

УДК: 574.34, 51-76

Бистабильность и бифуркации в модифицированной модели Николсона – Бейли при учете возрастной структуры жертвы

Ревуцкая О.Л.^a, Кулаков М.П.^b, Фрисман Е.Я.^c

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

Аннотация. В работе подробно изучены динамические режимы системы «хищник – жертва» с учетом возрастной структуры жертвы. Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона – Бейли. Предполагается, что регуляция роста численности популяции жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с ростом численностей возрастных классов наблюдается уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Описаны условия устойчивого сосуществования взаимодействующих видов. Показано, что сосуществование видов становится возможным в случае, если имеет место транскритическая или седло-узловая (касательная) бифуркация. Благодаря седло-узловой бифуркации, в системе взаимодействующих видов наблюдается бистабильность динамики: в зависимости от начальных условий хищник либо сосуществует с жертвой, либо погибает. Показано, что диапазон демографических параметров, при которых жертва и хищник сосуществуют, может существенно увеличиться с ростом выживаемости взрослых особей жертв, доли родившихся хищников и скорости потребления жертвы хищниками. Изучены сценарии возникновения колебательных режимов численностей взаимодействующих популяций, описаны условия переходов между разными режимами, связанные с изменениями параметров, определяющих интенсивность воспроизводства, саморегуляции жертвы и хищничества, а также вариацией текущей численности видов. Выявлено, что увеличение плодовитости жертвы в условиях внутривидовой конкуренции может приводить к дестабилизации динамики и возникновению колебаний численности. При этом хищничество может стабилизировать динамику системы. Вместе с тем, при высокой рождаемости жертвы устойчивость системы обеспечивается высокой выживаемостью взрослых особей жертв. Обнаружено, что в параметрическом пространстве модели возникают как области бистабильности, так и мультистабильности, несвязанные между собой. Следовательно, даже небольшая вариация текущей численности усложняет поведение взаимодействующих популяций и может привести к кардинальной смене, как наблюдаемого динамического режима, так и сценария существования видов.

Ключевые слова: модель Николсона – Бейли, возрастная структура, плотностно-зависимая регуляция, устойчивость, седло-узловая бифуркация, динамика, бистабильность.

^aoksana-rev@mail.ru

^bk_matvey@mail.ru

^cfrisman@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Изучение взаимодействий типа «хищник – жертва» является одной из важнейших задач экологии сообществ, решению которой посвящены теоретические, лабораторные и полевые исследования на протяжении многих десятилетий [1–14]. Большинство из этих исследований сосредоточены на изучении динамики достаточно простых систем двухвидового сообщества «хищник – жертва», которые выступают в качестве базовых моделей и позволяют на основе упрощенных представлений о системе описывать качественный характер ее поведения. Такие модели являются в некотором смысле стартом к пониманию более сложных взаимодействий [12]. Важными аспектами динамики как двухвидовой системы «хищник – жертва», так и более сложных систем, состоящих из нескольких видов, являются жизнеспособность и стабильность популяций. Вообще говоря, устойчивость систем всегда была и остается одной из наиболее актуальных проблем в математической биофизике экологических сообществ [8].

Следует отметить, что здесь взаимодействие по типу «хищник – жертва» рассматривается в широком смысле, когда в основу классификации берутся не механизмы межвидовых взаимоотношений, а их результаты [15]. В этом случае увеличение численности одного вида (хищник) ведет к уменьшению другого вида (жертвы). Говоря о системе «хищник – жертва», можно подразумевать как хищничество в узком смысле слова, так и паразитизм. Обычно при рассмотрении хищничества полагается, что популяция хищника меньше, чем популяция жертв, а при паразитизме – популяция паразита больше, чем популяция хозяина [15]. Зачастую, модели типа системы «паразит – хозяин» и «хищник – жертва» (в узком смысле) практически не разделяются и описываются одними и теми же уравнениями [16].

Большинство хищников осуществляет селективное изъятие особей из популяции жертв, тем самым оказывая влияние на ее структуру. В зависимости от того, на какую часть популяции воздействует хищник, он и вызывает соответствующую перестройку структуры популяции жертвы [17]. Следовательно, при изучении динамики взаимодействующих видов важно рассматривать популяционную, прежде всего возрастную, структуру жертвы, и влияние ее на динамические режимы биосистемы. Достаточно распространенной является ситуация, когда хищники специализируются на молодежи жертвы. К числу хорошо изученных биосистем, которые можно отнести к системе «хищник – жертва», относится взаимодействие между популяциями волков и копытных (лосей, оленей, кабанов и др.) [18–21]. При этом считается, что волки зачастую добывают молодых особей копытных. Еще одним ярким примером системы «хищник – жертва», в которой неполовозрелые особи являются основным объектом добычи, является взаимодействие между рыбами, например, щуки и окуня, судака и окуня, и др. [12, 17]. Воздействие рыб-хищников на структуру популяции рыб-жертв обычно проявляется через выедание молодежи, т.е. сокращения величины пополнения, что вызывает повышение среднего возраста половозрелой части популяции [17]. Распространенным примером межвидового взаимодействия являются отношения паразита (паразитоида) и его хозяина. Около 10 % всех насекомых являются паразитоидами, которые в основном принадлежат к двум семействам: двукрылым (двукрылые мухи) и перепончатокрылым (пилильщики, пчелы, осы и муравьи). В системе «паразит – хозяин» взрослые женские паразитоиды кладут одно или несколько своих яиц на или вблизи тела их хозяина. Обычно в качестве хозяина выступает незрелая стадия другого насекомого, которое затем потребляется в течение нескольких дней или недель личинкой или личинками паразитоида [7, 10].

В мировой литературе широко представлены исследования динамических систем типа «хищник – жертва» или «паразит – хозяин» [1–10, 22–24]. В большинстве исследований динамика двухвидовых сообществ описывается различными

модификациями классических моделей Лотки – Вольтерры [1] и Николсона – Бейли [2, 3]. В непрерывной по времени модели Лотки – Вольтерры предполагается, что поколения взаимодействующих популяций полностью перекрываются и процессы рождаемости и смертности непрерывны. В отличие от нее, в модели Николсона – Бейли взаимодействующие популяции имеют дискретные во времени поколения, которые неизбежно вводят временное отставание между потреблением жертвы и воспроизводством хищника. Именно наличие этих временных отставаний (которые позволяют учесть ненулевую скорость трансформации биомассы потребленных жертв в хищников), по всей видимости, представляет собой фундаментальное различие между дискретными и непрерывными по времени моделями типа «хищник – жертва» [10, 16]. В работах, посвященных изучению динамики системы «хищник – жертва» с учетом возрастной детализации или стадий развития, используются в основном модели с непрерывным временем [25–28], при этом системы с дискретным временем применяются реже [12, 29–33]. В частности, можно выделить работы, в которых рассматривается влияние возрастной структуры либо хищника [25, 32, 34], либо жертвы [31, 35] на развитие сообщества [36].

Данная работа посвящена детальному изучению модели динамики видов, взаимодействующих по типу «хищник – жертва». Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона – Бейли, которая была расширена путем добавления возрастной структуры жертвы [10, 12]. При этом регуляция роста численности жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молодежи, когда с увеличением численности (плотности) младшего и старшего возрастных классов наблюдается увеличение смертности молодежи.

Целью работы является изучение механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в модели «хищник – жертва» с учетом возрастной структуры жертвы. Здесь исследуются различные сценарии сосуществования взаимодействующих видов и анализируются механизмы переходов между этими состояниями, а также потери их устойчивости. Такая постановка задачи, в частности, позволяет изучать и выявлять особенности динамики взаимодействующих популяций при вариации интенсивности хищнического воздействия и процессов саморегуляции жертвы. Особое внимание уделено анализу условий и описанию параметрических областей, при которых наблюдаются бистабильные и мультистабильные режимы.

1. МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЖЕРТВЫ

Рассматривается популяция с сезонным характером размножения, состоящая из двух групп: младшей, включающей неполовозрелых особей (X), и старшей, состоящей из особей, участвующих в размножении (Y). Предполагается, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей. Описанная ситуация характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения. Примерами могут служить мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны, беличьи и т.п.), быстросозревающие рыбы (такие как навага, корюшка и др.), многие насекомые, двух- и трехлетние растения [37–39]. Именно эти виды животных обладают сложной флюктуирующей динамикой и являются наиболее частыми объектами исследований в экспериментальной и яркими примерами в теоретической популяционной биологии.

Предполагается, что регуляция роста численности популяции жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молодежи, когда с увеличением

плотности (численности) популяции (молоди и взрослых) наблюдается увеличение смертности младших особей. Уменьшение выживаемости неполовозрелых особей является наиболее распространенным механизмом регулирования уровня численности. Рост численности сопровождается пропорциональным увеличением плотности населения и вызывает цепочку событий (таких, как известный и хорошо изученный стресс-синдром [40]), приводящих в итоге к падению выживаемости.

Тогда модель может быть записана системой двух рекуррентных уравнений

$$\begin{cases} X_{n+1} = rY_n \\ Y_{n+1} = s(X_n, Y_n)X_n + vY_n \end{cases}, \quad (1)$$

где X ($X > 0$) и Y ($Y > 0$) – численности младшего и старшего возрастного класса популяции жертвы, r ($r > 0$) – коэффициент рождаемости (репродуктивный потенциал) популяции жертвы, $s(X, Y)$ ($0 < s \leq 1$) – функция, определяющая зависимость выживаемости неполовозрелых особей от соответствующих численностей, v ($0 < v \leq 1$) – коэффициент выживаемости взрослых особей жертвы. Функция выживаемости молоди жертв выбрана по аналогии с моделью Рикера и имеет вид:

$$s(X_n, Y_n) = \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n), \quad (2)$$

где α ($\alpha \geq 0$) и β ($\beta \geq 0$) – коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей, соответственно.

Уравнения динамики популяции (1) с учетом (2) имеют вид:

$$\begin{cases} X_{n+1} = r \cdot Y_n \\ Y_{n+1} = X_n \cdot \exp(-\alpha \cdot X_n - \beta \cdot Y_n) + v \cdot Y_n \end{cases}. \quad (3)$$

Динамические режимы модели (3) были изучены и представлены в работах [41, 42]. В результате этих исследований показано, что падение выживаемости приплода с увеличением его численности является одним из эффективных механизмов регуляции роста численности. Вместе с тем, обнаружено, что именно такая регуляция роста численности при увеличении потенциальных репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию. Добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и небольшое лимитирование взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых), увеличивает область устойчивости популяции. Однако регуляция выживаемости молоди преимущественно взрослыми особями оказывается мало эффективна: область устойчивости сильно сужается, и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные биениям [41, 42]. Более того, продемонстрировано, что изменение текущей численности может привести к смене наблюдаемого периода колебаний, или, другими словами, смене динамического режима [43, 44].

2. МОДЕЛЬ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА»

Исторически сложилось, что первым разностным аналогом модели Лотки – Вольтерры является модель Николсона – Бейли [3], которая была инициирована энтомологами и предложена для описания динамики взаимодействующих видов по типу «паразит – хозяин». Соответственно, вывод первых рекуррентных уравнений, описывающих закономерности поведения взаимодействующих систем, также изначально исходил из теории и практики изучения процессов паразитизма.

Дискретные по времени модели «паразит – хозяин» или «хищник – жертва» имеют общую форму [7]:

$$\begin{cases} H_s = H_n f(H_n, Z_n) \\ Z_{n+1} = H_n - H_s \end{cases},$$

где H_s – число выживших особей после того, как паразиты с численностью Z_n провели поиск и изъяли (заразили) некоторое число особей из популяции хозяев общей численностью H_n . В результате было получено потомство паразита численностью Z_{n+1} . Все предположения о поисковой форме поведения паразитов содержатся в функции межвидового взаимодействия $f(H_n, Z_n)$. В случае, когда популяция паразита синхронизирована во времени со своим хозяином, обобщенная модель взаимодействия хозяина-паразита примет вид:

$$\begin{cases} H_{n+1} = FH_n f(H_n, Z_n) \\ Z_{n+1} = H_n - H_{n+1} / F \end{cases},$$

или

$$\begin{cases} H_{n+1} = FH_n f(H_n, Z_n) \\ Z_{n+1} = H_n (1 - f(H_n, Z_n)) \end{cases}, \quad (4)$$

где n – сезон размножения, H и Z – численности (плотности) популяций хозяев и паразитов в поколениях n и $n + 1$, F – скорость роста популяции хозяина. Заметим, что F не обязательно является средней плодовитостью для взрослых особей хозяина, но представляет собой эффективную скорость увеличения популяции хозяина после процесса смертности от любых причин, кроме гибели от паразитов. Если функция $f(H_n, Z_n)$ в системе (4) отражает только взаимодействие популяций, то в этом случае она количественно выражает долю особей жертвы (или хозяина), не подвергшихся нападению хищников (паразитов). Соответственно, величина $1 - f(H_n, Z_n)$ – доля особей жертвы (хозяина), атакованных хищниками или зараженных паразитами. Заметим, что в моделях типа (4) системы «паразит – хозяин» и «хищник – жертва» практически не различимы [16].

В качестве базовой модели взаимодействия типа «паразит – хозяин» или «хищник – жертва» в данной работе рассматривается модель Николсона – Бейли [3]. Общий вывод уравнений динамики основан на трех предположениях. Во-первых, предполагается, что встречи хищника, как с его жертвами, так и с другими хищниками, происходят случайно. Во-вторых, область обнаружения, то есть средняя область, пройденная одним паразитом в поисках хозяина в течение его жизни, является постоянной и характерной для этого вида. Если средняя особь паразита не может атаковать, например, половину встреченных ею объектов требуемого вида хозяина, то область ее обнаружения есть половина пройденной области. И наконец, паразит всегда содержит достаточное количество яиц для откладки их во всех встречающихся хозяев. Из второго предположения следует, что область обнаружения не может быть постоянной, если возможности паразита в заражении хозяев ограничены [7].

При построении дискретной модели предполагалось, что функция f в (4) описывает только взаимодействие популяций хищников (паразитов) и жертв (хозяев), то есть $f = f(Z_n)$ – это вероятность того, что при заданных численностях одна отдельная особь в популяции хозяина не будет заражена. Вывод функции взаимодействия $f(Z_n)$ следует из следующих соображений. Если малое количество особей ищут своих хозяев в очень большой области, то вероятность их встречи друг с другом мала. Но если в этой области большое количество животных, то вероятность их встречи значительно возрастает. Следовательно, при постепенно увеличивающейся плотности популяции паразиты затрачивают все большую часть своего времени в поиске хозяев по уже

пройденным областям. Поэтому вероятность того, что особь найдет то, что ей требуется, постепенно уменьшается.

Рассмотрим процесс изменения численности хозяев H в одномерной области длины a . Пусть H_1 – число объектов, первоначально присутствующих на единице площади, H – численность (плотность) особей хозяев, не обнаруженных паразитами после прохождения ими области a . Предполагается, что в этой области число необнаруженных особей монотонно уменьшается, причем скорость изменения пропорциональна их численности

$$dH/da = -H.$$

Интегрируя это уравнение и учитывая, что $H(0) = H_1$, получаем

$$H = H_1 \exp(-a). \quad (5)$$

Заметим, что начальная плотность хозяина с учетом его средней плодовитости составляет $H_1 = FH$. Пусть b – область обнаружения хозяина одним паразитом. Поскольку каждый паразит пересекает область b , то паразиты численностью Z пересекают область $a = bZ$. Следовательно, уравнение (5) примет вид

$$H = FH \exp(-bZ). \quad (6)$$

Следовательно, доля не подвергшихся нападению особей хозяев определяется функцией $f = \exp(-bZ)$. При этом доля погибших (зараженных) особей, которые были обнаружены паразитами, составляет $(H_1 - H) / H_1 = 1 - \exp(-bZ)$ [3].

Если рассматривать изменение плотностей хозяев и паразитов в поколениях n и $n + 1$, то модель (4) с учетом (6) примет вид:

$$\begin{cases} H_{n+1} = FH_n \exp(-bZ_n) \\ Z_{n+1} = H_n (1 - \exp(-bZ_n)) \end{cases}, \quad (7)$$

где под коэффициентом b обычно понимается показатель эффективности поиска хозяина паразитом: при неизменной численности паразитов рост данного показателя ведет к снижению вероятности того, что особь хозяина останется незараженной [16]. Другими словами, параметр b соответствует скорости потребления особей жертвы и характеризует интенсивность ущерба, нанесенного им популяцией хищников.

В рамках настоящей работы рассматривается модифицированная модель Николсона – Бейли [12], имеющая вид

$$\begin{cases} H_{n+1} = FH_n \exp(-bZ_n) \\ Z_{n+1} = cFH_n (1 - \exp(-bZ_n)) \end{cases}, \quad (8)$$

где коэффициент c ($0 < c < 1$) равен доле родившихся новых паразитов (хищников) от числа всех потребленных особей хозяина (жертвы) и характеризует скорость трансформации биомассы потребленных хозяев (жертв) в паразитов (хищников) в следующий сезон размножения. При этом предполагается, что из одной зараженной особи хозяина может появиться не более одной особи паразита [16]. В отличие от классической модели Николсона – Бейли, функция, описывающая рост плотности паразитов (хищников) от потребления доступной биомассы хозяев (жертв), имеет вид $H_n(Z_n) = FH_n$. В этом случае предполагается, что интенсивный рост хозяев (жертв) происходит раньше, чем их начинают потреблять паразиты (хищники), в то время как в исходной модели (7) $H_n(Z_n) = H_n$.

Система (7) (или (8)) имеет только одно нетривиальное равновесие, которое всегда неустойчиво (при $c > 0$ и $b > 0$), и при отклонении численностей популяции от равновесных значений в модели наблюдаются расходящиеся колебания. Кроме

вырождения популяции и расходящихся колебаний численности, других режимов в модели Николсона – Бейли не существует [7, 16].

Несмотря на резкие критические замечания о применимости модели Николсона – Бейли, при некоторых условиях данная модель отражает динамику паразитов и их хозяев довольно близко к действительности. Например, колебания численностей хозяина и паразита с увеличением их амплитуды наблюдались в лабораторных условиях, когда рассматривались взаимодействия между тепличной белокрылкой (*Trialeurodes stearniorum*) и ее паразитоидом – осой (*Encarsia formosa*) [7]. Вместе с тем, в природе при рассмотрении длительных промежутков времени зачастую численности паразитов и хозяев стабилизируются, а наиболее сильное повреждающее действие оказывают новые для данной территории паразиты и хищники [15].

Одновременно с этим, модель (7) может описывать устойчивые режимы динамики за счет включения в нее подходящего зависящего от плотности фактора, действующего на популяцию хозяина (жертвы) или паразита (хищника), и стабилизирующего их динамику [7].

3. МОДЕЛЬ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА» С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЖЕРТВЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ РЕЖИМОВ ЕЕ ДИНАМИКИ

Рассматривается ситуация, когда смертность молоди жертвы в большей мере обусловлена хищничеством. Предполагается, что возрастная структура хищника отсутствует или хищник представлен популяцией с непересекающимися поколениями, либо жизненный цикл хищника оказывает намного короче, чем у жертв. Соответственно, если сокращается объем добычи у хищников, то они начнут голодать и будут производить меньше потомства. С ростом числа жертв, наоборот, изобилие корма стимулирует ускоренную рождаемость.

Предполагается, что популяция хищников атакует молодых особей жертвы, тогда с учетом уравнений (3) и (8) система «хищник – жертва» может быть записана в виде:

$$\begin{cases} X_{n+1} = rY_n \exp(-bZ_n) \\ Y_{n+1} = \exp(-\alpha X_n - \beta Y)X_n + vY_n, \\ Z_{n+1} = crY_n(1 - \exp(-bZ_n)) \end{cases} \quad (9)$$

где n – номер сезона размножения, X и Y – численности младшего и старшего возрастного класса жертвы, Z – численность популяции хищника, r ($r = F$ в модели (8)) – репродуктивный потенциал популяции жертвы. Интерпретация остальных параметров соответствует описаниям моделей (3) и (8).

Замена переменных $\beta X \rightarrow x$, $\beta Y \rightarrow y$, $\beta Z \rightarrow z$ позволяет записать исследуемую модель (9) в новых переменных – «относительных» численностях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n) \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y)x_n + vy_n, \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n)) \end{cases} \quad (10)$$

где $\rho = \alpha/\beta$, $\gamma = b/\beta$.

Относительно начальных значений численностей будем предполагать, что $x_0, y_0, z_0 \geq 0$. Заметим, что если $x_0 = y_0 = 0$ и $z_0 > 0$, то $x_n = 0, y_n = 0$ и $z_n = 0$ для любого $n > 0$ (хищники вырождаются за один шаг по времени). При $x_0 > 0, y_0 > 0$ и $z_0 = 0$ имеем $z_n = 0$ для любого $n > 0$, при этом динамика численности возрастных классов жертв описывается моделью (3).

Координаты неподвижных точек модели (10), соответствующих стационарным значениям численностей взаимодействующих видов, находятся из системы алгебраических уравнений

$$\begin{cases} \bar{x} = r\bar{y} \exp(-\gamma\bar{z}) \\ \bar{y} = \exp(-\rho\bar{x} - \bar{y})\bar{x} + v\bar{y} \\ \bar{z} = cr\bar{y}(1 - \exp(-\gamma\bar{z})) \end{cases} \quad (11)$$

Система отображений (10) имеет следующие неподвижные точки:

– тривиальная точка с координатами $(0,0,0)$;

– полутривиальная точка $E_0 = (\bar{x}_0, \bar{y}_0, 0)$;

– в зависимости от типа бифуркации может быть одна нетривиальная неподвижная точка $E_1 = (\bar{x}_1, \bar{y}_1, \bar{z}_1)$, если ее появлению предшествует транскритическая бифуркация, или две – $E_2 = (\bar{x}_2, \bar{y}_2, \bar{z}_2)$ и $E_3 = (\bar{x}_3, \bar{y}_3, \bar{z}_3)$, которые возникают вследствие седло-узловой (касательной) бифуркации.

В силу того, что координаты нетривиальных равновесий системы (11) не могут быть выражены конечными функциями, воспользуемся графическим способом, который позволяет визуализировать их расположение в фазовом пространстве. Решение системы (11) удобно изобразить на плоскости (\bar{y}, \bar{z}) (рис. 1). Несложно заметить, что стационарные значения численностей младшего возрастного класса $\bar{x} = r\bar{y} \exp(-\gamma\bar{z})$ однозначно вычисляются, если известны стационарные значения (координаты неподвижной точки) численностей старшего возрастного класса жертв \bar{y} и численности хищников \bar{z} , которые находятся из решения системы:

$$\begin{cases} \bar{y} = \exp(-\rho r\bar{y} \exp(-\gamma\bar{z}) - \bar{y}) \cdot r\bar{y} \exp(-\gamma\bar{z}) + v\bar{y} \\ \bar{z} = cr\bar{y}(1 - \exp(-\gamma\bar{z})) \end{cases} \quad (12)$$

Каждое из уравнений (12) задает на фазовой плоскости (\bar{y}, \bar{z}) нуль-изоклину – кривую, на которой численность одного из компонентов системы (10) не меняется со временем (рис. 1). Несложно показать, что система (12) задает две пары нуль-изоклин (на рис. 1 отмечены разными цветами), пересечение которых соответствует неподвижным точкам модели (10). Точные значения координат этих точек могут быть вычислены любым численным методом решения систем нелинейных уравнений, например, методом градиентного спуска.

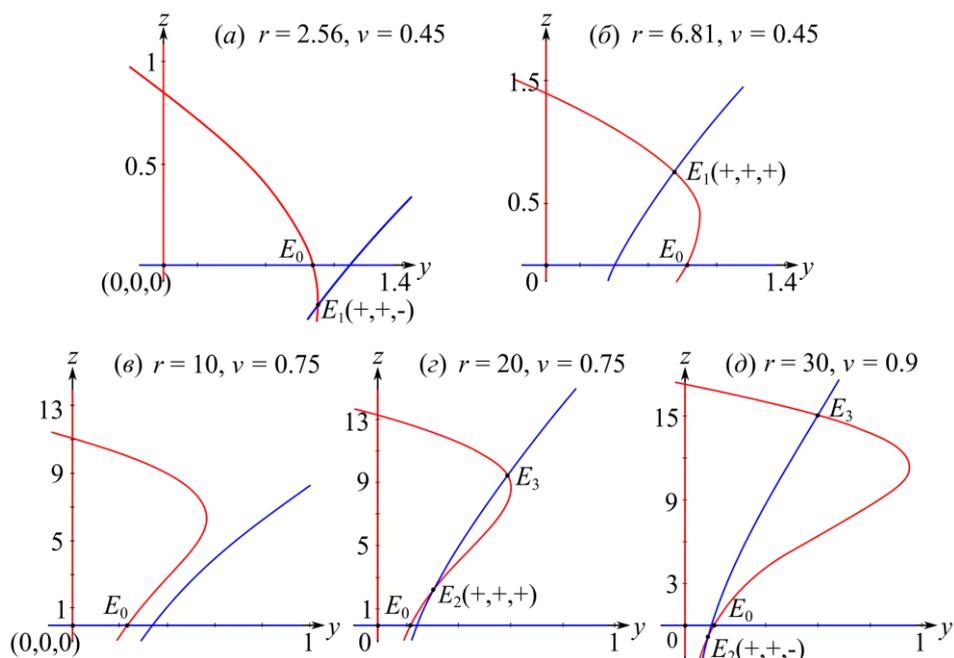


Рис. 1. Нуль-изоклины системы (10) при $c = 0.2$, $\rho = 0.3$, $\gamma = 1.8$ (а–б) и $c = 0.9$, $\rho = 1.5$, $\gamma = 0.33$ (в–д), демонстрирующие транскритическую (а–б, з–д) и седло-узловую бифуркацию (в–з).

Легко получить, что если $r + v < 1$, то система отображений (10) имеет единственную нулевую неподвижную точку $(0,0,0)$, которая является глобально устойчивой. При этих значениях параметров сообщество вырождается. Заметим, что тривиальное решение $(0,0,0)$ существует всегда (рис. 1). При изменении параметров и пересечении бифуркационной прямой $r + v = 1$ (уже при $r + v > 1$) нулевое решение теряет устойчивость в результате транскритической бифуркации и появляется полутривиальная неподвижная точка $E_0 = (\bar{x}_0, \bar{y}_0, 0)$ с координатами $\bar{x}_0 = rw/(1 + \rho r)$, $\bar{y}_0 = w/(1 + \rho r)$, $\bar{z}_0 = 0$, где $w = \ln(r/(1 - v))$. Полутривиальная неподвижная точка соответствует сосуществованию двух возрастных классов жертв в отсутствии популяции хищника. В этом случае биомассы жертвы недостаточно, чтобы обеспечить кормом хищника, вследствие чего он погибает.

Исследование поведения нуль-изоклин показывает, что появление нетривиального решения системы (10) возможно в результате двух бифуркаций коразмерности 1: транскритической (рис. 1, а, б) и седло-узловой (рис. 1, в, з). В первом случае, при небольших значениях репродуктивного потенциала r в системе существуют устойчивая полутривиальная точка E_0 и неустойчивая нетривиальная точка E_1 с отрицательной координатой z , расположенная в четвертом координатном угле плоскости (\bar{z}, \bar{y}) . По мере увеличения значения параметра r точка E_1 сближается с точкой E_0 , «проходит сквозь нее» и затем удаляется в первый координатный угол плоскости (\bar{z}, \bar{y}) . Причем в момент «слияния» в результате транскритической бифуркации эти неподвижные точки «обмениваются» устойчивостью: точка E_0 становится неустойчивой, а точка E_1 с положительными координатами – устойчивой.

Во втором случае, при небольших значениях репродуктивного потенциала r в системе существует устойчивое полутривиальное решение E_0 (рис. 1, в). С ростом параметра r , вследствие седло-узловой, или касательной, бифуркации появляется пара неподвижных точек E_2 и E_3 , одна из которых устойчивая, а другая – неустойчивая (рис. 1, з). Непосредственно после их появления они располагаются в первом координатном угле плоскости (\bar{z}, \bar{y}) , то есть имеют положительные координаты. Затем неустойчивая точка E_2 постепенно приближается к устойчивой точке E_0 , после чего они

вместе испытывают транскритическую бифуркацию. Полутривиальное равновесие E_0 теряет устойчивость, а нетривиальная точка E_2 , наоборот, становится устойчивой и попадает в четвертый координатный угол (рис. 1, д), где координата z отрицательна и теряет всякий биологический смысл.

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (10) находятся на основе характеристического многочлена $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$ и задаются линиями, соответствующими разным типам бифуркаций коразмерности 1: 1) транскритической (TC) или седло-узловой (касательной) (SN) $H = -J - 1 - S$ при $\lambda = 1$, 2) удвоения периода (PD) $H = J - 1 + S$ при $\lambda = -1$, 3) Неймарка – Сакера (NS) $H = SJ - J^2 + 1$ при $\lambda = e^{\pm i\varphi}$ и $|\lambda| = 1$. Для системы (10) коэффициенты полинома принимают следующие значения: $S = B\bar{x} - Dcr\bar{y} - v$, $H = rD(B(\bar{x}\rho - 1 - \bar{x}\bar{y}bc) + vcb\bar{y})$, $J = BDr^2cb\bar{y}(1 - \rho\bar{x})$, где $B = \exp(-\rho\bar{x} - \bar{y})$, $D = \exp(-b\bar{z})$. Далее, как по тексту, так и на рисунках, линии, на которых происходят перечисленные локальные бифуркации неподвижных точек, обозначены следующим образом: TC – транскритическая, SN – седло-узловая, NS – Неймарка – Сакера и PD – бифуркация удвоения периода.

Прежде, чем построить параметрический портрет системы (10) с нанесенными на него областями устойчивости неподвижных точек, рассмотрим отдельно изменение границ, соответствующих транскритической TC и седло-узловой SN бифуркациям (рис. 2). Изучение изменения этих двух границ позволяет проследить за областями как отдельного, так и совместного существования полутривиального и нетривиального равновесий в зависимости от модельных параметров.

Область существования нетривиального равновесия ограничена снизу бифуркационными линиями TC (до пересечения с SN) и SN (после пересечения с TC) (рис. 2). Выше линии SN (после пересечения с TC) в системе наблюдается сосуществование полутривиального и нетривиального равновесных решений или, другими словами, бистабильность динамики. Следовательно, про область существования полутривиального равновесия можно сказать, что она ограничена сверху линией TC (до пересечения с SN); до линии SN полутривиальная неподвижная точка – единственное возможное равновесие, а за линией SN (после пересечения с TC) оно существует наряду с нетривиальной точкой.

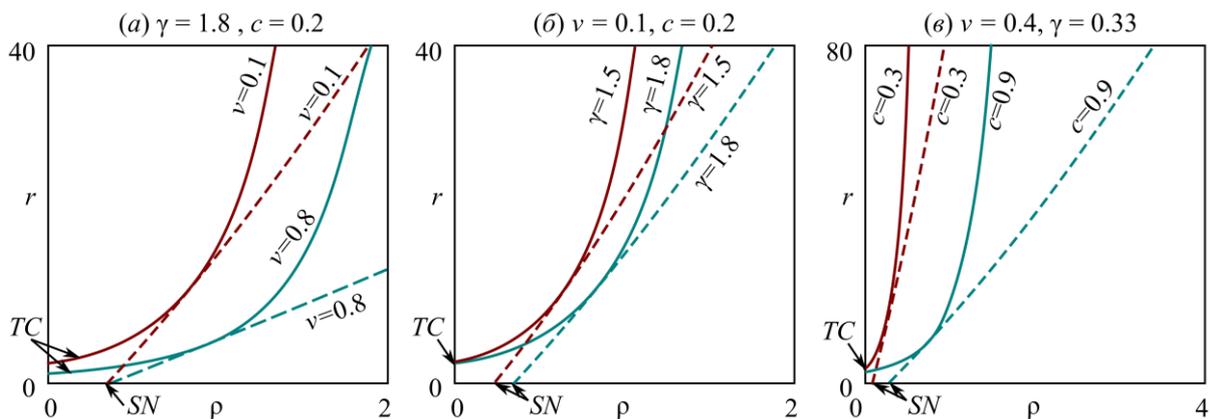


Рис. 2. Линии транскритической TC (сплошная линия) и седло-узловой SN (пунктирная линия) бифуркаций неподвижных точек системы (10) на плоскости (ρ, r) и их изменение в зависимости от вариации параметров: (а) v , (б) γ , (в) c .

Как видно на рисунке 2, при небольших значениях ρ , когда вклад в конкуренцию со стороны молодых особей сравнительно невысокий, отмечается наибольший диапазон значений репродуктивного потенциала жертвы r , при которых жертва и хищник

сосуществуют. Однако по мере роста коэффициента ρ , т.е. доминирования неполовойзрелой части над старшим классом при конкуренции за ресурсы, область существования взаимодействующих видов сужается и расширяется для популяции жертвы в отсутствие хищника. Следовательно, при меньших значениях ρ хищник и жертва сосуществуют, в то время как при больших ρ система разрушается (хищник гибнет, а жертва остается). Заметим, что при высоких значениях ρ совместное проживание популяций обеспечивается высокой скоростью роста популяции жертвы.

Увеличение значений коэффициента выживаемости взрослых особей жертв v (рис. 2,а), а также доли родившихся хищников c (рис. 2,б) и скорости потребления жертвы хищником γ (рис. 2,в) приводит к расширению области существования нетривиального равновесия. Вместе с тем, область сосуществования полутривиального и нетривиального решений расширяется в сторону высоких значений параметров r и ρ .

Области устойчивости полутривиального и нетривиального решения исследуемой системы (10) удобно рассматривать на плоскости параметров v и r . При изменении параметров происходит обмен устойчивостью между полутривиальной и нетривиальной точками системы. Вследствие этого, области устойчивости системы (10) с разными типами сосуществования видов определяются бифуркационными линиями, ограничивающими полутривиальное равновесие $E_0 = (\bar{x}_0, \bar{y}_0, 0)$ (на рис. 3 это области I (а) и 1, 2, 5 (б)) и нетривиальное равновесие $E_1 = (\bar{x}_0, \bar{y}_0, \bar{z}_0)$ (область II на рис. 3,а) или $E_3 = (\bar{x}_0, \bar{y}_0, \bar{z}_0)$ (области 2, 3, 4 на рис. 3,б). На рис. 3 нижний индекс в обозначении границ устойчивости указывает на неподвижную точку, которая испытывает указанную бифуркацию, в частности с индексами 0, 1 и 3 – неподвижные точки E_0 , E_1 и E_3 , соответственно.

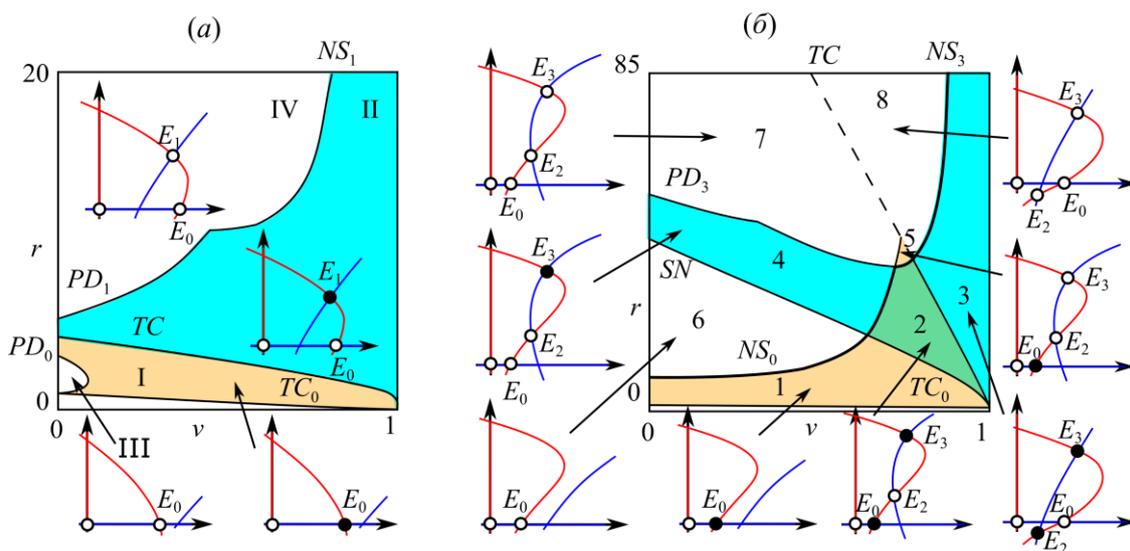


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы режимов динамики и схематическое расположение нуль-изоклин относительно друг друга с обозначенными неподвижными точками системы (10) при $c = 0.2$, $\rho = 0.3$, $\gamma = 1.8$ (а) и $c = 0.9$, $\rho = 1.5$, $\gamma = 0.33$ (б). Черные и белые кружки соответствуют устойчивым и неустойчивым неподвижным точкам, соответственно. Выделенные цветом области соответствуют областям устойчивости неподвижных точек E_0 , E_1 , E_3 . Римскими (а) и арабскими (б) цифрами отмечены области с различной динамикой системы.

Как видно на рисунке 3,а полутривиальная точка E_0 существует и устойчива в области под номером I. При пересечении линии PD_0 и выходе параметров в область III она теряет устойчивость по сценарию удвоения периода, и возникают двухгодичные колебания численности жертвы, в отсутствие хищника ($z = 0$). На линии TC происходит транскритическая бифуркация, вследствие которой устойчивой становится

нетривиальная неподвижная точка E_1 , а E_0 неустойчивой (область II). При переходе через бифуркационную границу NS_1 увеличение коэффициента рождаемости r приводит к потере устойчивости равновесия E_1 по сценарию Неймарка – Сакера: динамика численности взаимодействующих видов переходит к квазипериодическим колебаниям. А при пересечении границы PD_1 с ростом r потеря устойчивости неподвижной точки E_1 происходит по сценарию удвоения периода: возникают устойчивые колебания численности хищника и жертвы, порождаемые каскадом бифуркаций удвоения периода.

Область устойчивости решений системы (10), изображенная на рисунке 3,б, в отличие от области на рисунке 3,а (при других значениях параметров), намного сложнее и соответственно интереснее. На рисунке 3,б видно, что полутривиальная точка E_0 существует и устойчива в областях под номерами 1, 2 и 5. При пересечении линии NS_0 и выходе параметров в области с номерами 6, 4 и 7, она теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера, и в фазовом пространстве формируется предельная инвариантная кривая Q_0 , для которой $z = 0$. На линии SN происходит седло-узловая бифуркация и появляется точка E_3 , когда хищник (паразит) может успешно паразитировать жертву, т.е. $z > 0$. Точка E_3 устойчива в областях 2, 3 и 4. Далее она теряет устойчивость либо по сценарию удвоения периода при пересечении линии PD_3 , либо по сценарию Неймарка – Сакера при пересечении линии NS_3 . На линии TC происходит транскритическая бифуркация и полутривиальная точка E_0 обменивается устойчивостью с точкой E_2 , для которой число хищников оказывается отрицательным и теряет смысл. Но точка E_0 со всей плоскостью $z = 0$ в этом случае становится отталкивающей, поэтому, ни при каких положительных начальных условиях модельная траектория не может выйти в область с отрицательными численностями, и траектория остается в окрестности точки E_3 . Следовательно, можно считать, что в области 3 и 8 бистабильности нет и там возможен лишь один режим – стационарная динамика (область 3) или квазипериодические колебания (область 8).

Более того, за линией SN , но до линии TC в областях 2, 4, 5 и 7 наблюдается бистабильность полутривиального и нетривиального равновесий, либо режимов после их бифуркации, когда в зависимости от начальных условий в системе (10) формируется один из двух режимов динамики – вокруг точки E_0 или E_3 (рис. 3,б). Например, в области 2 модель (10) демонстрирует стационарную динамику с нулевой или ненулевой численностью хищников. Следует отметить, что характер потери устойчивости полутривиальной неподвижной точки E_0 для системы (10) и (3) совпадет: 2-циклы возникают при небольших значениях ρ , в то время как квазипериодические режимы возможны при больших ρ . Потеря устойчивости нетривиальной точки E_1 или E_3 сопровождается колебаниями с периодом 2 при небольших значениях величины v и квазипериодическими колебаниями при больших v .

Анализ соотношения между стационарными численностями хищников (\bar{z}) и обоими возрастными классами жертв (\bar{x} и \bar{y}) показал, что в случае, когда наблюдается лишь транскритическая бифуркация соотношение численностей меняется плавно в зависимости от значений репродуктивного потенциала r и коэффициента выживаемости взрослых особей v (рис. 4,а).

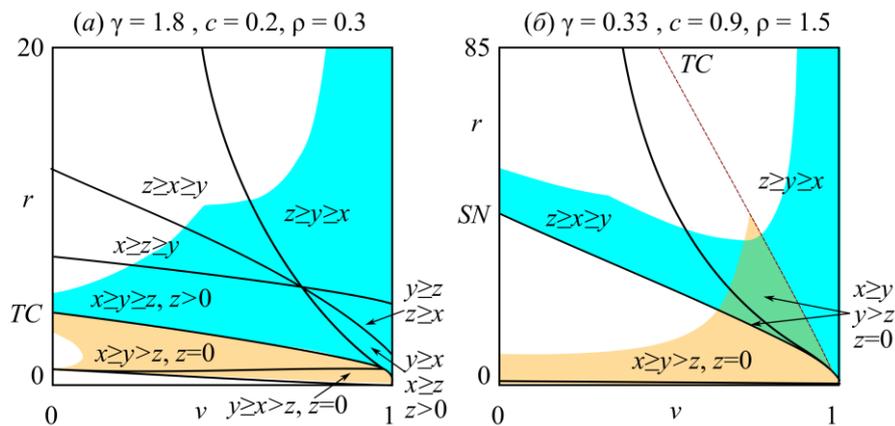


Рис. 4. Соотношение равновесных численностей молодежи (x) и взрослых особей (y) жертв и хищников (z) на плоскости параметров (v, r). Указанное соотношение численностей сохраняется только в выделенных цветом областях устойчивости неподвижных точек системы (10).

Заметим, что рост выживаемости взрослых особей v сопровождается также изменением соотношения числа особей младшего и старшего возрастного класса: при небольших значениях v численность молодежи превышает число взрослых особей, при больших v – наоборот, количество взрослых больше, чем приплода. С увеличением репродуктивного потенциала r изменения пропорций хищников и жертв касаются только численности хищника. До транскритической бифуркации (линия TC на рис. 4,а) в случае отсутствия хищников соотношение между старшей и младшей частью популяции жертв сохраняются в соответствии со значениями выживаемости v . После транскритической бифуркации рост рождаемости сопровождается ростом числа потенциальных жертв. В результате, численность хищников оказывается ненулевой и плавно растет: сначала число хищников меньше количества взрослых и молодежи независимо от величины v . Затем с ростом r количество хищников превосходит численность лишь одного возрастного класса: взрослых при низкой выживаемости v или молодежи при высоких значениях v . Дальнейшее увеличение параметра рождаемости r приводит к тому, что хищников становится больше, чем особей обоих возрастных классов.

В случае седло-узловой бифуркации соотношение численностей меняется резко. После седло-узловой бифуркации хищников оказывается сразу больше, чем жертв обоих возрастных классов, а изменение значений выживаемости взрослых особей жертвы v меняет лишь соотношение числа молодежи и взрослых, не оказывая существенного влияния на численность хищников. При небольших значениях v численность молодежи превышает число взрослых особей. При больших v популяция жертвы стремительно стареет, и количество взрослых оказывается больше, чем размер приплода. Одновременно с этим, в популяции без хищников как до седло-узловой бифуркации (до линии SN), так и после (за линией SN , но до линии TC) равновесная численность молодежи превышает число взрослых особей (рис. 4,б).

Далее подробнее остановимся на изучении феномена смены динамических режимов связанной с уже упомянутой бистабильностью и мультистабильностью динамики в рассматриваемой системе «хищник – жертва».

4. БИСТАБИЛЬНОСТЬ И МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ

Численные расчеты показывают, что вариация начальных численностей x_0, y_0 и z_0 приводит к существенным перестройкам режимов динамики (особенно за пределами области устойчивости полутривиального E_0 или нетривиального состояния E_3). Так, бистабильность приводит к тому, что после седло-узловой бифуркации (область 4 на

рис. 4,б) одному набору начальных условий соответствует стационарная динамика с ненулевым числом хищников и жертв, а другому набору – квазипериодическая динамика Q_0 с нулевым числом хищников или один из множества резонансных циклов, отмеченных в этой области (рис. 5). А уже в области 7 квазипериодическая динамика Q_0 (или резонансный цикл) сосуществует с периодической или хаотической динамикой, формируемой как результат потери устойчивости нетривиальной точки E_3 .

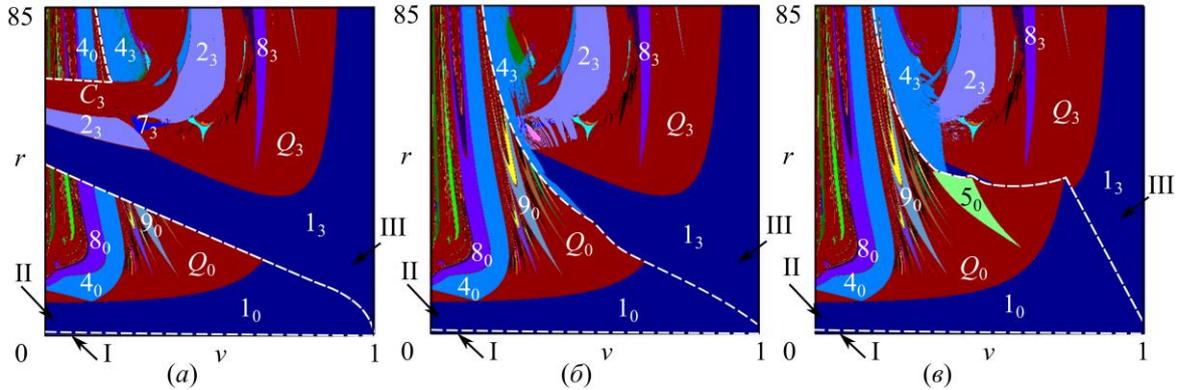


Рис. 5. Карты динамических режимов системы (10) при $c = 0.9$, $\rho = 1.5$, $\gamma = 0.33$ и **а)** $x_0 = 0.4646$, $y_0 = 0.2075$, $z_0 = 9.7363$, **б)** $x_0 = 1.5$, $y_0 = 1.5$, $z_0 = 0.5$, **в)** $x_0 = 3.3546$, $y_0 = 0.0965$, $z_0 = 0.01$. Римскими цифрами обозначены сценарии сосуществования видов: I – полная гибель обоих видов; II – жертва существует в отсутствие хищника; III – жертва и хищник сосуществуют. Арабскими цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов.

В этом случае области существования конкретных периодических и сложных режимов динамики на основе разных неподвижных точек, очевидно, будут перекрываться. Поэтому популярные для анализа поведения динамических систем метод карт асимптотически устойчивых динамических режимов или метод ляпуновских показателей будут давать неоднозначные результаты. Так, возможность достижения конкретного режима динамики, имеющего порой довольно нетривиальную область притяжения, существенно определяется начальными численностями. На рисунке 5 показаны примеры карт динамических режимов, вид которых отличается для разных начальных условий, используемых для их построения. Однако они позволяют увидеть области перекрытия областей стационарной динамики (1_3) и квазипериодической динамики (Q_0) и многочисленных резонансных режимов (4_0 , 8_0 и др.). Кроме того, несколько периодических режимов (2_3 , 4_3 и др.) перекрываются друг с другом и со сложными хаотическими режимами (C_3) и т.п. То есть в последнем случае можно говорить о мультистабильности, несвязанной с бистабильностью.

Более детально смену режимов динамики удобно проследить, используя одномерные бифуркационные диаграммы (рис. 6). Для начала на рисунке 6,а показано изменение значений координат \bar{x} и \bar{z} неподвижных точек E_0 , E_2 и E_3 системы (10), соответствующих равновесным численностям неполовозрелых особей жертвы и хищника, в зависимости от величины репродуктивного потенциала r при заданных значениях выживаемости взрослых особей жертв v .

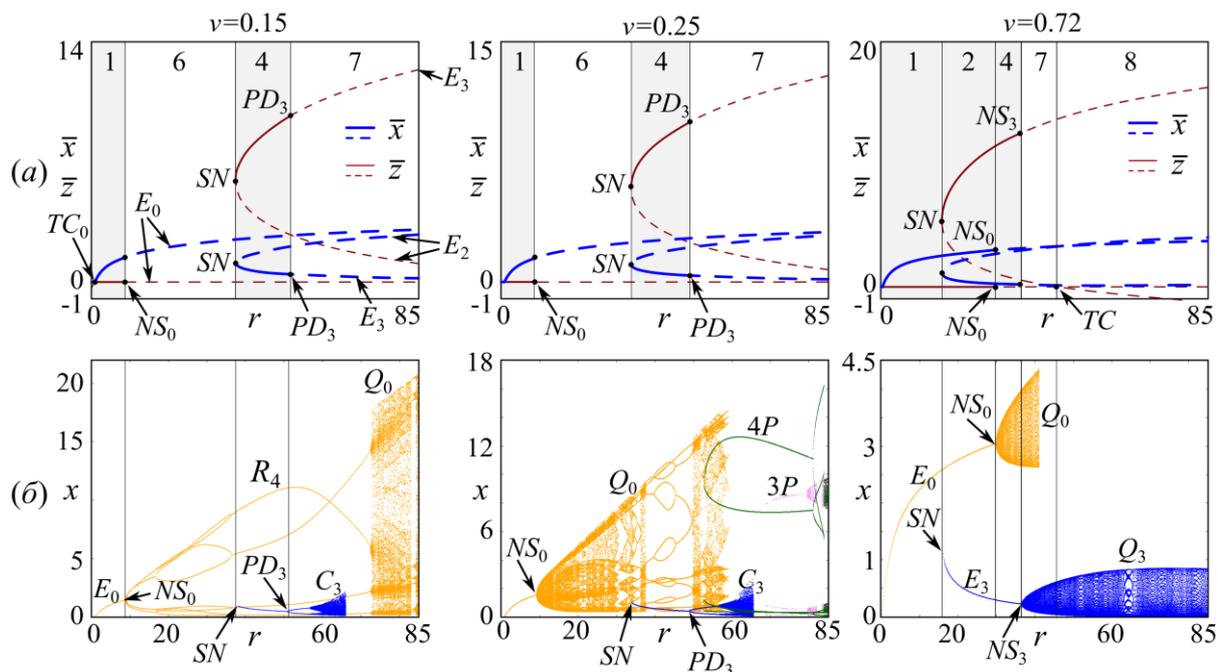


Рис. 6. Бифуркационные диаграммы системы (10) при вариации параметра r ($c = 0.9$, $\rho = 1.5$, $\gamma = 0.33$). (а) – Изменение равновесных численностей неполовозрелых особей жертвы \bar{x} (синяя линия) и хищника \bar{z} (коричневая линия). Сплошной линией отмечены участки, где численности устойчивы, пунктиром – неустойчивы. В выделенных серых областях хотя бы одна неподвижная точка устойчива. (б) – Сценарии изменений предельных распределений численностей молодежи жертвы x при разных начальных условиях (отличаются цветом). Цифры соответствуют областям на рисунке 3.

Ниже на рисунке 6,б показаны от двух до четырех наборов предельных распределений численностей молодежи жертвы x_n через достаточно большое число итераций ($n = 10000 \dots 10200$) в зависимости от величины репродуктивного потенциала r . Каждому набору соответствуют начальные условия, взятые в окрестности неподвижных точек E_0 , E_2 и E_3 (выделены разным цветом). При изменении параметра r используется процедура с наследованием значений численностей. Это означает, что если при некотором значении r_i траектория выходит на интересующий нас аттрактор, то последняя его точка используется в качестве начальной для следующего значения r_{i+1} . Такая процедура позволяет детально проследить за эволюцией конкретного режима от момента его появления до его разрушения, а использование разных начальных условий проанализировать бистабильность и мультистабильность.

Как видно на рисунке 6,а в системе (10) по мере роста репродуктивного потенциала r наблюдается уже описанная выше цепочка бифуркаций. Вследствие транскритической бифуркации (точка TC_0 на рис. 6,а) полутривиальное состояние E_0 приобретает устойчивость, а тривиальное $(0,0,0)$, напротив, теряет устойчивость. Далее наблюдается рост стационарных численностей обоих возрастных классов популяции при полном отсутствии хищника (красная линия $\bar{z} = 0$ лежит на абсциссе). Это означает, что независимо от того насколько много было особей хищника (паразита) в начальный момент времени, они не могут паразитировать на популяции и погибают при низких значениях репродуктивного потенциала жертвы r . С дальнейшим увеличением репродуктивного потенциала r , возможны два сценария развития полутривиального равновесия E_0 . В первом, при небольших значениях ν (на рис. 6 $\nu = 0.25$), полутривиальная точка E_0 теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера (в точке NS_0), прежде чем происходит седло-узловая бифуркация (в точке SN). В этом случае численности обоих возрастных классов жертвы демонстрируют

квазипериодические колебания, а число хищников равно нулю. Такой режим на рисунках 5 и 6,б обозначен как Q_0 . При $\nu = 0.15$ решение системы испытывает резонанс длины 4 (R_4) и его удвоение (рис. 5, 6,б). Во втором сценарии, при достаточно больших значениях ν ($\nu = 0.72$, рис. 6), полутривиальное равновесие E_0 остается устойчивым до и после касательной бифуркации SN , в результате которой появляется пара нетривиальных состояний E_3 (полностью устойчивая точка) и E_2 (точка седлового типа).

С ростом репродуктивного потенциала r , нетривиальная неподвижная точка E_3 теряет устойчивость либо по сценарию удвоения периода при пересечении линии PD_3 , либо по сценарию Неймарка – Сакера при пересечении линии NS_3 (рис. 3,б, 5, 6). Заметим, что когда нетривиальное равновесие E_3 теряет устойчивость по сценарию удвоения периода, то не наблюдается классического каскада удвоения периода, и на основе каждого элемента 2-цикла формируется предельная инвариантная кривая, т.е. наблюдается двухчастотный квазипериодический режим (двухчастотный тор) ($\nu = 0.15$, $\nu = 0.25$, рис. 6,б). Впоследствии этот режим значительно усложняется и формируется странный гомоклинический аттрактор периода 2, содержащий неподвижную точку. Все эти сложные режимы, для простоты, обозначим через C_3 (рис. 5,а, и 6,б). При сценарии Неймарка – Сакера формируется одночастотный квазипериодический режим, обозначенный через Q_3 . В обоих случаях число хищника (паразита) всегда больше нуля.

Не стоит забывать, что после седло-узловой бифуркации SN , но до транскритической $ТС$, из-за бистабильности режимов системы (10) существует возможность переключения между несколькими типами динамики в зависимости от начальных численностей взаимодействующих видов. Эти режимы отличаются как характером колебаний, так и числом хищников (паразитов), в том числе с нулевой численностью. Так, за линией SN (область 4 на рис. 3,б) одному набору начальных численностей соответствуют квазипериодические колебания в отсутствие хищника (Q_0), другому – стационарная динамика с ненулевым числом хищника (E_3) ($\nu = 0.25$, рис. 6,б) и его последующие бифуркации. Например, режим Q_0 сосуществует с двухчастотным режимом C_3 или одночастотным Q_3 (область 7 на рис. 3,б, рис. 6,б). Или может наблюдаться «чистая» бистабильность – модельная траектория стремится к точке E_0 или к E_3 (область 2 на рис. 3,б), то есть при разных начальных условиях возможны два равновесных состояния – без хищника (E_0) или с хищником (E_3) ($\nu = 0.72$, рис. 6,б).

Кроме того, в системе (10) наблюдаются и более экзотические сценарии, в том числе с мультистабильным поведением. Например, при различных начальных условиях возможны разные комбинации сосуществования периодических ($2P$, $3P$, $4P$, где число указывает на длину периода), квазипериодических колебаний (Q_0 и Q_3) и хаоса C_3 . Сравнение этих сценариев указывает на очевидный вывод, что хищник (паразит) существенно сокращает размер популяции жертвы при значительном его превалировании над жертвами (хозяином). Это несложно заметить на рисунке 6,а, где $\bar{x}_0 > \bar{x}_3$ и $\bar{z}_3 > \bar{x}_3$, или на рисунке 6,б, где предельное распределение режима C_3 или Q_3 всегда «вложено» в режим Q_0 .

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование модели взаимодействующих видов по типу «хищник – жертва» с учетом возрастной структуры молодежи жертвы выявило наличие 3 различных сценариев сосуществования популяций. При одних значениях популяционных параметров происходит полная гибель двух видов, при других – жертва существует в отсутствие хищника. И, наконец, возможна область параметров, при которых взаимодействующие виды сосуществуют. Реализация каждого из этих сценариев

сложным образом зависит от соотношений параметров, соответствующих репродуктивному потенциалу, выживаемости старших особей и саморегуляции жертвы, эффективности хищников в поиске жертв, а также начальных или текущих численностей видов.

В ходе исследования показано, что в случае, когда вклад во внутривидовую конкуренцию жертв со стороны молодых особей сравнительно невысокий, хищник и жертва сосуществуют в широком диапазоне значений репродуктивного потенциала жертв. В случае увеличения интенсивности самолимитирования (т.е. падения выживаемости приплода с увеличением его численности) совместимость взаимодействующих популяций обеспечивается высокой скоростью роста популяции жертвы. Одновременно с этим, диапазон демографических параметров, при которых популяции жертвы и хищника существуют, может существенно увеличиться с ростом значений коэффициентов выживаемости взрослых особей жертв, доли родившихся хищников и скорости потребления жертвы хищниками. При этом, если репродуктивный потенциал и выживаемость жертв недостаточно высоки для развития популяции хищников, или эффективность (то есть уровень их атак) хищников слишком мала, то хищники погибают.

Предложенная модель при определенных условиях демонстрирует стабилизирующую роль хищничества. Механизм стабилизации или, наоборот, потери устойчивости популяции взаимодействующих видов вполне очевиден. В популяции жертвы без хищника рост репродуктивного потенциала в условиях ограниченности ресурсов приводит к дестабилизации динамики численности или плотности. Добавление хищников в неустойчивую популяцию жертв устраняет сильные флуктуации численностей, и динамика стабилизируется. Однако дальнейшее увеличение репродуктивного потенциала жертв приводит к уменьшению запаса устойчивости в такой системе, и хищники не могут обеспечить регулирование численности популяции жертвы и соответственно стабильность всей системы. Хищники воздействуют на прирост и численность жертв с некоторым запаздыванием. При немногочисленном населении хищников, прирост популяции жертвы еще какое-то время продолжается, и наносимые повреждения популяции через изъятие молодежи не критичны. Но затем при последующем резком увеличении плотности хищников ситуация меняется. В результате чрезмерного потребления молодежи хищники подрывают потенциальное репродуктивное ядро популяции жертвы, вследствие чего в последующие годы ее прирост существенно снижается. Вслед за падением количества приплода жертвы следует снижение плотности и самих хищников, поскольку снижается их кормовая база. При низкой плотности хищников постепенно происходит восстановление популяции жертвы до тех пор, пока численность хищника не станет вновь высокой. После процесс повторяется.

Вместе с тем, при высоких значениях рождаемости жертвы устойчивость системы двух видов обеспечивается высокими значениями выживаемости взрослых особей жертв. Если репродуктивный потенциал и выживаемость взрослых особей жертвы достаточно высоки, то в популяции жертвы производится достаточно новых особей, способных прокормить многочисленных хищников. В свою очередь хищников достаточно, чтобы регулировать быстрорастущую популяцию жертв, тем самым устанавливается равновесие и два вида устойчиво сосуществуют.

Несмотря на то, что изученная модель «хищник – жертва» построена на основе модели Николсона – Бейли, предложенной изначально для описания динамики «паразит – хозяин», она может быть использована для описания режимов динамики как в системе «хищник – жертва» (в узком смысле), так и системе «паразит – хозяин». С экологической точки зрения хищничество и паразитизм очень сходны, однако между их крайними формами – крупным хищником и мелким внутренним паразитом –

имеются существенные различия. Одним из важных отличий является то, что паразитические организмы обычно обладают более высоким биотическим потенциалом, чем хищники, и соответственно их численность намного превышает численность хозяина [15]. Рассмотренная в данной работе модель соответствует как системе типа «хищник – жертва», когда при достаточно невысоких значениях репродуктивного потенциала жертвы, количество особей популяции жертвы выше числа хищников, так и типа «паразит – хозяин», когда численность паразитов намного выше числа жертв. Проведенное исследование показало, что соотношение численностей взаимодействующих видов зависит от типа бифуркации, при которой появляется нетривиальная неподвижная точка, соответствующая равновесной численности двух возрастных классов жертвы и хищника. В случае транскритической бифуркации с ростом репродуктивного потенциала хищников сначала меньше и молоди, и взрослых особей жертв, что по количественному соотношению соответствует сообществу «хищник – жертва». Затем число хищников становится больше количества жертв одного из возрастных классов, а потом больше числа всех жертв, что соответствует сообществу «паразит – хозяин». Соотношение равновесных численностей молоди и взрослых изменяется в зависимости от коэффициента выживаемости взрослых особей: при его меньших значениях число молоди больше, чем количество взрослых, и наоборот. В случае седло-узловой бифуркации равновесное число хищников при их появлении сразу же превышает численность жертвы, меняется лишь соотношение численностей младшего и старшего возрастного класса жертв в зависимости от коэффициента выживаемости взрослых особей аналогично предыдущему случаю.

Исследование предложенной модели «хищник – жертва» выявило, что сосуществование взаимодействующих популяций или, наоборот, их несовместимость определяются не только характером взаимоотношений видов, выраженных в изменении популяционных параметров, но и зависят от их начальной численности. Такая зависимость, очевидно связанная с бистабильностью и мультистабильностью системы, приводит к тому, что даже небольшая вариация текущей численности усложняет поведение взаимодействующих популяций и может привести к кардинальной смене, как наблюдаемого динамического режима, так и сценария сосуществования видов. В частности, при различных начальных условиях и значениях модельных параметрах исследованная система «хищник – жертва» демонстрирует разные комбинации сосуществования стационарной динамики, периодических и нерегулярных колебаний. Причем диапазон демографических параметров, при которых реализуются бистабильные режимы, с увеличением выживаемости взрослых особей жертв, доли родившихся хищников и скорости потребления жертвы хищником расширяется в сторону высоких значений репродуктивного потенциала и внутривидовой конкуренции.

Обнаруженная бистабильность системы была ожидаемой, поскольку ранее ее наличие было продемонстрировано в исследованиях динамики хищника (паразита) и жертвы (хозяина) в других модифицированных моделях Николсона – Бейли с унимодальной функцией рождаемости жертвы [22, 23, 34, 45–47].

На самом деле, бистабильность динамики популяций обусловлена сложным взаимодействием хищников и их жертв. Анализ примеров динамики реальных взаимодействующих видов в природе дает основания предполагать, что, во-первых, при длительном контакте паразитов или хищников с их хозяевами или жертвами влияние на последних становится умеренным, нейтральным или даже благоприятным. Во-вторых, наиболее сильное повреждающее действие оказывают новые паразиты и хищники. Многие насекомые-вредители, причиняющие наибольший вред сельскому и лесному хозяйству, были занесены в новые для них районы или приобрели новых хозяев или

жертв. Здесь можно привести несколько ярких примеров интродуцированных видов вредителей – европейская хлопковая совка, непарный шелкопряд, японский жук, средиземноморская плодовая мушка и др. [15].

Однако взаимная адаптация хищника (паразита) и жертвы (хозяина) в новых ассоциациях может и не возникнуть. Всегда есть опасность того, что отрицательная реакция станет необратимой и жертва (хозяин) будет элиминирована. История с заболеванием каштана в Америке служит показательным примером такого взаимодействия популяции, которое может закончиться либо адаптацией, либо вымиранием [15]. Гриб *Cryphonectria parasitica*, являющийся возбудителем крифонеброза, в 1904 г. был случайно завезен на территорию Северной Америки. К 1950-ым годам этот гриб уничтожил зубчатый каштан (*Castanea dentata*), который был лесообразующим видом восточной части США. Каштан продолжает давать корневые побеги, и эти побеги, прежде чем их снова убьет гриб, часто плодоносят [15]. Этот бесконечный цикл отрастания с повторной инфекцией продолжается до наших дней [48]. В Европе гриб *C. parasitica* впервые был обнаружен в 1938 г., в течение нескольких последующих десятилетий он распространился почти на весь ареал произрастания каштана. Азиатские виды каштана также подвержены крифонеброзу, однако погибают от него достаточно редко. Полагают, что они эволюционировали вместе с грибом-паразитом и, обладая достаточной толерантностью, являются естественным резервуаром инфекции. Проникновение гриба *C. parasitica* в США и Европу связывают с интродукцией азиатских каштанов, а последовавшее стремительное вымирание американского каштана – с его недостаточной устойчивостью к данному грибу [48, 49].

В силу принципиальной бистабильности рассмотренной системы «хищник – жертва», возможны две стратегии управления, направленных на регулирование популяции хищника, если он оказывается вредителем биоценоза [50]. Во-первых, управление может сводиться к кратковременному изменению величин численностей взаимодействующих видов. Такой способ соответствует химическим методам уничтожения вредных видов. Этот метод борьбы эффективен для популяций, когда есть бистабильность в системе, и малоэффективен – для популяций без бистабильных режимов, поскольку с течением времени система опять выйдет на единственно возможный для нее стационарный режим (с ненулевыми численностями хищника и жертвы). Другой способ управления популяциями, характеризуемых единственным состоянием равновесия, заключается в изменении значений параметров изучаемой биосистемы. К параметрическому способу управления относятся биологические методы борьбы, например, генетические методы. Суть генетического метода состоит в том, что в популяцию внедряют стерилизованных самцов, после спаривания с которыми, самки откладывают неоплодотворенные яйца, тем самым уменьшается коэффициент естественного прироста популяции. Широко известен пример успешной борьбы с популяцией мясной мухи *Cochliomyia hominivorax*, самки которой откладывают яйца на тело теплокровных животных [51].

Системы «паразит – хозяин» или «хищник – жертва» могут формироваться естественным образом, так и создаваться искусственно с целью биоконтроля популяциями насекомых-вредителей посредством их естественных врагов [9, 15, 46]. Биологический контроль является компонентом комплексной стратегии борьбы с вредителями. Успешный биоконтроль достигается тогда, когда внедренный естественный враг (хищник, паразитоид или патоген), способен подавить численность насекомого-вредителя до уровня, при котором последний больше не наносит экономического ущерба. В качестве примера можно привести эффективную борьбу с одним из серьезных вредителей кукурузы – стеблевым кукурузным мотыльком (*Ostrinia nubilalis*) путем искусственного заселения кукурузных полей паразитоидом

Trichogramma ostrinia [52]. Изучение влияния изменения начальных или текущих плотностей (численностей) популяций хозяина (жертвы) и паразитоида (хищника) на результаты биоконтроля, а также на стабильность всей системы, оказывается перспективным направлением и имеет большое значение в разработке стратегий борьбы с насекомыми-вредителями.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-51-45004 ИНД_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: Наука, 2004. 288 с.
2. Nicholson A.J. Supplement: the Balance of Animal Populations. *Journal of Animal Ecology*. 1933. V. 2. No. 1. P. 131–178.
3. Nicholson A.J., Bailey V.A. The Balance of Animal Populations. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1935. V. 105. No. 3. P. 551–598.
4. Nicholson A.J. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*. 1954. V. 2. P. 9–65.
5. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *Amer. Natur.* 1963. V. 97. P. 209–223.
6. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. *Проблемы кибернетики*. 1972. № 5. С. 100–106.
7. Hassell M.P., May R.M. Stability in insect host-parasite models. *Journal of Animal Ecology*. 1973. V. 42. P. 693–726.
8. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
9. Mills N.J., Getz W.M. Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*. 1996. V. 92. P. 121–143.
10. Hassell M P. Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 2000. V. 69. P. 543–566.
11. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.
12. Hastings A. Age-Dependent Predation Is Not a Simple Process. II. Wolves, Ungulates, and a Discrete Time Model for Predation on Juveniles with a Stabilizing Tail. *Theoretical population biology*. 1984. V. 26. P. 271–282.
13. Fryxell J.M., Mosser A., Sinclair A.R.E., Packer C. Group formation stabilizes predator-prey dynamics. *Nature*. 2007. V. 449. P. 1041–1043. doi: [10.1038/nature06177](https://doi.org/10.1038/nature06177).
14. Abbott K.C., Dwyer G. Food limitation and insect outbreaks: complex dynamics in plant-herbivore models. *Journal of Animal Ecology*. 2007. V. 76. P. 1004–1014.
15. Одум Ю. *Экология*. В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
16. Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В. Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций. *Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы*. 2011. № 95. С. 1–234.
17. Никольский Г.В. *Экология рыб*. М.: Высшая школа, 1974, 357 с.
18. Pimlott D. Wolf predation and ungulate populations. *Am. Zool.* 1967. V. 7. P. 267–278.
19. Tanner J. The stability and intrinsic growth rates of prey and predator populations. *Ecology*. 1975. V. 56. P. 855–867.
20. Messier F. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology*. 1994. V. 75. No. 2. P. 478–488.

21. Кучеренко С.П. *Звери у себя дома*. Хабаровск: Кн. изд., 1979. 432 с.
22. Kang Y., Armbruster D. Noise and seasonal effects on the dynamics of plant-herbivore models with monotonic plant growth functions. *International Journal of Biomathematics*. 2011. V. 4. No. 3. P. 255–274.
23. Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant-herbivore model. *Journal of Biological Dynamics*. 2008. V. 2. Issue 2. P. 89–101. doi: [10.1080/17513750801956313](https://doi.org/10.1080/17513750801956313).
24. Weide V., Varriale M.C., Hilker F.M. Hydra effect and paradox of enrichment in discrete-time predator-prey models. *Mathematical Biosciences*. 2018. doi: [10.1016/j.mbs.2018.12.010](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2018.12.010).
25. Gourley S.A., Kuang Y. A stage structured predator-prey model and its dependence on maturation delay and death rate. *Journal of Mathematical Biology*. 2004. V. 49. No. 2. P. 188–200.
26. Abrams P.A., Quince C. The impact of mortality on predator population size and stability in systems with stage-structured prey. *Theoretical Population Biology*. 2005. V. 68. No. 4. P. 253–266.
27. Chakraborty K., Jana S., Kar T.K. Global dynamics and bifurcation in a stage structured prey-predator fishery model with harvesting. *Applied Mathematics and Computation*. 2012. V. 218. No. 18. P. 9271–9290.
28. Bhattacharyya J., Pal S. Stage-Structured Cannibalism in a Ratio-Dependent System with Constant Prey Refuge and Harvesting of Matured Predator. *Differential Equations and Dynamical Systems*. 2016. V. 24. No. 3. P. 345–366.
29. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М.: Наука, 1983. 132 с.
30. Wikan A. From chaos to chaos. An analysis of a discrete age-structured prey-predator model. *Journal of Mathematical Biology*. 2001. V. 43. No. 6. P. 471–500. doi: [10.1007/s002850100101](https://doi.org/10.1007/s002850100101).
31. Wikan A. An Analysis of Discrete Stage-Structured Prey and Prey-Predator Population Models. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2017. V. 2017. Article ID 9475854. doi: [10.1155/2017/9475854](https://doi.org/10.1155/2017/9475854).
32. Tang S., Chen L. A discrete predator-prey system with age-structure for predator and natural barriers for prey. *Mathematical Modelling and Numerical Analysis*. 2001. V. 35. No. 4. P. 675–690.
33. Неверова Г.П., Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики сообщества «хищник – жертва» при наличии возрастных структур. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 1. С. 77–93. doi: [10.17537/2019.14.77](https://doi.org/10.17537/2019.14.77)
34. Xiao Y., Cheng D., Tang S. Dynamic complexities in predator-prey ecosystem models with age-structure for predator. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2002. V. 14. P. 1403–1411.
35. Agarwal M., Devi S. Persistence in a ratio-dependent predator-prey-resource model with stage structure for prey. *International Journal of Biomathematics*. 2010. V. 3. No. 3. P. 313–336.
36. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151. doi: [10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151).
37. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций. *Обзорение прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1. № 6. С. 988.

38. Дажо Р. *Основы экологии*. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
39. Inchausti P., Ginzburg L.R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 1998. V. 67. P. 180–194.
40. Ferriere R., Gatto M. Chaotic population dynamics can result from natural selection. *Proceedings: Biological Sciences*. 1993. V. 251. No. 1330. P. 33–38.
41. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции. *Изв. вузов «ПНД»*. 2010. Т. 18. № 2. С. 111–130.
42. Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure. *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. P. 1943–1950. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005).
43. Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Сравнительный анализ влияния различных типов плотностной регуляции на динамику численности структурированных популяций. *Информатика и системы управления*. 2015. Т. 1. № 43. С. 41–53.
44. Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Модель динамики численности двухвозрастной популяции: устойчивость, мультистабильность и хаос. *Нелинейная динамика*. 2016. Т. 12. № 4. С. 591–603. doi: [10.20537/nd1604004](https://doi.org/10.20537/nd1604004).
45. Kon R. Multiple attractors in host-parasitoid interactions: Coexistence and extinction. *Mathematical Biosciences*. 2006. V. 201. No. 1–2. P. 172–183. doi: [10.1016/j.mbs.2005.12.010](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2005.12.010).
46. Xiao Y., Tang S. The effect of initial density and parasitoid intergenerational survival rate on classical biological control. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2008. V. 37. P. 1048–1058. doi: [10.1016/j.chaos.2006.10.002](https://doi.org/10.1016/j.chaos.2006.10.002).
47. Huang J., Liu S., Ruan S., Xiao D. Bifurcations in a discrete predator–prey model with nonmonotonic functional response. *J. Math. Anal. Appl.* 2018. V. 464. P. 201–230. doi: [10.1016/j.jmaa.2018.03.074](https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2018.03.074).
48. Придня М.В. Состояние популяций европейского и американского каштана в связи с крифонекрозом и пути их оздоровления. *Электронный журнал “Исследовано в России”*. 2003. № 32. С. 330–339.
49. Попов А.П., Цветков И.Л., Белов А.А., Коничев А.С., Иванушкина Н.Е., Кочкина Г.А., Озерская С.М. Молекулярно-генетическая идентификация фитопатогенного гриба *Cryphonectria Parasitica*. *Микробиология*. 2010. Т. 79. № 2. С. 246–251.
50. Ризниченко Г.Ю. *Лекции по математическим моделям в биологии*. М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2011. 560 с.
51. Бегляров Г.А., Смирнова А.А., Баталова Т.С., Маркелов Г.А., Петрова Т.М. *Химическая и биологическая защита растений*. Под ред. Г.А. Беглярова. М.: Колос, 1983. 351 с.
52. Wang B., Ferro D.N., Hosmer D.W. Effectiveness of *Trichogramma ostrinae* and *T. nubilale* for controlling the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* in sweet corn. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1999. V. 91. P. 297–303.

Рукопись поступила в редакцию 15.03.2019, переработанный вариант поступил 03.04.2019.
Дата опубликования 24.05.2019.