

ЕДЯТ ЛИ ЗАЙЦЫ РЫСЕЙ?

М. Гилпин¹

Отдел энтомологии Калифорнийского университета,
Department of Entomology University of California
Davis, California (U.S.A.) 95616

Поступила 12 декабря 1972 г.

Для того чтобы проверить ставшую известной недавно^A модель «хищник–жертва», я выбрал хорошо известную канадскую систему зайцы–рыси. Данные по этой системе за последние 200 лет представлены в документах добычи меха Компанией Гудзонова залива (*Hudson Bay Company*; MacLulich, 1937; Elton, Nicholson, 1942)^B. Хотя точность этих данных сомнительна (см.: [Elton, Nicholson, 1942]), они являются единственными долгосрочными временными рядами, доступными эколо-гам.

Модель, которую я проверял, имеет следующий вид:

$$dH/dt = H(r_H + C_{HL}L + S_H H + I_H H^2) \quad (1a)$$

$$dL/dt = L(r_L + C_{LH}H + S_L L + I_L L^2) \quad (1b)$$

где L и H – переменные, которые характеризуют плотность популяции рысей и зайцев, соответственно. Остальные параметры имеют следующие значения: r ($r_H > 0$ и $r_L < 0$) – коэффициенты скорости роста популяций, C ($C_{HL} < 0$ и $C_{LH} > 0$) – коэффициенты взаимодействия популяций, S – социальные внутривидовые взаимодействия ($S_H > 0$ – кооперация [*cooperation*] и $S_L < 0$ – конкуренция или иное косвенное негативное воздействие организмов друг на друга [*disoperation*]), I (< 0) – коэффициенты внутривидовой интерференции [*interference*].

Для проверки [работоспособности] уравнений (1a) и (1b), производные в их левой части были аппроксимированы ежегодными изменениями плотностей рысей и зайцев. После этого, параметры этих уравнений были выбраны так, чтобы сумма квадратов погрешностей между наблюдаемым скоростями роста плотностей и предсказываемыми (т. е. правой частью уравнений [1a] и [1b] с наблюдаемыми значениями L и H) была минимальной.

Методология и методика этого подхода приведены в статье (Ayala et al., 1973). Идея подхода состоит не в том, чтобы объяснить наблюдаемый феномен. Скорее, это тест на проверку практической применимости и эффективности теоретической модели. Корреляция между модельно-теоретическими значениями и эмпирическими данными позволяет оценить качество модели. Уровень значимости отдельных параметров показывает эффективность модели. Если модель удовлетворяет обоим этим требованиям и если параметры имеют вполне понятную биологическую интерпретацию, то она может считаться полезной для того, чтобы использовать её для дополнительных исследований и экспериментальных манипуляций. После этого можно ожидать, что модель будет применима к подобным экологическим системам.

¹ Gilpin M.E. Do hares eat lynx? // Amer. Naturalist. – 1973. – V. 107, № 957. – P. 727-730 (пер. с англ. Г.С. Розенберга).

Для того чтобы проверить эту модель, я использовал данные о динамике популяций в системе зайцы–рыси, которые были представлены таблицей (Leigh, 1968). Эти данные охватывают 1847-1903 гг. Он [E. Leigh] использовал эти данные для проверки модели Лотки–Вольтера, которая получается из уравнений (1a) и (1b) при S и I равных нулю. Его результат был плох. Еще он показал, что за этот 56-летний период пик плотности рысей приходился, в среднем, через год после пика плотности зайцев, что позволило ему сделать вывод о том, что колебания системы рыси–зайцы не являются колебаниями «хищник – жертва» (т. е. нейтрально устойчивым колебанием Лотки–Вольтера).

Так как моя модель более гибка, чем модель Лотки–Вольтера, и имеет, в частности, устойчивый предельный цикл колебаний, я предполагал, что она сможет лучше описать экспериментальные данные. Но результат анализа вновь был плохим. Фактически, он был даже хуже, чем предполагалось; он был невероятно плохим. Учет межвидовых взаимодействий потерпел неудачу. Математически получалось, что заяц был хищником.

Для того чтобы объяснить этот результат, я привлек графическую теорию захвата (хищничества; Rosenzweig, MacArthur, 1963). Я представил данные по системе рыси–зайцы как фазовый портрет на плоскости. Последние три десятилетия колебания были очевидны (рис. 1). Когда число жертв откладывается по оси абсцисс, а число хищников – по оси ординат, любые колебания должны быть направлены против часовой стрелки. Иными словами, фаза колебаний хищника должна следовать за фазой колебания жертвы. Но как видно из рис. 1, эти три последних колебания идут по часовой стрелке. В то же время другие десятилетние колебания в системе рыси–зайцы «ведут себя правильно»; существование такой аномальности во взаимодействии рысей и зайцев в последние 30 лет выглядит странным и требует определенных усилий для объяснения.

Рыси

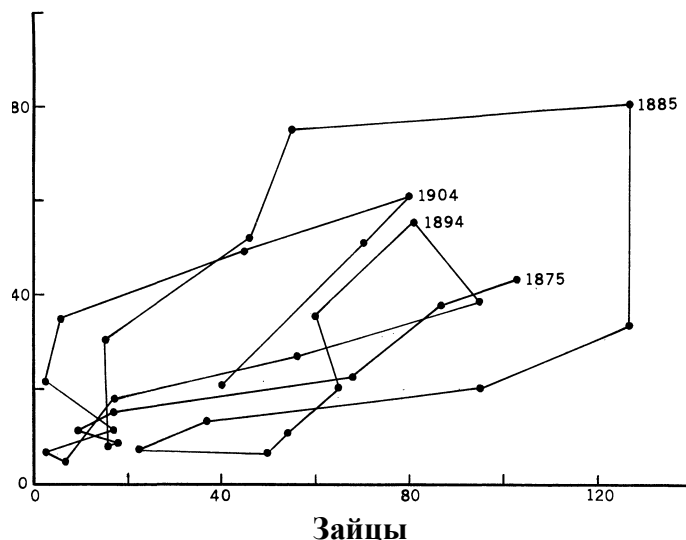


Рис. 1. Ежегодное состояние канадской системы рыси–зайцы с 1875 по 1906 гг. Числа на осях соответствуют численности животных в тысячах.

Некоторые [исследователи] предполагали (Lack, 1954), что причина того рода колебаний лежит в отношении зайцев к пище. Л. Кейт (Keith, 1963) показал, что на некоторых островах количество зайцев колеблется и в отсутствии рысей. В этом

случае, модель динамики популяции рысей должна учитывать уровень запаса пищи для популяции зайцев^В. Математически это описывается следующей формулой:

$$dL/dt = \frac{rL}{K(t)} [K(t) - L], \quad (2)$$

где r – скорость роста популяции рысей, $K(t)$ – некоторая функция, пропорциональная плотности популяции зайцев. Анализ этой модели показал, что фаза колебаний популяции рысей должна идти за фазой колебаний популяции зайцев. Таким образом, природа колебаний, изображенных на рис. 1, остается не объясненной.

Колебания, показанные на рис. 1, можно назвать «очертаниями восьмерки» («*figure eights*»). Если пренебречь небольшими зигзагами, то эти колебания подчиняются графической теории захвата (хищничества; Rosenzweig, MacArthur, 1963), только с тем допущением, что жертвой является рысь. Иными словами, зайцы едят рысей^Г. Это, конечно, нонсенс. Тем не менее, изобилие зайцев может, косвенно, уничтожать рысей путем наведения на них некоторой болезни.

Для того чтобы проверить такое теоретическое предположение, я построил модель на основе классической модели эпидемии (см.: Watt, 1968), которая поражает популяцию зайцев при их высокой численности. Эта эпидемия не является фатальной для зайцев, но она смертельна для рысей, которые питаются заболевшими зайцами. Так как постулированный объем заболеваний требует синусоидальных осцилляций для численности зайцев и регулирования других параметров, а не их случайных изменений, я сумел получить колебания в виде «очертания восьмерки», похожие на те, что показаны на рис. 1.

Х.Д. Читти (Chitty, 1948) наблюдал эпидемию в популяции зайцев, когда их численность была высока и находилась около одного из 10-летних пиков. Это позволяет считать [зайца] возможным кандидатом (*промежуточным хозяином*. – *G.P.*) для патогенных организмов. Но некоторые из моих коллег, которые знакомились с первыми набросками этой статьи, предложили более вероятную версию: *Homo sapiens*, в роли которых выступают канадские охотники. Они могут «переждать» плохие (голодные) годы и возвращаться в леса для охоты только тогда, когда зайцев вновь становится много. Тогда, в полевых условиях, они могут направить бóльшую часть своих усилий на то, чтобы отловить наиболее выгодную для них рысь^Д.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ayala F.J., Gilpin M.E., Ehrenfeld J.G.** Competition between species: theoretical models and experimental tests // *Theoretical Pop. Biol.* – 1973. (in press).
- Chitty H.** The snowshoe rabbit inquiry // *J. Anim. Ecol.* – 1948. – V. 17. – P. 39-44.
- Elton C.S., Nicholson M.** The ten-year cycle in numbers of lynx in Canada // *J. Anim. Ecol.* – 1942. – V. 11. – P. 215-244.
- Keith L.B.** *Wildlife's Ten Year Cycle.* – Madison: Univ. Wisconsin Press, 1963. – 201 p.
- Lack D.** *The Natural Regulation of Animal Numbers.* – Oxford: Univ. Press, 1954. – 343 p.
- Leigh G.** The ecological role of Volterra's equations // *Some of Mathematical Problems of Biology. Proc. Sympos. Math. Soc.* – Washington: Providence, 1968. – P. 1-61.
- MacLulich D.A.** Fluctuations in the Numbers of the Varying Hare (*Lepus americanus*). – Toronto: Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. – 1937. – № 43. – 136 p.
- Rosenzweig M.L., MacArthur R.H.** Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions // *Amer. Natur.* – 1963. – V. 97. – P. 209-223.
- Watt K.E.F.** *Ecology and Resource Management.* – N.Y. McGraw-Hill, 1968. – 450 p.