§ 6. Популация в обкръжение на хищници

§ 6.1. Популация в обкръжение на хищници. Ръстът на популация е възпрепятстван не само от изчерпването на хранителните ресурси (§ 5.1), но и от факта, че тя никога не е изолирана. В едно враждебно обкръжение съществуват „хищници“, които унищожават p екземпляра от популацията за единица време. В най-простия модел числеността на популацията ще се диктува от диференциалното уравнение

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = f(N)\,, \quad f(N) = \varepsilon_0 N - p\,, \quad \varepsilon_0\,,\ p = \mathrm{const}\,, \tag{6.1}$$

с началните условия

$$N\,\Big|_{t=0} = N_0\,. \tag{6.2}$$

Единственото стационарно решение на уравнението (6.1) е

$$\overline{N} = \frac{p}{\varepsilon_0} \tag{6.3}$$

(анулирана е функцията $f(N)$ в (6.1)). Очевидно,

$$A = f'(\overline{N}) = \varepsilon_0 > 0\,,$$

което означава, че решението (6.3) е неустойчиво, вж. § 3.4.

За да решим (6.1) забелязваме, че това е нехомогенно диференциално уравнение. Едно частно решение се дава от (6.3). Общото решение на хомогенното уравнение $N' = \varepsilon_0 N$ е $N(t) = C\exp(\varepsilon_0 t)$. Следователно, общото решение на (6.1) е сумата от общото решение на хомогенното уравнение и на частното решение (6.3), т. е.

$$N(t) = C\mathrm{e}^{\varepsilon_0 t} + \frac{p}{\varepsilon_0}\,, \quad C = \mathrm{const}\,. \tag{6.4}$$

(До същия резултат ще достигнем, впрочем, и ако разделим променливите в (6.1).) Интеграционната константа C намираме от началното условие (6.2)

$$C + \frac{p}{\varepsilon_0} = N_0\,, \quad C = N_0 - \frac{p}{\varepsilon_0}\,,$$

и окончателно

$$N(t) = \left(N_0 - \frac{p}{\varepsilon_0}\right)\mathrm{e}^{\varepsilon_0 t} + \frac{p}{\varepsilon_0}\,. \tag{6.5}$$

С това задачата на Коши (6.1), (6.2) е решена

Поведението на решението (6.5) зависи от знака на $N_0 - p/\varepsilon_0$ или, еквивалентно, от знака на $N_0\varepsilon_0 - p$. Именно,

$$\text{ако} \quad N_0\varepsilon_0 - p > 0\,, \quad \text{то} \quad N(t) \xrightarrow[t\to\infty]{} \infty\,, \tag{6.6a}$$

т. е. наблюдава се неограничен ръст на популацията.

$$\text{Ако} \quad N_0\varepsilon_0 - p < 0\,, \quad \text{то} \quad N(t) = 0 \quad \text{при} \quad t = t^*\,, \tag{6.6b}$$

където

$$t^* = \frac{1}{\varepsilon_0}\,\ln\frac{p}{p - N_0\varepsilon_0}\,, \tag{6.7}$$

т. е. популацията изчезва при $t > t^*$.

Да отбележим за пълнота, че

$$\text{ако} \quad N_0\varepsilon - p = 0\,, \quad \text{то} \quad N(t) \equiv \frac{p}{\varepsilon_0}\,,\ \forall\, t \in (0,\infty)\,,$$

т. е. числеността на популацията се запазва постоянна и равна на равновесната ѝ стойност $\overline{N}$, вж. (6.3), ако в началния момент $N_0 = \overline{N}$.

Интерпретацията на горните резултати е очевидна. Величината $N_0\varepsilon_0$ е (вътрешната) скорост на нарастване на популацията в началния момент; p е скоростта на намаляването ѝ (в следствие на обкръжаващите я хищници. „Съдбата“ на популацията е в „ръцете“ на разликата

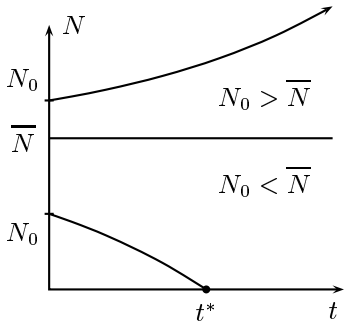
$$N_0 - \overline{N} = \frac{1}{\varepsilon_0}\,(N_0\varepsilon_0 - p)\ .$$

Ако тази разлика е положителна, то популацията се възпроизвежда побързо отколкото бива унищожавана и резултатът е малтусиански (експоненциален) ръст. Ако $N_0 - p/\varepsilon_0 < 0$, то възпроизводството не може да компенсира унищожаването и популацията изчезва след определен краен интервал от време. Ако $N_0 - p/\varepsilon_0 = 0$, то унищожаването изцяло се компенсира от възпроизводството и числеността на популацията остава постоянна (и равна на равновесната стойност $\overline{N}$, вж. (6.3)). По такъв начин стационарната стойност $\overline{N} = p/\varepsilon_0$, вж. (6.3), играе ролята на *граница на оцеляване* на популацията, в смисъл, че за да оцелее тя в едно хищно обкръжение, началната ѝ численост трябва да не е по-малка от $\overline{N}$. С подобна граница на оцеляване вече се сблъскахме в § 5.2, но появата ѝ там беше резултат от вътрешновидовата специфика. Тук тази граница е естествено следствие от присъствието на хищници.

Поведението на решенията (6.5) на модела (6.1) в зависимост от знака на $N_0\varepsilon_0 - p = 0$ е илюстрирано на фиг. 6.1.

Ще илюстрираме гореказаното върху следния пример.

Пример 6.1. *Броят N на комарите в дадена област се подчинява на закона на Малтус (3.2), като числеността им се удвоява всяка седмица. В началния момент $t = 0$ (1 юли) $N = N_0 = 200\,000$. Хищниците (птици, жаби и др.) изяждат по $20\,000$ комара дневно. Определете броя $N = N(t)$ на комарите в тази област през лятото. В частност, колко ще бъдат те на 15 септември?*



Фиг. 6.1

Решение. За единица време приемаме едно денонощие. Коефициентът на прираст на комарите определяме с помощта на (3.6)

$$\varepsilon_0 = \frac{\ln 2}{T} \approx 0.693/7 \approx 0,099\,,$$

щом времето им за удвояване е една седмица. В случая $p = 20\,000$ (комари/денонощие) и следователно

$$\begin{aligned} N_0\varepsilon_0 - p \ &= 200\,000 \cdot 0,099 - 20\,000 \\ &\approx 19\,804,25 - 20\,000 \approx -195,795\,. \end{aligned}$$

Знакът „минус“ ни информира, че популацията на комарите е обречена — след определен интервал от време тя ще изчезне.

Броят на комарите през лятото (след 1 юли), т. е. функцията $N = N(t)$, ще намерим като конкретизираме (6.5) с помощта на зададените или вече намерените стойности на съответните параметри

$$\begin{aligned} N(t) &= \left(N_0 - \frac{p}{\varepsilon_0}\right) \mathrm{e}^{\varepsilon_0 t} + \frac{p}{\varepsilon_0} \\ &= -\,2\,020\,\mathrm{e}^{\varepsilon_0 t} + 202\,020 \to 0 \end{aligned}$$

при $t \to \infty$. Всичко това означава, че хищниците успешно (от своя и от наша гледна точка, разбира се) се борят с комарите в разглежданата област. Броят на последните намалява. Периодът, за който комарите изчезват напълно, ще определим с помощта на (6.7)

$$t^* = \frac{1}{\varepsilon_0}\,\ln\frac{p}{p - N_0\varepsilon_0} \approx 46,52 \text{ денонощия}\,,$$

т. е. около средата на август. В частност, на 15 септември (76 дни след 1 юли), комари няма да има.

Ще завършим разглеждането на този пример с една забележка.

Макар че изчезването на комарите може да изглежда като благо за нас, то е трагедия за всички „хищни“ видове, за които те са основна храна. Това ще доведе до екологична катастрофа за тези видове — те ще изчезнат заедно с комарите. Но в опростения модел (6.1) не е отчетен един съществен ефект. Именно, намаляването на комарите ще доведе до намаляване и на броя на „хищниците“. На свой ред, това ще увеличи броя на комарите и т. н. Подобни ефекти на по-сложно взаимодействие в екосистема „хищник – жертва“ се отчитат в класическия модел на Лотка-Волтера (§ 8).

Упражнение 6.1. *Коефициентът на смъртност на популация в даден район е μ. За единица време в областта влизат p нови екземпляра в резултат на миграция. а) Запишете уравнението на модела; б) намерете стационарните състояния; в) изследвайте устойчивостта им; г) кой е законът за изменението на числеността на популацията в района*?

§ 6.2. Лимитирана популация в обкръжение на хищници. Да разгледаме кратко и случая, когато ръстът на популацията е лимитиран, а хищниците унищожават p екземпляра от нея за единица време. Тази ситуация се описва от уравнението

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = \varepsilon_0 \left(1 - L(N)\right) N - p\,, \quad \varepsilon_0 > 0\,.$$

Предполагаме, че лимитирането $L(N)$ се описва съгласно Ферхулст, вж. (5.4). Това води до простия модел

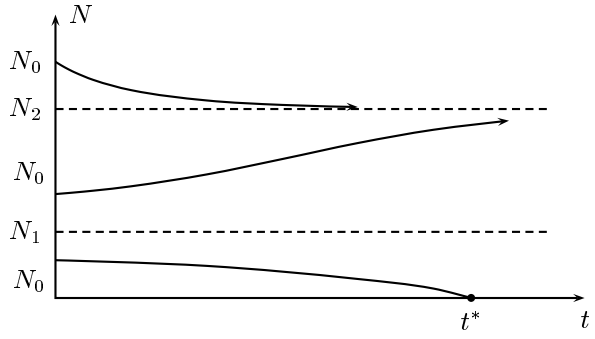
$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= F(N)\,, \\ F(N) &= \varepsilon_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - p\,. \end{aligned} \tag{6.8}$$

Очевидно,

$$F(N) = f(N) - p\,, \tag{6.9}$$

където $f(N)$ е функцията в модела на Ферхулст (5.5). Следователно, $F(N)$ графично се изобразява чрез параболата на Ферхулст, вж. фиг. 5.1, преместена вертикално надолу с p единици. Оттук е ясно, че (6.8) има две стационарни точки

$$0 < N_1 < N_2 < K$$



Фиг. 6.2

при условие, че $\varepsilon_0 K/4 > p$. (Напомняме, че $\varepsilon_0 K/4$ е максималната стойност на функцията $f(N)$, вж. § 5.1 и фиг. 5.1.) Първото от тези решения е неустойчиво, а второто устойчиво (тъй като $F'(N_1) > 0$, а $F'(N_2) < 0$, което е ясно от графиката на $F(N)$.) Ако началната численост $N_0 < N_1$, решението $N(t)$ намалява и след краен интервал от време t^* популацията изчезва. Ако $N_0 < N_1 < N_2$, решението $N(t)$ също намалява, но при $t \to \infty$ клони (отдолу) асимптотично към по-голямата от стационарните стойности N_2. При $N_0 > N_2$ функцията $F(N)$ е отрицателна, решението $N(t)$ намалява като при $t \to \infty$ клони асимптотично (този път отгоре) към същата стационарна стойност N_2. Всичко това е илюстрирано на фиг. 6.2.

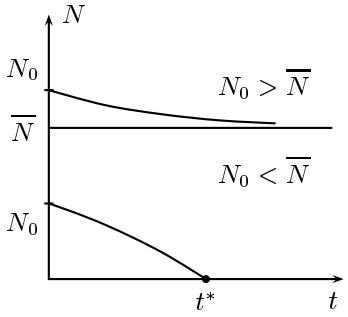
Забележете, че и тук, както и в § 6.1, съществува граница на оцеляване на популацията — началният брой на индивидите или коефициентът им на прираст трябва да са достатъчно големи за да компенсират загубите от хищното обкръжение. В случая тази граница е N_1 — по-малката от двете стационарни стойности (т. е. по-малкия от корените на уравнението $F(N) = 0$).

При условие, че $\varepsilon_0 K/4 = p$ стационарните решения съвпадат, $N_1 = N_2 = \overline{N}$ и уравнението $F(N) = 0$ има двоен корен. В този случай и $F'(\overline{N}) = 0$, така че простият анализ на устойчивостта в първо приближение (§ 3.4) не носи никаква информация. Ясно е че ако $N_0 > \overline{N}$, то $F(N) < 0$ и решението клони отгоре към стационарната си стойност $\overline{N}$. Ако, обаче, $N_0 < \overline{N}$, то $F(N)$ е също отрицателно, решението намалява и се анулира след краен период от време. Да отбележим, че стационарни решения от подобен тип се наричат *полуустойчиви*: от едната им страна ($N_0 > \overline{N}$) се наблюдава устойчивост, но от другата ($N_0 < \overline{N}$) устойчивост няма. Всичко това е илюстрирано на фиг. 6.3.

И накрая, при $\varepsilon_0 K/4 < p$ стационарни стойности няма. Функция-

та $F(N)$ е отрицателна за всички N. Това означава, че независимо от началните условия числеността на популацията намалява с времето и изчезва след краен период.

§ 6.3. Оптимизация на промишления риболов. Предполагаме, че числеността $N(t)$ на риба, която се лови в промишлени количества, се подчинява на модела на Ферхулст (5.5). Тук отново се сблъскваме с популация в обкръжение на хищници. В случая това са риболовните кораби.



Фиг. 6.3

Ясно е, че ако риболовът е много интензивен, популацията може да намалее драстично и да изчезне. Затова следва да се разработи оптимална риболовна стратегия при която уловът да е максимално възможния, като в същото време рибният запас се поддържа на едно стабилно ниво без опасност от изчезване.

Да предположим, че скоростта на улов е пропорционална на броя на рибите: колкото повече са те, толкова по-лесно е да се уловят. С други думи, предполагаме, че тази скорост е EN, където E е положителна константа, характеризираща интензитета на риболова (например, E е пропорционално на броя на едновременно използваните риболовни кораби). За да отчетем този улов, модифицираме логистичното уравнение (5.5) по очевиден начин

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= f(N)\,, \\ f(N) &= \varepsilon_0 N\left(1-\frac{N}{K}\right) - EN\,. \end{aligned} \tag{6.10}$$

Забележете, че константата E в този модел може да се интерпретира като коефициент на смъртност сред рибите, предизвикан от външни причини (интензивен риболов).

Записваме уравнението (6.10) във вида

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} &= (\varepsilon_0 - E)\left(1-\frac{N}{R}\right)N\,, \\ \varepsilon &= \varepsilon_0 - E\,, \quad R = \left(1-\frac{E}{\varepsilon_0}\right)K\,, \end{aligned} \tag{6.11}$$

и забелязваме, че то съвпада с уравнението (5.5) на модела на Ферхулст, но при нови стойности на параметрите на модела. Именно, коефициентът на прираст вече не е ε_0, а е намалял с E, вследствие на риболова, вж. (6.11). Капацитетът на средата, вече R, е намалял по същата причина, $R < K$. От (6.11) следва, впрочем, че риболовът като промишленост има смисъл само при естественото условие

$$E < \varepsilon_0 \,, \tag{6.12}$$

т. е. $\varepsilon = \varepsilon_0 - E > 0$. В противен случай рибата ще изчезне след краен интервал от време.

Съвпадението на (6.11) с уравнението на Ферхулст (5.5) позволява да повторим всички разсъждения и изводи, направени в § 5.1 при разглеждането на (5.5). В частност, при условието (6.12), моделът (6.10) има единствено стационарно решение

$$N(t) \equiv \overline{N} \,, \quad \overline{N} = R = \left(1 - \frac{E}{\varepsilon_0}\right) K \,, \tag{6.13}$$

което е устойчиво. Това означава, че промишленият риболов в случая може да продължава произволно дълго, без да се изчерпи запаса от риба. (Рибната популация има възможност да се самовъзстановява щом неравенството (6.12) е изпълнено.) Количеството риба, което ще се улови за единица време при стационарния режим е

$$Y = Y(E) = E\overline{N} = K\left(1 - \frac{E}{\varepsilon_0}\right) E \,. \tag{6.14}$$

Величината Y се нарича, по очевидни причини, *ефективност на риболова*. При фиксиран прираст ε_0 на рибния ресурс тя зависи само от интензитета E. Веднага възниква естествения въпрос: при какъв интензитет E ефективността на риболова е максимална.

Отговорът е прост: функцията $Y(E)$ е квадратична, вж. (6.14), и графиката ѝ е парабола, която е положителна в интервала $E \in (0, \varepsilon_0)$ и се анулира в двата му края. Максималната стойност на $Y(E)$ се достига в средата на този интервал, т. е. при $E = \varepsilon_0/2$, като

$$Y_{\max} = Y\left(\tfrac{1}{2}\varepsilon_0\right) = \tfrac{1}{4}\varepsilon_0 K \,.$$

Следователно, оптималната стратегия в промишления риболов е в единица време да ловим количество риба, равно на половината, $\varepsilon_0/2$, от коефициента на прираст на рибния ресурс. По интензивен риболов може да доведе за кратко време в началото до по-голям улов, но това ще

попречи рибата да се самовъзстановява до по-високи нива и скоро уловът ще намалее.

Упражнение 6.2. *Определете оптималния улов на морска биомаса за района на Тихия океан от Упражнение 5.1. Колко е нивото на насищане R при такъв улов?* Отговор: