

## КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ И МЕРЫ СТАБИЛЬНОСТИ СООБЩЕСТВА

Роберт Макартур

Osborn Zoological Laboratory, Yale University, New Haven, Connecticut, U.S.A.

### ФЛУКТУАЦИИ

Рассмотрим пищевую сеть, представленную на рис. 1. Она интерпретируется следующим образом: вид  $S_1$  поедает виды  $S_2$  и  $S_3$ ,  $S_2$  ест  $S_3$  и  $S_4$ , виды  $S_3$  и  $S_4$  имеют свой источник пищи (источник энергии), который на рисунке не показан.

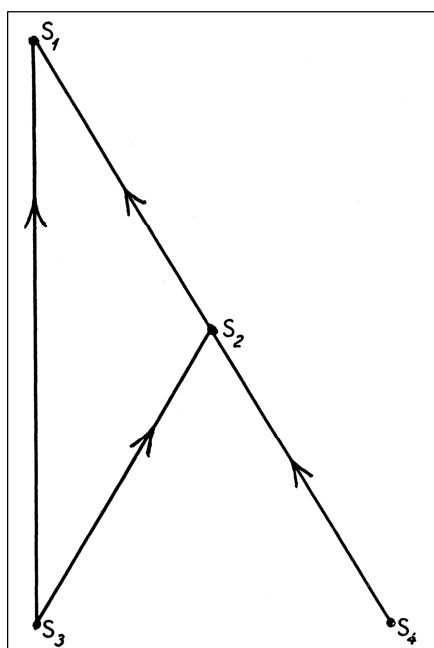


Рис. 1. Образец пищевой сети.  
 $S_1, S_2, S_3, S_4$  – виды,  
стрелки указывают направление,  
в котором течет энергия.

Примем три предположения, из которых будет сделан вывод. Поскольку вывод не всегда бывает верен, оправдано допустить, что одно или несколько предположений ответственны за

это. *Во-первых*, временно допустим, что количество энергии, поступающей в сообщество (на самом низком трофическом уровне, конечно), не меняется со временем. *Во-вторых*, предположим, что продолжительность времени, в течение которого энергия сохраняется одним видом перед передачей следующему, не меняется (не зависит от времени). Например, если животные умрут молодыми через год, это нарушит данное предположение. *В-третьих*, допустим, что популяция каждого вида напрямую зависит от доступной энергии пищи. Если вид сначала передает, а затем умирает от голода (по сути, реакция хищник–жертва) или отслеживает изменения в доступной энергии только через некоторое время, то данное предположение также нарушается.

Эти три допущения подразумевают, что [численность] популяции каждого вида стремится к определенной константе, независимо от исходных [численностей] популяций вида. Доказательство: поскольку ни один вид не может эффективно передавать энергию от своей добычи хищникам (Lindeman, 1942), энергия «покидает» сеть от каждого вида, и, учитывая выше сделанные предположения, количество уходящей энергии равно количеству входящей энергии. Тогда это эквивалентно тому, что сказать, что энергия, покидающая сообщество, – это энергия, которая возвращается в него. То есть последствия от этого будут одинаковыми. Эта энергия теперь может быть введена в пищевую сеть на рис. 1 как  $S_5$ , и теперь она будет выглядеть как на рис. 2. Пусть  $p_{ij}$  – это доля энергии вида  $S_i$ , которая переходит виду  $S_j$ . Поскольку показаны все пути передачи энергии,

$$\sum_i p_{ij} = 1.$$

Это уравнение показывает, что пищевая сеть, рассматриваемая как преобразователь энергии, известна в теории вероятностей как

MacArthur R.H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // Ecology. V. 36. P. 533-536. Перевод с английского Г.С. Розенберга.

## СТАБИЛЬНОСТЬ СООБЩЕСТВА

цепь Маркова (Feller, 1950). Кроме того, если количество звеньев в полном цикле энергии называется длиной цикла, наибольший общий делитель этих длин равен 1, и поэтому условия, сформулированные Шенноном и Уивером (Shannon, Weaver, 1949) для цепи Маркова, должны быть «эргодичными»<sup>А 1</sup>. Следовательно, как было показано (Feller, 1950), количество энергии в каждой точке стремится к постоянной величине, независимо от начальных условий. С учетом предположений, [численность] популяции видов также приближаются к постоянным значениям. Это завершает доказательство.

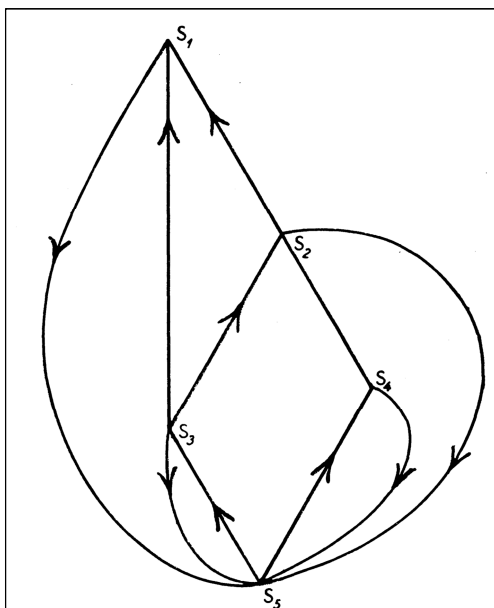


Рис. 2. Пищевая сеть на рис. 1 изменена с учетом потерь энергии.

Поскольку популяции видов часто колеблются в природе, можно сделать вывод о том, что одно или несколько из трех выше сделанных предположений не верны. Более того, из теоремы ясно, что структура пищевой сети не может быть причиной колебаний. Следовательно, объяснение флуктуаций должно заключаться в отношениях хищник–жертва, явлениях запаздывания во времени или других нарушениях третьего предположения; в изменениях доступной энергии в окружающей среде, нарушающих первое предположение; или в вариациях возраста на момент смерти, что нарушает предположение два.

<sup>1</sup> Заглавными буквами латинского алфавита отмечены сноски, которые интерпретируют некоторые понятия и теоретические конструкции в моей статье, которая следует сразу за этим переводом.

В некоторых сообществах численность видов обычно остается довольно постоянной, в то время как в других численность сильно различается. Мы склонны называть первое *стабильным*<sup>В</sup>, а второе *нестабильным*. Однако эту концепцию можно уточнить. Предположим, по какой-то причине, что у одного вида аномальная численность. Тогда мы скажем, что сообщество неустойчиво, если численность других видов заметно изменится под воздействием первого. Чем меньше влияние этой аномальной численности на другие виды, тем стабильнее сообщество.

Эта стабильность может возникнуть двумя способами. *Во-первых*, это может быть связано с паттернами взаимодействия между видами, составляющими сообщество; *во-вторых*, это может быть присуще отдельному виду. В то время как вторая проблема требует знания физиологии конкретного вида, первая может быть, по крайней мере, частично понятна в общем случае. Здесь он будет рассматривать только такую стабильность.

Взаимодействия между видами представлены графически в «пищевой сети»<sup>С</sup> сообщества, в которой «*a* ест *b*»



с хищником над добычей. В этом процессе энергия переходит от *b* к *a*. В более общем смысле она переходит от солнца к низшему трофическому уровню и оттуда через паутину сети к высшему уровню плотоядного животного. Теперь можно сформулировать качественное условие устойчивости. Число альтернатив, которое имеет энергия при следовании путями вверх через пищевую сеть, является мерой стабильности сообщества (Odum, 1953). Чтобы убедиться в этом, *сначала* рассмотрим сообщество, в котором один вид необычно распространен. Для того, чтобы это оказало небольшое влияние на остальную часть сообщества, должно быть большое количество хищников, между которыми будет распространяться избыточная энергия, и должно быть большое количество жертв данного вида, чтобы никто слишком много не уменьшал популяцию. Таким образом, необходимо большое количество путей через каждый вид, чтобы уменьшить эффект перенаселения одного вида. *Во-вторых*, предположим, что один вид аномально необычен. Чтобы это оказало минимальное влияние на остальную часть сообщества, каждый хищник

вида должен иметь большое количество альтернативных кормов, чтобы уменьшить давление на редкие виды и при этом поддерживать свою численность почти на исходном уровне. Хорошие доказательства этого есть у Лака (Lack, 1954). Мы видим, что в любом случае количество выбранной энергии при прохождении через сеть измеряет стабильность.

Возникает трудность сделать это определение количественным, потому что наша интуиция в отношении того, что означает стабильность, неоднозначна. Ведь понятие «влияние на другие виды сообщества», требуемое в определении, можно интерпретировать по-разному. Это может быть среднее (по всем видам) максимальное изменение численности, или относительные изменения, или среднеквадратичные изменения, или разные виды могут быть взвешены по-разному и т. д. Интуитивные требования кажутся таковыми: если у каждого вида есть только один хищник и на одну добычу стабильность должна быть минимальной, скажем, нулевой, и что по мере увеличения количества звеньев в пищевой сети стабильность должна увеличиваться.

Однако еще одно (произвольное) требование определяет функцию; для доказательства см. (Shannon, Weaver, 1949)<sup>D</sup>. Наиболее удобное требование состоит в том, чтобы устойчивость двух сетей, таких как на рис. 3 и 4, была одинаковой. Здесь  $1/2$  между  $ab$  и  $ae$  означают, что каждый из видов  $b$  и  $e$  является равным образом возможной пищей для  $a$  (т. е.  $1/2 + 1/2 = 1$ ).

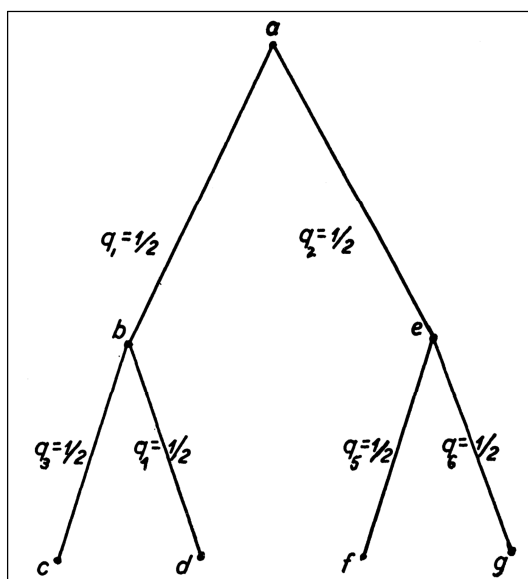


Рис. 3. Пищевая сеть.  $a, b, c, d, e, f$  и  $g$  — это виды,  $q$  на линии, соединяющей хищника и жертву, означает ту долю от общего числа видов жертв, образованную рассматриваемым видом добычи.

Теперь у энергии есть «полная свобода выбора»: переходить в  $a$  из раздела  $bcd$  или из раздела  $cfg$ . Следовательно, если  $S(abe)$  относится к стабильности  $abe$ , рассматриваемой как отдельное сообщество, и т. д., разумно определить стабильность всей сети на рис. 3 как

$S(abe) + 1/2 S(bcd) + 1/2 S(cfg)$ . Если мы принимаем, что это выражение должно быть равно  $S(a'c'd'f'g')$  на рис. 4, соответствующая функция устойчивости будет:

$$S = -\sum p_i \log p_i,$$

где  $p_i$  — числа на рис. 4. (Например, для сети на рис. 3 или рис. 4 стабильность составляет  $-4 [1/4 \log 1/4] = \log 4$ ). Чтобы найти устойчивость любой сети, постройте эквивалентную, проведя отдельную линию сверху вниз для каждого пути, по которому может пройти энергия.  $p_i$  в определении — это произведение  $q_i$  исходной сети на каждом отрезке пути. Может быть важно, что это идентично по форме функциям измерения энтропии в статистике Максвелла–Больцмана и информации в теории информации (Shannon, Weaver, 1949). Энтропия также аналогична в том смысле, что максимальная энтропия — это условие химического равновесия, тогда как максимальная стабильность может быть условием равновесия сообщества (Hinshelwood, 1951). Следует отметить, что выбор среди различных функций для точного определения устойчивости зависит только от полезности определения (при условии, конечно, что интуитивные условия, упомянутые выше, выполнены).

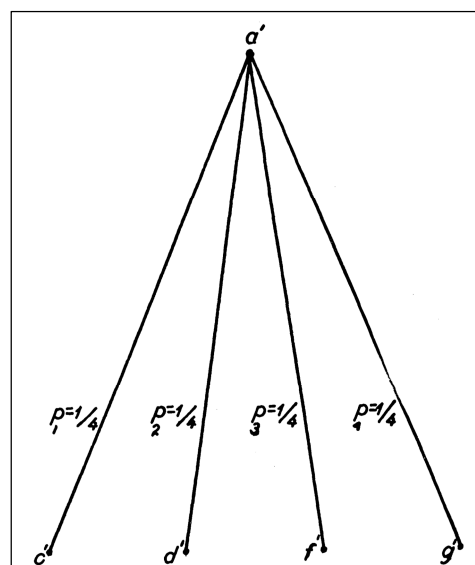
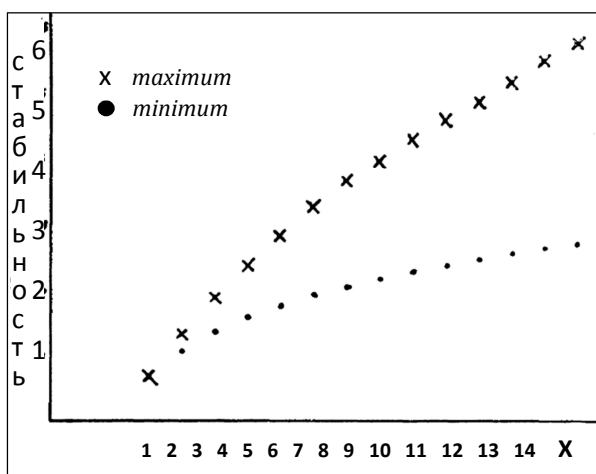


Рис. 4. Пищевая сеть со стабильностью, равной стабильности пищевой сети на рис. 3.

Есть несколько интересных свойств этой стабильности.

1. Стабильность увеличивается с ростом числа узлов трофической сети.
2. Если количество видов-жертв для каждого вида остается постоянным, увеличение количества видов в сообществе увеличит стабильность.
3. Комбинируя 1 и 2, следует, что данная стабильность может быть достигнута либо ростом количества видов с довольно ограниченным рационом, либо уменьшением количеством видов, поедающих большое количество других видов.
4. Максимально возможная стабильность для  $m$  видов возникнет, когда есть  $m$  трофических уровней с одним видом на каждом, поедающим все виды ниже. Точно так же минимальная стабильность могла бы возникнуть, если бы один вид поедал все остальные, находящиеся на одном трофическом уровне (они показаны на рис. 5.).



**Рис. 5. Максимальная и минимальная стабильность для данного числа видов (X). Все сообщества должны иметь стабильность в этих пределах.**

Из этих свойств можно сделать некоторые интересные выводы. Подразумевает, что ограниченная диета снижает стабильность. С другой стороны, ограниченная диета – вот что необходимо для эффективности. Более того, эффективность и стабильность – это две характеристики, необходимые для выживания в условиях естественного отбора. Эффективность позволяет отдельным животным превосходить других, но стабильность позволяет отдельным сообществам выживать, будучи менее стабильным. Исходя из этого, кажется разумным, что естественный отбор действует с максимальной эффективностью при определенной необходимой стабильности. В сочетании с перечисленными выше свойствами представляется возможным дополнить их следующими.

А. Там, где имеется небольшое количество видов (например, в арктических регионах), условия стабильности трудно или невозможно достичь; виды должны придерживаться широкой диеты, и ожидается большое количество трофических уровней (по сравнению с количеством видов). Если количество видов слишком мало, даже это не гарантирует стабильности, и, как в Арктике, популяции будут значительно различаться.

В. Там, где обитает большое количество видов (например, в тропических регионах), требуемая стабильность может быть достигнута наряду с довольно ограниченным рационом; виды могут специализироваться по определенным линиям, и возможно относительно небольшое количество трофических уровней (по сравнению с количеством видов). (Возможность того, что большое количество видов в тропических сообществах может быть результатом, а не причиной ограниченных диет, не меняет приведенный выше аргумент.)

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Feller W.** 1950. An Introduction to Probability Theory and its Applications. New York: Wiley. 658 p.  
**Hinshelwood C.H.** 1951. The Structure of Physical Chemistry. London; Oxford: Clarendon Press. 492 p.  
**Lack D.** 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. London; Oxford: Clarendon Press. 343 p.

**Lindeman R.L.** 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology. V. 23. P. 399-418.  
**Odum E.P.** 1953. Fundamentals of Ecology. Philadelphia: Saunders. 384 p.  
**Shannon C., Weaver W.** 1949. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: Univ. Illinois Press. 117 p.

DW Ранчо,  
Херефорад, Аризона