделать одно важное заключение: различия в степени синхронности заселения местообитания разными парами в разные годы могут вызвать существенные колебания плотности популяции при отсутствии каких-либо изменений в местообитании или в числе пар, делающих попытку к размножению. Важный довод в пользу соотношения типа *A* (рис. 44) состоит в том, что число больших синиц, размножающихся в данном лесу, может различаться от года к году вдвое. Наша модель выдвигает альтернативное объяснение для таких колебаний.

Наиболее убедительным свидетельством в пользу соотношения типа *B* у большой синицы служит тот факт, что когда из устойчивой весенней популяции в смешанном лесу было удалено несколько пар, занявших территории, их места быстро заняли другие пары [32]. Новыми пришельцами были главным образом годовалые птицы. Они пришли из живых изгородей, находившихся неподалеку от леса. Брошенные территории в живых изгородях вторично не занимались. Следовательно, с точки зрения успешного размножения живая изгородь представляет собой субоптимальное местообитание.

## В. Естественный отбор и территориальность

Как показывают эксперименты, проведенные Кребсом [32], и другие данные (см., например, работу Хайнда [21]), птицы нередко оказываются вытесненными из оптимальных местообитаний и им приходится размножаться в субоптимальных местообитаниях. Каковы силы отбора, приводящие к этому? Принимая модель, описанную в предыдущем разделе, можно назвать по крайней мере два аспекта поведения, которые могут изменяться под действием отбора:

- 1) минимальная приемлемая величина территории ( $r$  в описанной выше модели) в оптимальном местообитании;
- 2) степень упорства, с которым данная особь пытается занять территорию в области с благоприятными условиями вместо того, чтобы перейти в менее благоприятную область.

Высокая степень упорства может быть отражена в модели большой разницей между величиной территорий  $r$ , приемлемых в оптимальном и субоптимальном местообитаниях. Упорство должно иметь и какие-то отрицательные аспекты, которые уравнивали бы преимущества, присущие территории в оптимальном местообитании. Эти отрицательные аспекты делятся на две группы:

- 1) связанные с упорством, как таковым, т. е. затрата большого количества времени и энергии на защиту территории и опасность получить телесные повреждения;
- 2) связанные с тем, что небольшая территория в оптимальном местообитании может оказаться менее продуктивной, чем обширная территория в субоптимальном, либо по причине ограниченности ресурсов, либо вследствие более высокого уровня хищничества.

Вряд ли все неблагоприятные аспекты относятся только к первой группе, поскольку в этом случае у вида выработалась бы толерантность к меньшей величине территории. Скорее следует ожидать, что под действием отбора величина  $r$  регулируется таким образом, чтобы размеры территории стали достаточно велики и могли обеспечить птенцов соответствующими ресурсами, а степень упорства регулируется до тех пор, пока успех размножения в оптимальном и субоптимальном местообитании не оказывается примерно одинаковым.

Весьма чувствительный метод, позволяющий определить, действительно ли размножение в двух местообитаниях протекает одинаково успешно, предложен Брауном [7]; он заключается в сравнении числа птиц, выросших в оптимальном местообитании, но размножающихся в субоптимальном, и наоборот. Клюйвер [30] установил, что число больших синиц, выросших в лиственном лесу (оптимальное местообитание) и переселившихся в близлежащий сосновый лес, было в точности равно числу птиц, переселившихся из соснового леса в лиственный. Это заставляет предполагать одинаково успешное размножение в обоих местообитаниях.

Однако, по данным Кребса [31], в лиственном лесу большие синицы размножались успешнее, чем в живой изгороди, и это различие было слишком велико, чтобы его можно было отнести за счет более высокой доли годовалых особей среди птиц, поселившихся в живой изгороди. На первый взгляд такой результат озадачивает. Однако модель территориального поведения дает одно возможное объяснение. Особи, вытесненные из оптимального местообитания и размножающиеся в субоптимальном, это, по всей вероятности, те особи, которым, если бы они оставались в оптимальном местообитании, пришлось бы довольствоваться территорией менее чем средних размеров, либо потому, что они явились позднее других, либо по каким-то иным причинам. На основании теоретических соображений мы должны ожидать не равенства в среднем между успехом размножения в оптимальном и субоптимальном местообитаниях, а равенства между продуктивностью пар в субоптимальном местообитании и продуктивностью пар, занимающих самые малые территории в оптимальном местообитании. Альтернативное объяснение данных Кребса по большой синице состоит в том, что эта птица еще не успела достаточно хорошо приспособиться к условиям среды современной Англии.

### Г. Экологические последствия территориальности

В предыдущем разделе мы исходили из допущения, что территориальное поведение возникло как фактор, максимизирующий успех размножения особей. Тем не

менее оно может иметь известные последствия для регуляции численности популяции, которые мы сейчас рассмотрим.

Предположим для простоты, что имеются два местообитания — оптимальное и субоптимальное. Допустим,

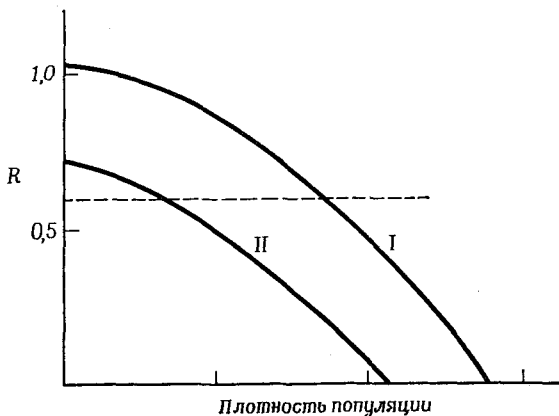


Рис. 47. Успех размножения  $R$  как функция плотности в благоприятном (I) и неблагоприятном (II) местообитании.

Принимая в расчет, что не все взрослые особи доживают от одного сезона до следующего, предполагается, что  $R = 0,6$  достаточно только для того, чтобы поддерживать численность популяции на постоянном уровне.

что в обоих этих местообитаниях успех размножения данной пары зависит от площади занимаемой ею территории (рис. 47). Существует несколько возможных типов территориального поведения, которые могут наблюдаться у данного вида. Ниже приводится классификация этих типов поведения.

*Тип I — «размещенные территории».* Минимального приемлемого значения  $r$  не существует, и все птицы размножаются в оптимальном местообитании. Это единственный тип поведения, при котором возможно соотношение типа А (рис. 44). Он соответствует «гипотезе размещения» Фрэггуэлла и Люкаса [13]. Такого поведения следует ожидать, если успех размножения в субоптимальном местообитании очень невелик или же успех размножения в оп-



тимальном местообитании мало зависит от плотности популяции.

*Тип 2 — «фиксированная минимальная территория».* Существует некое постоянное минимальное значение  $r$ , не зависящее от местообитания, так что после заполнения оптимального местообитания успех размножения находится на таком уровне, что едва обеспечивает поддержание имеющейся численности популяции. Пары по возможности занимают территории в оптимальном местообитании. Если же оба местообитания заполнены, то пары, не сумевшие занять себе территории, совершенно не участвуют в размножении.

В этом случае численность популяции будет возрастать до тех пор, пока величина территории в субоптимальном местообитании не обеспечит успеха размножения, достаточного для поддержания имеющейся численности популяции и тем самым равного успеху размножения в оптимальном местообитании. Следовательно, когда популяция находится в равновесии, отбора, благоприятствующего либо увеличению, либо уменьшению  $r$ , не происходит.

При колебаниях численности, происходящих по причинам, не зависящим от плотности, флуктуации плотности популяции в субоптимальном местообитании будут выражены сильнее, чем в оптимальном, так что здесь возможен «буферный» эффект [7], однако средняя продуктивность в обоих местообитаниях будет одинакова.

*Тип 3 — минимальная территория зависит только от местообитания.* Минимальная приемлемая величина территории  $r$  изменяется в зависимости от характера местообитания, будучи меньше в оптимальном, чем в субоптимальном местообитании. Хотя эту модель нельзя считать неправдоподобной, она дальше не разрабатывалась, так как для того, чтобы можно было установить, к каким она приведет последствиям, пришлось бы специально ввести ряд дополнительных допущений.

*Тип 4 — территория, оптимизирующая успех размножения.* Минимальная приемлемая величина территории  $r$  не фиксирована, а изменяется в зависимости как от характера местообитания, так и от плотностей популяции в альтернативных местообитаниях. Далее допускается, что каждая пара в конечном счете выбирает себе такую

территорию, чтобы максимизировать свою продуктивность. Здесь имеются две возможности.

*Тип 4А.* Все территории занимаются одновременно, так что все территории в данном местообитании имеют одинаковые размеры, а продуктивности в обоих местообитаниях равны. Это соответствует выдвинутой Фрэтуэллом и Люкасом [13] гипотезе «оценки плотности». Как и в случае типа 2, средние продуктивности в обоих местообитаниях будут равны между собой, однако колебания численности происходят не только в субоптимальном местообитании.

*Тип 4Б.* Территории занимаются не одновременно. Если, как можно ожидать, оптимальное местообитание заполняется в первую очередь, то тогда в результате оптимизирующего поведения средняя продуктивность субоптимального местообитания станет равной продуктивности самых мелких территорий в оптимальном (т. е. тому, что экономист назвал бы предельно низкой продуктивностью в оптимальном местообитании). Это соответствует тому, что Фрэтуэлл и Люкас называют гипотезой «лимитирования плотности» — термин, который мне не хотелось бы принимать, поскольку (как будет показано чуть ниже) территориальное поведение в самом серьезном смысле слова ограничивает плотность во всех моделях, за исключением типа 1. В противоположность тому, что наблюдается для типов 2 и 4А, продуктивность в субоптимальном местообитании существенно ниже, чем в оптимальном.

При разграничении этих типов поведения тип 1, по-видимому, можно отбросить, если, как в эксперименте Кребса [32], пары птиц, изъятые во время сезона размножения, быстро заменяются новыми. Для типов 2, 4А и 4Б характерны следующие особенности.

*Тип 2.* Колебания численности происходят главным образом в субоптимальном местообитании; одинаковый средний успех размножения.

*Тип 4А.* Колебания численности в обоих местообитаниях; одинаковый средний успех размножения.

*Тип 4Б.* Колебания численности в обоих местооби-

таниях; средний успех размножения выше в оптимальном местообитании.

Рассмотрим теперь последствия этих типов поведения для динамики численности популяций. Для всех

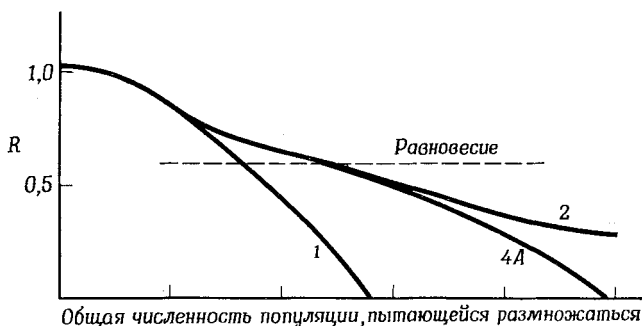


Рис. 48. Средний успех размножения популяции в среде, в которую входят два местообитания, занимающие одинаковую площадь и обеспечивающие локальный успех размножения, показанный на рис. 47.

. Птицы равномерно распределены только в наиболее благоприятном местообитании. 2. Птицы заполняют сначала оптимальное местообитание, а затем субоптимальное при наличии фиксированной минимальной величины территории, так что птицы, оставшиеся без собственных территорий, совершенно исключаются из размножения. 4A. Минимальной величины территории не существует; все птицы размножаются, выбирая такое местообитание, в котором успех размножения будет максимальным.

типов поведения допускается успех размножения, соответствующий изображенному на рис. 47. Если при этом известны также относительные площади обоих местообитаний, то можно рассчитать суммарную продуктивность популяции как функцию числа пар, делающих попытки к размножению. Это сделано на рис. 48 для поведения типов 1, 2 и 4A; при этом предполагается, что оптимальное и субоптимальное местообитания имеют одинаковую площадь. Точная форма кривых на рис. 48 зависит от формы кривых на рис. 47 и от соотношения площадей двух рассматриваемых местообитаний, но качественные различия независимы от этих условий.

Чем менее резко выражен наклон кривой, описывающей зависимость  $R$  от численности популяции, тем более ус-

тойчива популяция, т. е. тем менее вероятно возникновение в ней колебаний численности большой амплитуды.

Рис. 48 ясно показывает, что хотя территориальное поведение может повысить успех размножения популяции, оно приведет также к стабилизации ее численности. Стабилизирующее действие наиболее сильно выражено в тех случаях, когда существуют определенные минимально приемлемые размеры территории. Причины, по которым территориальное поведение оказывает стабилизирующее воздействие, можно сформулировать и по-иному, сказав, что оно действует непосредственно, ограничивая число размножающихся пар, тогда как в его отсутствие регуляция будет происходить с запаздыванием, через выживание потомства.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P.*, Principles of Animal Ecology, Philadelphia, W. B. Saunders, 1949.
2. *Antonovics J., Ford H.*, Criteria for the validation or invalidation of the competitive exclusion principle, *Nature*, **237**, 406—408 (1972).
3. *Van der Assem J.*, Territory in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), *Behaviour, Suppl.*, **16**, 1—164 (1967).
4. *Ayala F. J.*, Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion, *Nature*, **224**, 1076—1079 (1969).
5. *Bartlett M. S.*, An Introduction to Stochastic Processes (2nd ed.), London, Cambridge University Press, 1966.
6. *Brown J. L.*, Territorial behaviour and population regulation in birds. A review and re-evaluation, *Wilson Bull.*, **91**, 293—329 (1969).
7. *Brown J. L.*, The buffer effect and productivity in tit populations, *Amer. Natur.*, **103**, 347—354 (1969).
8. *Brown W. L., Wilson E. O.*, Character displacement, *Syst. Zool.*, **5**, 49—64 (1956).
9. *Caswell H.*, A simulation study of a time-lag population model, *J. theor. Biol.*, **34**, 419—439 (1972).
10. *Connell J. H.*, On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Popul.* (Oosterbeek), P. J. den Boer and G. R. Gradwell, eds., pp. 298—312, 1970.
11. *Elton C. S.*, The Ecology of Invasion by Animals and Plants, London, Methuen, 1958. (Ч. Элтон, Экология нашествий животных и растений, ИЛ, М., 1960.)
12. *Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B.*, The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**, 42—58 (1943).
13. *Fretwell S. D., Lucas H. L.*, On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development, *Acta Biotheoretica*, **19**, 16—36 (1969).
14. *Gardner M. R., Ashby W. R.*, Connections of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability, *Nature*, **228**, 784 (1970).
15. *Gause G. F.*, The Struggle for Existence, Baltimore, Williams and Wilkins, 1934.
16. *Gilpin M. E., Justice K. E.*, Reinterpretation of the invalidation

- of the principle of competitive exclusion, *Nature*, **236**, 273—301 (1972).
17. *Haigh J., Maynard Smith J.*, Can there be more predators than prey? *Theoretical Population Biology*, **3**, 290—299 (1972).
  18. *Hardin G.*, The competitive exclusion principle, *Science*, **131**, 1292—1297 (1960).
  19. *Hassell M. P.*, Parasite behaviour as a factor contributing to the stability of insect host parasite interactions. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Popul.* (Oosterbeck), P. J. den Boer and G. R. Gradwell, eds., pp. 366—379, 1970.
  20. *Hassell M. P., Varley G. C.*, New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control, *Nature*, **223**, 1133—1137 (1969).
  21. *Hinde R. A.*, The biological significance of territories in birds *Ibis*, **98**, 340—369 (1956).
  22. *Holling C. S.*, The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, *Mem. Ent. Soc. Can.*, **45**, 1—60 (1965).
  23. *Horne M. T.*, Coevolution of *Escherichia coli* and bacteriophages in chemostat culture, *Science*, **168**, 992—993 (1970).
  24. *Huffaker C. B.*, Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations, *Hilgardia*, **27**, 343—383 (1958).
  25. *Hutchinson G. E.*, Circular causal systems in ecology, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **50**, 221—246 (1948).
  26. *Hutchinson G. E.*, Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, **93**, 145—159 (1959).
  27. *Kerner E. H.*, A statistical mechanics of interacting biological species, *Bull. Math. Biophys.*, **19**, 121—146 (1957).
  28. *Kerner E. H.*, Further considerations on the statistical mechanics of biological associations, *Bull. Math. Biophys.*, **21**, 217—255 (1959).
  29. *Kimura M.*, *Diffusion Models in Population Genetics*, London, Methuen, 1964.
  30. *Klujver H. N.*, The population ecology of the Great Tit, *Parus major* L, *Ardea*, **39**, 1—135 (1951).
  31. *Krebs J. R.*, Regulation of numbers in the Great Tit, *J. Zool. Lond.*, **162**, 317—333 (1970).
  32. *Krebs J. R.*, Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L, *Ecology*, **52**, 2—22 (1971).
  33. *Lack D.*, *Darwin's Finches*, London, Cambridge University Press, 1947. (Д. Лэ́к, Дарвиновы вьюрки, ИЛ, М., 1949.)
  34. *Lack D.*, The evolution of reproductive rates. In: *Evolution as a Process*, J. Huxley, ed., London, Allen and Unwin, 1954.
  35. *Lack D.*, A long term study of the Great Tit (*Parus major*), *J. Anim. Ecol.*, **33** (Suppl.), 159—173 (1964).
  36. *Lack D.*, *Population Studies of Birds*, London, Oxford University Press, 1966.
  37. *Lack D.*, *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*, London, Methuen, 1968.
  38. *Leigh E.*, On the relation between the productivity, biomass, di-

- iversity and stability of a community, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., **53**, 777—783 (1965).
39. Leigh E., The ecological role of Volterra's equations. In: Some Mathematical Problems of Biology, M. Gerstenhaber, ed., Providence: The American Mathematical Society, 1968.
  40. Leslie P. H., The use of matrices in certain population mathematics, Biometrika, **33**, 183—212 (1945).
  41. Leslie P. H., Some further notes on the use of matrices in population mathematics, Biometrika, **35**, 213—245 (1948).
  42. Levin S. A., Community equilibria and stability, an extension of the competitive exclusion principle, Amer. Natur., **104**, 413—423 (1970).
  43. Levins R., Evolution in Changing Environments, Princeton University Press, 1968.
  44. Levins R., Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, Bull. Entomol. Soc., Am., **15**, 237—240 (1969).
  45. Levins R., Extinction. In: Some Mathematical Problems in Biology M. Gerstenhaber ed., Providence: The American Mathematical Society, 1970.
  46. Lewontin R. C., Evolution and the theory of games, J. Theoret. Biol., **1**, 382—403 (1961).
  47. Lewontin R. C., The Meaning of Stability. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, Brookhaven Symposium in Biology, No. 22, pp. 13—24 (1969).
  48. Lewontin R. C., Cohen D., On population growth in a randomly varying environment, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., **62**, 1056—1060 (1969).
  49. Lotka A. J., Elements of Physical Biology, Baltimore, Williams and Wilkins, 1925.
  50. Luckinbill L. S., Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*, 1973.
  51. MacArthur R. H., Levins R., Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., **51**, 1207—1210 (1964).
  52. MacArthur R. H., Wilson E. O., The Theory of Island Biogeography, Princeton University Press, 1967.
  53. May R. M., Stability in model ecosystems, Proc. Ecol. Soc. Aust., **6**, 18—56 (1971).
  54. May R. M., Stability in multispecies community models, Bull. Math. Biophys., **12**, 59—79 (1971).
  55. May R. M., Will a large complex system be stable? Nature, **238**, 413—414 (1972).
  56. May R. M., MacArthur R. H., Niche overlap as a function of environmental variability, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., **69**, 1109—1113 (1972).
  57. Maynard Smith J., Group selection and kin selection, Nature, **201**, 1145—1147 (1964).
  58. Maynard Smith J., Sympatric speciation, Amer. Natur., **100**, 637—650 (1966).

59. *Maynard Smith J., Slatkin M.*, The stability of predator-prey systems, *Ecology*, **54**, 384—391 (1973).
60. *Murton R. K., Westwood N. J., Isaacson A. J.*, A preliminary investigation of the factors regulating population size in the Wood-pigeon *Columba palumbus*, *Ibis*, **106**, 482—507 (1964).
61. *Nicholson A. J.*, An outline of the dynamics of animal populations, *Aust. J. Zool.*, **2**, 9—65 (1954).
62. *Nicholson A. J., Bailey V. A.*, The balance of animal populations. Part I, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **3**, 551—598 (1935).
63. *Pielou E. C.*, *An Introduction to Mathematical Ecology*, New York, Wiley, 1969.
64. *Pimentel D.*, Population regulation and genetic feedback, *Science*, **159**, 1432—1437 (1968).
65. *Pimentel D., Al-Hafidh R.*, Ecological control of a parasite population by genetic evolution in a parasite-host system, *Ann. ent. Soc. Am.*, **58**, 1—6 (1965).
66. *Pimentel D., Feinberg E. H., Wood R. W., Hayes J. T.*, Selection, spatial distribution and the coexistence of competing fly species, *Amer. Natur.*, **99**, 97—109 (1965).
67. *Pimentel D., Soans A. B.*, Animal populations regulated to carrying capacity of plant host by genetic feedback. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Popul.* (Oosterbeck), P. J. den Boer and G. R. Gradwell, eds., pp. 313—326, 1970.
68. *Preston F. W.*, The canonical distribution of commonness and rarity: Part I, *Ecology*, **43**, 185—215; Part 2, *ibid*, **43**, 410—432 (1962).
69. *Rescigno A., Richardson I. W.*, On the competitive exclusion principle, *Bull. Math. Biophys.*, **27**, 85—89 (1965).
70. *Rosenzweig M. L.*, Why the prey curve has a hump., *Amer. Natur.*, **103**, 81—87 (1969).
71. *Rosenzweig M. L., MacArthur R. H.*, Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions, *Amer. Natur.*, **97**, 209—223 (1963).
72. *Satchell J. E.*, Resistance in Oak (*Quercus* spp.) to defoliation by *Tortrix viridana* L. in Roudsea Wood National Nature Reserve, *Ann. appl. Biol.*, **50**, 431—442 (1962).
73. *Southern H. N.*, Mortality and population control, *Ibis*, **101**, 429—436 (1959).
74. *Stent G. S.*, *Molecular Biology of Bacterial Viruses*, Folkestone, W. H. Freeman, 1963. (Г. Стент, Молекулярная биология вирусов бактерий, изд-во «Мир», М., 1965.)
75. *Strobeck C.*, N species competition, *Ecology*, **54**, 650—654 (1973).
76. *Utida S.*, Population fluctuation, an experimental and theoretical approach, *C. S. H. Symp. Quant. Biol.*, **22**, 139—151 (1957).
77. *Volterra V.*, Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Accad. Nazionale Lincei* (ser. 6), **2**, 31—113 (1926).
78. *Wangersky P. J., Cunningham W. J.*, Time lag in prey-predator population models, *Ecology*, **38**, 136—139 (1957).
79. *Watt K. E. F.*, Comments on fluctuations of animal populations



- and measures of community stability, *Canad. Ent.*, **96**, 1434—1442 (1964).
80. *Watt K. E. F.*, Community stability and the strategy of biological control, *Canad. Ent.*, **97**, 887—895 (1965).
  81. *Williams G. C.*, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, 1966.
  82. *Williamson M. H.*, An elementary theory of interspecific competition, *Nature*, **180**, 422—425 (1957).
  83. *Williamson M. H.*, *The Analysis of Biological Populations*, London, Arnold, 1972. (С. Уильямсон, Анализ биологических популяций, изд-во «Мир», М., 1975.)
  84. *Wilson E. O.*, *Bossert W. H.*, *A Primer of Population Biology*, Stanford, Sinauer Associates, 1971.
  85. *Winfrey A. T.*, Biological rhythms and the behaviour of populations of coupled oscillators, *J. Theoret. Biol.*, **16**, 15—42 (1967).
  86. *Wynne-Edwards V. C.*, *Animal Dispersion in relation to Social Behaviour*, Edinburgh, Oliver and Boyd, 1962.
  87. *Zwolfer H.*, The structure of the parasite complexes of some lepidoptera, *Z. angew. Ent.*, **51**, 346—357 (1963).

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Адаптации** 15
- Бактериофаг** 153
- Белый шум** 26, 27, 87, 88
- Биомасса** 40, 41, 51, 118, 120, 140—144
- суммарная 124
- эквивалентная 140
- Вариабельность среды** 86—88
- Взаимодействия растительное—растение** 16
- Взаимодействия внутривидовые** 84, 85
- классификация 16
- межвидовые 16, 17, 71, 84, 85
- парные 137
- хищник — жертва 12
- Воздействие подавляющее** 17, 79
- ускоряющее 17
- Возрастная структура популяции** 31, 32, 52—65, 78
- — — стабильная 32
- — — хищника 72—78
- Возрастные классы** 60
- различия 65—78
- Время развития** 53—59, 66—67
- «характерное» 52, 53, 59
- Вспышки размножения** 110
- Выедание жертвы, скорость** 39, 46—49
- Вымирание видов** 26, 27
- — локальное 95—108
- Вяхрь** *Columba palumbus* 77, 78
- Генерализованная реакция** 47
- Генетическая обратная связь** 114—116, 138, 149—153
- Групповой отбор** 151, 159—161
- Дарвиновы вьюрки** 81
- Демпфирование** 66, 67
- Дестабилизирующие воздействия** 143, 144
- Детерминистские уравнения** 29, 30
- Дивергенция признаков** 156—158
- Динамика численности популяции** 109
- Динамическая система консервативная** 23, 24
- — структурно неустойчивая 24
- Дискретность сезонов размножения** 66, 67, 71
- Дифференцировка местобитаний** 158
- Диффузия** 93, 94
- Дрожжи, кривые роста в культуре** 32
- Дрозофила** 83
- Емкость среды** 31, 33, 34, 46, 77
- Естественный отбор** 14, 15, 75—77, 150—155, 159—161, 166, 167
- Задержка в регуляции** 105
- продолжительность 52
- Закон Гаузе** 133
- Замкнутая экосистема** 118—120
- Запаздывающие эффекты** 50, 52—59
- Иерархическая структура** 77, 78
- Изменения численности** 136—138
- — колебательные 136

- Изменчивость генетическая 12  
 Имитации 11—14, 101, 102, 106, 107  
 Иммиграция 91, 100  
 Интенсивность хищничества 33, 42, 46, 51  
 Исключение видов 114, 115, 138  
 Ихневмонида 67—71  
 — *Nemeritis canescens* 69
- Классы возрастные** 60  
 — годовые 60  
**Клещи** 13  
 — *Eotetranychus sexmaculatus* 95  
 — *Typhlodromus occidentalis* 95  
**Климатические условия, колебания** 110  
 — — — дестабилизирующее воздействие 110, 111  
**Колебания численности** 31—51, 92—94, 122—126  
 — — жертвы 35—37  
 — — затухающие 20—21  
 — — консервативные 23, 24  
 — — расходящиеся 20, 21, 45, 66, 72, 146  
 — — регулярные 46  
 — — с длительным периодом 90  
 — — синхронизированные 94  
 — — средняя амплитуда 118  
 — — хищника 35—37  
 — — «энергия» 122  
**Комменсализм** 16, 114, 127, 137  
**Конкурентное исключение** 146, 147  
**Конкурентные взаимодействия** 22  
**Конкуренция** 16, 79—90  
 — за ресурсы, типы 59  
 — межвидовая 86—88  
 — между симпатическими видами 158  
**Конкуренция при непрерывном размножении** 83—85  
**Корм** 56—58  
 — избыток 56  
**Ковэволюция** 110, 113—116, 149—158  
**Кривые роста** 30  
**Критерии устойчивости** 82  
**Критерий Джилпина—Джастиса** 84—90  
**Культуры *Escherichia coli*** 30, 31, 153  
 — синхронизированные 31
- Лемминги** 109  
**Логистическое уравнение** 31—33, 54, 79—82, 84  
**Локальное вымирание** 95—108  
**Локальные популяции** 109
- Математические модели** 11—13, 55—60  
 — — роста популяции 29—51  
**Местообитания временные** 108  
 — длительно сохраняющиеся 108  
 — оптимальные 166—168  
 — прерывистые 108  
 — субоптимальные 166—169  
**Методы аналитические** 13  
**Миграции** 12, 90—109  
 — влияние на устойчивость 90—109  
 — в непрерывном местообитании 91—93  
 — и локальное вымирание 95—108  
 — консервативные 91  
 — типы 92, 93  
**Миграции леммингов** 109  
 — неконсервативные 94  
 — селективное преимущество 108, 109  
 — эволюция 108, 109  
**Модели** 11—14  
 — биологические 13, 55  
 — детерминистские 24—28  
 — имитационные 11, 12  
 — математические 11—13, 55—60  
 — миграции 14  
 — системы паразитоид — хозяин 67—71  
 — соответствие результатам наблюдений 144—148  
 — стохастические 24—26  
 — численные 94  
 — экологические 11—14

- Модель Лотки — Вольтерра 127  
 — Мэя 135—138  
 — Мэя — Мак-Артура 86—88  
 — Никольсона — Бэйли 71  
 — островная 97, 101—105, 107  
 — Розенцвейга — Мак-Артура 75  
 — трех состояний 96—98, 106  
 — Хассела 69—71  
 — шахматная 101—105  
 Монокультура 110  
 Муха комнатная (*Musca domestica*) 151—153  
 — синяя падальная (*Phaenicia sericata*) 151, 152
- Наездник *Heterospilus prosopidis* 70  
 Нелинейные системы 22  
 Неперекрывающиеся поколения 65—67, 89  
 Непрерывное размножение 83—85  
 Неустойчивое равновесие 81  
 Ниши, перекрывание 86—88
- Обилие видов, распределение 124, 125  
 Обратная связь с запаздыванием 52—55  
 Огневка *Ephestia cantella* 69  
 Организмы-деструкторы 14, 108  
 Оса паразитическая *Nasonia vitripennis* 153  
 Островное сообщество 115  
 Отбор 14, 15, 75—77, 150—155, 159—161, 166, 167  
 — групповой 114—116, 151, 159—161  
 — коэффициенты 15  
 — родственный 114—118  
 Отсутствие колебаний численности 88—90  
 Охотничьи способности 75—77
- Падальная муха *Phaenicia sericata* 55—60  
 Паразитоид 67—71  
 Паразиты 145  
 — эволюция 114, 115  
 Первичная продукция, суммарная 123  
 Первичные продуценты 123  
 Перекрывание ниш 86—88  
 Переменные генетические 15  
 — существенные 14  
 Перенаселенность 109  
 Перепончатокрылое *Neocatolacus tatezophagus* 70  
 Пищевые сети, сложность 144—148  
 Пищевые цепи 134, 135  
 — — длина 134, 135  
 Плотность популяции 11, 30—34  
 — — равновесная 32  
 Поведение модели 73—75  
 — — изменение 51  
 — территориальное 12, 15  
 Подавляющее воздействие 84, 85  
 Поиски хозяина 69—71  
 — жертвы 73—75  
 Полевые наблюдения 144—148  
 Популяционная биология 114  
 Потоки вещества 138—140  
 — энергии 14  
 Предельный цикл 22, 92—94  
 Принцип взаимного исключения 81, 83  
 — Гаузе 81  
 Продуктивность 53  
 — жертвы 45  
 — первичная 118  
 — суммарная 120
- Равновесие колебательное 49—51  
 — неколебательное 74, 75  
 — неустойчивое 80, 81  
 — стабилизация 51  
 — устойчивое 80, 81  
 Равновесная численность 83  
 Реакция хищника, генерализованная 47  
 — — функциональная 46—49  
 Регуляция с запаздыванием 52—55

- Регуляция с запаздыванием, причины 53—55
- Ресничные *Didinium* 49—51  
— *Paramecium* 49—51
- Ресурсы 53, 54, 81—84, 138—144  
— зависимость между плотностями 129—133  
— конкуренция 59  
— независимые 130, 131  
— ограниченные 59  
— ограничивающие, число 127—133  
— самовозобновление 54  
— фиксированные 131
- Рождаемость 11  
— зависимость от возраста 60, 61
- Рост популяции, матричное представление 60, 61
- Самоограничение 87  
— численности жертвы 36
- Самоограничивающее воздействие 66, 67
- Связность 99  
— мера 140  
— пищевой сети 124—126  
— системы 138
- Связываемость пищевой цепи 137
- Сезоны размножения 52—64  
— — дискретность 53, 54
- Селективное преимущество 114, 115
- Серийная корреляция 26
- Синица большая (*Parus major*) 159—167
- Системы консервативные 36, 124  
— неконсервативные 124  
— сложные 12  
— хищник—жертва 29—51, 65—78, 127, 135—138, 146—148  
— — — с непрерывным размножением 81, 140  
— — — устойчивые 66, 42—46
- Скорость выедания 33  
— размножения 72  
— роста популяции 25, 29—51, 81  
— — истинная 25, 31, 33, 81
- Сложные экосистемы 117
- Смертность 11, 56—59  
— зависящая от возраста 60—61  
— хищников 42
- Соевый долгоносик (*Colosobruchus chinensis*) 70
- Состояние покоя 34  
«Состояние» 77
- Сосуществование 86—89, 95  
— длительное 86, 87  
— конкурирующих видов 111—116  
— непрерывное 103  
— условия 127  
— устойчивость 127  
— хищник—жертва 49, 50, 150, 151
- Сохраняющаяся величина 111, 118, 120—122
- Среда, вариабельность 87  
— случайные изменения 26  
— флуктуация факторов 27
- Средняя численность потомства, снижение при миграции 108
- Стабильность экосистем 122, 124, 149, 150  
— максимизация 125, 126
- Статистическая механика 111  
— — популяции 116—126
- Стохастическое уравнение 29, 30
- Структура популяции 60
- Температура системы 121—126
- Теория экологическая 11, 12  
— динамическая 14
- Территориальное поведение 12, 68, 159—172  
— — модель 161—165  
— — функция 159—161
- Территория 159—172  
— минимальная величина 166, 168, 169
- Токсичные вещества 85
- Точка покоя 18—22
- Трехвидовая система 49
- Трофические уровни 111—116  
— — и сложность 127—148  
— — несколько 134—148

- Трофические уровни один  
127—133  
— — плотоядные 144—148  
— — растительноядные 144—148  
— — число 123
- Убежища 39, 46, 77, 99, 102
- Упорядоченно связанные сети  
138—144
- Уравнение(я) Вольтерра 33—37  
— — без демпфирования 111  
— — — самоограничения 65 —  
— — 67  
— — графическое решение 35  
— — Лесли 37—39  
— — логистические 31, 30  
— — хищник — жертва с запаздыванием 65—67  
— — экспоненциального роста 40, 41
- «Уравниловка» 77
- Устойчивая экосистема 114—116  
127
- Устойчивое равновесие 41, 134, 135  
— — сосуществование 71, 82—85
- Устойчиво-равновесное распределение 27, 28
- Устойчивость 17—24  
— — глобальная 19  
— — и сложность 110—116, 144—148  
— — локальная 19, 20  
— — системы 122
- Устойчивый цикл 22
- Фазовая плоскость 33
- Фазовое пространство 33
- Факторы, ограничивающие численность 54, 55  
— — — запаздывающее действие 115, 116
- Фильтраторы 130
- Фитонатогены 147, 148
- Формы неспециализированные 153—158  
— — специализированные 153—158  
— — узкоспециализированные 153
- Функциональная реакция хищника 46—49
- Функция использования ресурса 86—88
- Хальциды 67—71
- Химические вещества 14
- Хищники первого порядка 135  
— — последнее звено 139  
— — среднее звено 139  
— — теплокровные 71—78
- Хищничество 16
- Хомячок белоногий (*Peromyscus leucopus*) 47—49
- Цепи изолированные 142, 143
- Цикл предельный 22  
— — устойчивый 22
- Частота генов 14, 15  
— — нападений 47
- Численность колебания 12, 14
- Численные модели 94
- Число ресурсов 112  
— — яиц 56—58
- Эволюция 113—116  
— — миграции 108, 109
- Элиминация 115
- Эквивалентная численность 82
- Экологическая устойчивость 11
- Экологические параметры, эволюция 113—116  
— — потребности 81  
— — — перекрывание 86—88
- Экосистема 11—14  
— — динамически стабильная 23  
— — модельная 13  
— — реальная 11  
— — таксономически стабильная 23  
— — устойчивость 13  
— — эволюция 15
- Экосистемы с одним трофическим уровнем 111, 112  
— — — несколькими трофическими уровнями 112, 113  
— — со случайными взаимодействиями 135—138
- Эмиграция 91
- Энергия экосистемы 14
- Эффективная обследуемая площадь 68—71

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . .	5
Предисловие автора . . . . .	8
<b>Глава 1. Введение . . . . .</b>	<b>11</b>
<b>А. Модели в экологии . . . . .</b>	<b>11</b>
Б. Некоторые возможные подходы к теоретической экологии . . . . .	14
В. Взаимодействия двух видов или сложность как таковая? . . . . .	15
Г. Классификация взаимодействий между видами . . . . .	16
Д. Типы устойчивости . . . . .	17
Е. Стохастические и детерминистские модели . . . . .	24
<b>Глава 2. Системы хищник—жертва без учета возрастной структуры . . . . .</b>	<b>29</b>
А. Экспоненциальный и логистический рост . . . . .	29
Б. Уравнения Вольтерра . . . . .	33
В. Уравнения Лесли . . . . .	37
Г. Некоторые особые случаи . . . . .	39
Д. Более общий случай — модель Розенцвейга—Мак-Артура . . . . .	42
Е. Функциональная реакция хищников . . . . .	46
Ж. Эксперименты с системой <i>Paramecium—Didinium</i> . . . . .	49
<b>Глава 3. Сезоны размножения и возрастная структура . . . . .</b>	<b>52</b>
А. Обратная связь с запаздыванием . . . . .	52
Б. Запаздывания, обусловленные временем развития . . . . .	55
В. Матричное представление роста популяции при за- висящих от возраста рождаемости и смертности . . . . .	60
Приложение . . . . .	61
<b>Глава 4. Системы хищник—жертва с учетом возрастной структуры . . . . .</b>	<b>65</b>
А. Уравнения хищник — жертва с запаздыванием . . . . .	65
Б. Модели взаимоотношений паразитоид—хозяин . . . . .	67
В. Теплокровные хищники . . . . .	71

<b>Глава 5. Конкуренция</b> . . . . .	79
А. Анализ, основанный на логическом уравнении	79
Б. Конкуренция при непрерывном размножении — более общий случай . . . . .	83
В. Перекрытие ниш и вариабельность среды . . . . .	86
Г. Отсутствие колебаний, обусловленное конкуренцией	88
<b>Глава 6. Миграция</b> . . . . .	91
А. Миграция в непрерывном местообитании . . . . .	91
Б. Миграция и локальное вымирание . . . . .	95
В. Эволюция миграции . . . . .	108
<b>Глава 7. Устойчивость и сложность (вводные замечания)</b>	110
А. Метод статистической механики . . . . .	111
Б. Сложность при одном трофическом уровне . . . . .	111
В. Сложность в экосистемах с несколькими трофическими уровнями . . . . .	112
Г. Эволюция экологических параметров . . . . .	113
<b>Глава 8. Статистическая механика популяций</b> . . . . .	117
<b>Глава 9. Сложность при одном трофическом уровне</b> . . . . .	127
А. Условия для сосуществования конкурирующих видов	
Б. Сколько ограничивающих ресурсов? . . . . .	127
<b>Глава 10. Сложность при нескольких трофических уровнях</b>	134
А. Пищевые цепи, в которых число звеньев больше единицы . . . . .	134
Б. Экосистемы со случайными взаимодействиями . . . . .	135
В. Упорядоченно связанные сети . . . . .	138
Г. Соответствие моделей результатам полевых наблюдений . . . . .	144
<b>Глава 11. Коволоция</b> . . . . .	149
А. Генетическая обратная связь . . . . .	149
Б. Специализированная или неспециализированная форма? . . . . .	153
<b>Глава 12. Территориальное поведение</b> . . . . .	159
А. Постановка проблемы . . . . .	159
Б. Поведенческая модель . . . . .	161
В. Естественный отбор и территориальность . . . . .	166
Г. Экологические последствия территориальности . . . . .	167
<b>Список литературы</b> . . . . .	173
<b>Предметный указатель</b> . . . . .	178