

Динамические режимы структурированного сообщества «хищник – жертва» и их изменение в результате антропогенного изъятия особей

Неверова Г.П.^{*1}, Жданова О.Л.^{†1}, Фрисман Е.Я.^{‡2}

¹*Институт автоматизации и процессов управления, Владивосток, Россия*

²*Институт комплексного анализа региональных проблем, Биробиджан Россия*

Аннотация. В работе изучаются режимы динамики, которые возникают в результате взаимодействия видов в дискретной во времени модели «хищник – жертва», ориентированной на описание динамики сообщества «мышевидные грызуны – песец» с учетом возрастной структуры. Особое внимание уделяется анализу ситуаций, при которых возможна смена динамического режима. В частности, оказалось, что 3-цикл, возникающий в динамике жертвы, может приводить к гибели хищника. При этом сценарий развития, соответствующий неполному сообществу, сосуществует с возможностью развития полного сообщества, которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. Изучается влияние антропогенного изъятия особей на режимы динамики сообщества. Рассмотрено 2 случая, когда реализуется изъятие жертвы, и когда осуществляется избирательный промысел хищника. Показано, что изъятие жертвы приводит к расширению области значений параметров, при которых численности взаимодействующих видов стремятся к устойчивому нетривиальному равновесию. При этом изъятие жертвы практически не сказывается на характере динамики хищника, изменения преимущественно касаются областей мультистабильности. В частности, наблюдается сужение области мультистабильности, в которой в зависимости от начальных условий могут реализовываться разные динамические режимы: переход к устойчивому равновесию или установление периодических колебаний, т.е. поведение сообщества становится более предсказуемым. Показано, что динамика популяции жертвы чувствительна к ее изъятию: в областях мультистабильности устойчивое равновесие захватывает все фазовое пространство. В случае, изъятия хищника, наблюдается расширение области устойчивости равновесия, и как результат хищник определяет динамику жертвы только при высоких значениях его репродуктивного потенциала. Показано, что здесь смена динамического режима в сообществе возможна в результате смены динамического режима в популяции жертвы, которая инициирует колебания такого же характера в популяции хищника. Проведено сравнение динамических режимов, возникающих в модели сообщества, когда оно свободно от изъятия и когда оно подвергается избирательному изъятию.

Ключевые слова: *математическая модель с дискретным временем, сообщество, хищник – жертва, устойчивость, динамические режимы, возрастная структура, изъятие.*

*galina.nev@gmail.com

†axanka@iacp.dvo.ru

‡frisman@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Задача, посвященная моделированию динамики численности сообщества «хищник – жертва» не теряет своей актуальности: с каждым годом количество статей, касающихся этой тематики, увеличивается. На рисунке 1 представлена динамика числа статей, рассматривающих модель сообщества «хищник – жертва», в системе цитирования Scopus. Как оказалось, в соответствии с ключевыми словами «KEY (prey AND predator AND model)» работ очень много, и их количество исчисляется сотнями, при этом в последние десятилетия наблюдается значительный рост исследовательского интереса к этой модели. Отметим, что подавляющее большинство этих работ традиционно используют модели с непрерывным временем.

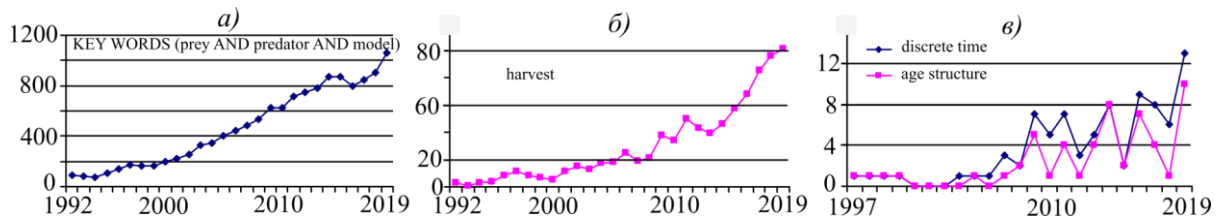


Рис. 1. Динамика числа работ в системе цитирования Scopus по ключевым словам «KEY (prey AND predator AND model)»: статьи, имеющие дело отдельно с изъятием (а), с дискретным временем (б) и с возрастной структурой (в).

На наш взгляд, это связано с тем, что первая модель, предложенная Лотка и Вольтеррой [1, 2] для описания фундаментальных законов взаимодействия системы «хищник – жертва» и впервые выявившая негрубые колебательные режимы в этой системе, использует дифференциальные уравнения. Как результат, многие исследователи продолжают идеи основоположников, используя модели в непрерывном времени. Активное развитие этой модели: введение в нее дополнительных членов и поиск новых трофических функций [3–6], позволили получить более адекватные модели. Дальнейшее развитие этих моделей шло по пути усложнения и обобщения. Существуют стохастические [7–10], непрерывные [6, 11], алгебраические и дискретные во времени [12] модификации модели Лотки – Вольтерры, при этом каждая из модификаций ориентирована на описание и учет тех или иных особенностей во взаимодействии и развитии биологического сообщества [13].

Чтобы учесть в непрерывном времени возрастную структуру популяций в сообществе, достаточно часто используют уравнения с запаздыванием [14–19], где стадийность описывается как запаздывание, которое соответствует периоду времени, по истечении которого достигается зрелость либо особей хищника [14–16], либо жертвы [16, 19]. Как правило, рассматривается возрастная структура популяции хищника, поскольку предполагается, что молодь хищника не способна самостоятельно добывать пищу. В ряде работ, чтобы учесть возрастную структуру сообщества, каждую стадию развития жертвы [20, 21] или хищника [18, 22] описывают при помощи отдельного уравнения. Также выделяются исследования, в которых изучается влияние биологических явлений или факторов, не связанных с взаимодействием хищника и жертвы на динамику сообщества, например, каннибализм [22] или возможность скрыться в убежище для жертвы [21].

Основными объектами исследования таких моделей являются устойчивость системы [16, 18, 19], гидра-эффект [20], возникающие бифуркации динамических режимов [16, 18, 19], влияние оптимального [18] и/или избирательного промысла жертвы или хищника [18, 22–26]. Отметим, что в работе [18] изучается модель «жертва – хищник» со стадийной структурой хищника, при этом селективный промысел хищника рассматривается в качестве управляющего параметра. Также заслуживает внимания

цикл работ [27, 28], в котором исследуется дифференциально-алгебраическая модель сообщества «хищник – жертва», учитывающая возрастную структуру жертвы, при этом из популяции хищника реализуется изъятие. Авторы используют запаздывание, чтобы разнести во времени процессы питания и размножения в популяции хищника. Как оказалось, увеличение временной задержки оказывает дестабилизирующий эффект на динамику модели и приводит к возникновению бифуркации Хопфа.

Отметим, что количество работ, в которых анализируется поведение системы «хищник – жертва» с учетом воздействия промысла, в последнее десятилетие выросло (рис. 1). При этом процесс изъятия в моделях с дифференциальными уравнениями предполагается непрерывным, хотя, как правило, промысел имеет дискретный во времени характер, поскольку приурочен либо к определенному сезону, либо к определенному возрасту особей, что при добыче позволяет получить наибольшую экономическую выгоду [29–32]. Более того, в моделях, основанных на дифференциальных уравнениях, как правило, процессы питания и размножения взаимосвязаны и непрерывны, т.е. происходит непрерывный переход биомассы популяции жертвы в популяцию хищника во времени. Однако в природе многие виды животных имеют ярко выраженный сезонный характер размножения. Для описания динамики таких видов применение дискретных во времени моделей представляется предпочтительным и адекватным. Кроме того, описание стадийности развития особей с помощью дискретных во времени моделей также более удобно [5]. Однако, как видно на рисунке 1, работы, использующие рекуррентные уравнения, применительно к сообществу «хищник – жертва» с учетом изъятия встречаются не так часто, и лишь в последнее десятилетие наметился некоторый рост интереса к этому подходу.

Отметим наиболее интересные работы среди современных исследований, изучающих временную [33–35] и пространственную [36–39] динамику сообщества «хищник – жертва» при помощи уравнений с дискретным временем. В частности, методами теории динамического хаоса были исследованы флуктуации дискретной по времени системы «хищник – жертва» с учетом различных биологических эффектов [36, 39–41], например, «переключение хищника» [40, 41]. Так в работе [40] на примере сообщества «полярный медведь и кольчатая нерпа» при помощи матричных моделей изучается «переключение хищника» между разными возрастными группами популяции нерпы. Под «переключением хищника» понимается явление, при котором хищник непропорционально потребляет наиболее распространенный тип добычи и переключается на потребление другого типа добычи, если первый становится относительно редким. Также весьма интересная работа [42], в которой изучается влияние различных стратегий хищничества на динамику возрастных групп популяции жертвы в условиях изменяющегося климата. В частности, в исследовании показано, что изменяющийся климат раскачивает колебания в популяции жертвы, в то время как хищник «пытается» их подавить. При этом оказалось, что «засадные» хищники, такие как львы, более эффективны в подавлении популяционных колебаний своей добычи, чем хищники, которые преследуют добычу на большие расстояния, например, волки [42].

Изучается динамика специфичных видов сообществ, таких как система «паразит-хозяин» [43, 44], растительно-травоядные сообщества [45, 46], или же сообщества со структурированной жертвой [42, 44, 47]. В работе [47] в ходе исследования дискретной во времени модели сообщества «хищник – жертва» со структурированной жертвой показано, что если жертва демонстрирует хаотические колебания, то усиление хищничества может стабилизировать динамику, а также, в случае большого давления хищников, переводить популяцию в другой хаотический режим. Это справедливо, если популяция жертвы воспроизводится один раз в жизни и характеризуется быстрой скоростью развития особей.

В рамках исследований, связанных с промыслом в сообществе, отметим следующие [48, 49], где основное внимание уделяется возникающим бифуркациям. Так в работе [49] показано, что в дискретной по времени системе «хищник – жертва» со структурированным хищником возникают бифуркации Неймарка – Сакера и удвоения периода, при этом изъятие жертвы стабилизирует динамику сообщества. Количество работ, напрямую связанных с изучением влияния промысла на структурированное сообщество «хищник – жертва» при помощи дискретных во времени уравнений, не многочисленно, что подчеркивает значимость данного направления, и необходимость его развития, поскольку применение дискретных во времени моделей к данному объекту позволяет учесть и описать ряд биологических особенностей таких систем.

Данная работа продолжает исследование модели динамики структурированного по возрасту сообщества «хищник – жертва» в дискретном времени, ориентированной на описание динамики сообщества «песец – мышевидные грызуны» [50–52]. Здесь особое внимание уделяется анализу влияния взаимодействия между видами на развитие сообщества. Также изучается влияние антропогенного изъятия особей на режимы динамики сообщества. Проводится сравнение динамических режимов, возникающих в модели сообщества, когда оно свободно от изъятия и когда оно подвергается избирательному изъятию либо жертвы, либо хищника.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ СООБЩЕСТВА «ХИЩНИК – ЖЕРТВА»

Сообщество «песец – мышевидные грызуны» представляет собой яркий пример взаимодействия по принципу «хищник – жертва». Природные популяции песцов (*Lepus lagopus*), населяющие континентальные территории, питаются мелкими грызунами, главным образом, полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями [53]. В годы, когда пищи мало, популяции континентальных песцов имеют очень низкий репродуктивный уровень; в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) количество детенышей в пометах вырастает в несколько раз. При этом каждый из видов, составляющий сообщество «песец – мышевидные грызуны» характеризуется своей возрастной структурой, которую необходимо учитывать в процессе моделирования динамики сообщества в целом

Четырехкомпонентная модель динамики сообщества «хищник – жертва», ориентированная на описание сообщества «мышевидные грызуны – песец» с учетом сезонности размножения предложена ранее [50] и имеет вид:

$$\begin{cases} X_1(n+1) = (a_1 X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)}\right) + a_2 X_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 \cdot X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)}\right) - \beta_2 \cdot X_2(n)}, \\ X_2(n+1) = s \cdot X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)}\right) + v \cdot X_2(n), \\ Y_1(n+1) = w \cdot \frac{X_1(n)}{X^* + X_1(n)} \cdot Y_2(n), \\ Y_2(n+1) = Y_1(n) \left(1 - \frac{Y_1(n)}{M}\right) + c \cdot Y_2(n), \end{cases} \quad (1)$$

где n – номер сезона размножения, X_1 и X_2 обозначены численности сеголеток и перезимовавших половозрелых особей грызунов (жертвы), соответственно, a_1 и a_2 – репродуктивные потенциалы этих групп, s и v – их выживаемости; β_1 и β_2 – коэффициенты самолимитирования, отражающие интенсивность влияния конкурентных взаимодействий между половозрелыми особями разного возраста на уровень рождаемости; $\alpha_0 \cdot Y_2(n) / (X^* + X_1(n))$ – доля численности сеголеток, съеденная хищником,

α_0 – среднее значение количества жертв, потребляемое одной единицей хищника за год. Таким образом, происходит влияние хищника на процессы размножения, конкуренции и выживания в популяции жертвы.

Символами Y_1 и Y_2 обозначены численности младшего возрастного класса и репродуктивной части популяции хищника, M – максимально возможная численность хищника, которую потенциально может «прокормить» данная экологическая ниша, в случае ее превышения, популяция гибнет. c – выживаемость половозрелых особей при переходе к следующему сезону размножения. w – максимально возможное значение репродуктивного потенциала, которое достижимо в случае неограниченной численности жертвы, $X_1(n) / (X^* + X_1(n))$ описывает зависимость репродуктивного потенциала от упитанности особи, определяемой уровнем питания. X^* – численность жертвы, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного. В качестве функции питания хищника использована функция, учитывающая насыщение хищника или трофическую функцию Холлинга второго типа: $X_1(n) / (X^* + X_1(n))$

Несложные замены переменных и параметров

$$\begin{aligned} s\beta_2 X_1 \rightarrow x_1, \beta_2 X_2 \rightarrow x_2, Y_1 / M \rightarrow y_1, Y_2 / M \rightarrow y_2, a_1 \rightarrow r_1, \\ sa_2 \rightarrow r_2, \alpha_0 Ms\beta_2 \rightarrow \alpha, s\beta_2 X^* \rightarrow x^*, \beta_1 / (s\beta_2) \rightarrow \rho \end{aligned} \quad (2)$$

приводят модель (1) к следующему виду:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = \left(r_1 x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) + r_2 x_2(n) \right) \cdot e^{-\rho \cdot x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) - x_2(n)}, \\ x_2(n+1) = x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) + v \cdot x_2(n), \\ y_1(n+1) = w \cdot \frac{x_1(n)}{x^* + x_1(n)} \cdot y_2(n), \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1 - y_1(n)) + c \cdot y_2(n). \end{cases} \quad (3)$$

Система уравнений (3) имеет три неподвижные точки:

1. Тривиальная стационарная точка, которая соответствует вымиранию обеих популяций: $\{\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = 0, \bar{y}_1 = 0, \bar{y}_2 = 0\}$.

2. Полутривиальное решение, которое соответствует свободному существованию популяции жертвы в отсутствие хищника:

$$\left\{ \bar{x}_1 = \frac{1-v}{\rho(1-v)+1} \ln \frac{r_1(1-v)+r_2}{1-v}, \bar{x}_2 = \frac{1}{\rho(1-v)+1} \ln \frac{r_1(1-v)+r_2}{1-v}, \bar{y}_1 = 0, \bar{y}_2 = 0 \right\}.$$

3. Нетривиальное равновесие, соответствующее устойчивому существованию сообщества «хищник – жертва», определяется как решение трансцендентного уравнения относительно \bar{x}_1 :

$$\left\{ \bar{x}_1(1-u) \left(\rho + \frac{1}{1-v} \right) = \ln \frac{(1-u)(r_1(1-v)+r_2)}{1-v}, \bar{x}_2 = \frac{\bar{x}_1(1-u)}{1-v}, \bar{y}_1 = W \cdot \bar{y}_2, \bar{y}_2 = \frac{W+c-1}{W^2} \right\},$$

где $1-u = 1 - \frac{\alpha \cdot \bar{y}_2}{x^* + \bar{x}_1}$, $W = w \frac{\bar{x}_1}{x^* + \bar{x}_1}$.

Условия существования стационарных точек и исследование их на устойчивость представлены в предыдущих работах [51, 52], где показано, что в системе возникают транскритическая, удвоения периода и Неймарка – Сакера бифуркации. Следовательно,

траектории модели могут демонстрировать периодические, квазипериодические и хаотические колебания. В исследовании [51, 52] достаточно подробно рассмотрено, каким образом изменяется поведение бифуркационных линий, ограничивающих области устойчивости, при вариации значений параметров. Изменения, происходящие в нелимитированных жертвой или хищником популяциях при их взаимодействии, анализируются на основе поведения траекторий модели [50–52]. В рамках данной работы для анализа влияния взаимодействия на динамику сообщества был использован метод карт динамических режимов [54], что позволило получить новые содержательные выводы.

ВЛИЯНИЕ МЕЖВИДОВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НА ДИНАМИКУ СООБЩЕСТВА

Для понимания механизмов влияния межвидового взаимодействия на динамику каждого из видов сообщества, необходимо сравнить динамику популяций каждого вида, в случаях, когда межвидовое взаимодействие оказывает и не оказывает на них влияние. Действительно если обилие пищи не меняется год от года, то репродуктивный потенциал можно рассматривать как постоянную величину. Такая ситуация наблюдается в естественных популяциях песцов, населяющих прибрежные территории, они питаются морской птицей, рыбой, тюленями и морскими беспозвоночными; доступность этих ресурсов практически не изменяется год от года [55]. Как результат, прибрежные песцы дают приплод небольшого размера каждый год, и их репродуктивный уровень оказывается постоянным. В рамках модели (1) это справедливо, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$, что эквивалентно $x_1(n) / (x^* + x_1(n)) = 1$ в системе (3). В свою очередь равенство нулю коэффициента u в системе (1) (для уравнений (3): $\alpha \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) = 0$) отражает тот факт, что популяция жертвы развивается локально и не подвержена воздействию хищников. Отметим, что, когда $x_1(n) / (x^* + x_1(n)) = 1$ и $\alpha \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) = 0$, модель (3) представляет собой совокупность двух несвязанных систем уравнений, каждая из которых может рассматриваться отдельно и соответствует ситуации, когда межвидовое взаимодействие отсутствует.

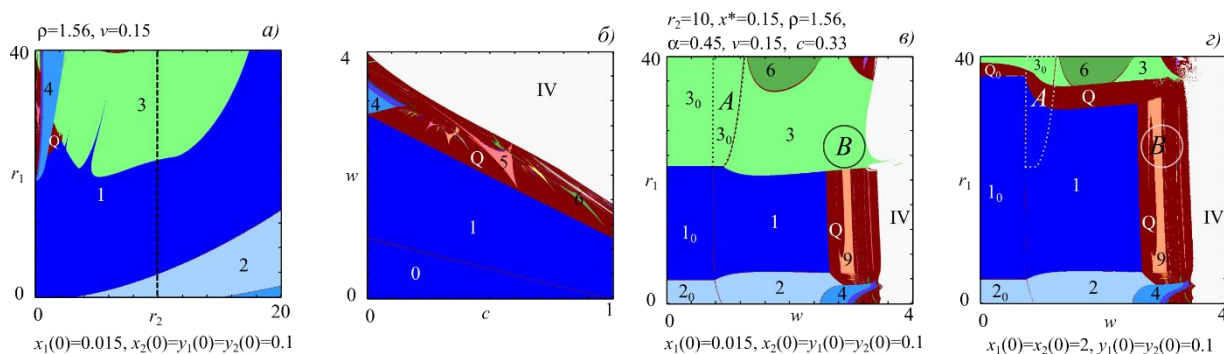


Рис. 2. Карты динамических режимов модели (3): **а)** – для жертвы при $x_1(n)/(x^* + x_1(n)) = 1$ и $\alpha \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) = 0$; **б)** – для хищника при $x_1(n) / (x^* + x_1(n)) = 1$ и $\alpha \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) = 0$; **в–г)** – для сообщества при наличии межвидового взаимодействия для разных начальных условий. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, IV – значения параметров, при которых модель (3) теряет содержательный смысл. Индекс 0 соответствует области значений параметров, при которых происходит исчезновение хищника.

На рисунке 2 представлены возможные динамические режимы, которые возникают в свободно развивающейся популяции мышевидных грызунов. Значения параметров выбраны таким образом, чтобы существовала возможность потери устойчивости как по сценарию Фейгенбаума, так и по сценарию Неймарка – Сакера. При выбранном начальном условии, локальная популяция грызунов в зависимости от значений

репродуктивного потенциала может демонстрировать двухгодичные, трехгодичные колебания или же их отсутствие (стационарное состояние) (рис. 2,а). При этом видно, что в достаточно широкой области параметрического пространства наблюдается мультистабильность: 3-цикл «лежит поверх» устойчивого равновесия и режимов, возникших в результате его потери устойчивости по сценарию Неймарка – Сакера. В свою очередь, предложенная для описания динамики популяции хищника с возрастной структурой в условиях обилия пищи, модель демонстрирует возникновение преимущественно квазипериодических колебаний при вариации демографических параметров. В случае, когда значения коэффициентов оказываются в окнах периодичности в области квазипериодической динамики, наблюдаются регулярные колебания (рис. 2,б).

Наличие межвидового взаимодействия в сообществе приводит к тому, что разнообразие возникающих динамических режимов в популяции хищника существенно расширяется. При этом на карте (рис. 2,в) при фиксированных значениях параметров взаимодействия удобно наблюдать эволюцию динамических режимов в популяции жертвы с ростом репродуктивного потенциала хищника. Так, на карте (рис. 2,а) для фиксированного значения $r_2 = 10$ с ростом значений r_1 реализуется следующая эволюция динамических режимов: 2-цикл, устойчивое состояние, 3-цикл (пунктирная линия). Этой пунктирной линии на карте (рис. 2,в) соответствует ось ординат: наблюдаются те же динамические режимы. Следовательно, увеличивая репродуктивный потенциал хищника можно анализировать возможные смены динамических режимов в популяции жертвы, и сообществе в целом.

В частности, видно, что при малых значениях репродуктивного потенциала хищника наблюдается гибель его популяции. При этом в популяции жертвы наблюдается разнообразие динамических режимов, тип которых зависит от рождаемости и процессов саморегуляции. Дальнейший рост значений параметра w ведет к тому, что в популяции хищника возникают такие же динамические режимы, как и в свободно развивающейся популяции жертвы. Эта тенденция продолжается до тех пор, пока не возникает бифуркация Неймарка – Сакера (переход от стационарной динамики к квазипериодической), ведущая к образованию предельной инвариантной кривой. Наблюдаемые в этом случае квазипериодические колебания являются результатом взаимодействия хищника и жертвы, и здесь можно говорить о том, что воздействие хищника на популяцию жертвы привело к их возникновению (рис. 2,в и 2,г).

Карты, представленные на рисунках 2,в и 2,г, демонстрируют наличие мультистабильности: вариация начального условия изменяет форму областей притяжения 3-цикла, который «лежит поверх» устойчивого равновесия и режимов, возникших в результате его потери устойчивости по сценарию Неймарка – Сакера. Отметим, что изначально 3-цикл возникает в свободно развивающейся популяции мышевидных грызунов. Анализ карт (рис. 2,в и 2,г) позволяет заключить, что в области А 3-цикл в популяции жертвы в случае гибели хищника, сосуществует с полным сообществом, в котором устанавливаются устойчивые равновесные численности популяций взаимодействующих видов или происходят колебания, возникшие в результате потери устойчивости стационарной точки по сценарию Неймарка – Сакера. Соответственно вариация начальных численностей может привести к двум диаметрально противоположным сценариям развития сообщества. Первый состоит в том, что популяция жертвы переходит к трехгодичным колебаниям, которые из-за сильных перепадов численности приводят к гибели хищника. Второй сценарий соответствует сосуществованию хищника и жертвы: в зависимости от значений демографических параметров видов сообщество либо переходит к устойчивому равновесию, либо испытывает квазипериодические колебания. Отметим, что в случае сосуществования видов динамика сообщества подстраивается под динамику жертвы,

при этом в популяции жертвы возможна смена динамического режима, которая приведет к соответствующим изменениям в динамике численности хищника.

На рисунке 3,а представлены бассейны притяжения, демонстрирующие возможность сосуществования альтернативных аттракторов: гибели популяции хищника и устойчивого развития сообщества. Траектории модели, построенные для начальных численностей из различных бассейнов притяжения, демонстрируют, что при одних и тех же значениях популяционных параметров при одних начальных условиях сообщество развивается устойчиво, при других – популяция хищника гибнет (рис. 3,а).

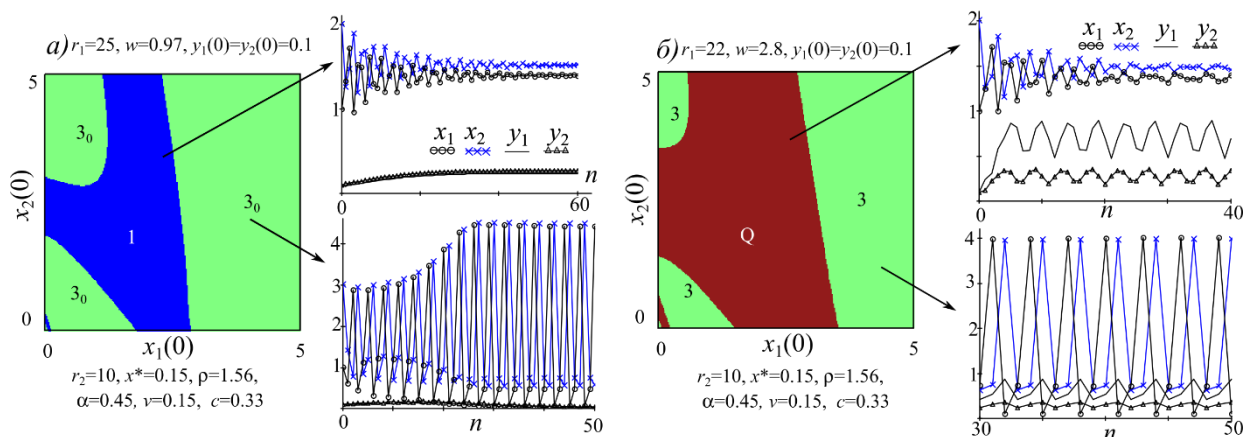


Рис. 3. Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов, дополненные траекториями моделями. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе.

В большинстве случаев динамика хищника подстраивается под режимы динамики жертвы до значения репродуктивного потенциала хищника, которое можно оценить как значение, при котором реализуется переход от нетривиального равновесия к квазипериодическим колебаниям (рис. 2,а и 2,б). Однако в случае мультирежимности, если текущие значения численностей оказались в области притяжения 3-цикла, который изначально возникает в популяции жертвы, то динамика хищника также начинает демонстрировать трехгодичные колебания. В итоге, если данная мультирежимность «накладывается» на параметрическую область, где динамика жертвы задается хищником, то тогда соотношение текущих численностей хищника и жертвы будет определять «ведущий» вид, т.е. вид под чью динамику подстраивается поведение сообщества в целом. На картах рисунка 2,в и 2,г, как пример, приведен фрагмент области, в которой происходит такое «перекрывание» – B. На рисунке 3,б представлены бассейны притяжения, демонстрирующие деление фазового пространства различными сценариями развития сообщества, которые определяются «ведущим» видом. Так в области с цифрой 3 наблюдаются трехгодичные колебания, и динамика хищника следует за динамикой жертвы. В области квазипериодической динамики, наоборот, хищник инициирует колебания в популяции жертвы.

Используя карты динамических режимов, можно подробно изучить особенности изменения области устойчивости неподвижных точек системы (3), а также сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численностей хищника и жертвы с ростом значений внутривидовых параметров, определяющих динамику каждого из взаимодействующих видов и коэффициента взаимодействия (x^* или константы полунасыщения). На рисунке 4 представлены карты динамических режимов, демонстрирующие эволюцию режимов динамики сообщества «хищник – жертва» при вариации параметров, описывающих взаимодействие видов (рис. 4).

Как видно, добыча части жертвы хищником с высоким репродуктивным потенциалом может в устойчивом сообществе раскачать нерегулярные

(квазипериодические) колебания. При этом, чем меньше значение коэффициента x^* , тем быстрее динамика популяции жертвы переходит к нерегулярным колебаниям с ростом рождаемости хищника. Аналогичная ситуация наблюдается при увеличении значений параметра α . При этом необходимо отметить, что при невысоких значениях репродуктивного потенциала хищника, его динамика подстраивается под динамику жертвы, однако при более высокой рождаемости ситуация изменяется: сообщество переходит к нерегулярным колебаниям, которые инициированы хищником.

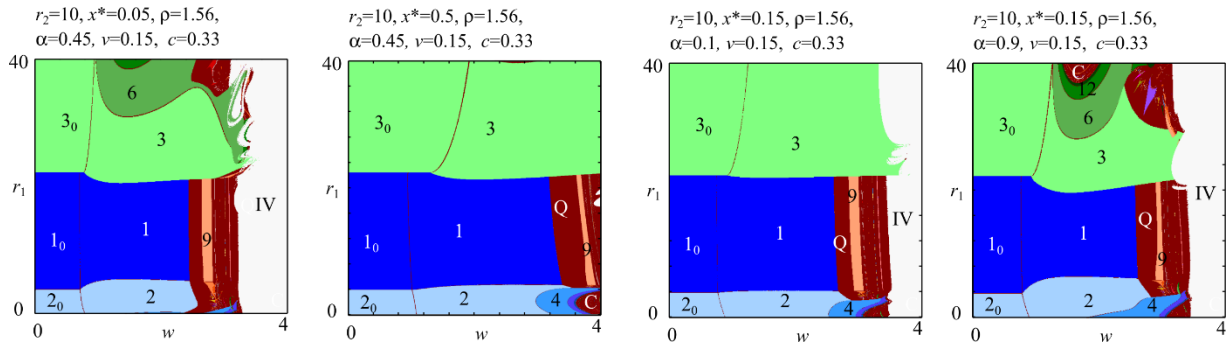


Рис. 4. Карты динамических режимов модели (3) при вариации значений коэффициентов, характеризующих межвидовое взаимодействие. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, IV – значения параметров, при которых модель (3) теряет содержательный смысл. Индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе. Начальные условия составляют $x_1(0) = 0.015$, $x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$.

ВЛИЯНИЕ ИЗЪЯТИЯ НА ДИНАМИКУ СООБЩЕСТВА

Для описания влияния антропогенного воздействия, которое может проявляться как дератизация, изъятие в результате учетов или промысла, на динамику сообщества «хищник – жертва» предлагается следующая модификация модели динамики сообществ типа «мышевидные грызуны-песцы». Предполагается, что изъятие пропорционально численности изымаемого вида.

$$\begin{cases} X_1(n+1) = \left((a_1 X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)} \right) + a_2 X_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 \cdot X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)} \right) - \beta_2 \cdot X_2(n)} \right) (1 - h_1), \\ X_2(n+1) = \left(s \cdot X_1(n) \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot Y_2(n)}{X^* + X_1(n)} \right) + v \cdot X_2(n) \right) (1 - h_1), \\ Y_1(n+1) = w \cdot \frac{X_1(n)}{X^* + X_1(n)} \cdot Y_2(n) (1 - h_2), \\ Y_2(n+1) = \left(Y_1(n) \left(1 - \frac{Y_1(n)}{M} \right) + c \cdot Y_2(n) \right) (1 - h_2), \end{cases} \quad (4)$$

где h_1 – коэффициент изъятия мышевидных грызунов, h_2 – коэффициент изъятия хищника. Смысл остальных переменных и параметров сохраняется. Модель (4) с учетом замен (2) принимает вид:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = (1-h_1) \left(r_1 x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) + r_2 x_2(n) \right) \cdot e^{-\rho \cdot x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) - x_2(n)}, \\ x_2(n+1) = (1-h_1) \left(x_1(n) \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} \right) + v \cdot x_2(n) \right), \\ y_1(n+1) = w \cdot \frac{x_1(n)}{x^* + x_1(n)} \cdot y_2(n) (1-h_2), \\ y_2(n+1) = (1-h_2) (y_1(n) (1-y_1(n)) + c \cdot y_2(n)). \end{cases} \quad (5)$$

В рамках данной работы рассматриваются два случая: когда изъятию подвергается хищник ($h_1 = 0$) и когда изымается жертва ($h_2 = 0$). Каждая из этих моделей имеет три неподвижные точки: нулевую, полутривиальную и нетривиальную. Как и в случае отсутствия промысла в данных системах в зависимости от значений популяционных параметров могут возникать периодические, квазипериодические и хаотические колебания, а также мультирежимность [30, 31, 51, 52]. Следовательно, вариация текущих численностей популяций в сообществе может привести к смене динамического режима. Рассмотрим особенности динамического поведения в каждом отдельном случае более подробно.

Изъятие жертвы

Полутривиальная и нетривиальная неподвижные точки системы (5) в случае изъятия жертвы при $h_2 = 0$ имеют вид:

$$\left\{ \begin{aligned} \bar{x}_1 &= \frac{1-vH}{H+\rho(1-vH)} \ln \frac{H(r_1(1-vH)+r_2H)}{1-vH}, \quad \bar{x}_2 = \frac{H}{1-vH} \bar{x}_1, \quad \bar{y}_1 = 0, \quad \bar{y}_2 = 0 \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

и

$$\left\{ \begin{aligned} \bar{x}_1(1-u) &= \frac{(1-vH)}{H+\rho(1-vH)} \ln \frac{H(1-u)(r_1+H(r_2-r_1v))}{1-vH}, \quad \bar{x}_2 = \frac{\bar{x}_1(1-u)H}{1-vH}, \\ \bar{y}_1 &= W \cdot \bar{y}_2, \quad \bar{y}_2 = \frac{W+c-1}{W^2} \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

где $1-u = 1 - \frac{\alpha \cdot \bar{y}_2}{x^* + \bar{x}_1}$, $W = w \frac{\bar{x}_1}{x^* + \bar{x}_1}$, $H = 1 - h_1$.

Динамические режимы системы (5) и их изменения, вызванные увеличением интенсивности изъятия жертвы, при различном начальном условии представлены на рисунке 5. Дополнительно рисунок 5 позволяет получить представление о характерном виде областей устойчивости полутривиального и нетривиального решений модели (5) и их изменении с ростом значений параметра h_1 .

Как видно, области устойчивости равновесий (6) и (7) формируются линиями бифуркаций, переход через которые ведет к образованию двухгодичных колебаний или же возникновению квазипериодических колебаний (рис. 5, верхний ряд). При этом частичное изъятие жертвы из сообщества приводит к расширению области устойчивости стационарных состояний относительно репродуктивного потенциала жертвы (рис. 5). Изъятие некоторой части популяции жертвы практически не сказывается на динамике хищника, изменения преимущественно касаются областей мультистабильности (рис. 5, нижний ряд), в которых динамика сообщества зависит от начальных численностей. В частности, наблюдается сужение области мультистабильности, в которой возможно сосуществование альтернативных аттракторов: устойчивой динамики и периодических колебаний, т.е. поведение сообщества становится более предсказуемым (рис. 5).

Следовательно, изъятие части жертвы регулирует динамику сообщества. С другой стороны, при высоких значениях репродуктивных потенциалах наблюдается ситуация, когда соотношение численностей видов определяет, какой части сообщества принадлежит «ведущая» роль, т.е. под чью динамику подстраивается поведение системы в целом. С ростом доли изъятия данная область сужается, и как результат расширяется область параметрического пространства, где колебания численности в популяции мышевидных грызунов инициируются хищником. Также отметим, что уменьшается область параметрического пространства, в которой возникновение трехгодичных колебаний в популяции жертвы привело бы к гибели популяции хищника.

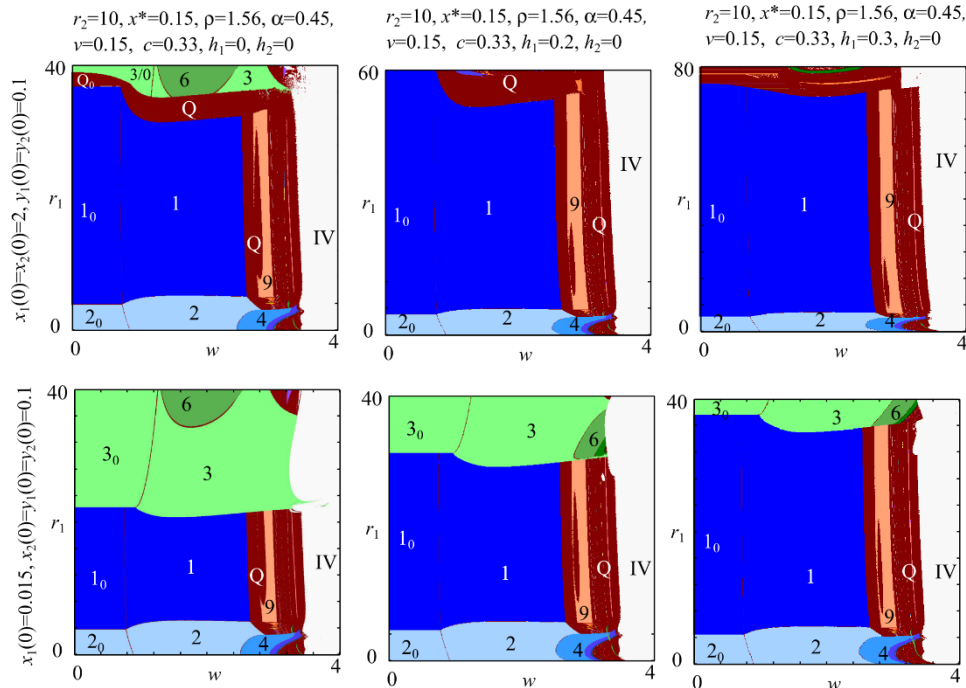


Рис. 5. Карты динамических режимов модели (5) при вариации значений коэффициента изъятия жертвы при $h_2 = 0$ для различного начального условия. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, IV – значения параметров, при которых модель (5) теряет содержательный смысл. Индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе

Следует отметить, что, чем больше жертвы изымается, тем меньше область параметрического пространства, в которой возникают двухгодичные колебания численности сообщества, инициированные мышевидными грызунами (рис. 6,б). Уменьшение области 2-цикла происходит вплоть до полного ее исчезновения, что, с одной стороны, ведет к расширению области устойчивости стационарного состояния. С другой стороны, параллельно с уменьшением области притяжения 2-цикла в области устойчивости нетривиального равновесия возникает область квазипериодических колебаний, которая с ростом интенсивности изъятия увеличивается (рис. 6), что свидетельствует о дестабилизации динамики сообщества.

В целом, можно говорить о том, что с ростом доли изъятия жертвы при достаточно низких значениях репродуктивных потенциалов обоих видов, возникают ситуации, когда жертва подстраивается под динамику хищника. Отметим, что как раз в этих областях возникают длиннопериодические колебания с запаздыванием (рис. 6,б и 6,в). Подобные колебания наблюдаются и в моделях с непрерывным временем. Однако в случае дискретных моделей разнообразие динамических режимов шире, за счет разных квазипериодических режимов, вид которых определяется порядком обхода предельной инвариантной кривой. В частности, если точки фазовой траектории последовательно заполняют фазовый портрет, представляющий собой инвариантную кривую, то

наблюдаются длиннопериодические колебания, подобные поведению траекторий в непрерывных моделях (рис. 6,г). В случае же, когда инвариантная кривая заполняется «случайным образом» траектория модели представляет собой колебания с небольшим периодом и изменяющейся на каждом шаге амплитудой, при этом изменения огибающей представляют собой длиннопериодические колебания. Как видно на рисунке 6,д, порядок обхода инвариантной кривой на разных ее участках может отличаться.

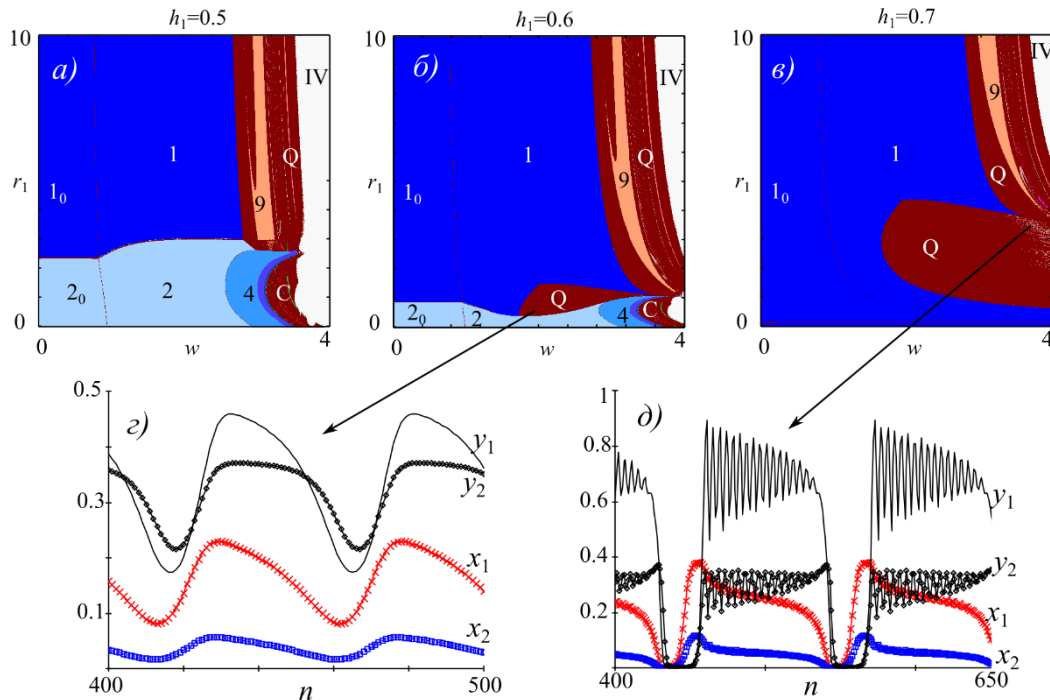


Рис. 6. Карты динамических режимов модели (5) при вариации значений коэффициента изъятия жертвы при $h_2 = 0$ при значениях параметров $r_2 = 10$, $\rho = 1.56$, $\nu = 0.15$, $\alpha = 0.45$, $c = 0.33$, $x^* = 0.15$. Начальные условия составляют $x_1(0) = 0.015$, $x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$. Карты дополнены примерами траекторий, демонстрирующих длиннопериодические колебания. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, C – хаотическая динамика, IV – значения параметров, при которых модель (5) теряет содержательный смысл. Индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе

Изъятие хищника

Полутривиальное решение системы (5) при $h_1 = 0$ совпадает с полутривиальным решением модели (3). Нетривиальная неподвижная точка системы (5) в случае изъятия хищника имеет следующие координаты:

$$\begin{aligned} \bar{x}_1(1-u) &= \frac{(1-\nu)}{1+\rho(1-\nu)} \ln \frac{(1-u)(r_1(1-\nu)+r_2)}{1-\nu}, \quad \bar{x}_2 = \frac{\bar{x}_1(1-u)}{1-\nu}, \\ \bar{y}_1 &= HW \cdot \bar{y}_2, \quad \bar{y}_2 = \frac{H^2W + Hc - 1}{H^3W^2}, \end{aligned} \quad (8)$$

где $1-u = 1 - \frac{\alpha \cdot \bar{y}_2}{x^* + \bar{x}_1}$, $W = w \frac{\bar{x}_1}{x^* + \bar{x}_1}$, $H = 1 - h_2$.

Динамические режимы системы (5) при $h_1 = 0$ и их изменения с ростом интенсивности изъятия хищника представлены на рисунке 7.

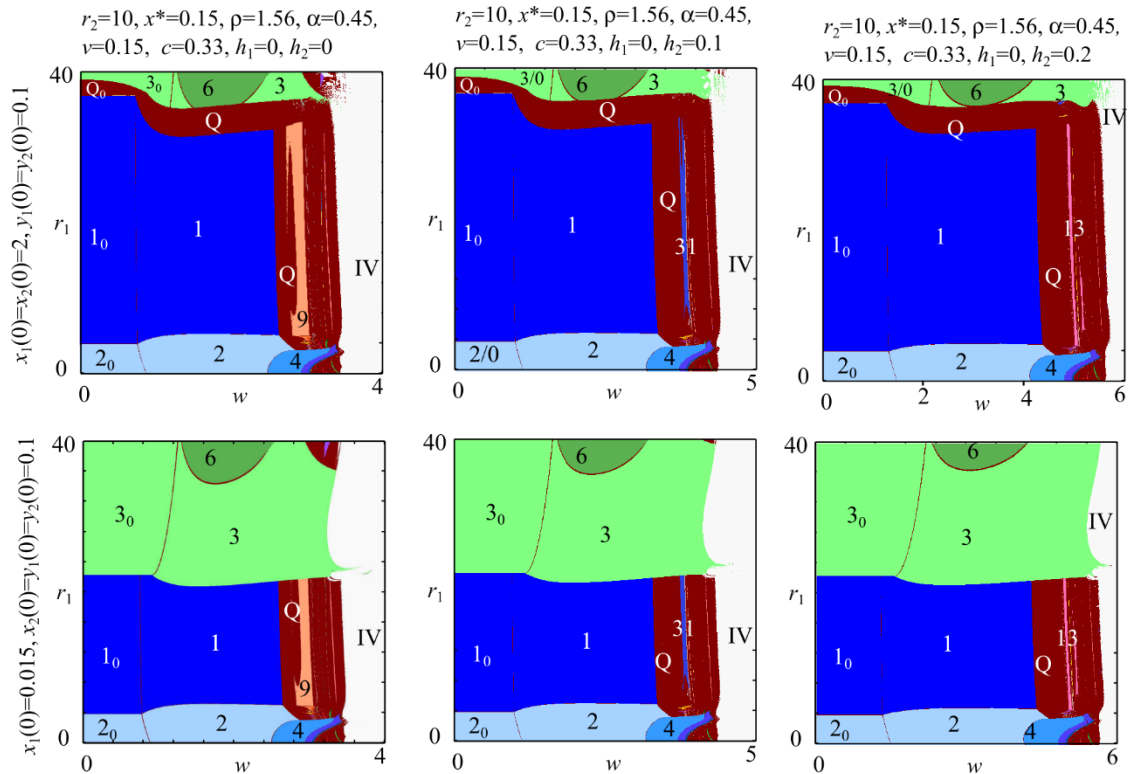


Рис. 7. Карты динамических режимов модели (5) при вариации значений коэффициента изъятия хищника при $h_1 = 0$ для различного начального условия. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, IV – значения параметров, при которых модель (5) теряет содержательный смысл. Индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе

При изъятии особей из популяции хищника (доля изъятия пропорциональна численности) наблюдается расширение области устойчивого нетривиального равновесия системы (5) с ростом параметра, характеризующего репродуктивный потенциал хищника (рис. 7), т.е. вдоль оси абсцисс. Как видно на картах, при средней скорости роста популяции жертвы изъятие части популяции хищника регулирует динамику сообщества в целом, поскольку бифуркация Неймарка – Сакера происходит позже. Следовательно, квазипериодические колебания, возникающие в результате взаимодействия хищника и жертвы, где ведущая роль принадлежит хищнику, наблюдаются только при высоких значениях репродуктивного потенциала хищника. Также изменения касаются области квазипериодической динамики: возникают окна периодичности с другими длинами циклов. Как и в предыдущем случае, в модели (5) при $h_1 = 0$ сохраняются области мультистабильности, которые с ростом доли изъятия расширяются. Как видно на рисунке 7, если сообщество демонстрирует трехгодичные колебания, то в случае изъятия система продолжает оставаться в области притяжения 3-цикла, т.е. динамика системы определяется динамикой популяции жертвы. Если динамика численности популяций в сообществе демонстрирует квазипериодические колебания, тогда изъятие хищника приведет к стабилизации динамики сообщества в целом, и опять-таки динамика сообщества будет подчиняться динамике популяции жертвы. Отметим, что с ростом значений h_2 параметрические области, где вариация текущих численностей приводит к смене вида, определяющего динамику сообщества, практически не изменяются. В то время как параметрические области, где в силу возникновений трехгодичных колебаний в популяции жертвы, гибнет популяция хищника, наоборот, расширяются.

Рассмотрим более подробно влияние изъятия на структуру срезов фазового пространства в областях мультистабильности. На рисунке 8 представлены бассейны притяжения из областей мультистабильности, где возможна гибель популяции хищника

(рис. 8, ряд А), и где соотношение текущих численностей популяций хищника и жертвы определяет ведущий вид, под динамику которого подстраивается сообщество (рис. 8, ряд Б).

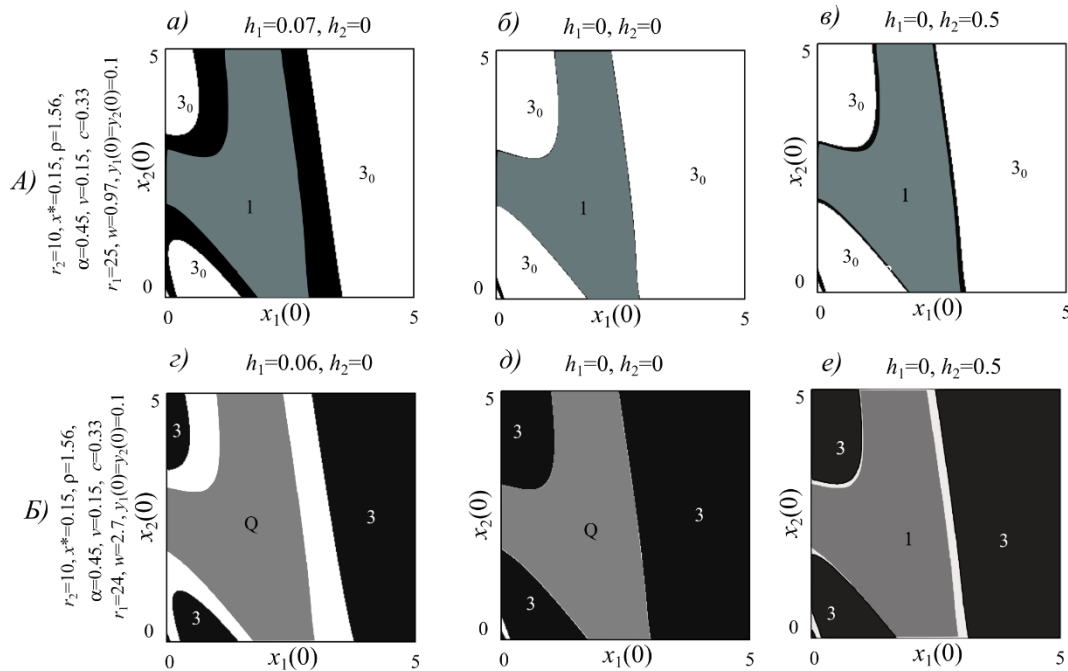


Рис. 8. Бассейны притяжения предельных динамических режимов для случаев, когда сообщество развивается свободно и когда оно подвергается изъятию. Область, разделяющая динамические режимы, соответствует 3-циклу, когда промысла нет, и стационару (квазипериодической динамике), когда он есть. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, индекс 0 соответствует гибели хищника в сообществе.

Как видно в первом случае, с ростом доли изъятия жертвы бассейн притяжения 3-цикла сужается, т.е. вероятность возникновения трехгодичных колебаний в популяции мышевидных грызунов, и, следовательно, гибели популяции хищника, уменьшается. Дальнейший рост доли изъятия мышевидных грызунов приводит к тому, что стационарное состояние захватывает все фазовое пространство. В свою очередь изъятие хищника практически не меняет бассейны притяжения, что позволяет заключить, что популяция жертвы определяет сценарий развития популяции хищника, и соответственно сообщества в целом, поскольку возникновению трехгодичных колебаний, ведущих к гибели хищника, и их стабилизация в популяции жертвы не зависят от популяции хищника и процессов взаимодействия.

При значениях популяционных параметров из области мультистабильности, где текущие значения численностей определяют ведущий вид, под динамику которого подстраивается все сообщество, видно, что изъятие жертвы ведет к стремительному расширению бассейна притяжения квазипериодической динамики, вплоть до полного захвата фазового пространства. Соответственно, изъятие жертвы, приводит к тому, что ее динамика подстраивается под динамику хищника. В свою очередь изъятие хищника стабилизирует динамику сообщества, при этом бассейн притяжения стационарного состояния незначительно расширяется. Таким образом, как в области 3-цикла, так и в области устойчивого равновесия динамика хищника, а, следовательно, и сообщества подстраивается под динамику жертвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе предложенной ранее дискретной во времени модели динамики сообщества, взаимодействующего по принципу «хищник – жертва», ориентированной на описание динамики численности сообщества «песец – мышевидные грызуны» [50–52] путем построения и исследования карт динамических режимов проведен анализ влияния межвидового взаимодействия на динамику сообщества.

Показано, что в системе возникают периодические, квазипериодические и хаотические колебания, а также выявлена зависимость режима динамики от начальных значений численности популяций сообщества. Исследованы динамические режимы предложенной модели, а также возможности смены динамического режима. Показано, что наличие межвидового взаимодействия в сообществе приводит к тому, что разнообразие возникающих динамических режимов в популяции хищника существенно расширяется. Показано, что квазипериодические колебания, возникающие при высоких значениях репродуктивного потенциала хищника, являются результатом взаимодействия хищника и жертвы, и здесь можно говорить о том, что воздействие хищника на популяцию жертвы приводит к возникновению колебаний. Необходимо подчеркнуть, что при невысоких значениях репродуктивного потенциала хищника, его динамика подстраивается под динамику жертвы, однако при более высокой рождаемости ситуация изменяется: сообщество переходит к нерегулярным колебаниям, которые инициированы хищником.

В данной модели возникает мультистабильность, когда вариация начального условия приводит к изменению сценария развития сообщества. В частности, 3-цикл и режимы, возникшие в результате его бифуркации, сосуществуют с устойчивым равновесием и режимами, возникшими в результате его потери устойчивости. Как оказалось, в зависимости от значений параметров системы и текущих значений численностей популяций в сообществе возможны различные сценарии развития сообщества. Первый состоит в том, что популяция жертвы переходит к трехгодичным колебаниям, которые из-за сильных перепадов численности приводят к гибели хищника. Вторым сценарием соответствует сосуществованию хищника и жертвы, когда соотношение их текущих численностей определяет «ведущий» вид, т.е. вид под чью динамику подстраивается поведение сообщества в целом. В третьем случае, также наблюдается сосуществование видов, однако динамика сообщества всегда подстраивается под динамику жертвы, при этом в популяции жертвы возможна смена динамического режима, которая приводит к таким же изменениям в динамике численности хищника.

В ходе исследования антропогенного воздействия на динамику сообщества была предложена модификация дискретной во времени модели, ориентированной на описание динамики численности сообщества «песец – мышевидные грызуны», которая позволяет учитывать антропогенное воздействие, реализуемое как изъятие части популяции хищника или жертвы.

Показано, что изъятие из сообщества особей жертвы (пропорциональное ее численности) приводит к расширению области устойчивости стационарного состояния, соответствующего устойчивому сосуществованию видов, относительно репродуктивных способностей мышевидных грызунов. Интересно, что в целом изъятие части популяции жертвы практически не сказывается на динамике хищника, изменения преимущественно касаются областей мультистабильности, в которых динамика сообщества зависит от начальных значений численностей. В частности, наблюдается сужение области мультистабильности, в которой возможен переход от устойчивой динамики к периодическим колебаниям и наоборот, т.е. поведение сообщества становится более предсказуемым. И как результат, изъятие части жертвы регулирует динамику сообщества. Показано, что динамика популяции жертвы чувствительна к ее изъятию. Даже малое изъятие гасит колебания ее численности: в областях

мультистабильности устойчивое равновесие захватывает все фазовое пространство. Показано, что в большинстве случаев изъятие стабилизирует динамику сообщества. Однако возможны ситуации, когда высокий уровень изъятия жертвы раскачивает колебания в устойчивом сообществе.

В случае, изъятия хищника, наблюдается расширение области устойчивости равновесия вдоль параметра, характеризующего репродуктивный потенциал хищника. Соответственно, хищник определяет динамику жертвы только при высоких значениях его репродуктивного потенциала. Следовательно, при средней скорости роста популяции жертвы изъятие части популяции хищника регулирует динамику сообщества в целом. При этом сохраняются области мультистабильности, которые с ростом доли изъятия расширяются. Смена динамического режима в сообществе возможна в результате смены динамического режима в популяции жертвы, которая инициирует колебания такого же характера в популяции хищника.

Следует отметить, что проведенный анализ влияния избирательного изъятия на динамику сообщества, подтверждает наши положения о ведущем виде, под динамику которого подстраивается все сообщество. В частности, изъятие жертвы погашает флуктуации численности в ее популяции, и чем больше уровень изъятия, тем шире область устойчивости равновесного состояния системы вдоль параметра, характеризующего репродуктивный потенциал мышевидных грызунов. При этом возникновение колебаний в сообществе зависит от значений репродуктивного потенциала хищника, и переход от устойчивой динамики сообщества к квазипериодической обусловлен влиянием и воздействием хищника с высокой рождаемостью на популяцию мышевидных грызунов. В свою очередь, это же подтверждает смещение линии бифуркации Неймарка – Сакера вдоль оси параметра w с ростом интенсивности изъятия хищника. Действительно, изъятие хищника уменьшает численность его популяции, и, следовательно, уменьшается пресс влияния хищника на жертву. Как результат, динамика сообщества с хищником, имеющим высокий репродуктивный потенциал, стабилизируется изъятием, подстраиваясь под динамику популяции мышевидных грызунов.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 18-51-45004 ИНД_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lotka A.J. *Analytical theory of biological populations*. Springer Science & Business Media, 1998. 220 p.
2. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: Наука, 2004. 288 с.
3. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И. От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций. *Журнал общей биологии*. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.
4. Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Ent. Soc. Can.* 1965. V. 45. P. 1–60.
5. Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates. Inc., 2001.
6. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
7. Sabo J.L. Stochasticity, predator–prey dynamics, and trigger harvest of nonnative predators. *Ecology*. 2005. V. 86. № 9. P. 2329–2343.

8. Пахт Е.В., Абакумов А.И. Неопределенность при моделировании экосистемы озера. *Математическая биология и биоинформатика*. 2011. Т. 6. №. 1. С. 102–114. doi: [10.17537/2011.6.102](https://doi.org/10.17537/2011.6.102).
9. Башкирцева И.А., Бояршинова П.В., Рязанова Т.В., Ряшко Л.Б. Анализ индуцированного шумом разрушения режимов сосуществования в популяционной системе «хищник – жертва». *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т. 8. № 4. С. 647–660.
10. Абрамова Е.П., Рязанова Т.В. Динамические режимы стохастической модели «хищник–жертва» с учетом конкуренции и насыщения. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11. № 3. С. 515–531.
11. Апонин Ю.М., Апонина Е.А. Математическая модель сообщества хищник–жертва с нижним порогом численности жертвы. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2009. Т. 1. № 1. С. 51–56.
12. Xu C., Wu Y., Lu L. Permanence and global attractivity in a discrete Lotka-Volterra predator-prey model with delays. *Advances in Difference Equations*. 2014. V. 1. P. 1–5.
13. 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).
14. Saito Y., Takeuchi Y. A time-delay model for prey-predator growth with stage structure. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*. 2003. V. 11. № 3. P. 293–302.
15. 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. № 2. P. 188–200.
16. Sun X.K., Huo H.F., Xiang H. Bifurcation and stability analysis in predator–prey model with a stage-structure for predator. *Nonlinear Dynamics*. 2009. V. 58. № 3. P. 497–513.
17. Xu R. Global dynamics of a predator–prey model with time delay and stage structure for the prey. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011. V. 12. № 4. P. 2151–2162.
18. 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. № 18. P. 9271–9290.
19. Kundu S., Maitra S. Dynamics of a delayed predator-prey system with stage structure and cooperation for preys. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2018. V. 114. P. 453–460.
20. 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. № 4. P. 253–266.
21. Khajanchi S., Banerjee S. Role of constant prey refuge on stage structure predator-prey model with ratio dependent functional response. *Applied Mathematics and Computation*. 2017. V. 314. P. 193–198.
22. 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. № 3. P. 345–366.
23. Абакумов А.И., Ильин О.И., Иванко Н.С. Игровые задачи сбора урожая в биологическом сообществе. *Математическая теория игр и её приложения*. 2011. Т. 3. № 2. С. 3–17.
24. Абакумов А.И., Израильский Ю.Г. Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 2. С. 191–204. doi: [10.17537/2016.11.191](https://doi.org/10.17537/2016.11.191).

25. Walters P., Christensen V., Fulton B., Smith A.D., Hilborn R. Predictions from simple predator-prey theory about impacts of harvesting forage fishes. *Ecological modelling*. 2016. V. 337. P. 272–280.
26. Abakumov A.I., Il'in O.I., Ivanko N.S. Game problems of harvesting in a biological community. *Automation and Remote Control*. 2016. Т. 77. № 4. С. 697–707.
27. Liu C., Zhang Q., Duan X. Dynamical behavior in a harvested differential-algebraic prey–predator model with discrete time delay and stage structure. *Journal of the Franklin Institute*. 2009. V. 346. № 10. P. 1038–1059.
28. Liu C., Zhang Q., Zhang X., Duan X. Dynamical behavior in a stage-structured differential-algebraic prey–predator model with discrete time delay and harvesting. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2009. V. 231. № 2. P. 612–625.
29. Колли Г. *Анализ популяций позвоночных*. М.: Мир, 1979. 362 с.
30. Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле. *Математическая биология и биоинформатика*. 2017. Т. 12. № 2. P. 327–342. doi: [10.17537/2017.12.327](https://doi.org/10.17537/2017.12.327).
31. Neverova G.P., Abakumov A.I., Yarovenko I.P., Frisman E.Ya. Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure. *Nonlinear Dynamics*. 2018. V. 94. P. 827–844. doi: [10.1007/s11071-018-4396-6](https://doi.org/10.1007/s11071-018-4396-6).
32. Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой. *Математическая биология и биоинформатика*. 2018. Т. 13. № 1. С. 270–289. doi: [10.17537/2018.13.270](https://doi.org/10.17537/2018.13.270).
33. Agiza H.N., Elabbasy E.M., El-Metwally H., Elsadany A.A. Chaotic dynamics of a discrete prey–predator model with Holling type II. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2009. V. 10. № 1. P. 116–129.
34. Hu Z., Teng Z., Zhang L. Stability and bifurcation analysis of a discrete predator–prey model with nonmonotonic functional response. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011. V. 12. № 4. P. 2356–2377.
35. Zhao J., Yan Y. Stability and bifurcation analysis of a discrete predator–prey system with modified Holling–Tanner functional response. *Advances in Difference Equations*. 2018. Article No. 402. doi: [10.1186/s13662-018-1819-0](https://doi.org/10.1186/s13662-018-1819-0).
36. Mistro D.P., Rodrigues L.A.D., Petrovskii S. Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space- and time-discrete predator–prey system with the strong Allee effect. *Ecological Complexity*. 2012. V. 9. P. 16–32.
37. Huang T., Zhang H. Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator–prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2016. V. 91. P. 92–107.
38. Huang T., Zhang H., Yang H., Wang N., Zhang F. Complex patterns in a space-and time-discrete predator-prey model with Beddington-DeAngelis functional response. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2017. V. 43. P. 182–199.
39. Zhong J., Yu Z. Qualitative properties and bifurcations of Mistro–Rodrigues–Petrovskii model. *Nonlinear Dynamics*. 2018. V. 91. № 4. P. 2063–2075.
40. Reimer J.R., Brown H., Beltaos-Kerr E., de Vries G. Evidence of intraspecific prey switching: stage-structured predation of polar bears on ringed seals. *Oecologia*. 2018. V. 189. № 1. P. 133–148. doi: [10.1007/s00442-018-4297-x](https://doi.org/10.1007/s00442-018-4297-x).
41. Wikan A., Kristensen Ø. Prey-Predator Interactions in Two and Three Species Population Models. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2019. V. 2019. P. 1–14. doi: [10.1155/2019/9543139](https://doi.org/10.1155/2019/9543139).
42. Wilmers C.C., Post E., Hastings A. The anatomy of predator-prey dynamics in a changing climate. *Journal of Animal Ecology*. 2007. V. 76. № 6. P. 1037–1044.

43. Kon R. Multiple attractors in host-parasitoid interactions: Coexistence and extinction. *Mathematical Biosciences*. 2006. V. 201. № 1–2. P. 172–183.
44. Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Бистабильность и бифуркации в модифицированной модели Николсона – Бейли при учете возрастной структуры жертвы. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 1. P. 257–278. doi: [10.17537/2019.14.257](https://doi.org/10.17537/2019.14.257).
45. Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant-herbivore model. *Journal of Biological Dynamics*. 2008. V. 2. № 2. P. 89–101.
46. 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. № 3. P. 255–274.
47. Wikan A. An analysis of discrete stage-structured prey and prey-predator population models. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2017. V. 2017. doi: [10.1155/2017/9475854](https://doi.org/10.1155/2017/9475854).
48. Basson M., Fogarty M.J. Harvesting in discrete-time predator-prey systems. *Mathematical biosciences*. 1997. V. 141. № 1. 41–74.
49. Chen B., Chen J. Complex dynamic behaviors of a discrete predator-prey model with stage structure and harvesting. *International Journal of Biomathematics*. 2017. V. 10. № 1. P. 1750013. doi: [10.1142/S1793524517500139](https://doi.org/10.1142/S1793524517500139).
50. Жданова О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики сообщества хищник – жертва с учетом возрастной структуры взаимодействующих видов. *Информатика и системы управления*. 2018. № 4(58). P. 34–45.
51. 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. P. 77–93. doi: [10.17537/2019.14.77](https://doi.org/10.17537/2019.14.77).
52. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Vapan Ghosh, Frisman E.Ya. Dynamics of a discrete-time stage-structured predator-prey system with Holling type II response function. *Nonlinear dynamics*. 2019. V. 98. № 1. P. 427–446. doi: [10.1007/s11071-019-05202-3](https://doi.org/10.1007/s11071-019-05202-3).
53. Angerbjorn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*. 1999. V. 68. № 1. P. 34–49.
54. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 196 с.
55. Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *J. Zool*. 1996. V. 240. P. 457–474.

Рукопись поступила в редакцию 03.03.2020, переработанный вариант поступил 03.05.2020.
Дата опубликования 05.06.2020.

Dynamics of Predator-Prey Community with Age Structures and Its Changing Due To Harvesting

Neverova G.P.¹, Zhdanova O.L.¹, Frisman E.Ya.²

¹*Institute of Automation and Control Processes Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

²*Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Birobidzhan, Russia*

Abstract. The paper studies dynamic modes of discrete-time model of structured predator-prey community like “arctic fox – rodent” and changing its dynamic modes due to interspecific interaction. We paid special attention to the analysis of situations in which changes in the dynamic modes are possible. In particular, 3-cycle

emerging in prey population can result in predator extinction. Moreover, this solution corresponding to an incomplete community simultaneously coexists with the solution describing dynamics of complete community, which can be both stable and unstable. The anthropogenic impact on the community dynamics is studied, that is realized as harvest of some part of predator or prey population. It is shown that prey harvesting leads to expansion of parameter space domain with non-trivial stable numbers of community populations. In this case, the prey harvest has little effect on the predator dynamics; changes are mainly associated with multistability areas. In particular, the multistability domain narrows, in which changing initial conditions leads to different dynamic regimes, such as the transition to a stable state or periodic oscillations. As a result, community dynamics becomes more predictable. It is shown that the dynamics of prey population is sensitive to its harvesting. Even a small harvest rate results in disappearance of population size fluctuations: the stable state captures the entire phase space in multistability areas. In the case of the predator population harvest, stability domain of the nontrivial fixed point expands along the parameter of the predator birth rate. Accordingly, a case where predator determines the prey population dynamics is possible only at high values of predator reproductive potential. It is shown that in the case of predator harvest, a change in the community dynamic mode is possible because of a shifting dynamic regime in the prey population initiating the same nature fluctuations in the predator population. The dynamic regimes emerging in the community models with and without harvesting were compared.

Key words: *discrete-time mathematical model, community, predator-prey, stability, dynamic modes, age structure, harvest.*