

**НЕКОТОРЫЕ КОММЕНТАРИИ К СТАТЬЕ  
М. ГИЛПИНА «ЕДЯТ ЛИ ЗАЙЦЫ РЫСЕЙ?»**

© 2010 Г.С. Розенберг\*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 10 февраля 2010 г.

Прокомментированы некоторые положения классической статьи М. Гилпина «Едят ли зайцы рысей?»

*Ключевые слова:* модель Лотки–Вольтерра, зайцы, рыси, адекватность.

**Rozenberg G.S. SOME COMMENTS TO GILPIN'S ARTICLE «DO  
HARES EAT LYNX?»**

Some thesis's of the classical Gilpin's article «Do hares eat lynx?» are comments.

*Key words:* Lotka–Volterra model, hares, lynx, adequate.

Начиная с классических работ А. Лотки (Alfred James Lotka; 1880-1949) и В. Вольтерра (Vito Volterra; 1860-1940), модели системы «хищник–жертва» применяются для анализа качественных особенностей динамики взаимодействующих популяций. Эта модель в обобщенной форме имеет вид:

$$\begin{aligned}dN/dt &= f(N) \cdot N - B(N, P) \cdot P \\dP/dt &= k \cdot B(N, P) \cdot P - q(P) \cdot P,\end{aligned}$$

где  $N, P$  – численности жертвы и хищника,  $f(N), q(P)$  – соответственно коэффициенты размножения (гибели) жертвы (хищника) в «отсутствии друг друга»,  $B(N, P)$  – трофическая функция хищника, положительный коэффициент  $k < 1$ .

Различный вид функций  $f, q, B$  позволяет формализовать различные механизмы взаимодействия популяций. Было показано, что в системе двух видов, связанных отношениями «хищник–жертва», автоматически возникают колебания численности; практически сразу, экологи стали искать примеры, которые подтверждали бы реальность существования циклических изменений в природе. Вскоре такие факты, казалось, были найдены. Материалом послужили многолетние данные о заготовке пушнины в Северной Америке – выяснилось, что количество шкур зайцев и рысей, закупленных у охотников крупной заготовительной Компании Гудзонова залива, год от года менялось, демонстрируя резкие подъёмы примерно раз в 10 лет. Правда, исследователи понимали, что результаты промысла только приблизительно соответствуют реальным изменениям численности популяций. Однако более точных данных не было, и экологам пришлось согласиться с тем, что кривая мно-

---

\*Геннадий Самуилович Розенберг, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор

голетней динамики заготовки шкур приблизительно соответствует изменениям численности этих животных в природе.

Особую роль в интерпретации моделей типа Лотки–Вольтерра сыграла статья М. Гилпина "Едет ли зайцы рысей?" (Gilpin, 1973). Косвенным свидетельством её важности является число упоминаний в различных поисковиках INTERNET:

Яндекс – 17,  
 Yahoo – 54,  
 Google – 646.

Это также послужило дополнительным основанием для перевода этой статьи; кроме того, более 35-летний промежуток времени с момента выхода статьи позволяет взглянуть на нее с новых, современных позиций и прокомментировать некоторые её положения.

<sup>A</sup> Первыми аналитическими моделями такого рода были модели, независимо предложенные А. Лоткой [Lotka, 1920, 1925] и несколько позже В. Вольтерра [Volterra, 1926]; глубокие исследования последнего в области экологических проблем заложили фундамент математической теории биологических сообществ (*математической экологии*). Как отмечает А.М. Жаботинский [1974, с. 65], «математическое моделирование концентрационных колебательных систем началось с работы Лотка» ровно 100 лет тому назад [Lotka, 1910]. Первый вариант модели пренебрегал расходом «резервуара особей»  $A$  и не учитывал конечных продуктов превращения  $x_2$  и описывал гомогенную химическую реакцию (взаимодействие) с затухающими колебаниями концентраций реагентов (взаимодействующих особей):

$$\frac{dx_1}{dt} = \varepsilon_1 A - \gamma_1 x_1 x_2 ,$$

$$\frac{dx_2}{dt} = -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2 .$$

*Модель Лотки–Вольтерра* имеет следующий вид:

$$\frac{dx_1}{dt} = \varepsilon_1 x_1 - \gamma_1 x_1 x_2 ,$$

$$\frac{dx_2}{dt} = -\varepsilon_2 x_2 + \gamma_2 x_1 x_2$$

и является феноменологической, непрерывной и построена с использованием аппарата дифференциальных уравнений. Первое уравнение этой системы описывает динамику «жертвы»:  $\varepsilon_1$  – коэффициент естественного прироста популяции жертвы,  $\gamma_1$  – коэффициент «поедания» жертвы хищником (предполагается, что скорость поедания жертв пропорциональна числу встреч хищников и жертв, т. е. произведению  $x_1 \cdot x_2$ ). Второе уравнение описывает динамику «хищника»:  $\varepsilon_2$  – коэффициент естественной смертности его популяции  $\gamma_2 = k \cdot \gamma_1$  ( $k < 1$ ) –  $k$ -я часть от полученной в результате поедания жертвы энергии расходуется хищником на воспроизводство, а оставшаяся часть  $(1 - k)$  тратится на поддержание основного обмена, охотничью активность и т. д. Решение системы «хищник–жертва» записывается в следующем виде:

$$\exp(\gamma_2 x_1) \cdot \exp(\gamma_1 x_2) = C x_1^{\varepsilon_2} x_2^{\varepsilon_1} ,$$

где  $C$  – постоянная интегрирования, зависящая от начальных условий. Графический анализ этого решения общеизвестен: в плоскости  $\{x_1, x_2\}$  семейство интегральных кривых представляет собой замкнутые, вложенные друг в друга, стремящиеся к эллипсу кривые (*замкнутый цикл*), т. е. численность популяций периодически колеблется около нетривиальной нейтрально-устойчивой точки равновесия

$\tilde{x}_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$  и  $\tilde{x}_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$ , в которой  $dx_1/dt = dx_2/dt = 0$ ; имеется еще одно положение равновесия исходной системы – это начало координат (*седло*).

В. Вольтерра (Volterra, 1926; Вольтерра, 1976), подводя итог результатам качественного анализа системы «хищник–жертва», сформулировал три закона.

• *Закон периодического цикла.* Флуктуации двух взаимодействующих в соответствии с моделью видов периодичны. Период колебаний зависит только от  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  и начальных условий, определяющих  $C$ .

• *Закон сохранения средних.* Средние численности популяций  $\tilde{x}_1$  и  $\tilde{x}_2$  в течение периода не зависят от начальных условий и постоянны, если постоянны коэффициенты модели  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ ,  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$ .

• *Закон изменения средних.* Если два вида истребляются равномерно и пропорционально числу их особей, то среднее число жертв возрастает, а хищников – убывает (при этом необходимо выполнение условия: истребляемое количество особей двух видов должно быть достаточно мало, чтобы система «хищник–жертва» сохраняла свои флуктуации). Если истребляются только хищники, то их среднее число не изменяется, а у жертв оно увеличивается; когда истребляются только жертвы, их среднее число не изменяется, а у хищников оно уменьшается.

«Совершенно очевиден практический интерес к этим законам. В дальнейшем при рассмотрении сообществ, состоящих из более чем из двух неограниченно долго сосуществующих видов, мы будем стремиться к тому, чтобы обобщить эти законы применительно ко все более сложным ситуациям» (Вольтерра, 1976, с. 228). Думаю, что именно такое видение развития математической экологии заложило начало процесса «усовершенствования» исходной модели взаимодействия видов. Сегодня известно очень большое число модификаций уравнений системы «хищник–жертва», которые призваны сделать модели «более соответствующими» реальным системам. Фактически, если продолжать двигаться в этом направлении, исследователь будет все дальше и дальше уходить от аналитической объясняющей модели к квазиимитационной или имитационной прогнозирующей модели. Большое число таких «поправок» (различные функции выедания жертвы и насыщения хищника, размножения и смертности хищника, нелинейность размножения, конкуренции и смертности жертв и др.) подробно рассмотрены (Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985, 2003; Hastings, 1997; Turchin, 2003; Morin, 2006 и др.).

<sup>Б</sup> Интересный факт: Ч. Элтон (Charles Sazerland Elton; 1900-1991), будучи с 1925 г. научным консультантом Компании Гудзонова залива, первым обработал данные по колебанию численности зайцев (*Lepus americanus*) и рысей (*Lynx lynx*), сделав их классическим примером современной экологии (Потапов, 1992).

<sup>В</sup> Аналогичные допущения были сделаны в работе (Брусиловский, Розенберг, 1981а). Правда, в последнем случае модель Лотки–Вольтерра не модифицировалась путем дедуктивного (аналитического) учета тех или иных представлений о механизмах взаимодействия в системе «хищник–жертва» (например, учет логарифмической [или еще более экзотической] зависимости взаимодействия популяций, возможности учета укрытия для жертвы и пр.), а синтезировалась методами самоорганизации (Ивахненко, Юрачковский, 1987) с привлечением дополнительной информации (солнечной активности, данных метеостанций "Moose Factory" и "Fort Норе" в районе Гудзонова залива – косвенно [через температуру воздуха и влажность] характеризующих состояние кормовой базы для канадских зайцев) но-

вая достаточно удовлетворительная (по качеству прогноза) модель (см. табл.), сильно отличающаяся от уравнений «типа Вольтерра».

Таблица

**Средняя относительная ошибка аппроксимации и прогноза численности рысей и зайцев (Брусиловский, Розенберг, 1981а, с. 87; Розенберг и др., 1999, с. 218)**

Автор и название модели	Точность аппроксимации, %		Точность прогноза, %	
	зайцы	рыси	зайцы	рыси
В. Вольтерра (1976)	22	17	37	31
Д. Гомейтэм (Gomatam, 1974)	28	14	42	36
Е. Лейт (Leigh, 1968)	20	14	39	28
М. Гилпин (Gilpin, 1973)	14	12	32	24
Самоорганизация с запаздыванием аргументов	15	12	31	20
Самоорганизация с запаздыванием аргументов и солнечной активностью	13	11	30	20
Самоорганизация с запаздыванием аргументов, солнечной активностью, температурой воздуха и количеством осадков	6	5	14	9

В этом наглядно проявляются принцип системологии – *несводимость объяснения и предсказания в рамках одной модели сложной системы* (см.: Розенберг и др., 1999). Это не означает, что аналитическая модель системы «хищник–жертва» бесполезна в экологических исследованиях; как очень точно подчеркивал Ю.М. Свирижев (1976, с. 250), «целью Вольтерра являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации (для этого обычно больше пригодны статистические регрессионные модели), а исследование о б щ и х с в о й с т в таких систем (*разряда моя. – Г.Р.*)». Качественные выводы, получаемые при исследовании подобных моделей, зачастую нетривиальны и могут служить основой построения теоретической экологии.

<sup>Г</sup> Подчеркнем фундаментальное различие между жертвой и хищником: «*рысь бежит за своим ужином, а заяц – за своей жизнью*». Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы – это распределения редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников – распределение ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах (Маргалев, 1992).

<sup>Д</sup> Другими словами, можно говорить о влиянии на динамику численности и зайцев, и рысей *стратегии охоты*, которая может рассматриваться уже совсем в иной модельной постановке.

Завершая обсуждение этой статьи М. Гилпина, следует остановиться на проблеме адекватности моделирования, так как все модели с разной степенью подробности и точности описывают реальные экосистемы. Естественно, возникают вопросы: насколько «удачны» те или иные модели, что понимать под «качеством модели» и как оценить это качество?

Прежде всего, еще раз подчеркну, что математической моделью сложной системы «нельзя объять необъятное», т. е. ни одна математическая модель не несет одновременно *в с е х* функций теории изучаемого класса сложных систем. Поэтому в практических ситуациях выбор той или иной математической модели (в силу *принципа множественности моделей* сложных систем; Розенберг и др., 1999) должен определяться целями исследования. Таким образом, математическая модель должна адекватно отражать не какую-то конкретную экосистему, а *пр о б л е м у*, которая возникает при её изучении. Напомню, что, прежде всего, математические модели экосистем должны способствовать выполнению двух основных функций теории – объяснению и прогнозированию наблюдаемых в природе феноменов. При этом неизбежно возникает задача оценки соответствия этих моделей реальным экосистемам (Брусиловский, Розенберг, 1981б; Розенберг, Брусиловский, 1982 и мн. др.).

Что касается термина «адекватность» (от лат. *adaequatus* – приравненный, соответствующий), то его многозначность и размытость всякий раз требует комментариев при обсуждении свойств той или иной модели. Следовательно, говорить об адекватности моделей вообще, как о некотором едином и присущем всем моделям качестве, нельзя. Поэтому имеет смысл ввести некоторые уточнения к этому ёмкому понятию.

В настоящее время существует много работ, посвященных вопросам оценки адекватности математических моделей изучаемым сложным системам. Далее будем говорить о *собственно адекватности* модели (качественная адекватность – соответствие отображения и модели структуры и механизмов функционирования экосистем) и о *праксеологичности* (количественная адекватность – применимость модели для практических действий: прогнозирования, управления и пр.). Подобное разделение обусловлено различиями технологий конструирования моделей, характером используемой информации, целями моделирования и пр.

Критерии оценки собственно адекватности и праксеологичности весьма многочисленны и также могут быть разделены на два основных класса – *внутренние* и *внешние*. Для оценки праксеологичности моделей такое разделение достаточно очевидно: внутренние критерии основаны на той же информации, по которой строилась модель, а внешние – на новой. Для оценки собственно адекватности моделей различение критериев более сложное. Например, можно считать внутренними критериями теоретические предпосылки самой экологии (модель роста численности или биомассы некоторой популяции, приводящая к отрицательным значениям этих характеристик, должна быть признана неадекватной). В этом случае внешние критерии следует искать в области математики и математического анализа моделей экосистем. Так, нельзя признать адекватным объяснение случайности наблюдаемых колебаний численности некоторой популяции, если в математическую модель её роста непосредственно введен случайный фактор; другое дело, если такое квазислучайное поведение возникает при анализе детерминированной математической модели (всякого рода турбулентности или «странные аттракторы»). Синтезом внешних и внутренних критериев качественной адекватности является анализ устойчивости точек равновесия аналитических моделей экосистем: внешним будет сам процесс определения этих точек равновесия и условий их устойчивости, а внутренним – содержательное экологическое толкование этих результатов математического анализа модели.

В этом контексте, проблемы, возникшие у М. Гилпина (Gilpin, 1973, 1975), легко объясняются. Для аналитических (эскизных) моделей (модель Лотки–Вольтерра – это классический пример такого рода моделей), нельзя говорить о праксеологичности, поскольку при их построении исследователь сознательно идет на ряд упрощений исходной экосистемы (порою значительных) с тем, чтобы выделить наиболее существенные (с его точки зрения) компоненты и связи. Эти модели основаны только на априорной информации и призваны объяснить наблюдаемые в природе феномены; поэтому для аналитических моделей имеет смысл говорить лишь о *гносеологической адекватности*. Попытка Гилпина «проверить» работоспособность эскизной модели на реальных данных системы зайцы–рыси была сразу обречена на провал именно потому, что оценка адекватности моделирования свелась к оценке *праксеологичности* (причем, без учета внутренних и внешних критериев).

Закончу эти заметки теми же словами Г.Ю. Ризниченко (1999), которая приводит их также в завершении своей брошюры, представленной в INTERNET: «Базовые модели математической биологии в виде простых математических уравнений отражают самые главные качественные свойства живых систем: возможность роста и его ограниченность, способность к переключениям, колебательные и стохастические свойства, пространственно-временные неоднородности. На этих моделях изучаются принципиальные возможности пространственно-временной динамики поведения систем, их взаимодействия, изменения поведения систем при различных внешних воздействиях - случайных, периодических и т. п. Любая индивидуальная живая система требует глубокого и детального изучения, экспериментального наблюдения и построения своей собственной модели, сложность которой зависит от объекта и целей моделирования». Добавить нечего.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Базыкин А.Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с. – **Базыкин А.Д.** Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2003. 368 с. – **Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** О возможности построения модели, удовлетворительно описывающей колебания в одной реальной системе хищник–жертва // Динамика эколого-экономических систем. – Новосибирск: Наука, 1981а. С. 84-91. – **Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.** Проверка неадекватности имитационных моделей динамической системы с помощью алгоритмов МГУА // Автоматика. 1981б. № 6. С. 43-48.

**Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 288 с. (Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2004. 288 с.).

**Жаботинский А.М.** Концентрационные автоколебания. М.: Наука, 1974. 179 с.

**Ивахненко А.Г., Юрачковский Ю.П.** Моделирование сложных систем по экспериментальным данным. М.: Радио и связь, 1987. 118 с.

**Маргалев Р.** Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.

**Потапов Е.** Чарльз Элтон (1900-1991 гг.) // Экология. 1992. № 5. С. 95-96.

**Ризниченко Г.Ю.** Биология математическая. 1999. <http://www.library.biophys.msu.ru/MathMod/BM.HTML>. – **Розенберг Г.С., Брусиловский П.М.** Об адекватности экологического моделирования // Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982. С. 6-17. – **Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СНЦ РАН, 1999. 396 с.

**Сви́режев Ю.М.** Вито Вольтерра и современная математическая экология // Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. С. 245-286. – **Сви́режев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических систем. М.: Наука, 1978. 352 с.

**Gilpin M.E.** Do hares eat lynx? // Amer. Naturalist. 1973. V. 107, № 957. P. 727-730. –

**Gilpin M.E.** Group Selection in Predator-Prey Communities. Princeton (UK): Univ. Press, 1975. 108 p. (Series: Monographs in Population Biology, 9). – **Gomatam J.** A new model for interacting populations two species systems // Bull. Math. Biol. 1974. V. 36. P. 347-353.

**Hastings A.** Population Biology: Concepts and Models. 2<sup>nd</sup> ed. N.Y.: Springer Verlag, 1997. – 320 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. – **Lotka A.J.** Contribution to the theory of periodic reactions // J. Phys. Chem. 1910. V. 14. P. 271-274. – **Lotka A.J.** Undamped oscillations derived from the law of mass action // J. Amer. Chem. Soc. 1920. V. 27. P. 1595-1599. – **Lotka A.J.** Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1925. 460 p.

**Morin P.J.** Community Ecology. Malden (MA) et al.: Blackwell Sci. Inc., 2006. 424 p.

**Turchin P.** Complex Population Dynamics: A Theoretical / Empirical Synthesis. Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 2003. 456 p. (Monographs in Population Biology).

**Volterra V.** Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei. 1926. Ser. VI, vol. 2. P. 31–113.