УДК 598.2:591.174

Л. В. Супрун

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЗАВИСИМОСТИ СРЕДНЕЙ СКОРОСТИ ВОЗВРАЩЕНИЯ ЛАСТОЧКИ ДЕРЕВЕНСКОЙ ОТ ДАЛЬНОСТИ ЗАВОЗА

В основу настоящей работы положены результаты экспериментов (2300 опытов), проведенных с ласточкой деревенской (*Hirundo rustica* L.) в период гнездования и кладки яиц в Черноморском и Каневском заповедниках с 1964 г. по 1974 г. Птиц завозили на расстояние от 0,2 до 60 км. В результате опытов установлено, что средняя скорость возвращения птиц на участках до 2 км с увеличением расстояния уменьшается, а от 2 км до 60 км — увеличивается.

Для математического описания этой кривой будем пользоваться следующей моделью поведения птиц при возвращении «к дому». Предположим, что участок вокруг гнезда в радиусе нескольких километров птица хорошо знает и ориентируется здесь по известным ей особенностям местности. В наших экспериментах это область до 2 км. Далее следует область, которую птица не знает и где, вероятно, она ориентируется по каким-то навигационным признакам, с помощью которых ей легче найти дорогу «к дому» с более далеких расстояний завоза. Это участок от 2 до 60 км.

Прежде всего рассмотрим участок до 2 км. Здесь средняя скорость возвращения уменьшается с увеличением расстояния. Это можно объяснить тем, что при более далеких завозах местность становится все менее знакомой и, следовательно, птица должна тратить какое-то дополнительное время, чтобы найти дорогу домой. Это может быть или случайный поиск, или произвольный полет в зону, где различия в ориентирующих параметрах становятся достаточными для определения птицей направления «к дому», или какие-нибудь другие, пока неизвестные причины.

Средняя скорость возвращения определяется по формуле:

$$V(x) = \frac{x}{t(x)}\,, \tag{1}$$

где $t(x)$ — среднее время возвращения птицы с расстояния x.

Для определения функции $t(x)$ проводятся следующие рассуждения. Если птица завезена на расстояние x, то для того, чтобы приблизиться к гнезду на расстояние Δx, ей требуется время Δt, причем, очевидно, чем больше расстояние Δx, тем больше время Δt. Следовательно, $\Delta t \infty \Delta x$. При малых расстояниях завоза Δt мало, т. к. предполагается, что птица хорошо знает местность. С увеличением расстояния завоза x, Δt возрастает, поскольку местность становится менее знакомой, и птице приходится тратить дополнительное время на ориентацию.

Таким образом, в общем случае можно записать $\Delta t = \gamma x^{\beta} \,.\, \Delta x$ или в дифференциальной форме:

$$\frac{dt}{dx} = \gamma x^{\beta}\,. \tag{2}$$

Интегрируя его, получим формулу для времени возвращения:

$$t(x) = \frac{\gamma}{\beta+1} x^{\beta+1} + C, \tag{3}$$

где C — постоянная интегрирования.

Если учесть, что птице, выпущенной в непосредственной близости от гнезда, т. е. $x=0$, фактически не требуется времени для возвращения, т. е. $t(x)=0$, при $x=0$, то для постоянной C находим единственное приемлемое условие $C=0$. Тогда получаем

$$t(x) = \frac{\gamma}{\beta+1} x^{\beta+1} = \frac{x^{\beta+1}}{B}, \text{ где } \frac{\gamma}{\beta+1} = \frac{1}{B}. \tag{4}$$

Теперь, используя формулу (1), можно получить выражение для скорости возвращения:

$$V(x) = \frac{Bx}{x^{\beta+1}} = \frac{B}{x^{\beta}}. \tag{5}$$

Этой формулой можно пользоваться для оценки средней скорости возвращения птиц с расстояний в области 2 км.

Далее естественно обратиться к вопросу о математическом описании всей кривой $V(x)$ от 0,2 до 60 км. Для этого введем понятие средней частоты возвращения в единицу времени. Оно означает, что если среднее время возвращения особей с расстояния x равно $t(x)$, то средняя частота возвращения $f(x)$ равна:

$$f(x) = \frac{1}{t(x)}. \tag{6}$$

Формула (4) дает выражение для среднего времени возвращения с расстояний до 2 км вокруг гнезда. Обозначим его через t_1, т. е. $t_1(x) = \frac{x^{\beta+1}}{B}$. Анализ экспериментальных данных времени возвращения с расстояний от 2 до 60 км (Кистяковский, Катасонова, 1975; Супрун, 1976) показал, что на этом участке зависимость среднего времени имеет гиперболический характер и может быть апроксимирована формулой:

$$t_2(x) = t \cdot \sqrt{1 + \left(\frac{x}{a}\right)^2} = \frac{\sqrt{a^2 + x^2}}{A}, \tag{7}$$

где $t = \frac{a}{A}$. Воспользовавшись определением (6), можно записать для соответствующих частот:

$$f_1(x) = \frac{B}{x^{\beta+1}}; \quad f_2(x) = \frac{A}{\sqrt{a^2 + x^2}}. \tag{8}$$

Частоты $f_1(x)$ и $f_2(x)$ имеют вполне конкретный математический смысл, заключающийся в том, что если появление птицы возле гнезда рассматривать как некоторое случайное событие (случайное не потому, что она может появиться или не появиться возле гнезда, а потому, что неизвестно, когда именно она появится), то введенные частоты имеют смысл вероятности такого появления, отнесенной к единице времени. Например, если частота возвращения с некоторого расстояния x равна 2, то это означает, что ожидаемое событие (появление птицы возле гнезда) происходит с вероятностью два события в час, т. е. в течение часа должны прилететь в среднем 2 птицы.

Поскольку частоты $f_1(x)$ и $f_2(x)$ представляют независимые события, т. е. для нас не имеет значения из какой именно области (до 2 км или после 2 км) вернулась птица, важно лишь, что она вообще возвращается, то по теореме сложения вероятностей полная вероятность события в единицу времени (она же полная средняя частота возвращения в единицу времени) равна

$$f(x) = f_1(x) + f_2(x), \tag{9}$$

или, используя определение для средней частоты возвращения с любого расстояния, находим

$$\frac{1}{t(x)} = \frac{1}{t_1(x)} + \frac{1}{t_2(x)}. \tag{10}$$

Формулу (10) можно записать в явном виде:

$$\frac{1}{t(x)} = \frac{B}{x^{\beta+1}} + \frac{A}{\sqrt{a^2+x^2}}. \tag{11}$$

Учитывая определение средней скорости (1), можно, наконец, получить

$$V(x) = \frac{B}{x^{\beta}} + A\frac{x}{\sqrt{a^2+x^2}}. \tag{12}$$

I. Для нахождения B и β используем метод построения кривой в логарифмическом масштабе. Уравнение (12) можно записать в виде:

$$V(x) = V_1(x) + V_2(x),$$
$$V_1(x) = \frac{B}{x^{\beta}}. \tag{13}$$

Обе части уравнения (13) логарифмируем

$$\ln V_1 = \ln B - \beta \ln x. \tag{14}$$

и вводим обозначения $\ln V_1 = y$; $\ln x = z$. Тогда из уравнения (14) получаем уравнение прямой линии

$$y = -\beta z + \ln B. \tag{15}$$

При построении зависимости $y(z)$ находим $\beta = \frac{1}{2}$; $B = 4{,}6$.

II. Асимптота A определялась графическим способом (Плохинский, 1970). A = 28,5.

III. Определение a. Формулу (12) после определения параметров B, β и A можно записать в виде:

$$V(x) = \frac{4{,}6}{\sqrt{x}} + \frac{28{,}5 \cdot x}{\sqrt{a^2+x^2}}, \tag{16}$$

a определяется из условия, что расстояние, с которого птица возвращается с минимальной скоростью, одинаково для теоретической и экспериментальной кривых. Положение минимума определяется из условия: $\frac{dV(x)}{dx} = 0$. Дифференцируя (16) по x и приравнивая его нулю, имеем

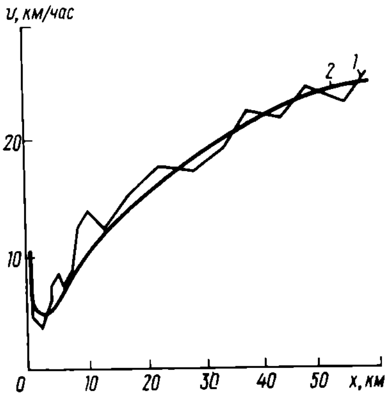
$$-\frac{2{,}3}{x^{\frac{3}{2}}} + \frac{28{,}5}{(a^2+x^2)^{\frac{1}{2}}} - \frac{28{,}5 \cdot x^2}{(a^2+x^2)^{\frac{3}{2}}} = 0. \tag{17}$$

В эксперименте средняя скорость возвращения принимает минимальное значение при $x=2$, подставив его в формулу (17) получим:

$$-\frac{2,3}{2^{\frac{3}{2}}}+\frac{28,5}{(a^2+4)^{\frac{1}{2}}}-\frac{28,5\cdot 4}{(a^2+4)^{\frac{3}{2}}}=0. \qquad (18)$$

Далее обозначаем $(a^2+4)^{-\frac{1}{2}}=y$, и уравнение сводится к виду: $114\,y^3-28,5\,y+0,8=0$. Решив это уравнение, получим $a=31$ км. Подставляя числовые значения параметров ($B=4,6$; $\beta=\frac{1}{2}$; $A=28,5$; $a=31$) в формулу (12), можно убедиться, что теоретические и экспериментальные данные вполне совпадают (таблица, рисунок).

Из всего изложенного выше, можно сделать вывод, что принятая модель ориентации птиц на различных расстояниях от гнезда, способна правильно описать экспериментальную зависимость и, следовательно, дать верную картину ориентационного поведения птицы, т. е. ласточки деревенские вблизи гнезда (в радиусе нескольких километров) ориентируются по местности, а вне этой области по каким-то навигационным признакам.



Экспериментальная (1) и теоретическая (2) зависимости изменения средней скорости возвращения от расстояния завоза ласточки деревенской.

Изменение средней скорости возвращения деревенских ласточек от расстояния завоза

Расстояние, км (x)	V(x), (км/час)		Расстояние, км (x)	V(x), (км/час)	
	Эксперимент	Теория		Эксперимент	Теория
0,2	10,7	10,4	12,5	13,0	12,3
0,5	7,2	7,0	17,5	16,8	15,2
1,0	4,6	5,5	22,5	19,1	17,7
2,0	3,3	5,1	27,5	18,8	19,8
3,0	5,9	5,4	32,5	20,4	21,5
4,0	7,7	5,9	37,5	23,6	22,7
5,0	8,7	6,7	42,5	23,1	23,7
6,0	7,2	7,3	47,5	25,4	24,5
7,0	9,4	8,0	52,5	24,4	25,2
8,0	12,6	8,8	57,5	25,8	25,7
9,0	14,7	9,5	65,0	28,5	26,8

ЛИТЕРАТУРА

Кистяковский А. Б., Катасонова Л. В. Ориентация птиц при хоминге на различных расстояниях.— Вестн. зоол., 1975, № 1, с. 28—32.

Плохинский И. А. Биометрия, М., Изд-во Москов. ун-та, 1970, с. 258—262.

Супрун Л. В. О траектории полета птиц при возвращении в опытах по ближнему хомингу.— Вестн. КГУ, серия биол., 1976, № 18, с. 97—101.

Киевский университет

Поступила в редакцию
23.VI 1976 г.