

Сибирское отделение РАН  
Учреждение Российской академии наук  
Государственная публичная научно-техническая библиотека

**Серия «Экология»**  
Издается с 1989 г.  
**Выпуск 95**

**Л. В. Недорезов**  
**Ю. В. Утюпин**

**НЕПРЕРЫВНО-ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ  
ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ**

Аналитический обзор

Новосибирск, 2011

ББК 28.081

**Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В.** Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций = Continuous-discrete models of population dynamics : анализ. обзор / Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2011. – 234 с. – (Сер. Экология. Вып. 95).

ISBN 978-5-94560-188-8

В обзоре проанализированы все наиболее важные непрерывно-дискретные математические модели динамики экологических систем с 1937 г., среди которых наибольшее развитие получили модели, построенные на основе систем обыкновенных дифференциальных и рекуррентных уравнений. Рассматриваются основные модели динамики изолированной популяции (с непрерывным и дискретным временем), а также дается критический анализ вероятности применения этих моделей для описания динамики численностей биологических популяций в сравнении с теми возможностями, которые появляются при использовании непрерывно-дискретных моделей.

Указываются возможные пути дальнейшего развития данного научного направления и ряд нерешенных научных проблем, связанных, в частности, с анализом модели динамики изолированной популяции с генетической структурой, динамики системы «ресурс-потребитель» и др.

Обзор предназначен для специалистов в области экологического моделирования, анализа, прогнозирования и оптимального управления популяционной динамикой.

The review analyzes all the most important continuous-discrete mathematical models of the ecological systems dynamics since 1937, among which the most developed ones are based on systems of ordinary differential and re-recurrent equations. The basic models of the dynamics of an isolated population (with continuous and discrete time) are considered, and a critical analysis of the probabilities of these models application to describe the dynamics of biological populations densities in comparison with the possibilities that emerge when using the non-continuously-discrete models are provided.

Possible ways for further development of this scientific field and a number of unsolved scientific issues, in particular, the analysis of the model of the dynamics of an isolated population with genetic structure, system dynamics «resource-consumers» and others are outlined.

The review is for professionals in the field of ecological modeling, analysis, forecasting and optimal control of population dynamics.

Ответственный редактор д-р физ.-мат. наук А. М. Блохин

Обзор подготовлен к печати д-ром пед. наук О. Л. Лаврик  
канд. пед. наук Т. А. Каложной  
канд. пед. наук Л. Б. Шевченко  
О. Н. Альшевской

ISBN 978-5-94560-188-8 © Учреждение Российской академии наук  
Государственная публичная научно-техническая  
библиотека Сибирского отделения РАН  
(ГПНТБ СО РАН), 2011

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Современную экологию можно вполне уподобить Гималаям. Вот Джомолунгма, целиком состоящая из биологических данных, экологических теорий, статей, монографий.... Вершина Джомолунгмы уходит куда-то за облака – и никто из биологов не знает всей информации, накопленной даже для одного какого-либо вида. Это справедливо и в том случае, если кто-то из биологов всю жизнь изучал только данный вид и никакой другой. Конечно, случаются и вырожденные ситуации, когда лишь один человек занимается определенным видом – и ни до, ни после им, этим самым видом, никто не занимался и заниматься не будет. Вот только тогда вся собранная информация станет известна исследователю... Но, повторим еще раз, – это вырожденная ситуация. Если же вид представляет интерес, например с хозяйственной точки зрения, то информация по данному виду накапливается непрерывно. Джомолунгма экологических данных растет из года в год, из месяца в месяц...

Случаются и камнепады. Казалось бы, собрана некая новая информация. Нужно лишь ее обработать, написать научную работу или отчет... Но уходит человек из науки – и нередко все, что собрано им за многие годы работы (во многих случаях и потом, и кровью, и здоровьем приходится расплачиваться за эти данные) просто пропадает. Никто, кроме него самого, не может разобраться в записях или просто понять: «а что это там за числа такие?» в полевом дневнике. Остается только одно – сожалеть по данному поводу.

Но главное, конечно же, не в сожалении, а в том, что очень многие из этих данных никогда не анализировались ни математиками-модельерами, ни статистиками, ни даже самими биологами. Если, конечно, не учитывать расчет средних и выборочных дисперсий в купе с рисованием графиков вершиной этого самого анализа.

Вот Канченджанга публикаций по статистике методов и приемов анализа данных. И у нее, как у Джомолунгмы, сияющая вершина прячется там, за облаками. Присмотришься повнимательней к Канченджанге и сразу же начинаешь сомневаться сам в себе – вроде бы одна у нее вершина, а может быть, и несколько разных. База, основание-то точно одно, а вершины разные: биостатистика, экономическая статистика, медицинская статистика... Возникает подозрение – может, среднее в медицине считается

по другой формуле, чем в биологии и экономике? И это подозрение только усиливается, когда от профессионалов-статистиков слышишь, что статистика – это вообще не математика, а отдельная наука, и она должна быть понятна народу без формул... В такой ситуации остается только верить, что это мнение не общепринятое.

Из года в год все выше и выше растет лукавая Канченджанга. Методы все сложнее, все изощренней... Так и должно быть. Вот только одно удручает – Канченджанга растет сама по себе, практически без всякой связи с соседними вершинами. Самый простой пример – широко известна климатическая теория динамики численности насекомых. Суть этой теории (в неакадемической форме) может быть выражена следующим образом: все особенности динамики численности популяций объясняются исключительно воздействием климатических погодных факторов. Казалось бы, чего проще – взять какой-либо вид, данные с ближайших метеостанций, – и подвести *доказательную статистическую* базу под данную экологическую теорию.

Видимо, авторам в жизни не повезло – не знаем мы такой работы. Ни одной не знаем. И, соответственно, продолжаем считать, что климатическая теория до сих пор не имеет ни математической, ни статистической базы. В ее основе – только наблюдения и связанные с ними рассуждения о динамике популяций.

Наконец, третья вершина – Дхаулагари. Она сложена из работ математиков-модельеров, моделей динамики численности популяций и экосистем, результатов анализа этих моделей и интерпретаций... Пока она поменьше двух предыдущих – и моложе, да и число исследователей поменьше. Но все равно быстро растет Дхаулагари, только число проблем все не уменьшается. Редкая модель сопоставляется с экспериментальными данными. Очень часто (и даже слишком часто) сопоставление теории и эксперимента ограничивается замечанием – в эксперименте присутствуют некоторые колебания, и в модели реализуется то же самое!

А на самом деле, там то же самое, или же модель не имеет равным счетом никакого отношения к рассматриваемой системе и к полученным данным – именно этого многие стараются попросту избегать. По мере сил и возможностей. И тому есть весьма веская причина – модели, используемые в настоящее время в экологии, крайне несовершенны. Используемый математический аппарат – системы обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ), системы ОДУ с запаздывающим аргументом, системы рекуррентных уравнений и т. д., – пришел в экологию из механики. Этот аппарат предназначался для решения совсем других задач, и на первых порах казалось, что для задач экологии он тоже вполне подойдет.

Однако не подошел. И сейчас в математической экологии возникла весьма странная ситуация – стало понятно, что старый математический аппарат практически непригоден (но им по инерции продолжают пользоваться), а нового, столь же хорошо разработанного, просто нет. Поэтому

математики-модельеры и не торопятся сопоставлять теорию с экспериментом – просто нет никакой надежды на получение хорошего результата. Надежда на получение смешного результата есть (см., например, известную работу Гоматама о кровожадных зайцах, потребляющих в пищу рысей), но каждый ли математик хочет иметь подобные результаты?

Именно поэтому многие математики продолжают строить и исследовать все новые и новые модели, что, конечно, вызывает у биологов ехидную усмешку (нередко граничащую с полным неприятием экологического моделирования): математики придумали математическую игрушку для самих себя и только! Да, пока это так. Но без этого, без поиска нового математического аппарата продвижение вперед представляется попросту нереальным. И настоящий обзор посвящен в основном именно этим вопросам.

В общем же случае, в этом авторы глубоко убеждены, никакого успеха в развитии экологии и в решении отдельных экологических задач не будет, если не удастся объединить все три базовых элемента – экологические теории (или, как минимум, экологический взгляд на объект исследований), соответствующую статистику и экологическое моделирование.

*Л. В. Недорезов  
Ю. В. Утюпин  
Новосибирск, 2009*

## ВВЕДЕНИЕ

В современной математической экологии можно условно выделить две большие группы моделей, используемых для описания динамики численностей популяций и экосистем. Если рождаемость в популяции носит непрерывный характер и поколения перекрываются, то для описания динамики такой популяции обычно используют уравнения (системы уравнений) с непрерывным временем: обыкновенные дифференциальные уравнения (ОДУ), ОДУ с запаздывающим аргументом, интегро-дифференциальные уравнения и т. д. [2, 7, 40, 135, 136, 154 и др.]. Если же рождаемость носит дискретный характер (как, например, у насекомых с однолетней генерацией) и поколения не перекрываются, то используют рекуррентные уравнения (модели с дискретным временем). В том случае, когда поколения перекрываются, но рождаемость носит дискретный характер, также используют рекуррентные уравнения и системы уравнений (например, известная модель Лесли динамики популяции с возрастной структурой или ее модификации, в частности модели Лесли-Лefковича [41, 82, 84, 290–292, 372]).

Однако в каждом конкретном случае при выборе типа модели возникают естественные вопросы: какой именно тип модели следует предпочесть и почему? какой тип более адекватен рассматриваемому объекту? всегда ли при моделировании динамики численности насекомых или рыб следует отдавать предпочтение системам рекуррентных уравнений? какой тип моделей «более правильный»?

В свое время решение данных вопросов породило целую научную дискуссию [см., например, 154]. И эти вопросы не являются праздными: модели *существенно отличаются* по своим динамическим режимам (даже в том случае, когда в них закладываются примерно одни и те же базовые биологические предпосылки). Достаточно указать на различия между двумя *логистическими моделями*: если в модели с непрерывным временем (*модель Ферхюльста*; [375]) наблюдаются только режимы с монотонной стабилизацией численности популяции на единственном устойчивом уровне, то в *дискретной логистической модели* [319, 332] при определенных значениях параметров, кроме указанных режимов монотонной стабилизации, могут реализовываться циклические и хаотические режимы. При этом полагается, что данные модели построены на одних и тех же биологических предпосылках.

Более того, *считается общепринятым*, что дискретная логистическая модель является всего лишь дискретным аналогом модели Ферхюльста. Естественно возникает вопрос – что же это за аналог такой, у которого набор динамических режимов качественно отличается от набора режимов модели Ферхюльста? В конце концов, «откуда есть пошла» эта легенда о дискретной логистической модели?

В литературе, в том числе учебниках, можно встретить следующую цепочку вычислений, показывающих, как именно дискретная логистическая модель «выводится» из модели Ферхюльста [см., например, 154]. Заметим, что указанные авторы считают дискретным аналогом модели Ферхюльста и модель Морана-Риккера, как и Одум [117, 118]. Можно также указать работы [см., например, 175], в которых дискретная логистическая модель называется моделью Ферхюльста (без каких-либо объяснений, почему именно). Итак, пусть  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ . Модель Ферхюльста имеет вид [375]:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta x), \quad (1)$$

где коэффициент  $\alpha$  – мальтузианский параметр, время<sup>-1</sup> (разность интенсивностей рождаемости и смертности особей в популяции; именно интенсивность процесса изменения численности популяции; может принимать отрицательные значения, если смертность особей в популяции превосходит рождаемость); коэффициент  $\beta$  отражает влияние внутрипопуляционных саморегуляторных механизмов на популяционную динамику,  $\beta \geq 0$ . Начальное значение численности предполагается, разумеется, неотрицательным,  $x(0) \geq 0$ .

В рамках модели (1) также допускается, что миграционные процессы отсутствуют и если  $x(0) = 0$ , то численность популяции остается тождественно равной нулю при всех  $t > 0$ . Если смертность в популяции превышает рождаемость ( $\alpha < 0$ ), тогда популяция асимптотически вырождается при любых начальных значениях численности:  $x(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$ .

Фиксировав некую величину интервала времени  $h > 0$  и воспользовавшись известной схемой Эйлера разложения производной [79], из (1) получаем следующее выражение:

$$\frac{x((k+1)h) - x(kh)}{h} = x(kh)(\alpha - \beta x(kh)). \quad (2)$$

Пусть  $x_k = x(kh)$ . Тогда уравнение (2) приобретает вид:

$$x_{k+1} = x_k(\alpha h + 1) - \beta h x_k^2.$$

В последнем уравнении, сделав замену переменных

$$y_k = \frac{\beta h x_k}{1 + \alpha h},$$

получаем «классический вид» дискретной логистической модели:

$$y_{k+1} = a y_k (1 - y_k), \quad (3)$$

где параметр  $a = 1 + \alpha h$ .

Формально модель (3) «выведена» из уравнения (1), и при этом модели (1) и (3) внешне похожи одна на другую. Именно поэтому считается, что дискретная логистическая модель (3) является дискретным аналогом модели Ферхюльста (1). Но возникает вполне естественный вопрос – почему для вывода модели (3) использовалась схема Эйлера, а, например, не Адамса-Бэтфорда? Если следовать данной логике вывода, то, воспользовавшись известной формулой Адамса [79, с. 703, формула (20.8-7)] и обрывая общую формулу интегрирования дифференциального уравнения на разностях все более высокого порядка, можно без труда получить *счетное число аналогов модели Ферхюльста* (1). И при этом каждый отдельный аналог будет иметь свой набор динамических режимов и свою, отличную от других аналогов структуру, пространства параметров. Это, по меньшей мере, представляется странным. Однако, несмотря на эту очевидную странность (видимо, точнее следует говорить о *некорректности вывода* дискретных моделей), некоторые исследователи [см., например, 263] «с успехом» используют данный метод для получения новых моделей.

Если воспользоваться такой схемой разложения

$$\frac{dx}{dt} \approx \frac{x_{k+1} - x_{k-1}}{2h},$$

то после несложных преобразований получим следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = 2h\alpha x_k - 2h\beta x_k^2 + x_{k-1}.$$

Эта модель, которую на тех же основаниях можно считать дискретным аналогом модели Ферхюльста (1), существенно сложнее дискретной логистической модели (3), поскольку в ней имеется запаздывание. А если еще вспомнить, что в арсенале вычислительных методов имеются схемы Рунге-Кутты и их различные модификации... Иными словами, мы считаем, что подобный вывод дискретных аналогов моделей с непрерывным временем абсолютно неприемлем ни при каких условиях. Все это – не более чем чисто математические упражнения, не имеющие никакого отношения к экологии и моделям популяционной динамики. Если мы хотим строить реальные математические модели динамики численности популяций, то



должны отгаликиваться не от того, какие именно разностные схемы мы знаем или каким математическим аппаратом владеем, а от той биологии, которая имеет место быть (однако в дальнейшем, следуя традиции, мы будем называть рекуррентное уравнение (3) дискретной логистической моделью).

И сразу возникает еще один важный вопрос – кто же первый сказал, что если поколения в популяции не перекрываются и / или измерения численности дискретны во времени, то *должны* использоваться рекуррентные уравнения? Или же, следуя работе [41, с. 91], можно считать, «... что в целом ряде задач использование дискретного времени по сравнению с непрерывным более удобно»? Однако «*более удобно*» и «*должны*» – далеко не одно и то же.

В дальнейшем мы будем исходить из предположения, что все-таки рекуррентные уравнения выбираются для описания динамики численности популяции исключительно из соображений удобства, а вовсе не из-за того, что данный математический объект более остальных подходит для решения популяционных задач. Говорить об адекватности данного математического объекта объекту моделирования (в нашем случае – популяционной динамике) вообще не приходится.

Проиллюстрируем это наше положение *об удобствах* использования рекуррентных уравнений. Рассмотрим для примера динамику численности насекомых в лесах бореальной зоны. Для многих из них измерения численности популяций производится осенью, когда никакой жизнедеятельности особей попросту нет [21, 26, 40, 136]. В результате многолетних исследований получается некая последовательность неотрицательных чисел  $x_1^*, x_2^*, \dots, x_N^*$ , где  $N$  – общее число лет, выраженных, например, в числе особей на квадратный метр. Основываясь на том, что поколения практически не перекрываются, имеется ровно одна генерация в год, замеры численности популяции также дискретны (один раз в год), исследователи описывают динамику численности с помощью следующего уравнения:

$$x_{k+1} = x_k F(x_k), \quad (4)$$

где  $x_k$  – численность (или плотность) популяции в  $k$ -й год,  $F$  – коэффициент размножения популяции (или, другими словами, относительная скорость роста). Нередко, учитывая то, что с ростом численности популяции усиливается действие внутрипопуляционных саморегуляторных механизмов, коэффициент размножения выбирают в виде монотонно убывающей функции (в частности, в модели Морана-Риккера функция  $F$  является монотонно убывающей экспонентой).

По экспериментальным данным  $\{x_k\}$ , где  $k = 1, \dots, N$  оценивают тем или иным способом значения параметров модели (4), что позволяет, в частности, строить прогнозы изменения численности популяции. Казалось бы, все хорошо, но возникает ряд весьма важных вопросов, касающихся, например, корректного использования модели (4).

1. Предположим, что в некоторый  $k$ -й год (до измерения численности осенью и получения значения  $x_k$ ) против популяции использовались ядохимикаты. В зависимости от времени проведения защитных мероприятий зависит их эффективность (соответственно, осенью можно будет получить различные значения плотности  $x_k$ ). Но как, например с помощью модели (4), найти момент времени применения защитных средств, когда эффективность используемых средств максимальна, если *никакого времени* в модели (между двумя соседними замерами численности) нет? (для рыбных популяций, соответственно, это означает, что корректно поставить задачу об оптимальном вылове, оценках квот вылова и сроках вылова в рамках моделей типа (4) *принципиально нельзя*).

2. Функция  $F$ , как было отмечено выше, монотонно убывает, однако является ли это результатом внутрипопуляционной конкуренции, соответствующей зависимости плодовитости особей от условий питания, или же зависимостью вероятности выживания за зимний период от условий питания особей в течение вегетационного периода? Реальный ответ на этот вопрос получить нельзя, поскольку действие всех указанных механизмов (да еще к тому же в интегральной форме за весь период между соседними замерами численности) сконцентрировано в одной-единственной функции  $F$ . Подобная «перегруженность» функции  $F$  практически не позволяет дать содержательную биологическую интерпретацию параметров модели. Во многих случаях интерпретация носит исключительно декларативный характер: один какой-либо параметр назначается «ответственным» за влияние погодных факторов, другой – за влияние внутрипопуляционных плотностно-зависимых механизмов, третий – за время поиска паразитом хозяина и т. д.

Указанные недостатки моделей с дискретным временем – отсутствие возможностей корректной (прежде всего, с биологической точки зрения) постановки многих важных задач, перегруженность функции  $F$  – это далеко не полный список. И этот список достаточно легко может быть продолжен. Именно поэтому мы считаем, что говорить о каких-либо специальных удобствах, которые дает использование рекуррентных уравнений, не приходится. Но это никоим образом не означает, что подобные модели не надо строить и анализировать; нельзя исключать возможности того, что более сложные модели при определенных условиях сводятся к моделям типа (4). В частности, те модели, которые рассматриваются в следующих главах, при определенных значениях параметров сводятся к известным рекуррентным уравнениям, что позволяет дать содержательную биологическую интерпретацию их параметров.

В дальнейшем мы будем исходить из того, что каждая отдельная особь в популяции может погибнуть в любой момент времени (смертность особей носит *непрерывный* характер), а появление особей новых генераций осуществляется в *дискретный* характер). Соответственно, процесс снижения численности популяции (гибель особей) будем описывать обыкновенными

дифференциальными уравнениями (в том числе с помощью модели Ферхюльста, непараметрической моделью и другими), а появление особей новых генераций – как разрыв (скачок вверх) траектории дифференциального уравнения. Поскольку в популяциях насекомых никакой жизнедеятельности нет в течение всего зимнего периода, то нет и необходимости моделировать процесс снижения численности популяции за этот период с помощью отдельного уравнения – его вполне адекватно можно описать как разрыв траектории уравнения (скачок вниз). И оба эти скачка можно представить в мультипликативной форме как произведение некоторого коэффициента (в первом случае – это коэффициент плодовитости особей, во втором – коэффициент выживаемости особей за зимний период) на численность особей, доживших до соответствующего момента времени.

Чтобы отличать эти модели от моделей с непрерывным временем и дискретных моделей, в дальнейшем будем называть их непрерывно-дискретными моделями. Видимо, впервые модели такого типа встречаются в работе В. А. Костицына [282, гл. 7]. В указанной работе рассматривается модель динамики численности насекомого, которая включает несколько фаз развития особи – гусеница, куколка, взрослая особь, яйцо, – причем динамику численности особей на каждой фазе В. А. Костицын описывает обыкновенным дифференциальным уравнением. Переход особей из одной фазы в другую (и, соответственно, появление особей новой генерации) осуществляется в фиксированные моменты времени.

Следует особо отметить, что В. А. Костицын, рассматривая модель популяции не только с перекрывающимися поколениями, но и перекрывающимися фазами развития особей, ни разу не обмолвился о том, что наиболее приемлемым аппаратом для моделирования подобных систем являются рекуррентные уравнения. Более того, последовательно интегрируя уравнения, он сводит модель к рекуррентному уравнению (для *удобства* анализа).

Обзор существующих непрерывно-дискретных моделей популяционной динамики дается в главе 1. Здесь же мы только ограничимся следующим замечанием: построение дискретных моделей по своей сути – это попытка найти решение некоторого нелинейного уравнения с непрерывным временем (не только не решая при этом самого уравнения, но даже и не имея его), а также убедить и себя и окружающих, что это решение имеет весьма простой вид (как, например, дискретная логистическая модель (3)). Учет же того факта, что особи в популяции живут не только в моменты времени, когда производятся замеры численности, но и в другие тоже, позволяет получить новые модели с дискретным временем или дать обоснование уже существующим дискретным моделям. Это приводит например, к необходимости, полного пересмотра имеющихся моделей системы «хищник-жертва» и построения новых, которые, конечно же, базируются на известных принципах, но при этом качественно отличаются от всех существующих.

Биологи, с которыми на протяжении многих лет приходилось работать авторам, нередко посмеивались (за что им отдельное спасибо – это заставляло думать): как так получается у математиков-модельеров, что системы «хищник-жертва» и «паразит-хозяин» описываются одними и теми же уравнениями? Ведь эти системы *качественно* отличаются друг от друга!

Действительно, во многих работах [см., например, 16] пишут «система “хищник-жертва”», а рядом, в скобочках, поясняют – «паразит-хозяин». Дело здесь вовсе не в степени абстракции математических моделей. Дело в их качестве. Заметим, что в рамках непрерывно-дискретных моделей эти системы не только можно различить – наоборот, достаточно трудно построить модель системы, которую одновременно можно было бы считать и той и другой.

# Глава 1. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

## 1.1. Некоторые модели с непрерывным временем

В данном разделе мы кратко рассмотрим лишь некоторые простейшие модели с непрерывным временем динамики численности изолированной популяции, которые в той или иной мере будем использовать в дальнейшем. Нет необходимости детально рассматривать эти модели, поскольку к настоящему моменту опубликовано огромное количество монографий, учебников и обзоров, в которых все эти модели подробно изучены [см., например, 3, 7, 16, 25, 40, 41, 117, 118, 135, 136, 154, 155, 157, 158, 161, 164, 178, 282].

Первой работой, давшей толчок к развитию популяционных исследований (прежде всего, теоретических), стала знаменитая книга Томаса Мальтуса «Опыт закона о народонаселении», опубликованная в 1797 г. В современной трактовке модель Мальтуса выглядит следующим образом [305]:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x, \quad x(0) = x_0 \geq 0 \quad (1.1)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,  $x_0$  – начальное значение численности популяции. Параметр  $\varepsilon$  равен разности между интенсивностями рождаемости и смертности особей в популяции.

По мнению Т. Мальтуса (что в работе подкреплялось анализом демографической информации), этот параметр  $\varepsilon$  является постоянной и положительной величиной.

Необходимо указать, что в основе модели (1.1) лежит огромное число различных предположений и, в частности, предположение об отсутствии дифференциации особей по половым, возрастным, фазовым или каким-либо другим признакам (точнее, о том, что все эти характеристики оказывают несущественное влияние на популяционную динамику и ими можно пренебречь). Постулируется также отсутствие как внутренних (внутрипопуляционной конкуренции за различные ресурсы), так и внешних регуляторов численности (паразитизма, хищничества, климатических факторов).

Понятно, что подобные предположения, лежащие в основе модели Мальтуса (1.1), выполняются далеко не всегда, но, с другой стороны, в литературе можно встретить огромное число примеров, когда модель (1.1) дает удовлетворительное описание популяционной динамики [27–30, 117, 118, 157, 158, 161, 160, 282, 251 и др.]. Нередко в качестве примера упоминается динамика простейших на начальном этапе, когда численность популяции достаточно мала и процессы самолимитирования в системе практически отсутствуют.

В соответствии с моделью (1.1) численность популяции изменяется во времени по экспоненциальному закону:  $x(t) = x_0 \exp(\varepsilon t)$ . Если мальтузианский параметр  $\varepsilon$  меньше нуля, то численность популяции асимптотически стремится к нулю; если  $\varepsilon = 0$  (смертность особей в популяции уравновешивается рождаемостью), то численность популяции остается неизменной ( $x(t) \equiv x_0$ ). При  $\varepsilon > 0$  численность популяции неограниченно возрастает. Варианты поведения траекторий модели представлены на рис. 1.1.

В 1825 г. Б. Гомпертц [258] предложил модель, в которой численность популяции ограничена некоторой постоянной величиной

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(\ln K - \ln x), x(0) = x_0 \geq 0. \quad (1.2)$$

В модели (1.2) предполагается, что  $K$  – предельно допустимая величина для численности популяции. При положительном начальном значении численности популяции асимптотически численность стабилизируется на уровне  $K$ . У модели (1.2) имеется весьма серьезный недостаток: при уменьшении численности популяции относительная скорость роста неограниченно возрастает, что равносильно неограниченному росту плодовитости особей.

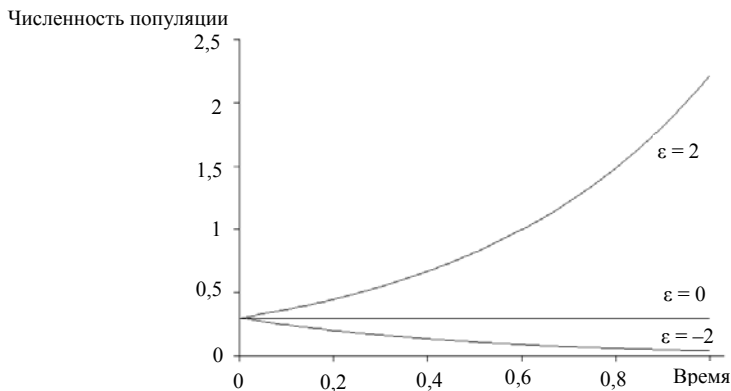


Рис. 1.1. Поведение траекторий в модели Т. Мальтуса (1.1)

Кроме этого, при  $x < 1$  в популяции не только не действуют саморегуляторные механизмы, но появляются какие-то новые механизмы, способствующие росту относительной скорости. Видимо, следует ввести дополнительное ограничение на переменную модели и считать, что в области  $x < 1$  модель (1.2) не работает. Известно, что модель Гомпертца применялась к описанию динамик популяций бактерий [289] и животных [225, 329].

Интегрируя уравнение (1.2) (при положительных начальных значениях численности), получаем следующее решение:

$$x(t) = K \left( \frac{K}{x_0} \right)^{-e^{-\alpha t}} .$$

На рис. 1.2 представлено поведение решений модели Гомпертца (1.2) для различных начальных значений численности:  $K = 10$  и  $\alpha = 2$ . Как видно из этого рисунка, решения модели асимптотически стремятся к пределу  $K = 10$ .

В 1838 г. П. Ферхюльстом [375] была предложена другая модель динамики численности популяции, в которой параметр  $K$  – предельно допустимая численность популяции – не включался в модель априори, а естественным образом возникал как результат действия внутривидовых механизмов:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x - \beta x^2, \quad x(0) = x_0 \geq 0 . \quad (1.3)$$

Численность популяции

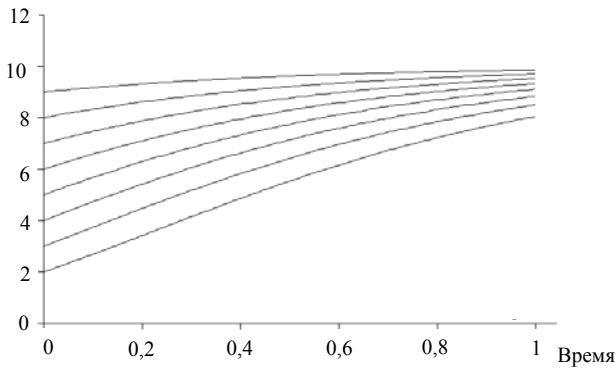


Рис. 1.2. Поведение решений модели Гомпертца (1.2) для различных начальных значений численности,  $K = 10$  и  $\alpha = 2$

Коэффициент  $\beta$  отражает интенсивность воздействия саморегуляторных механизмов на скорость изменения численности популяции,  $\varepsilon$  – мальтузианский параметр,  $\varepsilon, \beta = const, \beta > 0$ . Решение задачи Коши для уравнения (1.3) дает следующую функцию, получившую название «логистической кривой»:

$$x(t) = \frac{\varepsilon x_0}{\beta x_0 + (\varepsilon - \beta x_0) \exp(-\varepsilon t)}, \quad (1.4)$$

где  $x_0$  – начальное значение численности популяции.

У функции (1.4) возникает «S-образность» (имеется точка перегиба функции) при достаточно малых начальных значениях величины  $x_0$ :  $x_0 \leq \varepsilon / (2\beta)$  (рис. 1.3). При других значениях величины  $x_0$  S-образности у решения (1.4) нет.

В данной модели существует всего два различных динамических режима. Популяция либо вырождается асимптотически при любых начальных значениях численности, если мальтузианский параметр меньше нуля, ( $\varepsilon < 0$ ), либо численность стабилизируется к ненулевому уровню  $\varepsilon / \beta$  при положительных начальных значениях численности, если  $\varepsilon > 0$  (как показано на рис. 1.3).

Существует огромное количество экспериментальных данных, показывающих, что для многих биологических видов реализуются режимы изменения численности, сходные с режимами модели Ферхюльста (1.3). Кроме этого, в отличие от модели Б. Гомпертца (1.2) модель (1.3) более проста и относительная скорость роста численности всегда конечна.

Численность популяции

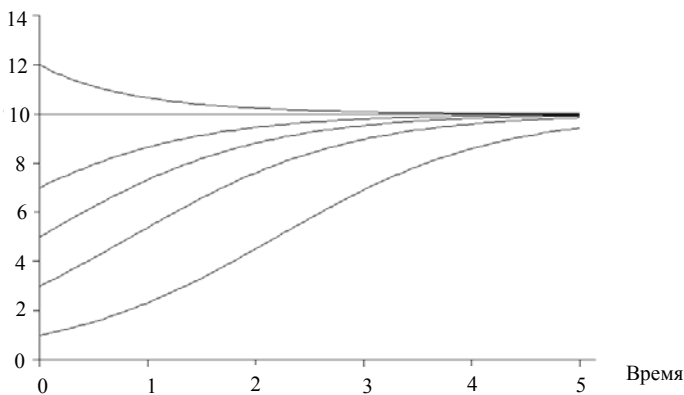


Рис. 1.3. Поведение траекторий в модели П. Ферхюльста (1.3) для различных начальных значений численности:  $\varepsilon = 10, \beta = 1$



Одной из модификаций модели П. Ферхюльста (1.3) является следующее уравнение, предложенное М. Розенцвейгом [336]:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x \left( 1 - \frac{x^q}{b} \right), q = \text{const}, 0 < q < 1. \quad (1.5)$$

В модели (1.5) сделана попытка учесть нелинейный характер снижения интенсивности размножения при росте численности популяции. Если в модели (1.3) снижение скорости роста пропорционально квадрату численности популяции  $\beta x^2$ , то в модели М. Розенцвейга (1.5) постулируется, что внутривидовая конкуренция при больших значениях численности слабее, чем это предполагается в (1.3), но сильнее при достаточно малых значениях численности  $x(t)$ .

Качественно режимы модели (1.5) не отличаются от режимов модели (1.3). В фазовом пространстве модели также существуют две точки равновесия при  $\varepsilon > 0$ : неустойчивая – 0 и устойчивая точка  $\bar{x} = b^{1/q}$ . При положительном начальном значении асимптотически численность популяции стабилизируется на уровне  $\bar{x}$ .

Несколько особняком стоит модель А. Д. Базыкина [8], в которой автором предпринята попытка учесть в рамках достаточно простой модели наличие в популяции половой структуры:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx^2}{1+cx} - bx - \beta x^2. \quad (1.6)$$

При низкой численности популяции, когда  $cx \ll 1$ , скорость рождаемости особей пропорциональна квадрату численности – числу встреч особей между собой; при достаточно большой численности, когда  $cx \gg 1$ , в модели (1.6) скорость размножения равна произведению константы на текущее значение численности, как в модели Т. Мальтуса (1.1). Все параметры в модели (1.6) неотрицательны:  $r, c, b, \beta = \text{const} \geq 0$ .

Режимы модели (1.6) качественно отличаются от режимов моделей (1.3) и (1.5): при определенных значениях параметров в модели реализуется эффект Олли [117, 118]. При выполнении неравенств  $bc + \beta < r$ ,  $(bc + \beta < r)^2 > 4bc\beta$  стационарная точка 0 становится локально асимптотически устойчивой и популяция вырождается при достаточно малых (ниже определенной пороговой величины) начальных значениях численности. Зависимость скорости изменения численности от численности популяции при различных значениях параметров модели представлена на рис. 1.4 ( $b = c = \beta = 1$ , кривая 1 –  $r = 3$ , кривая 2 –  $r = 5$ ).

В модели (1.6) могут реализоваться только два различных режима: если коэффициент рождаемости достаточно мал (кривая 1, рис. 1.4), то популяция вырождается при любых начальных значениях численности; в этом случае начало координат является глобально устойчивым равновесием.

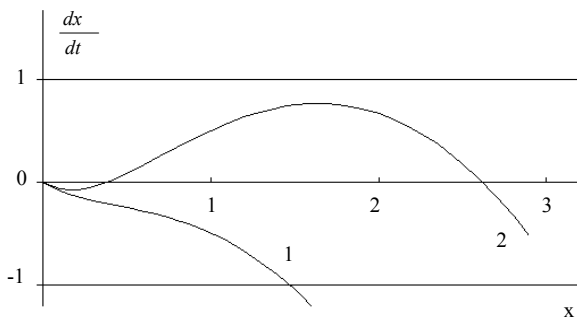


Рис. 1.4. Варианты поведения скорости изменения численности популяции для различных значений параметров в модели А. Д. Базыкина (1.6)

Если коэффициент рождаемости достаточно велик (кривая 2, рис. 1.4), то в зависимости от начального значения численность популяции либо асимптотически стабилизируется на ненулевом уровне, либо вырождается.

В последнее время крайне популярной стала модель, являющаяся частным случаем модели (1.6) при  $b = c = \beta = 0$ :

$$\frac{dx}{dt} = rx^2.$$

Некоторые авторы полагают [62, 63, 89], что в таком варианте эта модель гораздо лучше, чем модель Ферхюльста (1.3) описывает, например, демографические процессы. Впрочем, все авторские утверждения носят исключительно декларативный характер и не подкреплены ни математическими, ни серьезными статистическими исследованиями.

Важным свойством последней модели является наличие такого момента времени, когда численность популяции удваивается за 9 месяцев. Такое, конечно, возможно, но при условии, что мужчины, старики, дети также за эти месяцы произведут хотя бы по одному потомку. Но после такого кошмара наступают еще более тяжелые времена – все люди на Земле должны будут произвести по потомку за время, меньшее девяти месяцев (в соответствии с моделью это необходимое время вообще стремится к нулю). Иными словами, модель в представленном виде просто-напросто противоречит физиологии человека (как, впрочем, и всех других живых существ). Если же нарушаются биологические законы, то в качестве обоснования модели не должны приниматься какие-либо соображения об автомодельности, наличии режимов обострения в физике и усилении информационных потоков. Даже основополагающие принципы синергетики, на которые ссылается С. П. Капица [62, 63], не могут отменить биологические законы (впрочем, как и любые другие законы).

Более сложной динамикой обладает модель, рассмотренная в работе Т. В. Смирновой и Д. Н. Гуляева [156]:

$$\frac{dx}{dt} = rx^p \left( 1 - \left( \frac{x}{k} \right)^q \right),$$

где  $r$  – мальтузианский параметр,  $k$  – максимальная численность популяции (емкость среды),  $p, q = \text{const} > 0$ . Однако, если  $p \neq 1$ , то дать содержательную биологическую интерпретацию для предположений, лежащих в основе этой модели (как и предыдущей), не представляется возможным.

## 1.2. Классические модели с дискретным временем

В настоящее время одним из наиболее широко используемых на практике и достаточно глубоко исследованных теоретически является класс моделей, построенных на основе рекуррентных уравнений [21, 40, 54, 59, 103, 113, 136, 142, 157, 158, 166, 172–175, 178, 248, 249 и др.]. В этом разделе мы не будем рассматривать все имеющиеся сейчас дискретные модели популяционной динамики, так как таких моделей крайне много. Мы проанализируем только самые известные из них, причем основной упор будет сделан не столько на описании свойств рассматриваемых моделей (все это можно найти в специальной литературе), сколько, на тех проблемах, которые с неизбежностью возникают при их использовании для обоснования особенностей популяционной динамики. Именно эти модели мы будем в дальнейшем применять как для аппроксимации данных по флуктуациям численности некоторых видов, так и в теоретических исследованиях.

Как уже отмечалось во введении, в современной экологии существует точка зрения, согласно которой необходимо использовать именно эти уравнения для описания динамики биоценозов, если развитие популяций осуществляется синхронно, как например, у многих видов насекомых, рыб и других, у которых появление особей новых генераций происходит раз в год и поколения не перекрываются. Модели данного типа используются, например, при прогнозировании динамики численности самых разных видов, оценке запасов, поиске оптимальных методов управления динамикой популяций [см., например, 34, 60, 142, 238, 240, 244, 245, 250, 298, 341, 350 и др.].

Однако следует учитывать, что реально синхронность наблюдается только в процессе размножения и появлении особей новых генераций. В то же время процесс гибели особей носит непрерывный характер, и каждая отдельная особь может погибнуть в любой момент в результате взаимодействия с другими особями, под воздействием различных факторов внешней среды, в результате промысла и т. д. Именно это не учитывается в рамках дискретных моделей, и, как результат, многие важные задачи не могут быть решены при использовании данных моделей. И это только од-

на сторона проблемы, связанной с применением дискретных моделей для описания динамики численности популяции. Другая, не менее важная сторона, связана с биологической интерпретацией роли различных параметров модели. Простота «внешнего вида» дискретных моделей и их построения вызывает иллюзию того, что нам начинает казаться, будто мы действительно понимаем биологический смысл нами же введенных в модель параметров. Однако, это далеко не всегда так.

Если имеется математическая модель, построенная в виде одного рекуррентного уравнения или системы таких уравнений, принципиально нельзя дать ответ на вопрос, под воздействием каких именно процессов или механизмов в модели реализуется тот или иной динамический режим. Эти трудности возникают потому, что в дискретных моделях все знание о характере процессов рождения и гибели особей сосредоточено в единственном популяционном показателе – коэффициенте размножения:

$$y_k = \frac{x_{k+1}}{x_k}, \quad (1.7)$$

где  $x_k$  – численность (или плотность) популяции в  $k$ -й год или  $k$ -й момент времени, когда происходит измерение численности популяции. Коэффициент размножения (1.7) численно равен среднему числу потомков, приходящихся на одну существующую в  $k$ -й момент времени особь.

Если в рамках модели предполагается, что с ростом численности популяции влияние саморегуляторных механизмов только усиливается, то коэффициент размножения выбирают в виде монотонно убывающей функции (от численности популяции). Можно указать также модели, в которых коэффициент размножения является полимодальной функцией. В частности, в работах А. Берримана [203–206, 208–210], посвященных оригинальной теории динамики численности лесных насекомых, все результаты базируются на предположении, что динамика численности может быть объяснена немонотонной зависимостью коэффициента размножения от численности и наличием определенного запаздывания. Иными словами, автором предполагается, что коэффициент размножения зависит от значений численности в предыдущие моменты времени

$$y_k = y_k(x_k, x_{k-1}, \dots),$$

и эта зависимость носит немонотонный характер.

Выбирая коэффициент размножения в простейшем виде – монотонно убывающей гиперболы, получаем модель Скеллама [357]:

$$x_{k+1} = \frac{ax_k}{1 + bx_k}, \quad (1.8)$$

которая имеет сходные с моделью Ферхюльста (1.3) динамические режимы: численность популяции либо монотонно стремится к некоторому положительному уровню (при  $a > 1$ ), либо популяция асимптотически вырождается (при  $a < 1$ ). Оба параметра в (1.8) неотрицательны:  $a, b = const \geq 0$ . Поскольку априори предполагается, что наилучшие условия, когда нет самоподавления в популяции, реализуются при достаточно низких значениях численности популяции, то параметр  $a$  играет роль наибольшего значения коэффициента размножения. С ростом численности популяции коэффициент размножения снижается, поэтому коэффициент  $b$  описывает влияние саморегуляторных механизмов на популяционную динамику.

При этом, правда, остается неясным целый ряд вопросов. В частности, чем именно вызвано снижение коэффициента размножения – снижением ли плодовитости особей или усилением влияния внутривидовых механизмов? Как должны взаимодействовать особи между собой, чтобы динамика численности описывалась дробно-линейной функцией (1.8), а саморегуляция в популяции могла описываться гиперболой? При использовании дискретных моделей дать ответы на эти вопросы *принципиально* нельзя.

Интересный вывод модели Скеллама (1.8) из модели Ферхюльста (1.3) приведен в работе Пиелу [327]. Когда численность популяции изменяется непрерывно в соответствии с логистическим законом (1.4), а измерения численности производятся через равные промежутки времени  $\Delta t$  ( $x_k = x(k\Delta t)$ ), тогда последовательность  $\{x_k\}$  удовлетворяет уравнению (1.8). Для того чтобы в этом убедиться, достаточно рассмотреть соотношение между  $x_0$  и  $x_1$ : каждое значение  $x_{k+1}$  получается как решение задачи Коши для уравнения (1.3) при начальных условиях  $x_k = x(k\Delta t)$ . Из (1.4) вытекает соотношение:

$$x_1 = \frac{\varepsilon x_0}{\beta x_0 + (\varepsilon - \beta x_0)e^{-\varepsilon \Delta t}}.$$

Таким образом, отсюда получаем следующие выражения для параметров модели Скеллама (1.8):

$$a = e^{\varepsilon \Delta t}, \quad b = \frac{\beta}{\varepsilon} (e^{\varepsilon \Delta t} - 1).$$

Из этих выражений следует весьма интересные результаты относительно биологической интерпретации параметров модели Скеллама. Во-первых, параметр  $a$  зависит только от мальтузианского параметра  $\varepsilon$  и не зависит от коэффициента саморегуляции  $\beta$ . Иными словами, усиление или ослабление саморегуляции в популяции (по-другому, рост или снижение скорости дополнительной смертности особей, обусловленной влиянием саморегуляторных механизмов) никак не сказывается на значении максимального коэффициента размножения. Во-вторых, параметр  $b$ , призванный

отображать в модели влияние саморегуляторных механизмов, *нелинейно* зависит от значения мальтузианского параметра  $\varepsilon$ . Заметим, что этот параметр  $\varepsilon$  ровным счетом никакого отношения к саморегуляторным механизмам не имеет. Таким образом, если исходить из предположения, что вывод модели Скеллама в работе Пиелу [327] корректен (прежде всего, с биологической точки зрения), то тогда придется согласиться и с тем, что параметр  $b$  описывает не только действие внутривидовых саморегуляторных механизмов.

Получается весьма парадоксальная картина. Если рассматривать саму модель Скеллама (1.8), то можно дать одну интерпретацию смысла введенных параметров, и при этом останется целый ряд непонятных, невыясненных вопросов. Если же эту модель выводить из модели Ферхюльста так, как это реализовано в работе Пиелу [327], то смысл параметров, конечно, не изменится на противоположный, но будет существенно отличаться от первоначального. Это свидетельствует только о том, что строить модели в виде рекуррентных уравнений, равно как и пытаться дать биологическую интерпретацию параметров, *некорректно* с биологической точки зрения. В дальнейшем данная некорректность будет продемонстрирована также при выводе некоторых известных дискретных моделей из непрерывно-дискретных.

Выбирая коэффициент размножения в виде убывающей линейной функции, получаем следующую модель динамики популяции [319, 332]:

$$x_{k+1} = ax_k(b - x_k). \quad (1.9)$$

Как и в модели Скеллама (1.8), в *дискретной логистической модели* (1.9) также предполагается, что максимум коэффициента размножения, равный произведению  $ab$ , достигается при малых значениях численности. Параметр  $b$  играет роль максимального значения численности, которое может быть достигнуто популяцией. Поскольку, очевидно, при  $x_k > b$  модель перестает работать (численность популяции становится отрицательной), на параметры модели и начальные условия накладываются дополнительные условия:  $0 \leq x_k \leq b$ ,  $ab \leq 4$ , которые обеспечивают неотрицательность и ограниченность решений модели (1.9), т. е. при  $0 \leq x_0 \leq b$  имеем для любого значения  $k$   $0 \leq x_k \leq b$ .

В дальнейшем мы будем использовать модель (1.9) в несколько измененном виде. Дело в том, что указанные ограничения (за исключением неотрицательности) лишены какого-либо биологического смысла. Будем предполагать, что коэффициент размножения определяется по формулам:

$$y_k = \begin{cases} a(b - x_k), & x_k \leq b \\ 0, & x_k \geq b \end{cases}$$

При таком доопределении модели (1.9) допускается выход ее траектории за пределы отрезка  $[0, b]$ , однако после этого численность популяции становится тождественно равной нулю. Это можно трактовать как некую вспышку численности, приводящую к локальному разрушению экосистемы. Следует отметить, что возникают определенные трудности иного порядка – стационарная точка 0 становится сложным состоянием равновесия при  $ab > 4$ . Траектории модели, например, с начальными значениями из некоторой окрестности точки  $b/2$ , «заходят» в эту стационарную точку. Очевидно, что существуют траектории, которые «не заходят» в нее. И с другой стороны, все траектории с начальными значениями в достаточно малой окрестности нуля уходят от этой точки.

Как отмечалось во введении, модель (1.9) внешне похожа на модель Ферхюльста, и поэтому она получила название «дискретной логистической модели». Однако, в отличие от модели Ферхюльста, в ней реализуются не только режимы монотонной стабилизации численности популяции на каком-либо уровне. На рис. 1.5 представлена бифуркационная диаграмма модели (1.9) при  $b = 1$ , из которой видно, что в модели реализуются, в частности, различные циклические режимы изменения численности популяции.

Первоначально П. Моран [319] для описания динамики численности насекомых и впоследствии В. Риккер [332] для описания динамики численности рыб использовали в качестве аппроксимирующей функции для коэффициента размножения монотонно убывающую экспоненту

$$x_{k+1} = ax_k e^{-bx_k}, \quad (1.10)$$

где параметр  $a$  является максимальным коэффициентом размножения, а параметр  $b$  обычно трактуется как коэффициент, отражающий влияние саморегуляторных механизмов [см., например, 56, 57, 61, 105, 113, 142, 157, 158, 166, 178 и др.]. Чем больше величина параметра  $b$ , тем быстрее снижается значение коэффициента размножения с ростом численности популяции.

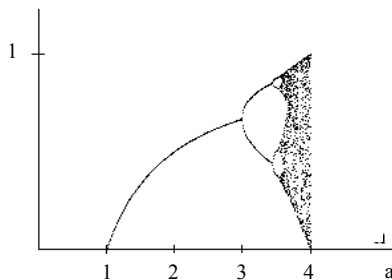


Рис. 1.5. Бифуркационная диаграмма дискретной логистической модели при  $b = 1$

Как и дискретная логистическая модель (1.9), модель Морана-Риккера (1.10) обладает весьма богатым набором динамических режимов. С помощью замены переменных  $x_k = b^{-1}y_k$  уравнение (1.10) преобразуется к виду

$$y_{k+1} = ay_k e^{-y_k}, \quad (1.11)$$

содержащему только один параметр  $a$ . Поэтому в модели (1.10) только этот параметр является бифуркационным, а бифуркационные линии в пространстве  $(a, b)$  – прямыми, параллельными оси  $b$ . На рис. 1.6 представлена бифуркационная диаграмма модели (1.11), из которой видно, что в рамках модели при определенных значениях параметров могут реализоваться циклические режимы с циклами различной длины. Как и в дискретной логистической модели, здесь также могут быть хаотические режимы.

Функция в правой части уравнения (1.11), является унимодальной и достигает максимума в точке  $y = 1$ . При  $a < 1$  в (1.10) реализуется режим вырождения популяции (в этом случае точка 0 является глобально устойчивым равновесием). При  $a > 1$  в фазовом пространстве модели (1.11) имеется еще одна стационарная точка  $\bar{y} = \ln a$ . Производная этой функции, вычисленная в точке  $\bar{y}$ , равна  $1 - \ln a$  и, следовательно, при выполнении неравенств  $1 < a < e^2$  стационарная точка  $\bar{y}$  асимптотически устойчива (при любых положительных начальных значениях численность популяции асимптотически стабилизируется на уровне  $\bar{y}$ ). Точка 0 при всех значениях  $a > 1$  неустойчива. При переходе через бифуркационное значение  $a = e^2$  параметра  $a$  возникает цикл длины 2 (рис. 1.6). Дальнейшее увеличение значения этого параметра последовательно приводит к возникновению цикла длины 4, 8, 16 и т. д. и, в конце концов, к хаотическому режиму.

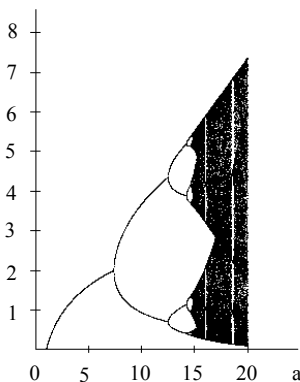


Рис. 1.6. Бифуркационная диаграмма для модели (1.11)



Отметим только некоторые свойства модели (1.11):

1. Для элементов цикла длины  $n$   $u_1, u_2, \dots, u_n$  справедливо равенство  $u_1 + u_2 + \dots + u_n = n \ln a$ .

2. При каждом фиксированном значении параметра  $a$  отображение (1.11) может иметь не более одной периодической притягивающей траектории.

3. Если (1.11) имеет притягивающую периодическую траекторию, то траектории всех точек, кроме точек некоторого замкнутого инвариантного относительно (1.11) нигде не плотного множества, стремятся к этой периодической траектории.

4. Для любого целого  $n$  существует такое значение параметра  $a = a(n)$ , при котором отображение (1.11) имеет притягивающий цикл порядка  $n$ :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} a(n) = \infty.$$

5. Существует такое значение параметра  $a = a_0$ , что интервал значений  $1 < a < a_0$  разбивается на счетное число подинтервалов

$$I_1 = (a_1, a_2) = (1, e^2), I_2 = (a_2, a_3) = (e^2, a_3), \dots,$$

и, если  $a \in I_k$ , то (1.11) имеет притягивающий цикл длины  $2^{k-1}$ .

Известны различные модификации модели Морана-Риккера [см., например, 199, 267, 309]. В частности, в работе Беллоуза [199] рассматривается модель, в которой учитывается зависимость коэффициента размножения от численности популяции в некоторой степени  $c$ :

$$x_{k+1} = ax_k e^{-bx_k^c},$$

где все параметры неотрицательны:  $a, b, c = \text{const} \geq 0$ . В данной модификации модели (1.10) введенный параметр  $c$  позволяет учесть то, что саморегуляторные механизмы работают по-разному при больших и малых значениях численности. Если  $c > 1$ , то при больших значениях численности воздействие саморегуляторных механизмов в модифицированной модели сильнее, чем это проявляется в модели Морана-Риккера, а при малых значениях численности – слабее. Введение в модель подобной степенной зависимости является стандартным приемом модификации (и, соответственно, усложнения) и встречается в самых различных моделях популяционной динамики [178, 187, 199, 265, 315]. Однако здесь необходимо отметить только один важный аспект: когда производится подобное усложнение модели, речь идет не об изменении характера зависимости плодовитости особей или их выживаемости в течение некоторого периода, а именно об изменении характера влияния саморегуляторных механизмов. Но так ли

это? Насколько подобное предположение оправдано и правдоподобно? Ответы на эти вопросы всегда остаются за рамками обсуждений новых моделей, свойств этих моделей или возможных областей применения этих новых моделей.

Гораздо позже модели Морана-Риккера (1.10) были представлены в литературе модели Мейнарда Смита-Слаткина и Хасселла [315, 265], которые также обладают достаточно богатыми наборами динамических режимов. Обе данные модели, при построении которых использовался тот же стандартный метод, что и для модели Морана-Риккера, можно считать своеобразными модификациями модели Скеллама (1.8), учитывающими чуть более сложную зависимость коэффициента размножения от численности популяции. В частности, модель Мейнарда Смита-Слаткина имеет вид:

$$x_{k+1} = \frac{ax_k}{1 + bx_k^c}. \quad (1.12)$$

Параметр  $a$  имеет тот же смысл, что и во всех предыдущих моделях;  $b$  отражает влияние саморегуляторных механизмов;  $c$  обеспечивает неравносилность влияния саморегуляторных механизмов при различных значениях численности популяции. В определенном смысле этот параметр  $c$  можно считать модифицирующим влияние данных саморегуляторных механизмов, но совсем не в том смысле, как обычно понимаются «модифицирующие факторы» [22, 23, 40, 57, 61, 136]. Если параметр  $c > 1$ , то при низких значениях численности влияние саморегуляторных механизмов слабее, чем это реализуется в модели Скеллама, а при больших значениях численности – сильнее. При  $c < 1$  все происходит наоборот: при низких значениях численности влияние саморегуляторных механизмов сильнее, чем наблюдается в модели Скеллама.

Важно отметить следующее свойство модели (1.12). Если параметр  $c < 1$ , то функция в правой части уравнения (1.12) является монотонно возрастающей? и, следовательно, могут реализоваться только два различных динамических режима, как и в модели Скеллама. Либо популяция вырождается при любых начальных данных, либо численность монотонно стремится к некоторому конечному положительному значению.

На рис. 1.7 представлена бифуркационная диаграмма модели (1.12) для случая, когда  $b = 1$  и  $c = 3$ . Из диаграммы видно, что с ростом значения коэффициента размножения возникают циклические колебания численности популяции.

Модель Хасселла [265, 199]

$$x_{k+1} = \frac{ax_k}{(1 + bx_k)^c}, \quad (1.13)$$

содержит три параметра, как и модель Мейнарда Смита-Слаткина (1.12), однако параметр  $c$ , также являющийся по сути модифицирующим действие

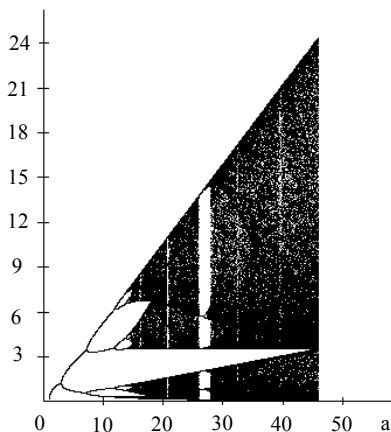


Рис. 1.7. Бифуркационная диаграмма модели (1.12) для случая, когда  $b = 1$  и  $c = 3$

саморегуляторных механизмов, не играет той роли, какую имеет аналогичный параметр в предыдущей модели. Если в модели (1.13) параметр  $c > 1$ , то действие саморегуляторных механизмов при той же численности популяции сильнее, чем в модели Скеллама (1.8) (т. е. коэффициент размножения меньше), при  $c < 1$  – слабее (коэффициент размножения больше). При этом «сильнее» и «слабее» относятся ко всему диапазону изменения численности популяции.

Как и в модели (1.12), в модели Хасселла при  $c < 1$  реализуется два динамических режима: популяция либо вырождается при любых начальных значениях численности, либо стабилизируется на некотором положительном уровне. Сложные динамические режимы (в частности, циклические) могут реализоваться в (1.13) только при условии  $c > 1$ .

Представляется весьма интересной модель, описанная в работе Т. Снелла и М. Серра [358] и детально проанализированная в работах Ф. С. Березовской с соавт. [202, 277, 278]:

$$x_{k+1} = x_k e^{-a + \frac{b}{x_k} - \frac{c}{x_k^2}}. \quad (1.14)$$

В этих работах показано, что данная модель (названная *моделью Consensus*) обладает весьма богатым набором динамических режимов, а при определенных значениях параметров в ней реализуется эффект Олли [117, 118]: коэффициент размножения является унимодальной функцией

от численности популяции. Также показано, что в (1.14) может существовать порог по численности популяции: если по каким-либо причинам численность становится меньше этого порога, то популяция асимптотически вырождается.

Однако использование модели на практике для аппроксимации временных рядов по флуктуациям численности популяций вызывает определенные трудности. Эти трудности связаны с тем, что модель, очевидно, весьма плохо ведет себя вблизи малых значений численности. Представляется гораздо более удобным использовать следующую модель, которая является модификацией модели Морана-Риккера и у которой также имеются три неизвестных параметра:

$$x_{k+1} = ax_k e^{-b(c-x_k)^2}. \quad (1.15)$$

Если параметрам модели (1.14) достаточно трудно дать содержательную биологическую интерпретацию, то с моделью (1.15) таких проблем нет. В частности, в (1.15) параметр  $c$  численно равен такой численности популяции, при которой коэффициент размножения достигает своего максимума. Параметр  $a$ , как и во многих рассмотренных моделях, является максимальным значением коэффициента размножения. Определенные проблемы возникают только с биологической интерпретацией параметра  $b$ ; можно лишь заметить, что при одинаковых отклонениях от оптимального значения численности  $c$  при больших значениях этого коэффициента  $b$  наблюдается и большее снижение значения коэффициента размножения. Это снижение принципиально может быть вызвано как действием саморегуляторных механизмов, так и зависимостью плодовитости от численности популяции.

Если для параметров модели (1.15) выполняется неравенство

$$ae^{-bc^2} < 1, \quad (1.16)$$

то тогда начало координат является устойчивой стационарной точкой (популяция асимптотически вырождается при достаточно малых значениях своей численности). Если при этом параметр  $a > 1$ , то в фазовом пространстве модели (1.15) существует два нетривиальных равновесия, одно из которых всегда неустойчиво и является порогом вырождения для популяции.

На рис. 1.8 представлена бифуркационная диаграмма для модели (1.15), из которой видно, что в данной модели могут реализоваться различные динамические режимы. Диаграмма представлена для случая, когда  $b = 2$  и  $c = 1$ ; при этих значениях параметров и  $a \leq 12$  выполняется неравенство (1.16). При построении диаграммы для каждой из 100 точек на отрезке  $[0, 12]$  делался пропуск в 4000 шагов (для поиска координат установившегося режима динамики популяции).

В отличие от диаграмм, представленных на рис. 1.5–1.7, где с увеличением параметра бифуркации происходит непрерывное появление ненулевого состояния равновесия из нулевого, на данной бифуркационной диаграмме рождение ненулевого состояния равновесия происходит скачком (при соответствующем значении параметра  $a$  функция, стоящая в правой части модели (1.15), на плоскости  $(x_k, x_{k+1})$  касается биссектрисы  $x_{k+1} = x_k$ ; до этого значения параметра  $a$  точка 0 является глобально устойчивым равновесием). Переход через это бифуркационное значение первоначально приводит к возникновению триггерного режима, когда в фазовом пространстве имеется два устойчивых стационарных состояния.

Дальнейшее увеличение значения параметра  $a$  способствует появлению «провала» (рис. 1.8). При соответствующих значениях параметров модели почти все траектории «заходят» в начало координат (существуют, очевидно, и траектории, которые не стремятся к началу координат), что и приводит к появлению на диаграмме «провала». С ростом значения параметра  $a$  порог вырождения популяции  $\tilde{x}$  монотонно снижается:

$$\tilde{x} = c - \sqrt{\frac{\ln a}{b}},$$

что в конечном итоге дает появление устойчивых траекторий, не заходящих в область  $x < \tilde{x}$  (рис. 1.8).

В табл. 1.1 представлены некоторые другие дискретные модели динамики численности популяции с относительно простыми функциями, стоящими в правых частях уравнений.

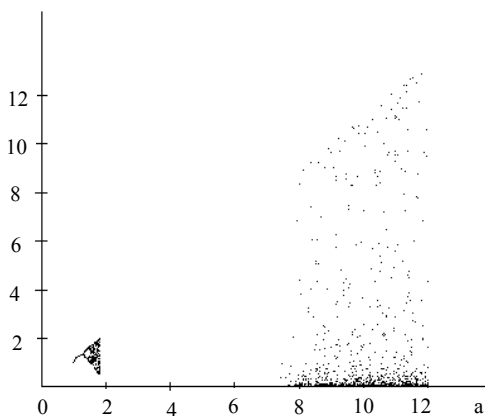


Рис. 1.8. Бифуркационная диаграмма модели (1.15) при  $b = 2$  и  $c = 1$

Некоторые дискретные модели динамики численности популяций

№ п/п	Модель	Источник
1	$x_{k+1} = ax_k^{1-b}$	[373]
2	$x_{k+1} = ax_k (1 + e^{bx_k - c})^{-1}$	[326, 371, 372]
3*	$x_{k+1} = a(1 - e^{-bx_k})$	[357]
4	$x_{k+1} = \frac{ax_k}{1 + cx_k} \exp\left\{-\frac{bx_k}{1 + cx_k}\right\}$	[6, 93, 103, 308]
5	$x_{k+1} = \frac{abx_k \exp\{-x_k\}}{b + (ax_k \exp\{-x_k\})^c}$	[165]
6	$x_{k+1} = ax_k^c e^{-bx_k}$	[187]

\* Отдельные авторы полагают, что именно модель 3 является моделью Скеллама, а модель (1.8) должна называться моделью Бевертон-Холта [215]. Однако и та и другая модель имеются в указанной работе Скеллама.

Следует, однако, отметить, что проблема вовсе не в том, чтобы придумать (разработать) некую новую модель. Казалось бы, чего уж проще: ввел еще один параметр в модель или функцию пострашнее – и готово. Проблема кроется в другом: во-первых, требуется дать хорошее биологическое обоснование сделанных новшеств. Как было показано выше, сейчас с этим дело обстоит не так хорошо, как хотелось бы – вместо биологического мы фактически имеем математическое «улучшение» моделей (было, например, в модели Морана-Риккера два параметра – ввели третий; введение параметра изменило характер действия саморегуляторных механизмов, но пока никто и нигде не доказал, что это имеет какое-нибудь отношение к реальности).

Во-вторых, для каждой новой модели нужно не только исследовать ее динамические режимы и структуру пространства параметров, но хотя бы на одном-единственном реальном примере показать, что же такого нового позволяет получить модель, чего мы не могли бы достичь с помощью «старой» модели. К сожалению, в настоящее время это лишь благое пожелание. Попытка сравнить возможности известных дискретных моделей, рассмотренных в этом разделе, с некоторыми новыми моделями, представленными в настоящем обзоре, предпринята нами в последней главе.

### 1.3. Простейшая непрерывно-дискретная модель

Видимо, самой первой дискретно-непрерывной моделью, в которой предполагалось, что смертность особей в популяции носит непрерывный характер, а появление особей новых генераций осуществляется в некоторые фиксированные моменты времени, является одна из моделей В. А. Костицына [282]. Автор считал, что в гипотетической популяции насекомых особи в своем развитии проходят несколько различных фаз: гусеница, куколка (нимфа), бабочка (имаго), яйцо. Причем каждая из фаз существует в определенный интервал времени и эти интервалы не пересекаются.

Пусть  $l(t)$  – численность гусениц в момент времени  $t$ ,  $n(t)$  – численность куколок,  $i(t)$  – численность имаго,  $o(t)$  – численность яиц (в авторских обозначениях). Пусть также  $[t_0, t_4]$  – весь временной интервал (например, от весны до осени, если популяция имеет одну генерацию в год). Автором предполагается, что на первом временном подинтервале  $[t_0, t_4]$  в популяции имеются только гусеницы и их динамика определяется следующим уравнением:

$$\frac{dl}{dt} = -m_1 l - h_1 l^2, \quad (1.17)$$

где  $m_1$  – коэффициент естественной гибели особей (мальтузианский параметр),  $h_1$  – коэффициент саморегуляции (в данном случае можно говорить о саморегуляции – это и внутривидовая конкуренция, и распространение болезней и т. д.).

Кроме самого уравнения (1.17), считается, естественно, заданным начальное значение численности гусениц  $l_0 = l(t_0)$ . В модели устанавливается, что все гусеницы окукливаются одновременно в момент времени  $t_1$  и при этом происходит скачкообразное уменьшение численности:  $n(t_1) = \lambda_1 l(t_1)$ , где коэффициент  $\lambda_1 < 1$ . Это соотношение задает начальные условия для уравнения, описывающего динамику численности куколок на временном интервале  $[t_1, t_2]$ . Поскольку говорить о какой-либо саморегуляции в данном случае не приходится, то для описания динамики численности куколок автором используется модель Мальтуса [305]:

$$\frac{dn}{dt} = -m_2 n, \quad (1.18)$$

где  $m_2$  – коэффициент естественной гибели особей.

При  $t = t_2$  куколки превращаются в половозрелых особей (и также предполагается, что при этом происходит потеря некоторого количества особей):  $i(t_2) = \lambda_2 n(t_2)$ , где  $\lambda_2 = const < 1$ . В модели устанавливается, что среди половозрелых особей имеется саморегуляция и поэтому их динамика

ку на интервале  $[t_2, t_3]$  следует описывать с помощью модели Ферхюльста, но с другими параметрами:

$$\frac{di}{dt} = -m_3 i - h_3 i^2. \quad (1.19)$$

Здесь коэффициенты имеют тот же смысл, что и в уравнении (1.17).

В момент времени  $t_3$  бабочки, выжившие к этому моменту времени откладывают яйца. Численность яиц считается пропорциональной величине  $i(t_3)$ , следовательно, получается следующее соотношение:  $o(t_3) = \lambda_3 i(t_3)$ , где параметр  $\lambda_3$  является, по сути, коэффициентом плодовитости особей. На временном интервале  $[t_3, t_4]$  динамика численности яиц так же, как и динамика куколок, описывается моделью Мальтуса [305]:

$$\frac{do}{dt} = -m_4 o, \quad (1.20)$$

где  $m_4 = \text{const} > 0$ .

Наконец, в момент времени  $t_4$  из яиц вылупляются гусеницы:  $l(t_4) = \lambda_4 o(t_4)$ , и цикл развития популяции начинается с самого начала. Интегрируя все уравнения (1.17)–(1.20) с учетом начальных значений соответствующих переменных, получаем, что динамика численности популяции для случая, когда мы фиксируем, например, только значения численности гусениц в некоторые моменты времени, описывается моделью Скллама (1.8). Если бы мы фиксировали значение любой другой переменной модели один раз за весь временной интервал  $[t_0, t_4]$ , то мы также получили бы модель Скллама (1.8). Графически изменение численности популяции в модели Костицына представлено на рис. 1.9.

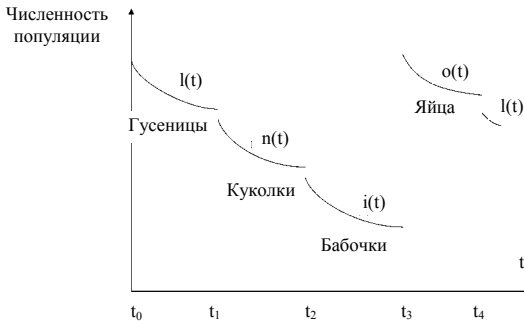


Рис. 1.9. Изменение численности популяции и чередование фаз особей в модели Костицына (1.17)–(1.20)



Сходная (но гораздо более сложная) модель динамики численности популяции была представлена в работе [171]. Авторы считали, что в популяции в каждый момент времени  $t$  имеются особи  $n$  различных возрастов, и в момент появления особей новой генерации (младшего возрастного класса) все особи переходят в следующий возрастной класс. Соответствующие коэффициенты  $\lambda_i$  предполагались равными единицам (переходы в следующий возрастной класс происходили без потерь численности). Детально модель Чернова-Фрисмана будет изучена в третьей главе.

В 1979 г. вышла работа Е. Паульсена [328], в которой рассматривалась непрерывно-дискретная модель динамики численности популяции без фазовой (или какой-либо другой) структуры. А именно, предполагалось, что существуют выделенные моменты времени  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots, t_0 = 0, t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ ) появления особей новых генераций. Считалось, что предыдущая генерация при этом погибает (иными словами, поколения в системе не перекрываются). Смертность особей на временных интервалах между выделенными моментами времени описывалась с помощью модели Ферхюльста (1.3) или Гомпертца (1.2). Модель Ферхюльста в этом случае (без учета рождаемости) имеет вид (1.17) или (1.19). Решение модели Ферхюльста (1.17) при начальных значениях  $l_0 = l(t_0)$  следующее:

$$l(t) = \frac{m_1 l_0}{(m_1 + h_1 l_0) e^{m_1 t} - h_1 l_0}. \quad (1.21)$$

Модель Гомпертца (1.2) для случая, когда в популяции нет рождаемости, удобнее представить в таком виде:

$$\frac{dx}{dt} = -x(a + b \ln x),$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ .

Как было указано выше, дополнительно выбираем  $x > 1$ , чтобы избежать нежелательного эффекта, когда механизмы саморегуляции, самоподавления начинают оказывать положительное влияние на популяционную динамику. Тогда при начальных условиях  $x(0) = x_0$  имеем следующее решение для модели Гомпертца:

$$x(t) = \text{Exp} \left( \frac{(a + b \ln x_0) \text{Exp}(-bt) - a}{b} \right). \quad (1.22)$$

Как будет показано ниже, не только при изменении численности популяции в соответствии с законами (1.21) и (1.22), но и при более общих законах, когда плодовитость особей не зависит от численности популяции, асимптотически эта численность монотонно стабилизируется на каком-либо уровне. Как в более сложной модели Костицына, когда фиксируется численность популяции в некоторые равноотстоящие моменты времени,

так и в более простой модели, рассмотренной в работе Паульсена [328], возникает модель Скеллама. В [328] рассматривается также модель динамики популяции с генетической структурой (предполагается, что в популяции имеются особи с генотипами  $AA$ ,  $AB$  и  $BB$ ) и с неперекрывающимися поколениями.

Весьма важно отметить следующее. Если смертность особей подчиняется закону Ферхюльста, а плодовитость их постоянна, то, по сути, мы сталкиваемся с теми же предположениями, что лежат в основе самой модели Ферхюльста. Единственное отличие в непрерывно-дискретной модели от модели Ферхюльста, в том что рождаемость не непрерывна, а носит дискретный характер. Но поскольку из непрерывно-дискретной модели мы естественным образом (а не с помощью весьма искусственного метода) получаем модель Скеллама, то именно ее, а не дискретную логистическую модель, как ошибочно полагают некоторые авторы [см., например, 263] следует считать дискретным аналогом модели Ферхюльста. Кроме этого, в обеих моделях мы имеем одинаковый набор динамических режимов, что также служит дополнительным обоснованием для данного вывода.

Несколько позже [183] были получены аналогичные результаты для случая, когда численность популяции является случайной величиной. Это может быть связано с влиянием случайной среды, случайностью в рождаемости и т. д. [14, 42, 279, 314, 366, 369 и др.]. Эти результаты были получены для случая, когда смертность особей описывается детерминистским уравнением, в то время как рождаемость носит случайный характер. В работе [96а] был проанализирован еще более общий случай, когда и рождаемость особей, и их смертность носят случайный характер: динамика системы на интервалах  $[t_k, t_{k+1}]$  описывалась процессом чистой гибели [14, 18], а появление особей новых генераций – простым ветвящимся процессом [168]. Близкая модель рассмотрена в работе [128].

Дальнейшее развитие этого направления, однако, крайне затруднено: и сам объект весьма сложен, и имеются серьезные проблемы сопоставления вероятностных моделей с реальными данными. Именно поэтому в настоящей работе мы ограничимся классом детерминистских моделей, т. е. обыкновенными дифференциальными уравнениями с импульсами и системами таких уравнений [50–52, 102–105, 116, 159, 167, 171, 190, 252, 276 и др.].

Несколько необычная непрерывно-дискретная модель рассмотрена в работе С. Геритца и Е. Кишди [252]. Как и в [328], авторы предположили, что в гипотетической популяции нет никакой структуры и появление особей новой генерации сопровождается гибелью предыдущей. Переменная  $x_n(t)$  обозначает плотность популяции потребителей, где  $n$  – номер года;  $Rn(t)$  – плотность ресурса в тот же момент времени. Также предполагается, что потребители откладывают яйца, которые аккумулируются с начала года, а потом синхронно превращаются в потребителей. Поэтому вполне уместно просить авторов назвать хотя бы один вид, который бы удовлетворял данным предположениям. Почему из яйца, которое пролежало це-

лый год, и из яйца, которое было отложено за несколько секунд до появления особей очередной генерации, появляются одинаковые нормальные особи? Во многих случаях длительность пребывания особи в фазе яйца определяется только температурными условиями. Поскольку априори предполагается, что температура постоянна (именно поэтому ее в модели нет), то, следовательно, длительность данной фазы в модели должна быть принята равной некоторой константе. Поэтому гипотеза о том, что некоторые яйца лежат в течение года, а другие всего несколько секунд, является нереальной.

Численность яиц обозначена авторами переменной  $E_n(t)$ . Длительность года в модели считается равной 1:  $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} = 1$ . Модель имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{dR_n}{dt} &= \alpha R_n f(R_n) - \beta R_n x_n, \\ \frac{dE_n}{dt} &= \gamma \beta R_n x_n - \delta E_n, \\ \frac{dx_n}{dt} &= -\mu x_n. \end{aligned} \tag{1.23}$$

В (1.23)  $\alpha$  является коэффициентом роста ресурса в системе,  $\beta$  – коэффициент потребления ресурса,  $\gamma$  – коэффициент трансформации пищи в откладываемые яйца,  $\delta$  – интенсивность смертности яиц в течение сезона,  $\mu$  – интенсивность смертности среди взрослых потребителей,  $\alpha, \beta, \gamma, \delta, \mu = \text{const} > 0$ . Предполагается, что функция  $f$  непрерывна и монотонно возрастает на  $(0, \infty)$  так, что выполнены условия

$$\lim_{R \rightarrow 0} Rf(R) < \infty, \exists K > 0: \forall R < K \quad f(R) > 0, \forall R > K \quad f(R) < 0.$$

Данные ограничения являются в определенном смысле общепринятыми [7, 40, 73, 135, 136, 154 и др.] и обычно накладываются на скорость роста численности изолированной популяции. Из вида уравнения и этих ограничений следует, что если в начальный момент времени ресурса в системе нет, то его количество остается тождественно равным нулю (и при этих условиях популяция потребителей погибает ровно за один шаг по времени, год). Параметр  $K$  является максимальным объемом для ресурса, который, как следует из ограничений, достигается при отсутствии потребителей. Заметим, что подобное описание динамики ресурса не соответствует, например, взаимодействию растительноядных насекомых с кормовым растением: в тех случаях, когда дерево не погибает при 100% дефо-

лиации насекомыми, то, очевидно, скорость возобновления корма (хвои или листвы) явно отлична от нуля.

Предполагается также, что в конце сезона (при  $t = 1$ ) все взрослые потребители погибают, а на следующий год их популяция возобновляется из яиц, выживших в зимний период. Начальные условия для ресурса на следующий год определяются как значения в данный год, помноженные на фактор, описывающий выживание в зимний период. Таким образом, на следующий год динамика системы задается теми же уравнениями (1.23) со следующими начальными значениями переменных модели:

$$R_{n+1}(0) = \rho R_n(1), \quad E_{n+1}(0) = 0, \quad x_{n+1}(0) = \sigma E_n(1),$$

где  $\sigma$  – доля выживших яиц;  $\rho$  – доля сохраненного ресурса в зимний период.

Также заметим, что данные начальные условия не соответствуют, например, динамике сельскохозяйственных насекомых-вредителей: для них, видимо, более приемлемым будет постоянство начальных «кормовых» условий (если, конечно, один и тот же вид растений из года в год выращивается в данном месте).

Модель (1.23) достаточно сложная и ее использование в том виде, в котором она представлена, не позволяет получить какие-либо дискретные модели динамики численности популяции. Модель необходимо упростить, поэтому на нее накладывается дополнительное ограничение – считается, что в течение года динамика ресурса  $R_n(t)$  намного быстрее, чем динамика остальных переменных –  $E_n(t)$  и  $x_n(t)$ . Это означает что величины параметров  $\alpha$  и  $\beta$  много больше значений параметров  $\gamma\beta$ ,  $\delta$  и  $\mu$ . Формально такое, конечно же, предположить можно [114, 148, 149], но и здесь следовало бы указать ресурс, который удовлетворяет данному предположению, и, более того, как именно следует понимать эти дополнительные ограничения с точки зрения биологии. Когда переменная  $R_n(t)$  является быстрой, порядок системы уравнений (1.23) может быть понижен, а внутригодовая динамика ресурса будет иметь единственный устойчивый квази-эквилибриум:

$$\hat{R}_n(t) = \begin{cases} f^{-1}\left(\frac{\beta}{\alpha}x_n(t)\right), & x_n(t) \in [0, x^*), \\ 0, & x_n(t) \geq x^*, \end{cases}$$

где  $x_n(t) = x_n(0)e^{-\mu t}$  (решение третьего уравнения) и

$$x^* = \frac{\alpha}{\beta} \lim_{R \rightarrow 0} f(R),$$

которое может быть как конечным, так и бесконечным.

В дальнейшем, по мнению авторов, плотность ресурса остается квазистабильной в течение всего года, т. е. для всех значений  $t$  выполняется равенство  $R_n(t) = \hat{R}_n(t)$ .

Понижая порядок системы уравнений, получаем линейное дифференциальное уравнение для плотности яиц  $E_n(t)$ , которое легко интегрируется и окончательно преобразуется (с использованием соотношений для начальных значений на каждом новом временном интервале) в следующее рекуррентное уравнение:

$$x_{n+1}(0) = x_n(0) \left[ \sigma \gamma \beta e^{-\delta} \int_0^1 \hat{R}_n(t) e^{(\delta-\mu)t} dt \right]. \quad (1.24)$$

Выражение для квазистационарного состояния и рекуррентное уравнение (1.24) полностью описывают долговременную динамику популяции потребителей (с шагом в один год). Если смертность взрослых особей равна нулю ( $\mu = 0$ ), то модель упрощается до следующего выражения:

$$x_{n+1} = \begin{cases} \lambda x_n f^{-1}\left(\frac{\beta}{\alpha} x_n\right), & x_n \in [0, x^*), \\ 0, & x_n \geq x^*, \end{cases}$$

где  $x_n = x_n(0)$ ,  $\lambda = \frac{\sigma \gamma \beta}{\delta} (1 - e^{-\delta})$ ,  $x^* = \frac{\alpha}{\beta} \lim_{R \rightarrow 0} f(R)$ .

Делая разные предположения относительно вида функции  $f(R)$ , авторы получают различные частные случаи модели (1.24). Например, если динамика ресурса при отсутствии потребителей описывается моделью Ферхюльста

$$\frac{dR_n(t)}{dt} = \alpha R_n(t) \left( 1 - \frac{R_n(t)}{K} \right),$$

то тогда имеем:

$$f(R) = 1 - \frac{R}{K}, \quad x^* = \frac{\alpha}{\beta}.$$

С учетом этих выражений получаем «доопределенную» дискретную логистическую модель:

$$x_{n+1} = \begin{cases} ax_n(1 - bx_n), & x_n \in [0, x^*), \\ 0, & x_n \geq x^*, \end{cases}$$

где параметры  $a = \lambda K$ ,  $b = \beta / \alpha$ .

Если предположить, что динамика ресурса без потребителя описывается уравнением Бергаланфи [213, 214]:

$$\frac{dR_n(t)}{dt} = \alpha R_n^\theta(t) - \alpha K^{\theta-1} R_n(t),$$

где параметр  $\theta \in (0,1)$ , тогда:

$$f(R) = R^{\theta-1} - K^{\theta-1}, \quad x^*,$$

что и дает модель Хасселла (1.13), со следующими параметрами:

$$a = \lambda K, \quad b = \frac{\beta}{\alpha} K^{1-\theta}, \quad c = \frac{1}{1-\theta}.$$

Модель Морана-Риккера также выводится из модели (1.24) в том случае, когда внутри-годовая динамика ресурса описывается моделью Гомперца (1.2), представленной в виде:

$$\frac{dR_n(t)}{dt} = \alpha R_n(t) \left( 1 - \frac{\ln R_n(t)}{\ln K} \right),$$

где предполагается, что параметр  $K > 1$ . Из этого уравнения получаем:

$$f(R) = 1 - \frac{\ln R}{\ln K}, \quad x^* = \infty.$$

Соответственно, при  $\mu = 0$  получаем модель Морана-Риккера (1.10), у которой параметры имеют следующий вид:

$$a = \lambda K, \quad b = \frac{\beta}{\alpha} \ln K,$$

Наконец, при

$$\frac{dR_n(t)}{dt} = \alpha - \frac{\alpha R_n(t)}{K},$$

или когда есть постоянный приток ресурса в систему со скоростью  $\alpha$  и его отток с относительной скоростью  $\alpha/K$ , имеем

$$f(R) = \frac{1}{R} - \frac{1}{K}, \quad x^* = \infty,$$

что в конечном итоге дает модель Скеллама [357] (1.8), где параметры имеют вид:

$$a = \lambda K, \quad b = \frac{\beta}{\alpha} \ln K.$$

Таким образом, из модели (1.23) динамики системы «ресурс-потребитель» авторы [252] выводят практически все наиболее известные дискретные модели динамики численности изолированной популяции. Однако можно ли данный метод вывода считать биологически обоснованным? Можно ли считать доказанным, что существуют некие реальные условия, когда полученные дискретные модели применяются к описанию популяционной динамики? Здесь все же следует быть весьма осторожным. Во-первых, базовое предположение о том, что особи откладывают яйца непрерывно и каждое отдельное яйцо может существовать от года до нескольких секунд (после чего независимо от времени пребывания в фазе яйца появляется нормальная особь), представляется совершенно нереальным. Модель, конечно же, может быть модифицирована с учетом того, что развитие особи в фазе яйца происходит некоторое определенное *конечное* время, поскольку в рамках модели априори предполагается, что погодные факторы, прежде всего температурные условия, не меняются со временем. Видимо, наиболее подходящим математическим аппаратом для учета конечности времени развития особи являются обыкновенные дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом [67, 69, 72, 90, 121, 122, 124, 125, 127, 157, 158, 186 и др.]. Но в рамках модифицированной модели, скорее всего, не удастся получить явного вида дискретной модели.

Во-вторых, далеко не для всех популяций корм может выступать быстрой переменной. Нельзя исключать возможности возникновения подобных ситуаций во взаимодействии птиц с насекомыми, которые имеют несколько генераций в год. Насекомые в системе лесного биогеоценоза могут выступать и как быстрая, и как медленная компонента по отношению к каким-либо другим подсистемам [57, 61]. Но наше предположение о том, что численность насекомых в некоторых случаях может быть быстрой переменной по отношению к изменению численности птиц, вступает в противоречие с другим базовым предположением: в модели (1.23) популяция потребителей *зимует в фазе яйца*. Это точно не имеет никакого отношения к птицам, и даже далеко не ко всем видам насекомых. Поэтому вопрос о том, кто выступает в роли потребителя и кто именно является кормом, остается открытым. И, наконец, если корм не является быстрой переменной, то порядок системы не понижается, и, соответственно, получить явный вид дискретной модели не представляется возможным.

В-третьих, в модели (1.23) предполагается, что параметр  $\mu$  – интенсивность гибели взрослых особей – является величиной постоянной, откуда следует, что саморегуляция в популяции потребителей отсутствует: ее нет ни среди взрослых особей, ни, естественно, среди яиц. Это вполне допустимо, если в системе есть регуляция (лимитирование) кормом. Однако

возникает вопрос – что это за корм, который никак не влияет на смертность взрослых особей, но ограничивает только их плодовитость? Можно допустить, что имеются некие ингредиенты, которые весьма важны для продукции яиц (например, кальций), но они далеко не всегда удовлетворяют популяционным законам (известно, что кальций не размножается). Кроме того, когда этого корма-ингредиента мало, то почему из-за него не возникает внутривидовая конкуренция?

Таким образом, суммируя все вышесказанное, можно утверждать, что предложенную модель (1.23) со всеми ограничениями никоим образом нельзя считать моделью динамики какой-либо экологической системы. И, следовательно, вывод дискретных моделей из (1.23) также нельзя считать обоснованием правомерности использования этих моделей для анализа популяционной динамики. Изучение различных моделей динамики экологических систем показывает, что одним из базовых требований к ним должно быть следующее: биология, стоящая за математическими уравнениями, не должна противоречить нашему пониманию функционирования этого биологического объекта. И к тому же, по мере сил и возможностей модель не должна допускать двух или более существенно различных толкований, даже если они дают положительную оценку самой модели (возможности ее применения к описанию динамики биологических объектов). Впрочем, к этим проблемам мы вернемся еще не один раз.

Как и ранее предполагаем, что существуют выделенные моменты времени  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots, t_0 = 0, t_{k+1} - t_k = h = const > 0$ ) появления особей новых генераций. В рамках рассматриваемой ниже непрерывно-дискретной модели динамики численности изолированной популяции будем считать, что появление этих особей осуществляется моментально – в моменты времени  $t_k$  (точнее, время появления особей новых генераций много меньше времени жизни отдельной особи).

Между двумя соседними моментами времени появления происходит только уменьшение численности популяции в результате естественной смертности и действия внутривидовых саморегуляторных механизмов. Будем предполагать, что динамику численности популяции на каждом отрезке времени  $[t_k, t_{k+1}]$  можно описать с помощью уравнения

$$\frac{dx}{dt} = -xR(x), \quad (1.25)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ , а интенсивность гибели особей в популяции  $R(x)$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$R(0) > 0, \frac{dR}{dx} > 0, R(+\infty) = +\infty. \quad (1.26)$$

Величина  $R(0)$  является интенсивностью естественной смертности особей (если численность популяции  $x(t)$  измеряется в «штуках», то единица



измерения величины  $R$  – время<sup>-1</sup>; по-другому функция  $R$  может быть названа относительной скоростью гибели особей), а увеличение значений функции  $R(x)$  обусловлено действием саморегуляторных механизмов. Подобные ограничения (1.26) на вид функции  $R(x)$  встречаются в самых различных моделях экологических систем [2, 7, 31, 40, 103, 117, 118, 135, 136, 154].

Обозначим  $x(t_{k+1} - 0)$  как количество особей, выживших к моменту времени  $t_{k+1}$ , т. е. количество особей, которые могут дать потомство;  $Y_k$  – коэффициент плодовитости, т. е. среднее число потомков, которое порождается каждой выжившей особью. Тогда численность особей новой генерации будет определяться следующим выражением:

$$x_{k+1} = x(t_{k+1} - 0) = Y_k x(t_{k+1} - 0). \quad (1.27)$$

Плодовитость особей  $Y_k$  зависит от многих факторов и в первую очередь от условий питания особей. Если корма всегда достаточно много, т. е. он не является лимитирующим фактором, то можно считать, что величина плодовитости всегда остается неизменной:  $Y_k = \text{const} > 0$ . Если же плодовитость существенно зависит от условий питания особей, то в первом приближении можно считать, что и ее величина находится в зависимости от среднего числа особей на всем интервале существования текущей генерации:  $Y_k = Y_k(\bar{x})$ , где

$$\bar{x} = \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(u) du.$$

Необходимо отметить, что подобный учет зависимости плодовитости особей от условий их питания носит косвенный характер. Для построения более реалистичной модели (для случая, когда корм выступает как лимитирующий фактор) следовало бы ввести в нее еще одну переменную, численно равную доступному (и пригодному для питания) корму. Кроме этого, при острой нехватке корма растет не только смертность особей, но и происходит усиление внутривидовой конкуренции, что требует соответствующей модификации уравнения (1.25), а не только учета зависимости коэффициента плодовитости от последнего интегрального выражения. Также важно отметить, что «неравнозначность» моментов времени питания особей может быть учтена в последнем выражении введением неотрицательной весовой функции.

Справедливо следующее утверждение:

*Если плодовитость особей постоянна  $Y = \text{const} > 0$ , то в модели (1.25) – (1.27) реализуются только режимы монотонной стабилизации значений  $x_k$  на единственном глобально устойчивом уровне. Популяция не вырождается тогда и только тогда, когда выполняется неравенство*

$$Y > e^{hR(0)}.$$

Прежде всего, необходимо предположить, что коэффициент плодovitости больше единицы:  $Y > 1$ , поскольку если выполнено обратное неравенство и плодovitость меньше единицы, то популяция асимптотически вырождается при любых начальных значениях численности (последовательность  $x_k$  монотонно стремится к нулю при всех  $x_0 > 0$ ).

Пусть  $\psi(x)$  – функция

$$\psi(x) = \int \frac{dx}{xR(x)}.$$

Из условий (1.26) получаем, что функция  $\psi(x)$  монотонно возрастает и «выпукла вверх»:  $\psi'(x) > 0$ ,  $\psi''(x) < 0$ . Следовательно, существует монотонно возрастающая обратная функция  $\psi^{-1}$ :  $(\psi^{-1})' > 0$ ,  $(\psi^{-1})'' > 0$ . Решение задачи Коши уравнения (1.25) с начальными условиями  $x(t_k) = x_k$  имеет вид  $\psi(x) = -t + C$ , где константа интегрирования  $C = t_k + \psi(x_k)$ . Тогда численность выживших к моменту времени  $t_{k+1}$  особей определяется соотношением

$$x(t_{k+1} - 0) = \psi^{-1}(\psi(x_k) - h).$$

Таким образом, модель (1.25)–(1.27) может быть окончательно представлена в следующем виде:

$$x_{k+1} = Y\psi^{-1}(\psi(x_k) - h) = \varphi(x_k). \quad (1.28)$$

Заметим, что модель (1.28) является прямым дискретным аналогом непараметрической модели (1.25)–(1.27). Из свойств функций  $\psi$  и  $\psi^{-1}$  следует, что в правой части модели монотонно возрастающая функция,  $\varphi'(x_k) > 0$ , и, следовательно, последовательность  $\{x_k\}$  является монотонной [102, 157, 158, 166, 175]. Другими словами, с учетом сделанных выше предположений относительно коэффициента плодovitости численность популяции в соответствии с уравнением (1.28) монотонно изменяется и асимптотически стабилизируется на каком-либо уровне. Циклические режимы в модели (1.28) не реализуются. Отсюда получаем важное биологическое следствие: при весьма общих ограничениях на характер действия внутривидовых механизмов реализации циклических режимов возможна лишь при наличии зависимости плодovitости от численности популяции; при постоянной плодovitости циклические колебания численности популяции не наблюдаются. Это утверждение справедливо, по крайней мере, в тех случаях, когда в действии саморегуляторных механизмов нет

запаздывания<sup>1</sup>. И здесь вполне уместно спросить – если во многих известных дискретных моделях (рассмотренных в предыдущем параграфе) реализуются сложные динамические режимы (циклы и хаос), то чем же именно они обусловлены? Как определить наличие запаздывания в действии саморегуляторных механизмов (и, соответственно, оценить его величину) с помощью дискретных моделей? Или как доказать нелинейность зависимости именно коэффициента плодовитости от численности популяции для тех же дискретных моделей?

Покажем, что функция  $x_{k+1} = \varphi(x_k)$  (1.28) пересекает биссектрису  $x_{k+1} = x_k$  либо в одной, либо в двух точках. Причем, если единственное пересечение – начало координат, то эта стационарная точка является глобально устойчивым равновесием (популяция вырождается при любых начальных значениях своей численности). Если существует два пересечения при неотрицательных значениях  $x_k$ , то тогда точка 0 – неустойчивое состояние равновесия: численность популяции при этом асимптотически стабилизируется на единственном устойчивом ненулевом уровне.

Пусть  $\tilde{x}$  – неотрицательное решение уравнения  $x = \varphi(x)$ . Из (1.28) следует, что для  $\tilde{x}$  выполняется соотношение

$$\psi(\tilde{x}) - \psi(\tilde{x}/Y) = h.$$

Учитывая свойства функций  $\psi(x)$  и  $R(x)$ , получаем, что в левой части последнего уравнения стоит монотонно убывающая функция: при  $Y > 1$  из свойства  $\psi' > 0$  имеем  $\psi(\tilde{x}) > \psi(\tilde{x}/Y)$ , а из свойства  $\psi'' > 0$  –  $\psi'(\tilde{x}) < \psi'(\tilde{x}/Y)$ . Следовательно, если решение последнего уравнения существует, то оно единственное.

Рассмотрим функцию

$$f(x) = \int_{x/Y}^x \frac{ds}{sR(s)} = h. \quad (1.29)$$

С учетом ограничений, наложенных на вид функции  $R(x)$  и коэффициент  $Y$ , функция  $f(x)$  (1.29) неотрицательна и монотонно убывает:

$$\frac{df}{dx} = \frac{1}{xR(x)} - \frac{1}{xR(x/Y)} < 0,$$

так как функция  $R(x)$  по условиям (1.26) монотонно растет.

Из определенного интеграла (1.29) следует, что

---

<sup>1</sup> Вопросы влияния запаздывания на динамику популяции детально рассматриваются в следующей главе.

$$\frac{Y-1}{R(x)} < f(x) < \frac{Y(Y-1)}{R(x/Y)}. \quad (1.30)$$

Для ограниченности последовательности  $\{x_k\}$  требуется, чтобы при больших значениях  $x_k$  выполнялось неравенство  $x_{k+1} < x_k$ , что эквивалентно условию  $f(x_k) < h$ . Из ограничений (1.30) видно, что мажоранта функции  $f(x)$  (1.29) монотонно убывает с ростом величины  $x$  и стремится к нулю. Следовательно, траектории модели (1.28) ограничены.

#### 1.4. Влияние зимних погодных условий на динамику популяции

Для многих природных популяций и, в частности для популяций насекомых в бореальной зоне, характерно отсутствие какой-либо жизнедеятельности в течение всего зимнего периода. Каждая особь за этот период под воздействием различных факторов: флуктуаций температуры, глубины снежного покрова и т. д. – либо выживает (с некоторой вероятностью), либо гибнет. Поэтому процесс снижения численности популяции за зимний период можно моделировать как разрыв траектории дифференциального уравнения, описывающего изменение численности во времени. Можно считать, что существуют фиксированные моменты времени  $u_k$ ,  $u_{k+1} - u_k = h > 0$ ,  $t_k < u_k < t_{k+1}$ , в которые происходит скачкообразное уменьшение значений численности популяции:

$$x_k = x(u_k) = px(u_k - 0), \quad (1.31)$$

где  $p$  – доля выживших особей за зимний период соответствующего года:  $0 \leq p \leq 1$ ;  $x(u_k - 0)$  – численность особей, доживших до момента времени  $u_k$  (до наступления зимних условий).

Графически изменение численности популяции представлено на рис. 1.10, где  $t_k$  – моменты времени появления особей новых генераций;  $x(t_k - 0)$  – численность особей, доживших до момента размножения;  $Y$  – коэффициент плодовитости особей.

На временных интервалах  $[u_{k-1}, t_k)$  и  $[t_k, u_k)$  динамику численности популяции будем описывать дифференциальным уравнением (1.25):

$$\frac{dx}{dt} = -xR(x), \quad (1.32)$$

где интенсивность гибели особей  $R(x)$  удовлетворяет ограничениям (1.26):

$$R(0) > 0, \quad \frac{dR}{dx} > 0, \quad R(\infty) = \infty. \quad (1.33)$$

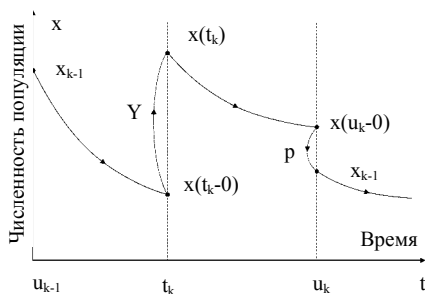


Рис. 1.10. Изменение численности популяции во времени в модели, учитывающей влияние зимних погодных условий

Увеличение численности популяции, как и в предыдущей модели, будем описывать с помощью следующего уравнения (1.27):

$$x(t_k) = Yx(t_k - 0). \quad (1.34)$$

Модель (1.31)–(1.34) является усложнением модели (1.25)–(1.27), в которой дополнительно учитывается влияние зимних погодных условий на изменение численности популяции. Вопрос о влиянии зимних условий на динамику численности популяций насекомых до настоящего времени остается открытым. Существующие экологические теории динамики численности лесных насекомых и экспериментальные исследования флуктуаций отдельных видов [26, 40, 76, 129, 130, 136, 207, 210 и др.] указывают на значительную роль этих условий в популяционной динамике, и нередко влияние этих условий связывают с развитием массовых размножений лесных насекомых. С учетом этого, представляются весьма актуальными вопросы выявления роли зимних условий в популяционной динамике (с помощью математических моделей) и, соответственно, создания математической или, точнее, модельной базы соответствующих экологических теорий.

Пусть  $h_1 = t_{k+1} - u_k > 0$ ,  $h_2 = u_k - t_k > 0$ ,  $t_{k+1} - t_k = u_{k+1} - u_k = \text{const} > 0$ . Рассмотрим сначала самый простой случай, когда и плодовитость особей, и их выживаемость за зимний период постоянны. В общем случае это не так, и величины обоих коэффициентов зависят от условий питания особей в течение определенного времени. Это может быть косвенно учтено в модели (1.31)–(1.34) как зависимость от значений численности в предыдущие моменты времени.

Предположим, что гибель особей определяется законом Ферхюльста (1.17):  $R(x) = \alpha + \beta x$ , где  $\alpha$  – коэффициент естественной смертности осо-

бей:  $\beta$  – коэффициент саморегуляции. Дважды последовательно решая задачу Коши для уравнения (1.32) с начальными условиями, определяемыми соотношениями (1.31) и (1.34), получаем следующее рекуррентное уравнение для величин  $x_k$ :

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{1 + Bx_k}, \quad (1.35)$$

где коэффициенты имеют вид:

$$A = pYe^{-\alpha h}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha} [1 - e^{-\alpha h_1} + Ye^{-\alpha h_1} (1 - e^{-\alpha h_2})].$$

Модель (1.35), очевидно, является моделью Скллама (1.8). При выполнении следующего неравенства для коэффициентов модели (1.35)  $pY < e^{\alpha h}$  популяция вырождается при любых начальных значениях своей численности. Заметим, что значение коэффициента  $A$  линейно зависит от коэффициента выживаемости  $p$ , но это справедливо только для случая, при котором отслеживается динамика значений численности в начальные моменты времени (когда в системе только возникает жизнедеятельность). Если же изучается динамика значений в самом начале зимних условий:  $y_k = x(u_k - 0)$ , то для последовательности величин  $y_k$  также будет справедлива модель Скллама (1.35), однако, с другим значением коэффициента  $B$ :

$$B = \frac{\beta p}{\alpha} [1 - e^{-\alpha h_1} + Ye^{-\alpha h_1} (1 - e^{-\alpha h_2})]. \quad (1.36)$$

В данном случае параметр  $p$  входит в модель (1.35) нелинейно. Это, в свою очередь, означает, что в общем случае при построении дискретных моделей у нас нет никаких оснований считать, что параметры, отражающие влияние погодных факторов (все факторы, а не только зимние погодные условия), входят в модель линейно, как это нередко предполагается при построении моделей динамики численности лесных насекомых [40, 57, 58, 61, 64, 65, 95, 136]. Более того, как именно входит тот или иной параметр в модель, может зависеть от моментов фиксации численности популяции. Как показал анализ простейшего случая с моделью Скллама (1.35), параметр  $p$  только один раз входит в модель линейно – когда численность измеряется в самом начале периода жизнедеятельности; во всех остальных случаях – нелинейно.

Конечно, для модели (1.35) с параметром  $B$  в виде (1.36), можно указать ситуации, когда *в первом приближении* параметр  $p$  входит в модель линейно, в частности, когда численность популяции крайне мала, когда  $Bx_k \ll 1$  и т. д. Но в общем случае это предположение неверно. И если все же в модели предполагается линейная зависимость от соответствующего показателя, то каждый раз необходимо дополнительно указывать или ог-

раничения на диапазон колебаний численности, или соотношение на какие-либо параметры модели и т. д.

Как отмечалось выше, выживаемость особей за зимний период зависит от многих факторов, но в первую очередь от условий питания особей в течение всего периода жизнедеятельности  $[u_k, u_{k+1}]$ . Поэтому можно считать в первом приближении, что величина выживаемости  $p$  за зимний период зависит от величины  $z$ , где средняя численность популяции за весь вегетационный период

$$z = \frac{1}{h} \int_{u_k}^{u_{k+1}} x(s) ds .$$

Функция  $p(z)$  монотонно убывает. Чем выше средняя численность популяции  $z$ , тем, соответственно, хуже условия питания особей (в результате усиления внутривидовой конкуренции за кормовой ресурс). Поэтому для функции  $p(z)$  должны выполняться следующие ограничения:

$$\forall z \geq 0 \quad p(z) \in [0,1], \quad \frac{dp}{dz} < 0 . \quad (1.37)$$

В более общем случае выживаемость  $p$  зависит также от средних значений численности в предыдущие временные интервалы. В частности, если воздействие популяции вызывает негативную реакцию кормового растения [26, 40, 136, 153], то в модели необходимо учитывать зависимость выживаемости  $p$  от средних значений численности за несколько предыдущих лет.

Модель (1.31)–(1.34) может быть сведена к рекуррентному уравнению. Для этого рассмотрим следующую функцию

$$\psi(x) = \int \frac{dx}{xR(x)} + C,$$

где  $C$  – произвольная константа. Из ограничений (1.33) следует, что функция  $\psi(x)$  монотонно возрастает, неотрицательна и «выпукла вверх»:

$$\psi'(x) > 0, \quad \psi''(x) < 0 .$$

Таким образом, существует обратная функция  $\psi^{-1}$ , которая монотонно возрастает, неотрицательна и «выпукла вниз».

Интегрируя (1.32), получаем следующее соотношение:

$$x(t) = \psi^{-1}(-t + c_1), \quad (1.38)$$

где константа интегрирования  $c_1$  определяется из начального условия  $x(u_k) = x_k$  (рис. 10):

$$c_1 = u_k + \psi(x_k).$$

Таким образом, выражение (1.38) приобретает вид:

$$x(t) = \psi^{-1}(u_k - t + \psi(x_k)) \quad \forall t \in [u_k, t_{k+1}).$$

В момент  $t_{k+1}$  происходит разрыв траектории уравнения (1.32) – появление особей новой генерации (рис. 1.10), и, следовательно, численность новой генерации будет определяться выражением:

$$x(t_{k+1}) = Yx(t_{k+1} - 0) = Y\psi^{-1}(\psi(x_k) - h_1), \quad (1.39)$$

где  $h_1 = t_{k+1} - u_k$ . Решая уравнение (1.32) на интервале  $[t_{k+1}, u_{k+1})$  с начальным условием (1.39) и учитывая скачок (1.31), окончательно получаем следующую дискретную модель:

$$x_{k+1} = x(u_{k+1}) = Q \left( \frac{1}{h} \int_{u_k}^{u_{k+1}} x(s) ds \right) \psi^{-1}(c_2 - u_{k+1}), \quad (1.40)$$

где

$$c_2 = t_{k+1} + \psi(x(t_{k+1})).$$

Обозначим правую часть рекуррентного уравнения (1.40) через  $F(x_k)$ . Анализ дискретной модели (1.40) в общем случае крайне затруднен, однако можно показать, что на интервале

$$0 \leq x_k < \psi^{-1} \left( \psi \left( \frac{\psi^{-1}(h_2)}{Y} \right) + h_1 \right),$$

где  $h_2 = u_{k+1} - t_{k+1}$ , функция  $F(x)$  монотонно возрастает. Иными словами, численность популяции изменяется монотонно. Заметим, что при неотрицательных начальных значениях решения рекуррентного уравнения (1.40) неотрицательны и ограничены.

Рассмотрим некоторые частные случаи модели (1.40).

1. При  $R(x) \equiv b = \text{const} > 0$  (т. е. в популяции «не работают» саморегуляторные механизмы в течение всего вегетационного периода, и в этом случае не все из условий (1.33) выполняются) и  $p(z) = e^{-qz}$ , где  $q = \text{const} > 0$ ,  $Y = \text{const}$ , модель (1.40) принимает следующий вид:



$$x_{k+1} = \alpha x_k e^{-\beta x_k}, \quad (1.41)$$

где  $\alpha, \beta$  – положительные константы:

$$\alpha = Y e^{-bh}, \quad \beta = \frac{q}{bh} \left[ 1 - e^{-bh_1} + Y e^{-bh_1} (1 - e^{-bh_2}) \right]. \quad (1.42)$$

Уравнение (1.41) – это модель Морана–Риккера [319, 332], анализу которой посвящено достаточно большое число работ [см., например, 166, 173, 175, 178, 310, 312, 313]. Таким образом, модель Морана–Риккера (1.41) выводима из модели (1.31)–(1.34), по крайней мере в условиях, когда в системе не действуют механизмы саморегуляции ( $R = const$ ), плодовитость особей постоянна, единственным регулятором численности являются зимние условия. Это не совсем точно: регулятором выступает внутрипопуляционная конкуренция за кормовой ресурс, что и влияет на выживаемость особей в зимний период. Зимние условия, являясь плотностно-независимыми факторами, сами по себе регулировать численность популяции не могут.

Как уже упоминалось выше, обычно параметр  $\alpha$  связывают с погодными факторами, а  $\beta$  считают коэффициентом саморегуляции [56–58, 61]. Из последних соотношений для параметров модели (1.41) получаем весьма интересные результаты, которые слабо согласуются с подобной интерпретацией коэффициентов. А именно, параметр  $Y$  – плодовитость особей, доживших до момента появления особей новой генерации, – входит и в коэффициент  $\alpha$  (что не удивительно), и в коэффициент  $\beta$ . Более того, с ростом величины параметра  $Y$  растет и значение коэффициента  $\beta$ . Наличие подобной зависимости не позволяет интерпретировать коэффициент  $\beta$  только как коэффициент саморегуляции.

Коэффициент  $\beta$  также зависит от параметра  $b$ : при определенных значениях остальных параметров увеличение значения  $b$  приводит к снижению величины  $\beta$ . Уместно спросить: как может присущий всем особям параметр (по сути, физиологический показатель) влиять на скорость *дополнительной смертности*, вызванной внутрипопуляционной саморегуляцией? Учитывая найденные связи различных параметров между собой, следует отказаться от традиционной интерпретации параметра  $\beta$ . Это комплексный показатель, который отражает влияние саморегуляторных механизмов (параметр  $q$  входит в выражение для  $\beta$ ), но его величина может зависеть также и от коэффициента плодовитости и интенсивности естественной смертности особей.

Также важно отметить, что коэффициент  $q$ , характеризующий влияние зимних погодных условий на популяционную динамику, вообще не входит в выражение для коэффициента  $\alpha$ . Значит в общем случае у нас нет никаких оснований утверждать, что именно этот коэффициент отражает влияние погодных факторов на динамику численности популяции.

Таким образом, анализ данного частного случая показывает, что если выживаемость особей за зимний период экспоненциально убывает с ростом средней численности популяции в течение вегетационного периода, то тогда при определенных значениях параметров в системе возникают циклические и хаотические режимы. Однако они не являются режимами массовых размножений насекомых [40, 136], у которых имеется несколько состояний равновесия в положительной части фазового пространства. С другой стороны, наличие циклических режимов говорит о том, что влияние зимних условий может привести к нестабильному поведению системы в пограничных точках зоны стабильности. А это, в свою очередь, будет способствовать росту вероятности начала массового размножения для вспышечных видов. Если же параметры модели таковы, что в (1.41) реализуется режим стабилизации на единственном ненулевом уровне, то в этом случае зимние условия играют роль стабилизирующего фактора.

2. При  $R(x) \equiv b = const > 0$ ,  $p(z) = 1/(1 + qz)$ ,  $Y = const$  модель (1.40) совпадает с моделью Скеллама [357]:

$$x_{k+1} = \frac{\alpha x_k}{1 + \beta x_k}, \quad (1.43)$$

где  $\alpha, \beta$  – положительные параметры, имеющие вид (1.42).

Таким образом, модель Скеллама (1.43) также выводима из непрерывно-дискретной модели (1.31)–(1.34), как и модель Морана–Риккера (1.42). В отличие от последней, модель Скеллама выводима при условии, что доля выживающих за зимний период особей подчиняется иному закону, но она также выводима и при некоторых других законах динамики популяций. В частности, модель (10) выводима, когда саморегуляторные механизмы в популяции подчиняются закону Ферхюльста [375], а плодовитость особей и выживаемость за зимний период постоянны.

В данном случае воздействие зимних условий направлено только на снижение стационарного уровня численности популяции за счет увеличения значения параметра  $q$  (или, что то же самое, снижение выживаемости особей за зимний период). Это значит, что здесь зимние условия играют роль только стабилизирующего фактора.

3. Пусть  $R(x) = a + bx$ ,  $a, b = const > 0$ ,  $p(z) = e^{-qz}$ ,  $q = const \geq 0$ ,  $Y = const$ . При начальных условиях  $x(u_k) = x_k$  численность особей, доживших до наступления очередных зимних условий, определяется выражением:

$$x(u_{k+1} - 0) = \frac{Y e^{-ah} x_k}{1 + \frac{bx_k}{a} (1 - e^{-ah_1} + Y e^{-ah_1} (1 - e^{-ah_2}))}.$$

Средняя численность популяции на интервале  $[u_k, u_{k+1})$

$$z = \frac{1}{h} \int_{u_k}^{u_{k+1}} x(s) ds = \frac{1}{h} \left( \int_{u_k}^{t_{k+1}} x(s) ds + \int_{t_{k+1}}^{u_{k+1}} x(s) ds \right),$$

определяется таким образом:

$$z = \frac{1}{bh} \ln \left( 1 + \frac{bx_k}{a} \left( 1 - e^{-ah_1} + Y e^{-ah_1} (1 - e^{-ah_2}) \right) \right).$$

Пусть  $\alpha = Y e^{-ah}$ ,  $\delta = q / bh$  и  $\beta = \frac{b}{a} [1 - e^{-ah_1} + Y e^{-ah_1} (1 - e^{-ah_2})]$ .

Из полученных выражений следует, что в данном частном случае динамика численности популяции описывается моделью Хасселла (1.13):

$$x_{k+1} = \frac{\alpha x_k}{(1 + \beta x_k)^{1+\delta}}. \quad (1.44)$$

Таким образом, модель Хасселла [199, 265] выводима в рамках непрерывно-дискретных моделей в случаях, когда в популяции не действуют саморегуляторные механизмы, и когда саморегуляция описывается законом Ферхюльста, а выживаемость особей за зимний период – убывающей экспонентой от средней численности популяции. В этом случае если какая-либо модель выводима при *качественно различных предположениях* (саморегуляторные механизмы работают и не работают), дать содержательную биологическую интерпретацию коэффициентов модели *принципиально* нельзя.

Что важно отметить для полученной нами модели Хасселла (1.44). Во-первых, коэффициент  $\beta$  линейно зависит от коэффициента саморегуляции  $b$ ; в этом случае он действительно отражает влияние саморегуляторных механизмов. Во-вторых,  $\beta$  нелинейно зависит от коэффициента естественной смертности особей  $a$ , который однако никакого отношения к процессу саморегуляции не имеет. В-третьих, коэффициент  $\delta$  также отражает влияние саморегуляторных механизмов, и только он зависит от коэффициента выживаемости особей за зимний период.

4. Пусть  $R(x) = a + bx$ ,  $a, b = \text{const} > 0$ ,  $p(z) = 1/(1 + qz)$ ,  $Y = \text{const}$ . Пусть также параметры  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\delta$  имеют такой же вид, как и в предыдущей модели (1.44). В этом случае динамика численности популяции описывается следующим рекуррентным уравнением:

$$x_{k+1} = \frac{\alpha x_k}{(1 + \beta x_k)(1 + \delta \ln(1 + \beta x_k))}, \quad (1.45)$$

которое вполне можно рассматривать как своеобразное обобщение и / или модификацию модели Скеллама [357]. При всех значениях параметров

в модели (1.45), в отличие от модели Скеллама (1.8), имеется точка экстремума, что, в частности, приводит к появлению режима затухающих колебаний, которых нет в модели Скеллама. На рис. 1.11 представлены поведение функции, стоящей в правой части уравнения (1.45), для различных значений параметра  $\alpha$ , а также биссектриса  $x_{k+1} = x_k$ .

Как видно из рисунка, во всех точках пересечения графиков функций с биссектрисой (точки уравнения являются стационарными для соответствующих значений параметров) производная по модулю не превосходит единицы. Таким образом, во всех представленных вариантах на рис. 1.11 мы имеем режим затухающих колебаний численности с асимптотической стабилизацией на ненулевом уровне.

При  $\alpha < 1$  в модели (1.45) существует единственная глобально устойчивая стационарная точка 0 (популяция вырождается при любых начальных значениях численности). При  $\alpha > 1$  точка 0 теряет устойчивость, и в области  $\{x > 0\}$  появляется еще одна стационарная точка, координата которой находится из уравнения (рис. 1.11)

$$(1 + \beta x)(1 + \delta \ln(1 + \beta x)) = \alpha.$$

Учитывая, что функция, стоящая в левой части уравнения, монотонно и неограниченно возрастает и при  $x = 0$  равна 1, тогда при  $\alpha > 1$  решение этого уравнения существует и единственное.

Рассмотрим математическую модель динамики численности изолированной популяции, в которой размножение носит непрерывный характер, а периодические разрывы траекторий обусловлены влиянием зимних погодных факторов.

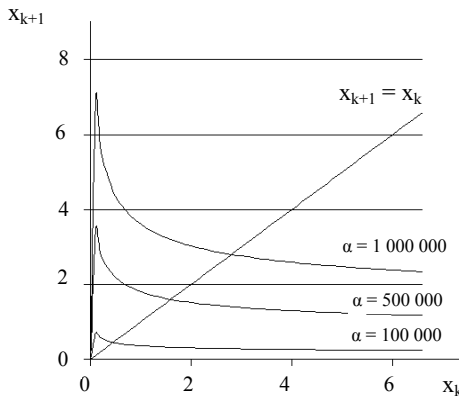


Рис. 1.11. Варианты поведения функции (1.45) при различных значениях параметров  $\alpha$  и  $\beta = 20$ ,  $\delta = 10\,000$ . Режим затухающих колебаний

Пусть как и ранее,  $u_k$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$ ,  $u_{k+1} - u_k = h = \text{const} > 0$  – моменты наступления зимних погодных условий и, соответственно, начала следующего вегетационного периода. Динамику численности популяции на каждом интервале  $[u_k, u_{k+1})$  будем описывать с помощью следующего уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = xR(x), \quad (1.46)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ; функция  $R(x)$  описывает смертность особей, их рождаемость, а также воздействие внутривидовых саморегуляторных механизмов на динамику популяции.

Будем предполагать, что функция  $R(x)$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$R(0) > 0, \quad \frac{dR}{dx} < 0, \quad R(\infty) = -\infty, \quad (1.47)$$

где величина  $R(0)$  – мальтузианский параметр (разность между интенсивностями рождаемости и смертности особей). Снижение величины  $R(x)$  с ростом численности популяции обусловлено усилением действия саморегуляторных механизмов. Ограничения (1.47) являются в определенном смысле общепринятыми [7, 154, 158 и др.].

Обозначим через  $x(u_k - 0)$  численность особей в популяции в момент наступления  $k$ -х зимних погодных условий; через  $p$  ( $0 \leq p \leq 1$ ) – долю особей, выживших к началу следующего вегетационного периода. Тогда в моменты времени  $u_k$  выполняются следующие соотношения:

$$x(u_k) = px(u_k - 0). \quad (1.48)$$

Пусть  $x_k = x(u_k)$ . Соотношение (1.48) устанавливает начальные условия для уравнения (1.46) на следующем временном интервале. Отметим, что в дальнейшем нас будет интересовать поведение последовательности  $\{x_k\}$ , что однозначно определяет характер поведения решений модели (1.46)–(1.48). На рис. 1.12 графически представлено изменение численности популяции во времени. В общем случае, как уже рассматривалось выше, доля выживших особей  $p$  не является величиной постоянной и определяется условиями питания особей в течение определенного времени. В рамках модели (1.46)–(1.48) это может быть косвенно учтено как зависимость величины  $p$  от средней численности популяции  $Z$  на протяжении всего вегетационного периода:

$$p = p(z) = p \left( \frac{1}{h} \int_{u_k}^{u_{k+1}} x(s) ds \right). \quad (1.49)$$

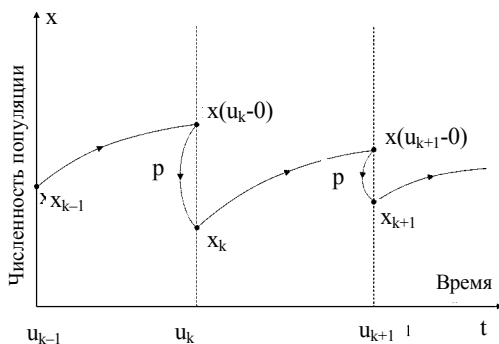


Рис. 1.12. Изменение численности популяции во времени в модели (1.46)–(1.48):  $u_k$  – моменты наступления зимних погодных условий,  $p$  – выживаемость особей за зимний период,  $x(u_k - 0)$  – численность особей, доживших до наступления зимы

Как и в рамках модели (1.31)–(1.34), естественно предполагать, что увеличение средней численности популяции приводит к ухудшению условий питания, а это в свою очередь к увеличению смертности особей в течение зимнего периода. Таким образом, функция (1.49) удовлетворяет ограничениям (1.37). Если рассматривать ситуацию, когда «скачки траекторий вниз» обусловлены сбором урожая, то наиболее естественным представляется предположение  $p \equiv const$ . Подобное предположение также будет справедливо и в случае, когда «скачки вниз» обусловлены воздействием зимних погодных условий, но корм не является лимитирующим фактором.

Рассмотрим некоторые свойства модели (1.46)–(1.48) при  $p \equiv const$ . Пусть  $K$  – решение уравнения  $R(x) = 0$ . Если  $x_0 = x(0) > K$ , то, очевидно, траектория  $\{x_k\}$  модели (1.46)–(1.48) за конечное число шагов «войдет» в область  $x \leq K$  (в дальнейшем ни при каких условиях она не выйдет за границы интервала  $[0, K]$ ). Поэтому можно изначально предполагать, что численность популяции не превосходит данной величины  $K$ :  $x_0 = x(0) < K$ .

1. При неотрицательных начальных данных траектория модели (1.46)–(1.48)  $\{x_k\}$  неотрицательна и ограничена.

2. При выполнении неравенства

$$pe^{R(0)h} < 1 \quad (1.50)$$

популяция вырождается для любых начальных значений численности. Иными словами, при выполнении условия (1.50) в модели реализуется режим безусловного вырождения популяции. В дальнейшем будем учитывать, что для модели (1.46)–(1.48) в (1.50) реализуется обратное неравенство.

3. Пусть

$$\psi(x) = \int \frac{dx}{xR(x)}.$$

При  $0 < x < K$  из ограничений (1.47) следует, что функция  $\psi(x)$  монотонно возрастает  $\psi'(x) > 0$ , а при  $x$ , изменяющемся от 0 до  $K$ , значения  $\psi(x)$  лежат в пределах от  $-\infty$  до  $+\infty$ . Таким образом, существует обратная функция  $\psi^{-1}$ , которая определена на всем интервале  $(-\infty, +\infty)$  и ограничена,  $0 \leq \psi^{-1} \leq K$ .

С учетом этого решение модели (1.46)–(1.48) может быть представлено в следующем виде при начальных условиях  $x_k = x(u_k)$ :

$$x_{k+1} = p\psi^{-1}(\psi(x_k) + h). \quad (1.51)$$

Функция, стоящая в правой части уравнения (1.51), монотонно возрастает (по  $x_k$ ), и, следовательно, в модели (1.46)–(1.48) возможны только режимы монотонной стабилизации численности популяции на каком-либо уровне.

Количество нетривиальных состояний равновесия находится с помощью уравнения

$$\psi\left(\frac{x}{p}\right) = \psi(x) + h,$$

которое, очевидно, определено при  $0 < x < pK$ . Учитывая, что вторая производная функции  $\psi(x)$  может менять знак, последнее уравнение в общем случае имеет несколько решений.

Рассмотрим частный случай модели (1.46)–(1.48), когда динамика численности популяции на временных интервалах  $[u_k, u_{k+1}]$  описывается моделью Ферхюльста:  $R(x) = \alpha - \beta x$ , где  $\alpha, \beta \equiv \text{const} > 0$ . Интегрируя (1.46), с учетом (1.48) получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{1 + Bx_k}, \quad (1.52)$$

где параметры  $A$  и  $B$  имеют вид:

$$A = pe^{ch}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha}(e^{ch} - 1).$$

Модель (1.52) является моделью Скеллама [357], и, следовательно, в данном случае в модели (1.46)–(1.48) могут реализоваться только два ди-

намического режима: популяция либо вырождается при любых начальных значениях численности, если  $A < 1$ , либо численность популяции стабилизируется на единственном положительном уровне для ненулевых начальных значений при выполнении обратного неравенства.

При выведении модели (1.52) мы опирались на предположение, что все измерения численности популяции происходили в моменты времени  $u_k$  (после зимних условий). В то же время для насекомых в бореальных лесах часто наиболее приемлемым временем измерения численности является осень (т. е. «до скачка траектории вниз»). И при этом возникает весьма важный вопрос – а сохраняется ли вид дискретной модели? Или, точнее, как зависит вид дискретной модели от выбора момента времени, когда осуществляются измерения численности популяции?

Пусть  $\tau$  ( $\tau \leq h$ ), – время первого измерения и, соответственно,  $u_k + \tau$  – моменты времени измерения численности популяции<sup>2</sup>  $x_k = x(u_k + \tau)$ . Интегрируя (1.46) с учетом сделанных предположений получаем следующую дискретную модель:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{1 + Cx_k}, \quad (1.53)$$

где коэффициент  $C$  имеет вид:

$$C = \frac{\beta}{\alpha} \left( e^{\alpha(h-\tau)} - 1 + p(e^{\alpha\tau} - 1)e^{\alpha(h-\tau)} \right). \quad (1.54)$$

Таким образом, независимо от выбора момента измерения численности при сделанных выше предположениях всегда возникает модель Скеллама (1.53). Но, если при измерениях после «скачка вниз» (когда  $\tau = 0$ ) и реализуется модель (1.52), коэффициент  $B$  не зависит от коэффициента выживаемости  $p$ , то в более общем случае коэффициент  $C$  (1.54) зависит как от величины  $\tau$  (и от соотношения величин  $\tau$  и  $h$ ), так и от значения  $p$ .

Рассмотрим более сложный случай, когда доля выживших особей за зимний период зависит от условий питания в течение всего вегетационного периода:

$$p = \exp\left(-b \int_{u_k}^{u_{k+1}} x(s) ds\right), \quad (1.55)$$

где  $b$  – положительный параметр, отражающий «чувствительность» выживаемости от условий питания: при фиксированной средней численности популяции рост параметра  $b$  приводит к снижению коэффициента выжи-

---

<sup>2</sup> Здесь мы предполагаем, что все измерения численности проводятся через равные промежутки времени. Если же измерения осуществляются не через равные промежутки, то использование дискретных моделей для аппроксимации таких данных встречает просто непреодолимые препятствия.



ваемости. В (1.55) предполагается, что с ростом величины интеграла (средней численности популяции) коэффициент выживаемости экспоненциально снижается. Когда  $R$  – линейная функция, значение интеграла в (1.55) может быть найдено аналитически, что позволяет (после некоторых упрощений) получить следующее соотношение для доли выживших особей за зимний период:

$$p = \frac{1}{\left(1 - \frac{\beta}{\alpha} x_k + \frac{\beta}{\alpha} e^{ah} x_k\right)^{\frac{b}{\beta}}}.$$

Таким образом, окончательно получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{(1 + Bx_k)^{\frac{b}{\beta} + 1}}, \quad (1.56)$$

где

$$A = e^{ah}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha} (e^{ah} - 1).$$

Модель (1.56) является моделью Хасселла [199, 265]. Она была получена исходя из гипотезы, что имеется возможность определения численности популяции после «скачка вниз» (т. е. в начале следующего вегетационного периода). В то же время, как уже отмечалось, для многих видов лесных насекомых бореальной зоны наиболее приемлемым моментом времени для оценивания численности популяции является осень (т. е. момент времени до «скачка вниз»). Если ввести обозначение  $x_k = x(u_k - 0)$ , то для такой последовательности  $\{x_k\}$  будет справедливо следующее рекуррентное уравнение:

$$x_{k+1} = \frac{(q+1) \cdot x_k}{\frac{\beta}{\alpha} qx_k + \left(\frac{\beta}{\alpha} qx_k + 1\right)^{\frac{b}{\beta}}}, \quad (1.57)$$

где

$$q = e^{ah} - 1.$$

Сравнивая модели (1.56) и (1.57), видим, что выбор вида модели существенным образом зависит от момента оценивания численности популяции (сбора экспериментальной информации). Если измерения численности происходят осенью, то нет оснований для использования при аппроксимации данных, например, рассматриваемой модели в виде (1.56), а не (1.57). Минимизируемые функционалы, используемые при оценивании параметров моделей, будут разными, что может привести к различным значениям этих параметров. Формально модели (1.56) и (1.57) разные, однако они обладают одними и теми же динамическими режимами при равных значениях параметров «базовой» модели (1.46)–(1.48).

Более того, предполагая, что оценивание численности популяции происходит в некоторые фиксированные моменты времени (не обязательно связанные с моментами скачкообразного изменения численности), можно получить однопараметрическое семейство математических моделей с дискретным временем, которые «порождаются» моделью (1.46)–(1.48). Это семейство моделей в данном случае можно назвать *обобщенной моделью Хасселла* (учитывая тот факт, что при одном из значений параметра данного семейства мы имеем классическую модель Хасселла [199, 265, 268, 269]).

Пусть, как и в предыдущем варианте,  $\tau, \tau \leq h$ , – время первого измерения численности популяции и, соответственно,  $u_k + \tau$  – моменты времени измерения численности популяции,  $x_k = x(u_k + \tau)$ . Предполагая, что величина «скачка вниз» определяется соотношением (1.55), находим следующее соотношение для доли выживших особей за зимний период:

$$p = \left( \frac{\alpha e^{\alpha\tau} - \beta x_k (e^{\alpha\tau} - 1)}{\alpha e^{\alpha\tau} + \beta x_k (e^{\alpha h} - e^{\alpha\tau})} \right)^{\frac{b}{\beta}}.$$

Подставляя полученное выражение в модель (1.51), получаем требование семейства дискретных моделей.

Анализ динамики численности изолированной популяции с непрерывной рождаемостью и непрерывной смертностью особей, но которая испытывает периодические негативные воздействия, показывает, что при постоянной вероятности выживаемости особей наблюдаются только режимы монотонной стабилизации численности на каком-либо уровне. Смертность особей при этом может иметь достаточно сложную зависимость от численности популяции. Но даже в такой относительно простой ситуации возможна реализация динамических режимов с неединственной точкой стабилизации системы (триггерные режимы). Исполнение подобных режимов связано со спецификой функционирования саморегуляторных механизмов, и в достаточно простых ситуациях данные режимы не реализуются (в частности, когда динамика численности популяции описывается моделью Ферхюльста).

Другим важным следствием проведенного анализа является выявление семейств дискретных моделей, которые могут быть порождены каждой моделью типа (1.46)–(1.48). Зависимость вида дискретной модели от момента сбора экспериментальной информации накладывает существенные ограничения на выбор вида математической модели при аппроксимации экспериментальных данных (как именно это можно учитывать, будет показано на некоторых примерах в последней главе). Если измерения численности осуществляются в начале вегетационного периода, то при определенных условиях наиболее приемлемой для описания динамики является модель Хасселла. В то же время для измерений, проводимых в осенний период (что во многих случаях и наблюдается), целесообразно использовать модель (1.57), которая в литературе не встречается и по своим свойствам практически не отличается от модели Хасселла.

Таким образом, неправильный выбор дискретной модели при аппроксимации экспериментальных данных может привести к неверной оценке параметров популяционной динамики. С другой стороны, непосредственное использование непрерывно-дискретной модели (1.46)–(1.48) для оценивания параметров не приведет к искажению самих оценок, однако, это может быть сопряжено с серьезными математическими проблемами.

## 1.5. Эффект Олли

Для различных популяций характерно образование групп особей разных размеров [117, 118], которое может быть вызвано многими причинами, и, в частности, связанными с процессами размножения, коллективной защитой, влиянием суточных и сезонных изменений погодных условий, а также локальными различиями местообитаний. С одной стороны, агрегация особей усиливает конкуренцию за пищу и пространство, с другой, приводит к повышению жизнеспособности группы, увеличению выживаемости [334] и снижению смертности особей [287] и т. д. В конечном итоге, агрегация ведет к росту коэффициента размножения. Или, точнее, появляется некое оптимальное значение плотности популяции, при которой коэффициент размножения достигает своего максимального значения.

Немонотонное поведение коэффициента размножения (как правило, речь идет об унимодальной функции) в зависимости от плотности популяции получило название эффекта Олли [117, 118, 297, 330]. На рис. 1.13 графически представлена возможная зависимость коэффициента размножения  $y$  от плотности  $x$ . При такой зависимости понятно, популяции в определенном смысле невыгодно отклонение от оптимальной плотности  $\tilde{x}$  ни в одну, ни в другую сторону – в обоих случаях коэффициент размножения становится меньше. Эффект Олли может возникать в системе не только в результате агрегации особей. Можно указать и иные механизмы, некоторые из которых приведены в работе М. Лиермана и Р. Гильборна [297].



Рис. 1.13. Зависимость коэффициента размножения  $y$  от плотности популяции  $x$ :  $x_\lambda$  – оптимальная плотность популяции, при которой достигается максимум коэффициента размножения

В частности, следующие механизмы приводят к снижению величины коэффициента размножения при низкой плотности популяции. Если в популяции имеются особи двух полов, то при достаточно низкой плотности возникают проблемы с поиском партнера – время поиска партнера в данном случае выступает как важный лимитирующий фактор [185, 242, 297, 317]. Если объединение особей в группы дает определенные преимущества по сравнению с отдельным существованием, то при снижении плотности популяции групповые эффекты пропадают [119], что также способствует снижению величины коэффициента размножения. Также замечено, что эффективность охоты хищников снижается при уменьшении размера их группы [228].

В предыдущих разделах были рассмотрены некоторые модели, в которых реализуется эффект Олли, в частности, модель Базыкина (1.6), модель *Consensus* (1.14) и модификация модели Морана-Риккера (1.15) [8, 358]. В настоящем разделе будут изучены непрерывно-дискретные модели, в которых учитывается действие этого эффекта и предполагается, что он проявляется только в момент появления особей новой генерации.

Пусть существуют выделенные моменты времени  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ,  $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ ) появления особей новых генераций. Динамику численности популяции (рис. 1.14) на каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  (между выделенными моментами времени) будем описывать с помощью следующего уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = -xR(x), \quad (1.58)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ , а функция  $R(x)$  описывает естественную смертность особей, а также воздействие внутривидовой

ляционных саморегуляторных механизмов на динамику популяции. Будем предполагать, что функция  $R(x)$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$R(0) > 0, \frac{dR}{dx} > 0, R(\infty) = \infty, \quad (1.59)$$

где величина  $R(0)$  является мальтузианским параметром (интенсивность естественной смертности особей). Рост величины  $R(x)$  с ростом численности популяции обусловлен усилением действия саморегуляторных механизмов [7, 154, 157, 158 и др.].

Пусть  $x(t_k-0)$  – численность особей в популяции в момент появления особей новой  $k$ -й генерации (численность особей, выживших к соответствующему моменту времени),  $Y(x)$  – плодовитость особей (среднее число потомков, приходящихся на одну выжившую особь). Предположим, что величина этой функции определяется только численностью выживших особей, однако в более общем случае значение  $Y$  зависит и от численности популяции в предыдущие моменты времени [105]. Тогда в момент времени  $t_k$  выполняется следующее соотношение (рис. 1.14):

$$x(t_k) = x(t_k - 0)Y(x(t_k - 0)). \quad (1.60)$$

Относительно вида функции  $Y$  будем считать, что выполняются следующие условия:

$$\forall x \geq 0 \quad Y(x) \geq 0, \exists x_m > 0 \quad \forall x \neq x_m \quad Y(x) < Y(x_m) < \infty, Y(\infty) = 0. \quad (1.61)$$

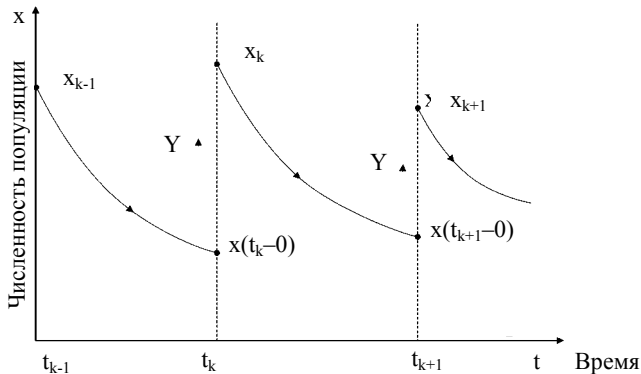


Рис. 1.14. Изменение численности популяции во времени:  $x_k$  – начальная численность особей  $k$ -й генерации.  $t_k$  – моменты времени появления особей  $k$ -й генерации,  $x(t_k-0)$  – численность особей, доживших до момента размножения  $t_k$ ,  $Y$  – коэффициент плодовитости особей

Величина  $x_m$  – оптимальное значение численности популяции, при которой плодовитость особей  $Y$  достигает своего максимального значения. Дополнительно будем предполагать, что это значение у функции  $Y$  единственно, а сама функция по крайней мере один раз непрерывно дифференцируема. Неотрицательность и конечность значений функции  $Y$ , очевидно, следуют из ее биологического смысла.

Пусть  $x_k = x(t_k)$  – численность особей новой генерации. Соотношение (1.60) определяет начальные условия для уравнения (1.58) на следующем временном интервале. Отметим, что в дальнейшем нас будет интересовать поведение последовательности  $\{x_k\}$ , что однозначно показывает характер поведения решений модели (1.58)–(1.61).

Рассмотрим некоторые свойства модели (1.58)–(1.61).

1. Из ограничений (1.59) и (1.61), наложенных на вид функций  $R(x)$  и  $Y(x)$ , следует, что при конечных начальных значениях численности популяции решения модели (1.58)–(1.61) остаются неотрицательными и ограниченными.

2. Если выполняется неравенство

$$Y(x_m)e^{-R(0)h} < 1,$$

то популяция вырождается при любых начальных значениях численности (достаточное условие глобальной устойчивости начала координат). В этом случае рождаемость в фиксированные моменты времени не компенсирует смертность особей на временных интервалах  $[t_k, t_{k+1})$ .

3. Пусть

$$\psi(x) = \int \frac{dx}{xR(x)}.$$

Из ограничений (1.59) следует, что функция  $\psi(x)$  монотонно возрастает  $\psi'(x) > 0$ , и «выпукла вверх»  $\psi''(x) > 0$ . Таким образом, существует обратная функция  $\psi^{-1}$ , которая также монотонно возрастает.

С учетом сделанных обозначений решение модели (1.58)–(1.61) формально может быть представлено в следующем виде:

$$x_{k+1} = Y(\psi^{-1}(\psi(x_k) - h))\psi^{-1}(\psi(x_k) - h). \quad (1.62)$$

Уравнение (1.62) было получено в условиях, когда фиксировалась начальная численность особей новой генерации. Если же фиксировать численность особей, доживших до момента размножения, т. е. считать, что  $x_k = x(t_k - 0)$ , тогда дискретная модель приобретает несколько иной вид:

$$x_{k+1} = \psi^{-1}(\psi(x_k Y(x_k)) - h). \quad (1.63)$$

В общем же случае, как уже отмечалось, вид дискретной модели, которая может быть выведена в рамках непрерывно-дискретной модели (1.58)–(1.61), зависит от момента фиксации численности (иными словами, всегда имеется однопараметрическое семейство моделей, порождаемых непрерывно-дискретной моделью). Пусть  $t^*$  – время до наступления момента размножения  $0 \leq t^* \leq h$ . Тогда для соответствующих моментов времени фиксации численности популяции получаем следующую дискретную модель:

$$x_{k+1} = \psi^{-1}(\psi[Y(\psi^{-1}(\psi(x_k) - t^*)) \cdot (\psi^{-1}(\psi(x_k) - t^*))]) - h + t^*)$$

При  $t^* = 0$  последняя модель, очевидно, переходит в (1.63), при  $t^* = h$  – в (1.62).

4. Количество нетривиальных состояний равновесия модели определяется следующим соотношением:

$$\psi(x) = \psi(xY(x)) + h.$$

Это функциональное уравнение в общем случае может иметь несколько положительных решений. Таким образом, немонотонная зависимость плодовитости особей от численности популяции может привести к реализации динамических режимов с несколькими стационарными состояниями.

Анализ модели (1.58)–(1.61) в общем виде крайне затруднен. Поэтому далее мы рассмотрим некоторые частные случаи, когда функция  $R$  является линейной (как в модели Ферхюльста [375]):

$$R(x) = \alpha + \beta x,$$

где  $\alpha, \beta \equiv const > 0$ . Интегрируя уравнение (1.58), с учетом соотношения (1.60) получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = \frac{\alpha x_k}{1 + Bx_k} Y\left(\frac{\alpha x_k}{1 + Bx_k}\right), \quad (1.64)$$

где положительные параметры  $\alpha$  и  $B$  имеют вид:

$$a = e^{-\alpha h}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha}(1 - e^{-\alpha h}),$$

а  $x_{k+1}$  – начальная численность новой генерации. С помощью замены переменной

$$u_k = \frac{\alpha x_k}{1 + Bx_k}$$

уравнение (1.64) приводится к следующему виду:

$$u_{k+1} = \frac{au_k Y(u_k)}{1 + Bu_k Y(u_k)} = G(u_k), \quad (1.65)$$

которое представляется более удобным для анализа. Важно отметить, что если модель (1.64) является отображением неотрицательной полуоси в себя, то модель (1.65) – это отображение полуоткрытого интервала  $[0, \alpha/B)$  в себя. При этом, очевидно, что обе модели имеют одинаковые структуры пространства параметров и набор динамических режимов.

Если выполняется неравенство для производной функции  $G$ , стоящей в правой части уравнения (1.65),

$$\frac{dG}{du_k}(0) = aY(0) < 1,$$

то начало координат является устойчивой стационарной точкой уравнения (1.65). Координаты стационарных точек, отличных от начала координат, определяются следующим уравнением:

$$Y(u) = \frac{1}{a - Bu}. \quad (1.66)$$

Поскольку функция в правой части уравнения (1.66) монотонно возрастает с ростом величины  $u$ , а функция  $Y$  или монотонно возрастающая (при выполнении условия  $a < Bx_m$  на параметры модели), или немонотонная функция, то в общем случае уравнение (1.66) может иметь несколько решений. Если  $Y(0) < a^{-1}$ , то число вещественных корней уравнения (1.66) четное или равно 0; при выполнении обратного неравенства число корней нечетное.

На рис. 1.15 представлена бифуркационная диаграмма для модели (1.64), когда функция  $Y$  имеет вид, как и в модели (1.15):  $Y(x) = A \text{Exp}(-b(x-c)^2)$ , где  $A$  – максимальное значение коэффициента размножения, достигаемое при оптимальной численности равной  $c$ . Из диаграммы видно, что модель (1.64) также обладает достаточно богатым набором динамических режимов, как и модель (1.15). При значениях параметра  $A$  близких к восьми наблюдается цикл длины 3 (рис. 1.15), поэтому в данной модели отмечаются циклы всех длин и хаос [176, 177].

При изменении значений параметров модели бифуркационная диаграмма может принять качественно иной вид. Например, если изменяются величины параметра  $c$  ( $c = 2,1$ ), а значения остальных параметров остаются неизменными (рис. 1.15), на бифуркационной диаграмме появляются провалы (начало координат представляется глобально устойчивым равновесием, также как и на бифуркационной диаграмме для модели (1.15) на рис. 1.8). Здесь тоже наблюдается интервал изменения значения пара-



метра  $A$ : когда в фазовом пространстве модели реализуется триггерный режим – существуют два устойчивых стационарных состояния, одно из которых – начало координат.

Анализ поведения показателя Ляпунова  $\lambda$  [179] при тех же значениях параметров ( $a = 0,95$ ,  $B = 0,1$ ,  $b = 0,5$ ,  $c = 0,1$ ,  $x_0 = 1$ ):

$$\lambda(x_0) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=0}^{N-1} \ln |f'(x_i)|,$$

где  $f$  – функция, стоящая в правой части уравнения (1.64) и  $f'$  – ее производная, вычисленная в соответствующей точке траектории, показывает (рис. 1.16), что вблизи значения  $A \approx 5,5$  наблюдаются положительные значения (что соответствует экспоненциальному разбеганию траекторий). Таким образом, при достаточно больших значениях параметра  $A$  следует ожидать появление хаотической популяционной динамики.

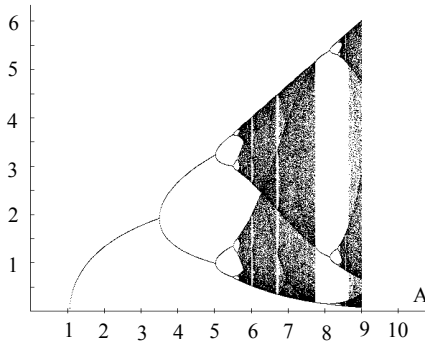


Рис. 1.15. Бифуркационная диаграмма для модели (1.64) при значениях параметров:  $a = 0,95$ ,  $B = 0,1$ ,  $b = 0,5$ ,  $c = 0,1$

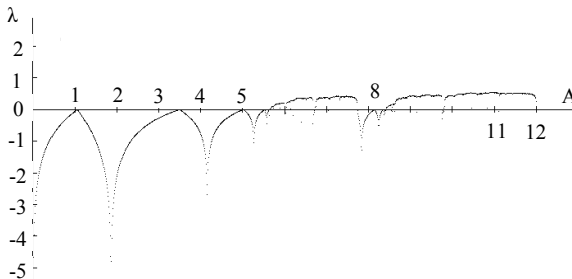


Рис. 1.16. Поведение показателя Ляпунова  $\lambda$  при  $a = 0,95$ ,  $B = 0,1$ ,  $b = 0,5$ ,  $c = 0,1$ ,  $x_0 = 1$

Использование теоремы П. Даймонда [138, 235] также показывает, что в пространстве параметров системы (1.64) имеются области, в которых условия этой теоремы выполняются и, соответственно, реализуются режимы хаотической динамики популяции.

Теорема [235]: пусть  $I$  – множество в  $R^N$  и  $f: I \rightarrow R^N$  – непрерывное отображение. Предположим, что существует непустое компактное множество  $X \subset I$ , удовлетворяющее условиям:

- а)  $X \cup f(X) \subset f^2(X) \subset I$ ,
- б)  $X \cap f(X) = \emptyset$ .

Тогда

- I. Для каждого  $k = 1, 2, \dots$  в  $I$  существует  $k$ -периодическое множество.
- II. Существует несчетное множество  $S \subset I$ , которое не содержит периодических точек и для которого имеют место следующие соотношения:

- 1)  $f(S) \subset S$ ,
- 2) для любых двух различных точек  $p \in S$  и  $q \in S$

$$\limsup_{k \rightarrow \infty} |f^k(p) - f^k(q)| > 0,$$

- 3) для любой точки  $p \in S$  и любой периодической точки  $q \in I$

$$\limsup_{k \rightarrow \infty} |f^k(p) - f^k(q)| > 0.$$

Таким образом, при реализации условий а) и б) теоремы Даймонда в системе возникают хаотические режимы. На рис. 1.17 представлены результаты расчетов для модели (1.64) при  $a = 0,95$ ,  $B = 0,1$ ,  $b = 0,5$ ,  $0 \leq A \leq 12$ ,  $0,01 \leq c \leq 3,5$ . Как показывают численные расчеты, условия теоремы Даймонда не выполняются в области  $\Omega_1$  и выполняются в области  $\Omega_2$ .

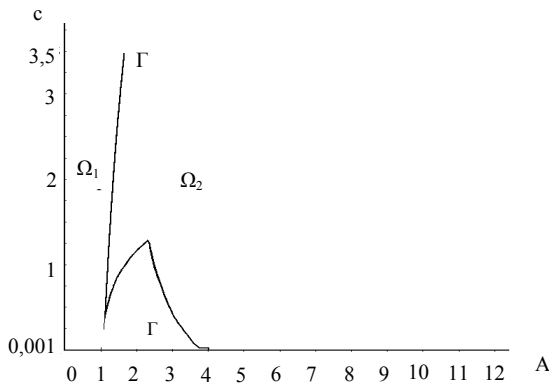


Рис. 1.17. Результаты численных расчетов по проверке условий теоремы Даймонда при  $a = 0,95$ ,  $B = 0,1$ ,  $b = 0,5$ ,  $0 \leq A \leq 12$ ,  $0,01 \leq c \leq 3,5$ :  $\Gamma$  – граница областей  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$

## Глава 2. МОДЕЛИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ

### 2.1. Что такое «запаздывание»?

Вопрос относится не к абстрактной математической модели, а к *экологической системе*, у которой есть свои законы функционирования и регуляторные факторы, которая подвержена воздействию модифицирующих факторов и т. д.

Большинство исследователей полагают, что запаздывание – это наличие зависимости скорости изменения численности популяции от значений ее же численности в некоторые предыдущие моменты времени [25, 46–48, 67, 69, 72, 90, 121, 122, 124, 125, 158, 205, 206, 208, 209 и др.]. Существуют и другие мнения, например, когда запаздывание определяют как время, необходимое для регуляторных механизмов вернуть систему в исходное состояние (точнее было бы говорить о возвращении системы в некоторую окрестность первоначального состояния [40, 136]. И те и другие авторы считают, что именно запаздывание в действии различных популяционных регуляторных механизмов играет наиболее существенную роль в динамике численности.

Заметим, что первое и второе – далеко не одно и то же. Если в первом случае в качестве моделей популяционной динамики рассматриваются обыкновенные дифференциальные уравнения с распределенным или сосредоточенным запаздыванием [66–69, 72, 90, 158, 274, 275, 293, 294, 302, 376], а также рекуррентные уравнения с запаздыванием [233, 238, 240, 244, 245, 259, 263, 272, 280, 295, 298, 333, 337, 360], то во втором случае можно использовать эти же дифференциальные уравнения без запаздывающего аргумента. Если система находилась в состоянии равновесия и была выведена из нее, например, под воздействием модифицирующих факторов (и при этом ее динамика описывалась группой обыкновенных дифференциальных уравнений), то потребуются определенное время, чтобы она вернулась в некоторую  $\varepsilon$ -окрестность стационарного состояния, из которого она была выведена. Время возвращения системы будет зависеть от величины  $\varepsilon$ , величины отклонения и т. д. и не будет величиной постоянной.

Впрочем, эти два различных определения запаздывания вовсе не исключают друг друга: и то и другое запаздывание может присутствовать в одной и той же системе. Однако определенную путаницу в понимание су-

ти популяционных процессов это, несомненно, привносит. Эта путаница начинается с самых простых вопросов - о каком конкретно запаздывании идет речь в том или ином случае? И как именно корректно учесть это запаздывание в математической модели?

Рассмотрим сначала известную модель Хатчинсона [274, 275], которая лежит в основе целого направления в экологическом моделировании [см., например, 67, 69, 71, 72, 191, 201, 217, 219, 227, 378 и др.], и попытаемся критически оценить области возможного применения данной модели для объяснения популяционной динамики:

$$\frac{dx}{dt} = r \left[ 1 - \frac{x(t-h)}{K} \right] x(t), \quad (2.1)$$

где  $r$  – мальтузианский параметр,  $h$  – величина запаздывающего аргумента,  $K$  – емкость среды. Видимо, не совсем корректно определять  $K$  как емкость среды: в модели (2.1) численность популяции может превышать этот уровень и, более того, при этом продолжать расти. В (2.1) параметр  $K$  играет роль некоего потенциального стационарного уровня: если асимптотически численность популяции стабилизируется на ненулевом уровне, то именно на уровне  $K$ . Если же начальная функция  $\varphi(t)$  для модели (2.1) такова, что

$$\forall t \in [-h, 0] \quad x(t) = \varphi(t) \leq K,$$

то, очевидно, для любого  $t \geq 0$  выполняется неравенство:

$$x(t) \leq K e^{rt}.$$

Прежде всего, необходимо обсудить «биологический смысл» слагаемых, входящих в правую часть уравнения (2.1). Поскольку с ростом величины  $x(t-h)$  относительная скорость роста численности популяции  $\dot{x}/x$  снижается, то, следовательно, эта величина относится к тем функциям, которые описывают действие внутривидовых регуляторных механизмов с отрицательной обратной связью. Воздействие этих механизмов приводит к снижению скорости роста численности популяции. Если бы эта величина  $x(t-h)$  описывала запаздывание в процессе воспроизводства особей и соответствовала численности особей, способных дать потомство, то тогда ее рост должен был бы приводить к соответствующему увеличению скорости размножения особей. Поэтому трактовку запаздывания (2.1), как возникающую в результате запаздывания в процессе воспроизводства особей, следует признать некорректной с биологической точки зрения.

Раскрывая скобки в уравнении (2.1), получаем, что, в сущности, модель Г. Хатчинсона есть своеобразная модификация модели П. Ферхюльста (1.3). Параметр  $r$  является разностью между интенсивностью естест-

венной рождаемости особей и интенсивностью их естественной смертности. Отношение  $r/K$  – коэффициентом саморегуляции, а сам процесс саморегуляции определяется выражением  $x(t)x(t-h)$ . Возникает вполне естественный вопрос: какой именно реальный биологический механизм может быть описан подобным выражением?

Если в модели П. Ферхюльста (1.3) соответствующее выражение имеет вид  $x^2$  и эта величина прямо пропорциональна числу встреч особей между собой, то в модели Г. Хатчинсона (2.1) данная величина пропорциональна числу встреч особей, живущих в настоящий момент времени и тех, которые жили в момент времени  $t-h$  (фильм ужасов от Хатчинсона: живущие сталкиваются с теми, кого уже нет, и это определяет популяционную динамику). Очевидно, подобная трактовка недопустима, хотя можно определить число столкновений особей, живущих в данное время, с теми, которые существовали в момент времени  $t-h$  и выжили. Однако здесь сразу же возникают вопросы: почему взаимодействие происходит именно с теми особями, которые выжили, и как определить их число?

Заметим, что число выживших особей не будет прямо пропорционально величине  $x(t-h)$ , поскольку изменение численности подчиняется нелинейному закону (1.3) [120, 121, 122, 124, 125, 126, 127]. Если же допустить, что их число пропорционально  $x(t-h)$  с некоторым постоянным коэффициентом, то это будет означать, что особи в популяции живут одновременно по двум разным законам: гибнут в соответствии с нелинейным законом (2.1), но, тем не менее, через время  $h$  их численность оказывается пропорциональной  $x(t-h)$ .

Также в литературе, посвященной проблемам моделирования динамики численности популяций, встречается мнение, что запаздывание в модели Хатчинсона (2.1) можно трактовать так: в модели таким образом учитывается влияние предыдущего поколения на прирост численности следующего [см., например, 154]. В частности, это может быть конкуренция между взрослыми и юными особями, и тогда  $h$  есть не что иное, как среднее время жизни поколения. Но и данную трактовку выражения, стоящего в правой части уравнения, нельзя признать удовлетворительной. Действительно, если  $x(t)$  – это суммарная численность старых и молодых особей в момент времени  $t$ ,  $x(t-h)$  – та же численность, но в момент времени  $t-h$ , то откуда следует, что произведение этих чисел описывает взаимодействие данных подгрупп особей в популяции? Кроме проблемы учета выживших особей к моменту времени  $t$ , что не пропорционально  $x(t-h)$ , при такой трактовке возникает еще одна проблема – как определить группу молодых и группу старых особей? Неужели модель (2.1) столь универсальна, что при *любом* разделении особей на подгруппы она адекватно описывает популяционную динамику? Если так, то тогда эта модель должна весьма просто выводиться из модели фон Ферстер [247] динамики популяции с непрерывной возрастной структурой. Однако таких выводов до настоящего времени никто не представил. И еще один вопрос – почему скорость

размножения популяции зависит от ее численности именно в момент времени  $t-h$  – некоторый момент времени в прошлом? Если модель описывает влияние предыдущего поколения на динамику текущего, то естественно предположить, что это связано, например, с накоплением в системе метаболитов, влиянием на объем пригодного для питания корма и т. п. Но это приведет к необходимости использовать модель с распределенным запаздыванием. Поэтому если считать, что модель Хатчинсона описывает влияние предыдущего поколения на динамику текущего, то необходимо указать реальную биологическую ситуацию.

Наконец, по мнению Дж. М. Смита [157, 158], возможно следующее обоснование выбора выражения в правой части модели Хатчинсона: если по мере увеличения численности какого-либо вида доступные ему ресурсы сокращаются, то такая ситуация описывается моделью Ферхюльста. Однако в реальной экосистеме ресурсы способны к возобновлению, и поэтому действительный уровень доступных в любой момент времени ресурсов будет зависеть от плотности регулируемого вида в некий момент времени  $t-h$  в прошлом, где  $h$  – «время развития вида», служащего ресурсом.

Для того чтобы обосновать данную трактовку, следовало бы первоначально построить модель системы «ресурс–потребитель», и уже из нее вывести уравнение Хатчинсона (2.1). Не очевидная ситуация: из существующих моделей динамики системы «хищник–жертва», построенных в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений, вывести модель Хатчинсона (например, понизив порядок системы, считая какую-либо переменную быстрой или, наоборот, медленной) нельзя. Тогда какой именно должна быть модель системы «ресурс–потребитель» (или «хищник–жертва»), в рамках которой принципиально можно было бы вывести уравнение Хатчинсона?

Таким образом, можно констатировать, что модель Хатчинсона (2.1) не допускает столь же простого и четкого обоснования, как модели Мальтуса или Ферхюльста. Видимо, наиболее приемлемая трактовка модели следующая: модель (2.1) не является балансовой и, соответственно, отдельные слагаемые не допускают содержательной интерпретации. Не исключена ситуация, что модели типа (2.1) вообще не применимы к описанию динамики популяций. Однако, модели с распределенным запаздыванием [25, 121, 122, 124, 125, 127, 376 и др.] несомненно являются весьма эффективным инструментом моделирования популяционной динамики.

Краткое обсуждение проблем интерпретации модели Хатчинсона показывает, что удовлетворительного биологического объяснения для модели нет, как нет и содержательных ответов на ряд поставленных выше вопросов. Поэтому можно считать, что все это направление [35, 68, 66, 169, 191, 201, 216, 217, 219, 227, 260, 262а и др.] до настоящего времени не имеет серьезной биологической базы. «Разногласица» в толковании отдельных слагаемых свидетельствует вовсе не о широте возможных применений моделей данного типа, а именно об отсутствии каких-либо серьез-

ных биологических интерпретаций. В такой ситуации говорить об эффективном использовании модели Хатчинсона (2.1) при решении популяционных задач не приходится [см., например, дополнение к книге 90, 312, 361].

Сказанное вовсе не означает, что анализ моделей подобного типа не представляет для популяционной динамики никакого интереса: заменой переменных модели с распределенным запаздыванием могут быть сведены к системам обыкновенных дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом. Более того, можно указать уравнения с запаздывающим аргументом, которые допускают вполне определенную содержательную биологическую интерпретацию. Например, следующее уравнение, учитывающее наличие запаздывания в процессе размножения:

$$\frac{dx}{dt} = f(x(t-\tau)) - g(x(t)), \quad (2.2)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ , функция  $f$  описывает процесс увеличения численности популяции, функция  $g$  описывает процесс гибели особей (естественная смертность плюс влияние саморегуляторных механизмов; запаздывания в реакции саморегуляторных механизмов нет). Запаздывание в уравнении (2.2) соответствует следующему популяционному процессу. В популяции в каждый момент времени имеются особи двух разных типов (или фаз развития), например: взрослые особи (их численность обозначена через  $x(t)$ ) и яйца. Взрослые особи непрерывно откладывают яйца, развитие и превращение которых во взрослых особей не зависит от величины  $x(t)$ . Это позволяет считать, что, во-первых, пребывание особей в фазе яйца фиксировано (и равно величине  $\tau$ ), во-вторых, численность яиц, выживших и превратившихся во взрослых особей, пропорциональна числу отложенных яиц, а последнее в свою очередь пропорционально численности взрослых особей  $x(t)$ . Заметим, что учет конечности времени пребывания особей в фазе яйца в модели (2.2) реализован, видимо, несколько лучше, чем в модели Костицына (1.17)–(1.20). Впрочем, сравнивать эти две модели весьма непросто – в рамках одной из них фазы развития особей не перекрываются, в другой наоборот – полностью перекрываются.

Неотрицательные функции  $f$  и  $g$  в (2.2) должны удовлетворять следующим очевидным ограничениям:

$$f(0) = g(0) = 0, \quad \frac{dg}{dx} \geq 0, \quad f(x) \xrightarrow{x \rightarrow \infty} 0.$$

В частном случае функция  $g$  может быть линейной (как в модели Ферхюльста). Функция  $f$  может не быть монотонной, например, если в системе действует эффект Олли [330].

Уравнение (2.2) с различными функциями  $f$  и  $g$  неоднократно использовалось для описания различных популяционных процессов [см., например, 35, 216, 260, 296], в том числе для описания динамики концентрации красных кровяных клеток [226, 303, 304], моделирования различных физиологических процессов, лесной динамики и т. д. [37–39, 257, 270].

В литературе встречаются также математические модели, в которых вводится непрерывное (распределенное) запаздывание [25, 121, 122, 124, 125, 127, 230–232, 376]. В частности, в работах Кашинга [230–232] дается анализ модели, являющейся аналогом модели В. Вольтерра [25, 376]:

$$\frac{dx}{dt} = rx(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_0^{\infty} x(t-s) d\alpha(s) \right).$$

Подобный учет в моделях запаздывания представляется более естественным. Одним из возможных обоснований моделей с распределенным запаздыванием может служить следующее: в рамках подобных моделей предпринимается попытка хотя бы косвенно учесть влияние условий питания особей в течение некоторого времени. Чем выше (средняя или средневзвешенная) численность популяции, тем хуже условия питания особей в ней и, следовательно, меньше относительная скорость роста численности (по существу, меньше плодовитость особей). Коэффициенты гибели особей и влияния саморегуляторных механизмов, обусловленные, например, голодом, обострением конкуренции за ресурсы и т. д., также могут зависеть от выражений подобного типа. В общем случае данные интегральные выражения, от которых зависят коэффициенты рождаемости и гибели, различаются.

Построение моделей в виде уравнений с запаздывающим аргументом для случая, когда размножение и смертность особей в популяции носят непрерывный характер, не встречает особых трудностей (трудности – в анализе таких моделей). Качественно иная ситуация наблюдается, если имеются выделенные моменты времени появления особей новых генераций и наступления зимних погодных условий. Предположим, что в модели динамики численности насекомых необходимо учесть влияние условий питания особей на их смертность, не вводя в модель дополнительной переменной, равной объему пригодного для питания корма. Будем считать, что коэффициент смертности особей в этом случае зависит от средней численности популяции на некотором интервале времени. Тогда возникает вопрос: на каком именно интервале? Можем ли мы считать, что длина этого интервала фиксирована? Получается, что в самом начале очередного вегетационного периода смертность особей зависит от того, как они питались перед началом зимнего периода, – а является ли это предположение оправданным? Или же более целесообразно считать, что коэффициент смертности зависит от средней численности популяции на интервале от начала вегетационного периода до текущего момента?



Таким образом, при учете влияния запаздывания в действии различных механизмов на популяционную динамику возникает целый ряд вопросов, которые сейчас не могут быть решены ни теоретическими исследованиями, ни сопоставлениями теоретических результатов с эмпирическими. Если сравнение траекторий модели с запаздыванием с экспериментальными траекториями дает хорошие (с точки зрения статистики) результаты, то отсюда вовсе не следует, что и взаимодействие особей, и проявление запаздывания именно так и реализуются в природе. Небольшие изменения модели, но соответствующие иному типу взаимодействия особей между собой, позволят получить столь же хорошие результаты. Однако и это еще не все. В настоящее время мы не имеем статистических методов, которые при анализе траекторий изменения численности дают возможность надежно оценивать не только величину запаздывания, но и факт ее существования. Можно лишь указать на определенные попытки использовать для решения этой задачи автокорреляционную функцию и ее различные модификации [см., например, 367, 380], что, конечно, не рассматривается как надежный, эффективный и или просто убедительный метод.

В настоящей главе мы изучим несколько различных моделей, в рамках которых учитывается как внутри-, так и межсезонное запаздывание в действии различных популяционных механизмов. В том числе будет рассмотрена модель, в которой размножение и смертность особей носят непрерывный характер.

## 2.2. Запаздывание в коэффициенте размножения

Рассмотрим модель динамики численности популяции, в которой будем предполагать, что рождаемость особей и их смертность носят непрерывный характер. Моделей таких популяций существует великое множество [см., например, 40, 135, 136, 154, 367]. Однако в отличие от всех других моделей будем считать, что скорость размножения в популяции определяется не текущим значением численности (как в моделях Ферхюльста, Гомпертца, Базыкина и др.) и численностью особей, пребывающих в популяции некоторое время назад (как в модели (2.2)), а численностью особей находившихся в популяции некоторое время  $\tau$  назад и выживших к настоящему моменту времени.

Пусть динамика численности популяции описывается следующим уравнением:

$$\frac{dx}{dt} = (\alpha_1 - \alpha_2)x - \beta x^2, \quad (2.3)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,  $\alpha_1$  – интенсивность рождаемости особей,  $\alpha_2$  – интенсивность их естественной смертности,  $\beta$  –

коэффициент саморегуляции. Как и в модели Ферхюльста, предположим, что коэффициенты смертности особей и саморегуляции постоянны ( $\alpha_2, \beta = \text{const} > 0$ ), а смертность особей в популяции подчиняется закону Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_2 x - \beta x^2. \quad (2.4)$$

Обозначим через  $\zeta(t)$  – численность особей в данный момент времени  $t$ , оставшихся из числа живших некоторое время  $\tau$  назад. Пусть также

$$x(t - \tau) = \xi(t - \tau) = \xi_0. \quad (2.5)$$

На отрезке  $[t - \tau, t]$  переменная  $\zeta(t)$  подчиняется общему закону (2.4) гибели особей и поэтому выполняется соотношение:

$$\frac{d\xi}{dt} = -\xi(\alpha_2 + \beta x). \quad (2.6)$$

Решая уравнения (2.5)–(2.6), получаем, что численность выживших к моменту времени  $t$  особей определяется следующим выражением:

$$\zeta(t) = \xi_0 e^{-\alpha_2 \tau - \beta \int_{t-\tau}^t x(s) ds} = x(t - \tau) e^{-\alpha_2 \tau - \beta \int_{t-\tau}^t x(s) ds}. \quad (2.7)$$

Пусть, как и в модели Ферхюльста, интенсивность рождаемости выживших особей равна  $\alpha_1$ . Подставляем выражение (2.7) в уравнение (2.3) и получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 x(t - \tau) e^{-\alpha_2 \tau - \beta \int_{t-\tau}^t x(s) ds} - \alpha_2 x - \beta x^2. \quad (2.8)$$

Для корректной постановки задачи необходимо определить начальные условия:  $x(t) = \varphi(t) > 0$  при  $t \in [-\tau, 0]$ ,  $\varphi(t) \in C_{[-\tau, 0]}$ . Очевидно, что на временном интервале  $[-\tau, 0]$  мы не можем иметь таких значений  $t$ , при которых численность равна нулю  $x(t) = \varphi(t) = 0$ : эти начальные функции противоречили бы нашему предположению об отсутствии в системе миграционных процессов.

Если в уравнении (2.8) сделаем замену переменных  $t = \tau t'$ ,  $y = \beta \tau x$ , то, соответственно, получим уравнение, содержащее меньшее число неизвестных параметров:

$$\frac{dy}{dt'} = Ay(t'-1)e^{-B-\int_{t'-1}^{t'} y(s)ds} - By - y^2. \quad (2.9)$$

При этом начальные условия также изменятся:

$$y(t') = \rho(t') > 0 \text{ при } t' \in [-1, 0], \quad \rho(t') \in C_{[-1, 0]}. \quad (2.10)$$

Поэтому в дальнейшем будем анализировать поведение решений уравнения (2.9) с начальными условиями (2.10), а вместо  $t'$  будем писать  $t$ .

Заметим, что справедливо следующее равенство:

$$\left. \frac{dy}{dt} \right|_{y=0} = Ay(t-1)e^{-B-\int_{t-1}^t y(s)ds}.$$

Так как начальные данные (2.10) неотрицательные, то и правая часть уравнения при  $y = 0$  также неотрицательна. Следовательно, решения уравнения (2.9) с неотрицательными начальными данными всегда остаются неотрицательными.

Для доказательства ограниченности решений уравнения (2.9) рассмотрим выражение

$$\frac{dy}{dt} = Ay(t-1) - By - y^2 \quad (2.11)$$

с теми же начальными данными (2.10). Решения уравнения (2.11), очевидно, ограничивают решения уравнения (2.9), поэтому из ограниченности решений уравнения (2.11) будет следовать и ограниченность решений уравнения (2.9).

Уравнение (2.11) имеет две стационарные точки:  $y = 0$  и  $y = A - B$ . Причем вторая стационарная точка существует в положительной части при выполнении условия  $A > B$ . Когда  $A \leq B$  можно показать, что  $y \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  (режим асимптотического вырождения популяции при любых начальных условиях).

Действительно, пусть

$$r_0 = \max_{t \in [-1, 0]} \rho(t).$$

Тогда решения следующей задачи Коши

$$\frac{dy}{dt} = Ar_0 - By - y^2, \quad y(0) = r_0 \quad (2.12)$$

будут ограничивать решения задачи Коши (2.10)–(2.11). Решения уравнения (2.12) асимптотически стремятся к единственному пределу  $r_1$ , для которого выполняется неравенство:

$$r_1 = -\frac{B}{2} + \sqrt{\frac{B^2}{4} + Ar_0} < r_0.$$

При некотором достаточно большом значении  $t$  мы можем рассмотреть следующую задачу Коши

$$\frac{dy}{dt} = Ar_1 - By - y^2, \quad y(0) = r_1$$

и таким образом получить последовательность значений  $r_0, r_1, \dots$ , которая стремится к нулю. Отсюда следует, что при  $A \leq B$  все решения уравнения (2.11), а значит и (2.9) асимптотически стремятся к нулю.

Пусть  $A > B$ . Если выполняется неравенство  $\rho(t) \leq A - B$ , то

$$\left. \frac{dy}{dt} \right|_{y=A-B} = A(y(t-1) - (A-B)) \leq 0.$$

Из этого соотношения следует, что решения с начальными данными в интервале  $[0, A - B]$ , не могут выйти за границы этой полосы. Пусть

$$R_0 = \max_{t \in [-1, 0]} \rho(t) > A - B.$$

Способом, изложенным выше, можно показать, что решение стремится к  $A - B$ , откуда и следует ограниченность решений.

Уравнение (2.9) при любых значениях параметров имеет стационарную точку  $y = 0$ . При выполнении неравенства

$$A > Be^B$$

существует нетривиальное состояние равновесия  $y \equiv \bar{y}$ , где  $\bar{y}$  – решение уравнения

$$Ae^{-B-y} - B - y = 0.$$

Введем новую переменную:

$$I = B + \int_{t-1}^t y(s) ds.$$

Уравнение (2.9) в этом случае преобразуется в следующую систему уравнений с запаздывающим аргументом:

$$\frac{dy}{dt} = Ay(t-1)e^{-t} - By - y^2, \quad \frac{dI}{dt} = y(t) - y(t-1), \quad (2.13)$$

и начальными данными

$$y(t) = \rho(t) > 0 \text{ при } t \in [-1, 0], \quad \rho(t) \in C_{[-1, 0]}, \quad I(0) = B + \int_{t-1}^t \rho(s) ds. \quad (2.14)$$

Система (2.13) – стандартная система дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом. Поскольку выше была доказана ограниченность решений, то следовательно, решение задачи (2.13)–(2.14) существует и единственно на всем временном полуинтервале.

Стационарным точкам уравнения (2.9) соответствуют стационарные точки  $(0, B)$  и  $(\bar{y}, \bar{I})$  системы (2.13). Точка  $(0, B)$  устойчива, когда справедливо неравенство  $A \leq B \exp(B)$ , и неустойчива при выполнении обратного соотношения.

Действительно, характеристическое уравнение  $Ae^{-B-\lambda} - B - \lambda = 0$  системы (2.13), линеаризованной вблизи точки  $(0, B)$ , при  $A > B \exp(B)$  имеет положительный вещественный корень. При условии  $A \leq B \exp(B)$  у этого уравнения нет корней с положительной вещественной частью.

Рассмотрим нетривиальную стационарную точку  $(\bar{y}, \bar{I})$ , вблизи которой линеаризуя систему (2.13), получаем следующую систему уравнений:

$$\frac{dy}{dt} = (-B - 2\bar{y})y + Ae^{-\bar{t}}y(t-1) - A\bar{y}e^{-\bar{t}}I, \quad \frac{dI}{dt} = y(t) - y(t-1).$$

Система может быть представлена в ином виде:

$$\frac{dy}{dt} = (-B - 2\bar{y})y + (B + \bar{y})y(t-1) - A\bar{y}(B + \bar{y})I, \quad \frac{dI}{dt} = y(t) - y(t-1). \quad (2.15)$$

Учитывая, что  $\bar{I} = B + \bar{y}$ , получаем характеристическое уравнение системы (2.15):

$$e^{\lambda}(\lambda + \bar{I}) - \bar{I} = 0. \quad (2.16)$$

Квазиполином (2.16) имеет нулевой корень, который появляется при переходе от уравнения (2.9) к системе (2.13). Поэтому делаем сдвиг мнимой оси ( $\lambda = \mu + \delta$ ) и получаем:

$$e^{\mu} e^{\delta} (\mu + \delta + \bar{I}) - \bar{I} = 0.$$

Этот квазиполином может быть представлен в виде:

$$-(\delta + \bar{I})e^{\mu} + \frac{\bar{I}}{e^{\delta}} - \mu e^{\mu} = 0. \quad (2.17)$$

Следующая теорема [16а] позволяет определить расположение корней квазиполинома (2.17).

**Теорема:** При выполнении условий

1.  $p < 1$ ,

2.  $p < -q < \sqrt{a_1^2 + p^2}$ , где  $a_1$  – корень уравнения  $a = p \operatorname{tg} a$ ,  $0 < a < \pi$ ,

все корни уравнения  $pe^z + q - ze^z = 0$  лежат слева от мнимой оси.

Для квазиполинома (2.17) при малых значениях  $\delta > 0$  верно следующее:

1.  $-\delta - \bar{I} < 1$ ,

2.  $-\delta - \bar{I} < -\frac{\bar{I}}{e^{\delta}} < \sqrt{a_1^2 + (\delta + \bar{I})^2}$ .

Отсюда следует, что квазиполином (2.17) при малых  $\delta > 0$  имеет корни, лежащие только слева от мнимой оси. Заметим также, что квазиполином (2.17) не имеет чисто мнимых корней. Значит стационарная точка  $(\bar{y}, \bar{I})$  системы (2.13), а следовательно, и стационарная точка  $y = \bar{y}$  уравнения (2.9) являются всегда устойчивыми (при условии, что они существуют). Таким образом, показано, что решения уравнения (2.9) неотрицательны и ограничены, при  $A \leq B \operatorname{exр}(B)$  все решения стремятся к нулю, при  $A > B \operatorname{exр}(B)$  существует нетривиальное состояние равновесия, которое всегда является асимптотически устойчивым.

*Замечание.* Модель (2.9) обладает одним замечательным свойством. Если в оригинальной модели Ферхюльста численность популяции не может превысить асимптотический уровень, к которому она стремится (если изначально численность была меньше этого уровня), то в рамках модели (2.9) это возможно. В экспериментах Г. Ф. Гаузе [27, 28, 30] с простейшими наблюдался эффект превышения асимптотического уровня. Следует ожидать, что с помощью модели (2.9) удастся достичь лучшей аппроксимации экспериментальных данных, чем с помощью модели Ферхюльста, используемой Г. Ф. Гаузе для этой цели.

### 2.3. Обобщенная модель Хасселла

Плодовитость особей зависит от многих факторов и в первую очередь от условий питания, состояния популяции в предыдущие моменты времени. Для того чтобы учесть эту зависимость, как уже отмечалось, в моделях с непрерывным и дискретным временем вводится (в той или иной форме) запаздывающий аргумент.

В настоящем разделе рассматривается модель (1.25)–(1.27), в рамках которой плодовитость особей зависит от условий питания особей как текущей генерации, так и некоторых предыдущих генераций (это косвенно учитывается как зависимость коэффициента плодовитости от среднего числа особей в популяции на соответствующих временных интервалах). Динамика численности популяции схематично представлена на рис. 1.14. Как и в модели (1.25)–(1.27), считаем, что существуют выделенные моменты времени  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots, t_0 = 0, t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ ) появления особей новых генераций.

Между двумя соседними моментами времени  $t_k$  происходит только уменьшение численности популяции в результате естественной смертности особей и действия внутривидовых саморегуляторных механизмов (рис. 1.14). Будем также предполагать, что динамику численности популяции на каждом отрезке времени  $[t_k, t_{k+1})$  можно описать с помощью уравнения (1.25) с ограничениями (1.26). Соотношение (1.27) также должно выполняться, однако, в отличие от модели (1.25)–(1.27), будем считать, что плодовитость особей  $Y_k$  определяется выражением:

$$Y_k = Y \left( \sum_{i=0}^m \omega_i \int_{t_{k-i}}^{t_{k-i+1}} x(s) ds \right), \quad (2.18)$$

где  $\omega_i = \text{const} > 0$  – «весовые» коэффициенты, отражающие степень зависимости величины  $Y_k$  от состояния популяции в соответствующий временной интервал. Можно допустить, что эта зависимость со временем ослабевает, и поэтому для весовых коэффициентов справедливы неравенства  $\omega_0 \geq \omega_1 \geq \dots \geq \omega_m > 0$ .

Естественно предполагать, что плодовитость особей снижается с ростом значений численности популяции, а при достаточно низких значениях численности ее величина превосходит единицу. Очевидно, если последнее условие не выполняется и при всех значениях аргумента функция (2.18) меньше единицы, то стационарное состояние «ноль» является глобально устойчивым равновесием (популяция вырождается при любых начальных значениях численности). Таким образом, будем считать, что функция  $Y$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$Y(0) > 1, \quad \frac{dY}{d\nu} \leq 0, \quad \lim_{\nu \rightarrow \infty} Y(\nu) = 0, \quad (2.19)$$

где  $\nu$  – аргумент функции (2.18):

$$\nu = \sum_{i=0}^m \omega_i \int_{t_{k-i}}^{t_{k-i+1}} x(s) ds.$$

С учетом сделанных предположений, модель (1.28) приобретает следующий вид:

$$x_{k+1} = Y_k(x_k, \dots, x_{k-m})\psi^{-1}(\psi(x_k) - h), \quad (2.20)$$

где монотонно возрастающая и выпуклая вверх функция  $\psi$  определяется точно так же, как и для модели (1.25)–(1.27). Уравнение (2.20) справедливо при  $x_k > 0$  и  $x_{k+1} = 0$  при  $x_k = 0$ .

Среди основных свойств модели (2.20) отметим следующие:

1. В случае неотрицательности начальных значений  $x_0, \dots, x_m$  последовательность  $\{x_k\}$ , построенная по формуле (2.20), неотрицательна, а при выполнении условий (1.26) и (2.19) последовательность ограничена.

2. При  $Y(0) \leq \exp(R(0)h)$  точка 0 является глобально устойчивой стационарной точкой в области  $x \geq 0$  (популяция вырождается при любых начальных значениях своей численности).

Рассмотрим частный случай модели (2.20), когда интенсивность гибели особей на каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  описывается линейной монотонно возрастающей функцией  $R(x) = \alpha + \beta x$ ,  $\alpha, \beta = \text{const} > 0$ . Пусть к тому же плодовитость особей описывается монотонно убывающей экспонентой вида:

$$Y_k = Y_0 \exp\left(-\sum_{i=0}^m \omega_i \int_{t_{k-i}}^{t_{k-i+1}} x(s) ds\right), \quad (2.21)$$

где  $Y_0 = \text{const} > 0$  – максимальное значение коэффициента плодовитости, которая может наблюдаться в популяции лишь при крайне малых значениях численности в течение  $m + 1$  интервала времени. Последовательно интегрируя уравнение (1.25) и используя соотношение (2.21), получаем следующую модель динамики численности изолированной популяции:

$$x_{k+1} = \frac{a_0 x_k}{(1 + a_1 x_k) \prod_{i=0}^m \left[ (1 + a_1 x_{k-i}) \omega_i / \beta \right]}, \quad (2.22)$$

где введены следующие обозначения:

$$a_0 = Y_0 e^{-\alpha h}, \quad a_1 = \frac{\beta}{\alpha} (1 - e^{-\alpha h}).$$

Полученную модель (2.22) можно назвать обобщенной моделью Хаселла [199, 265]. В оригинальной модели (1.13) имеются сходные выражения для правой части уравнения (2.22).

В модели (2.22) нетривиальное положение равновесия  $x^*$  определяется выражением

$$x^* = \frac{(Y_0 e^{-\alpha h})^{\frac{\beta}{\beta+\Omega}} - 1}{\frac{\beta}{\alpha} (1 - e^{-\alpha h})}, \quad \Omega = \sum_{i=0}^m \omega_i. \quad (2.23)$$



Из (2.23) видно, что необходимым и достаточным условием существования стационарной точки в области  $x > 0$  является выполнение неравенства  $Y_0 > \exp(ah)$ . При выполнении обратного неравенства популяция асимптотически вырождается при любых начальных значениях численности. Очевидно, если ненулевая стационарная точка существует, то она единственна. Также заметим, что при  $m = 0$  из (2.22) получаем известную модель Хасселла (1.13).

В рамках модели Хасселла (1.13) при определенных значениях параметров реализуются как режимы асимптотической стабилизации численности, так и циклические режимы с циклами различной длины. Поскольку обобщенная модель Хасселла содержит оригинальную как частный случай, то, следовательно, в модели (2.22) также должны наблюдаться различные динамические режимы. Как видно из бифуркационной диаграммы (рис. 2.1), полученной для следующих значений параметров:  $m = 1$ ,  $\alpha = 0,1$ ,  $\beta = 0,01$ ,  $\omega_0 = 0,1$ ,  $\omega_1 = 0,09$ ,  $h = 1$ , и при коэффициенте плодovitости, изменяющемся от 10 до 22 (при  $Y_0 = 10$  значение стационарного уровня, определяемого по формуле (2.23), равно 12,23405), в модели (2.22) реализуются различные динамические режимы. В том числе, при достаточно малых значениях коэффициента плодovitости (например, при  $10 \leq Y_0 \leq 11$ ) реализуется режим асимптотической стабилизации численности популяции на единственном ненулевом уровне; в окрестности точки  $Y_0 = 21$  наблюдается циклический режим с длиной цикла, равной 4, который при увеличении значения параметра  $Y_0$  переходит в цикл длины 8 и т. д. (рис. 2.1). При тех же значениях параметров модели и  $Y_0 < 1,1052$  популяция вырождается при любых начальных значениях численности (на диаграмме не показано).

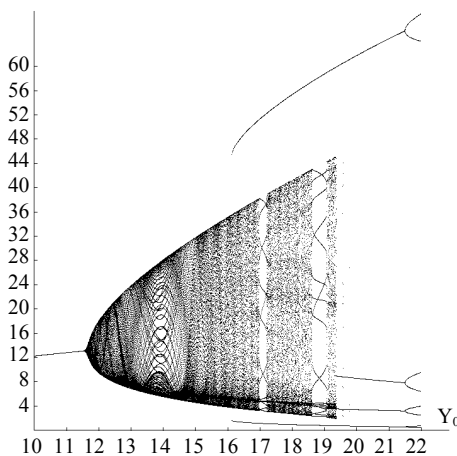


Рис. 2.1. Бифуркационная диаграмма модели (2.22), полученная при  $m = 1$ ,  $\alpha = 0,1$ ,  $\beta = 0,01$ ,  $\omega_0 = 0,1$ ,  $\omega_1 = 0,09$ ,  $h = 1$

## 2.4. Запаздывание в действии саморегуляторных механизмов

Рассмотрим модель динамики численности изолированной популяции, у которой имеется «внутриинтервальное» запаздывание в действии саморегуляторных механизмов и нет влияния условий питания предыдущей генерации на плодовитость текущей, как в модели (2.22). Также будем предполагать, что поколения не перекрываются, и появление особей новой генерации в некоторые фиксированные моменты времени  $t_k$  ( $t_{k+1} - t_k = \text{const} = h > 0, k = 0, 1, 2, \dots$ ) сопровождается гибелью предыдущего. Как и ранее,  $x(t)$  – это численность популяции в момент времени  $t$ ,  $x(t_k - 0)$  – численность особей, выживших к моменту времени  $t_k$ ,  $Y$  – средняя плодовитость особей. Изменение численности популяции во времени схематично представлено на рис. 1.14.

Как и для модели (1.25)–(1.27), будем считать, что в каждый момент времени  $t_k$  выполняется соотношение, определяющее численность очередной генерации:

$$x_k = x(t_k) = Yx(t_k - 0). \quad (2.24)$$

На каждом временном интервале  $[t_{k-1}, t_k)$  динамику численности популяции будем описывать следующим уравнением, которое отличается от соответствующего уравнения модели (1.25)–(1.27):

$$\frac{dx}{dt} = -xR(\theta), \quad (2.25)$$

где  $R(\theta)$  – интенсивность гибели особей,  $\theta$  – средняя численность особей на временном интервале  $[t_{k-1}, t)$ :

$$\theta = \frac{1}{t - t_k} \int_{t_{k-1}}^t x(s) ds.$$

Как и в модели (1.25)–(1.27), будем предполагать, что функция  $R$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$R(0) > 0, \quad \frac{dR}{d\theta} > 0, \quad R(+\infty) = +\infty. \quad (2.26)$$

Значение  $R(0)$  является мальтузианским параметром (в данном случае  $R(0)$  – интенсивность гибели особей при достаточно низкой численности популяции). Возрастание значения функции  $R$  с ростом величины  $\theta$  обусловлено усилением действия внутривидовых саморегуляторных механизмов. Таким образом, введенное запаздывание можно трактовать, в частности, и как косвенный учет в модели конкуренции среди особей за

кормовой ресурс. Например, бабочки непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* Lin.) откладывают яйца ближе к осени (в фазе яйца происходит зимовка особей). Если не было достаточно сильных повреждений растительного ценоза в течение нескольких лет, то можно предполагать, что каждый раз в начале следующего вегетационного периода объем пригодного для питания гусениц шелкопряда корма (хвои и листвы) в системе примерно одинаков. Соответственно, конкуренция среди гусениц действительно не зависит от состояний популяций в предыдущие годы, и конкуренция среди особей определяется только состояниями популяции текущего года. Эти предположения не верны, если в предыдущие годы наблюдались массовые размножения шелкопряда с серьезным повреждением кормовых растений [26, 40, 136, 352, 353–355].

Объединяя соотношения (2.24) и (2.25) с ограничениями (2.26), получаем модель динамики численности популяции с неперекрывающимися поколениями и «внутриинтервальным» запаздыванием в действии саморегуляторных механизмов. Отметим некоторые из свойств данной модели:

При неотрицательных начальных значениях решения модели неотрицательны.

Решения ограничены, и существует константа  $C$  такая, что если  $x(0) < C$ , то для любого значения  $k$  выполняется неравенство  $x_k < C$ .

Если выполнено неравенство  $Y < \exp(R(0)h)$ , тогда стационарная точка 0 является глобально устойчивым состоянием равновесия (популяция вырождается при любых начальных значениях своей численности). При выполнении обратного неравенства точка 0 является неустойчивой, и при этом существует, по крайней мере, одно нетривиальное равновесие.

Для частного случая  $R = \alpha + \beta\theta$  решение модели (2.24)–(2.26) выглядит следующим образом:

$$x_{k+1} = 4Yx_k (\alpha^2 + 2\beta x_k) \frac{e^{-h\sqrt{\alpha^2 + 2\beta x_k}}}{\left[ \sqrt{\alpha^2 + 2\beta x_k} + \alpha + \left( \sqrt{\alpha^2 + 2\beta x_k} - \alpha \right) e^{-h\sqrt{\alpha^2 + 2\beta x_k}} \right]^2}. \quad (2.27)$$

Заметим, что при  $\beta = 0$  (при отсутствии саморегуляции) модель (2.27) описывает экспоненциальное изменение численности популяции. При  $Y < \exp(\alpha h)$  численность популяции асимптотически стремится к нулю, при выполнении обратного неравенства она экспоненциально нарастает. При  $h \approx 0$  в модели (2.27) также наблюдается экспоненциальное изменение численности популяции.

На рис. 2.2 представлена бифуркационная диаграмма модели (2.27) для следующих значений параметров:  $\alpha = 0,2$ ,  $\beta = 0,4$ ,  $h = 1$ ,  $0 \leq Y \leq 160$ .

Как видно из этого рисунка, при достаточно малых значениях коэффициента плодovitости  $Y$  популяция вырождается при любых начальных значениях своей численности.

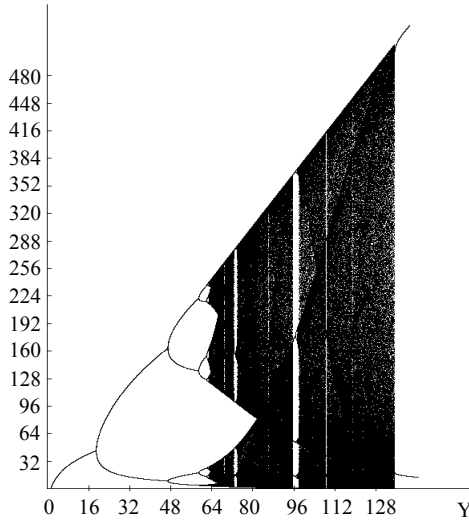


Рис. 2.2. Бифуркационная диаграмма модели (2.27) для следующих значений параметров:  $\alpha = 0,2, \beta = 0,4, h = 1$

С увеличением значения коэффициента плодовитости сначала возникает устойчивое равновесие (численность популяции стабилизируется на ненулевом уровне при положительных начальных значениях); дальнейшее увеличение плодовитости приводит к потере устойчивости ненулевого состояния равновесия и возникновению различных циклических режимов. Иными словами, модель (2.27) обладает весьма богатым набором динамических режимов. Заметим, что это разнообразие режимов обусловлено именно наличием запаздывания в действии саморегуляторных механизмов (при отсутствии запаздывания в модели реализуются только режимы монотонной стабилизации численности на каком-либо уровне).

Анализ поведения показателя Ляпунова  $\lambda$  (Шустер, 1988) при тех же значениях параметров ( $\alpha = 0,2, \beta = 0,4, h = 1$ ):

$$\lambda(x_0) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=0}^{N-1} \ln |f'(x_i)|,$$

где  $f$  – функция, стоящая в правой части уравнения (2.27) (соответственно,  $f'$  – ее производная), показывает, что при определенных значениях параметров в модели наблюдается экспоненциальное разбегание траекторий (имеются положительные значения показателя  $\lambda$ ), и, соответственно, следует ожидать при данных параметрах появления траекторий с хаотическим поведением (рис. 2.3).

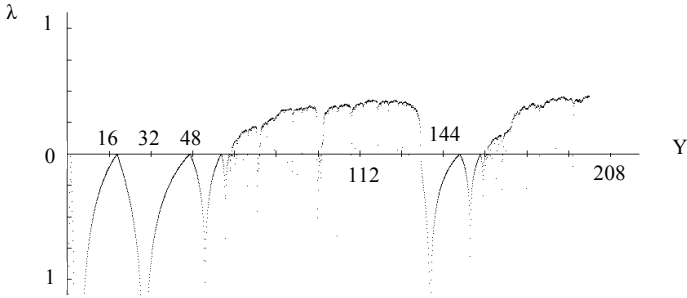


Рис. 2.3. Поведение показателя Ляпунова при  $\alpha = 0,2, \beta = 0,4, h = 1$

Проверка выполнения условий теоремы Даймонда [235] при фиксированных значениях параметров  $\beta = 0,4$  и  $h = 1$  показывает, что на плоскости  $(Y, \alpha)$  существует область  $\Omega_1$ , где условия теоремы выполняются (рис. 2.4). Можно также отметить, что при фиксированном значении коэффициента плодovitости  $Y$  рост коэффициента смертности особей  $\alpha$  «переводит» систему в область  $\Omega_2$ , где условия теоремы Даймонда не выполняются (рис. 2.4), и, соответственно, нет траекторий с хаотическим поведением. Важно констатировать, что кривая, разделяющая области  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ , проходит существенно «ниже» кривой  $\alpha = \text{Ln}(Y)$ , служащей границей области вырождения популяции. Это означает, что рост коэффициента смертности первоначально приводит к исчезновению принципиальной возможности возникновения хаотических режимов изменения численности популяции, а затем возникновению режима безусловного вырождения популяции (при любых начальных значениях численности).

Построение аналогичного разбиения для плоскости  $(\beta, \alpha)$  при  $h = 1$  и  $Y = 190$  показывает, что граница между областями  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$  является весьма сложной (рис. 2.5). Это практически не позволяет дать однозначную оценку роли коэффициента саморегуляции  $\beta$  в реализации хаотических режимов динамики популяции.

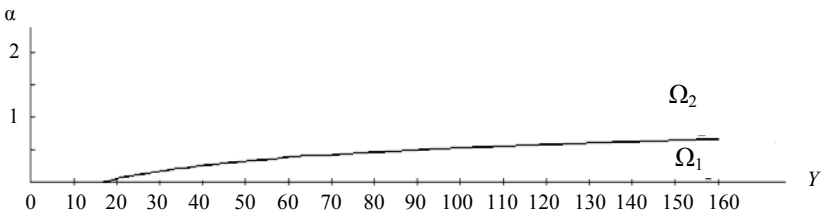


Рис. 2.4. Разбиение плоскости  $(Y, \alpha)$  при  $\beta = 0,4$  и  $h = 1$ . В области  $\Omega_1$  выполняются условия теоремы Даймонда [235], в  $\Omega_2$  – не выполняются

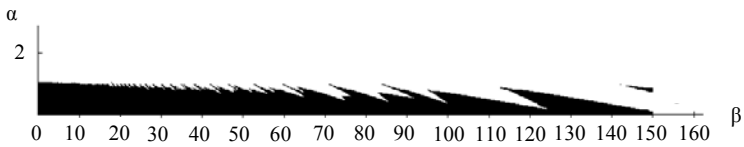


Рис. 2.5. Область  $\Omega_1$ , где реализуются условия теоремы Даймонда (закрашена) при  $h = 1$  и  $Y = 190$

Можно лишь отметить следующее: с ростом значения коэффициента  $\beta$  наблюдается тенденция снижения интервала для показателя  $\alpha$ , в котором возникают хаотические режимы.

## Глава 3. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ СО СТРУКТУРОЙ

### 3.1. Дискретные модели динамики популяции с возрастной и фазовой структурами

В рамках простейших моделей выдвигается гипотеза, что особи в популяции не имеют возраста, пола или типа (фазы развития) и т. д.: особи неотличимы одна от другой. В то же время особи разных типов (у насекомых это соответствует, например, различным фазам – гусеница, куколка, бабочка, яйцо и др.) обладают различным набором хищников и паразитов, по-разному реагируют на воздействие климатических факторов, изменение численности популяции и т. д. Особи разных возрастов также не одинаково реагируют на флуктуации климатических факторов, воздействие саморегуляторных и регуляторных механизмов, по-разному участвуют в репродуктивном процессе. То же самое можно наблюдать и у особей разных полов. Именно поэтому представляет интерес анализ моделей динамики численности изолированной популяции, в которой особи разделены на определенные группы по тем или иным признакам, и определение роли соответствующей структуры в популяционной динамике.

Выявление роли той или иной популяционной структуры предполагает поиск ответа, в частности, на такие вопросы: может ли быть наличие некой популяционной структуры причиной возникновения периодических колебаний численности популяции? Может ли разница в реакции особей разных полов на воздействие саморегуляторных механизмов вызывать хаотические колебания численности, и, если да, то при каких именно соотношениях этот эффект будет наблюдаться?

В настоящем параграфе рассматриваются модели динамики популяции, у которой имеется возрастная или фазовая структура. Дать обзор существующих в настоящее время моделей данного типа не представляется возможным, и в дальнейшем мы упомянем лишь некоторые из них.

Одна из наиболее популярных моделей динамики популяции с возрастной структурой – модель Лесли [291, 292]. Она встречается во всех учебниках по экологическому моделированию и является базовой для огромного числа различных модификаций [32, 41, 154, 157, 158, 182, 187, 222, 223, 243, 284, 307, 327, 365 и др.].

В модели Лесли предполагается, что, во-первых, время дискретно ( $t = 0, 1, 2 \dots$ ), во-вторых, в каждый момент времени в популяции имеются особи нескольких возрастных классов  $1, \dots, N$ . Пусть  $x_k(t)$  – численность особей  $k$ -го возрастного класса в момент времени  $t$ . Таким образом, состояние популяции в каждый момент времени однозначно определяется вектором  $\vec{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_N(t))$ .

Изменение состояния популяции за единицу времени (за один шаг) складывается из следующих процессов: гибели особей, перехода особей из одного возрастного класса в другой и рождения особей младшего (первого) возраста. Если за один шаг по времени выживает  $p_k x_k(t)$  ( $p_k \equiv \text{const}$ ,  $0 \leq p_k \leq 1$ ) особей  $k$ -го возрастного класса, то они образуют следующий  $k + 1$ -й возрастной класс в момент времени  $t + 1$ . С учетом введенных обозначений имеем следующее уравнение:

$$x_{k+1}(t+1) = p_k x_k(t). \quad (3.1)$$

В модели предполагается, что все особи старшего возрастного класса ( $N$ -го) за единицу времени погибают, но могут участвовать в репродуктивном процессе.

Обозначим через  $m_k$ , ( $k = 1, 2, \dots, N$ ) среднее число потомков, порождаемых одной особью  $k$ -го возраста за единицу времени. По смыслу все параметры  $m_k$  являются неотрицательными величинами, а  $m_k = 0$ , когда соответствующий  $k$ -й возрастной класс не участвует в репродуктивном процессе. Тогда численность особей младшего (первого) возраста в момент времени  $t + 1$  определяется выражением:

$$x_1(t+1) = \sum_{k=1}^N m_k x_k(t). \quad (3.2)$$

Пусть матрица  $P$  имеет вид

$$P = \begin{pmatrix} m_1 & m_2 & \dots & m_{N-1} & m_N \\ p_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & p_{N-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.3)$$

С помощью матрицы (3.3) систему уравнений (3.1)–(3.2) можно представить в следующем виде:

$$\vec{x}(t+1) = P\vec{x}(t). \quad (3.4)$$



Кроме этих базовых соотношений (3.1)–(3.4) необходимо также задать начальные значения численностей всех возрастных групп  $\vec{x}(0)$  (начальный вектор). Поскольку коэффициенты матрицы  $P$  неотрицательны, то решение (3.4) не выходит за границы неотрицательной части  $N$ -мерного фазового пространства.

В дальнейшем будем предполагать, что  $m_N \neq 0$  и все  $p_k > 0$ . Тогда матрица  $P$  будет невырожденной  $\det(P) \neq 0$ . Поведение решений системы уравнений (3.4) определяется видом корней характеристического уравнения  $\det(P - \lambda E) = 0$ , где  $E$  – единичная матрица. Характеристическое уравнение системы (3.4) имеет вид

$$\lambda^N - m_1 \lambda^{N-1} - m_2 p_1 \lambda^{N-2} - \dots - m_N p_1 p_2 \dots p_{N-1} = 0. \quad (3.5)$$

В силу сделанных предположений свободный член характеристического уравнения (3.5) отличен от нуля, и, следовательно, среди корней уравнения нет нулевых. Число перемен знака в уравнении (3.5) равно 1, а значит, по теореме знаков Декарта [79] уравнение имеет ровно один положительный корень<sup>1</sup>. Остальные корни уравнения (3.5) либо отрицательные, либо комплексно-сопряженные.

Решение уравнения (3.4) в общем случае представимо в виде

$$\vec{x}(t) = \sum_{k=1}^N C_k \vec{b}_k \lambda_k^t, \quad (3.6)$$

где  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_N$  – собственные значения матрицы  $P$ ;  $\vec{b}_k$  – собственные векторы матрицы  $P$ , соответствующие собственным числам  $\lambda_k$ ;  $C_1, C_2, \dots, C_N$  – произвольные постоянные, которые определяются при помощи начальных данных. Решение (3.6) записано в предположении, что у характеристического уравнения (3.5) нет кратных корней. Случай кратных корней необходимо обсуждать отдельно, но, скорее всего, он не имеет реального биологического смысла.

Так как матрица  $P$  неотрицательна, то по теореме Фробениуса среди корней характеристического уравнения имеется положительный корень  $\lambda_1 = \lambda_{\max}$  такой, что

$$\forall k=2, \dots, N |\lambda_k| \leq \lambda_{\max}. \quad (3.7)$$

Поскольку в соответствии с нашим предположением у характеристического многочлена нет кратных корней, в (3.7) реализуется строгое нера-

---

<sup>1</sup>*Теорема Декарта.* Число положительных корней у полинома с вещественными коэффициентами равно числу перемен знаков в ряду коэффициентов либо на четное число меньше

венство. Следовательно, в решении (3.6) можно выделить главный член, который при увеличении  $t$  будет играть определяющую роль и превосходить по величине всю остальную сумму:

$$\bar{x}(t) \cong C_1 \bar{b}_1 \lambda_1^t + \sum_{k=2}^N C_k \bar{b}_k \lambda_k^t. \quad (3.8)$$

Таким образом, асимптотическое поведение решения (3.8) при больших значениях  $t$  описывается следующим образом:

$$\bar{x}(t) \approx C_1 \bar{b}_1 \lambda_1^t. \quad (3.9)$$

Выражение (3.9) определяет предельную возрастную структуру популяции:

$$q_k(t) = \frac{x_k(t)}{\sum_{j=1}^N x_j(t)} \approx \frac{b_{1k}}{\sum_{j=1}^N b_{1j}}, \quad (3.10)$$

где  $\bar{b}_1 = (b_{11}, \dots, b_{1N})$  – собственный вектор матрицы  $P$ , соответствующий максимальному собственному числу  $\lambda_{\max}$ . В (3.10) значение  $q_k(t)$  – доля особей  $k$ -го возрастного класса в момент времени  $t$  ( $0 \leq q_k(t) \leq 1$ ). Максимальное собственное число определяется из следующей системы уравнений:

$$(P - \lambda_{\max} E) \bar{b}_1 = 0,$$

или в скалярной форме:

$$\begin{aligned} (m_1 - \lambda_{\max}) b_{11} + m_2 b_{12} + \dots + m_N b_{1N} &= 0, \\ p_1 b_{11} - \lambda_{\max} b_{12} &= 0, \dots, p_{N-1} b_{1,N-1} - \lambda_{\max} b_{1N} &= 0. \end{aligned} \quad (3.11)$$

Решение системы уравнений (3.11) находится с точностью до произвольной постоянной. Поэтому можно считать, что  $b_{11} = 1$ . Тогда из второго уравнения системы (3.11) можно найти значение  $b_{12}$ :  $b_{12} = p_1 \lambda_{\max}^{-1}$ , из третьего уравнения –  $b_{13} = p_1 p_2 \lambda_{\max}^{-1}$  и т. д. Таким образом, вектор  $\bar{b}_1$ , соответствующий предельному возрастному составу популяции, имеет следующий вид:

$$\bar{b}_1 = (1, p_1 \lambda_{\max}^{-1}, p_1 p_2 \lambda_{\max}^{-2}, \dots, p_1 p_2 \dots p_{N-1} \lambda_{\max}^{-N+1}). \quad (3.12)$$

Асимптотически рост или гибель популяции определяется величиной параметра  $\lambda_{\max}$ . Если величина этого параметра строго больше единицы, то численность популяции неограниченно возрастает, если строго меньше

единицы – асимптотически стремится к нулю. Если  $\lambda_{\max} = 1$ , то численность популяции стремится к постоянной величине. В определенном смысле ситуация аналогична поведению решений в модели Мальтуса.

Для растущей или стационарной популяции выполняются следующие асимптотические отношения, которые могут быть получены непосредственно из (3.12):

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_{k+1}(t)}{x_k(t)} = p_k \lambda_{\max}^{-1}, \quad k = 1, \dots, N.$$

Поскольку  $\lambda_{\max} \geq 1$  и  $p_k \leq 1$ , то

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_{k+1}(t)}{x_k(t)} \leq 1, \quad k = 1, \dots, N.$$

Определим условия вырождения (роста) популяции в зависимости от значений коэффициентов матрицы  $P$ , т. е. условия, при которых максимальное собственное значение больше или меньше единицы. Для этого преобразуем характеристическое уравнение (3.5) системы (3.4) следующим образом: разделим обе части уравнения (3.5) на  $\lambda^N$  и введем новую переменную  $\xi = \lambda^{-1}$ . В результате преобразования уравнение приобретает следующий вид:

$$Q(\xi) = m_1 \xi + m_2 p_1 \xi^2 + \dots + m_N p_1 p_2 \dots p_{N-1} \xi^N = 1.$$

В силу неотрицательности всех коэффициентов полинома  $Q(\xi)$  в левой части данного выражения стоит монотонно возрастающая функция и  $Q(0) = 0$ . Если  $Q(1) > 1$ , то существует  $\xi^* < 1$  такое, что  $Q(\xi^*) = 1$ , и, следовательно,  $\lambda_{\max} > 1$ . Таким образом, оценивая значение полинома  $Q$  в точке 1, можно определить условия вырождения или роста численности популяции. Необходимо отметить, что наличие у характеристического уравнения (3.5) комплексно-сопряженных корней может привести к возникновению колебаний численности и возрастного состава популяции [41, 161].

Можно условно выделить следующие направления в разработке различных модификаций модели Лесли (3.4):

- учет зависимостей коэффициентов модели  $m_k$  и  $p_k$  от численности популяции или «взвешенной» численности (учитывается неравнозначность вклада особей разных возрастных групп в действие саморегуляторных механизмов) популяции [см., например, 283–285, 342–344, 365, 370]. Действительно, с увеличением численности популяции

$$\theta(t) = x_1(t) + \dots + x_N(t)$$

или «взвешенной» численности

$$\theta(t) = r_1 x_1(t) + \dots + r_N x_N(t),$$

где постоянные коэффициенты  $r_j$  ( $j = 1, \dots, N$ ) неотрицательны, следует ожидать рост числа погибших особей (в результате усиления внутривидовой конкуренции за ресурсы) и, соответственно, снижения величины коэффициентов  $p_k$ . Также возможно и монотонное снижение плодовитости особей, если, конечно, в популяции не наблюдается эффект Олли [117, 118]. Таким образом, представляются вполне естественными следующие предположения относительно зависимостей коэффициентов  $m_k$  и  $p_k$  от численности популяции:

$$\forall \theta: m_k = m_k(\theta) \geq 0, p_k = p_k(\theta) \geq 0; \frac{dm_k}{d\theta} \leq 0, \frac{dp_k}{d\theta} \leq 0.$$

- модификации, связанные с тем, что в экспериментах далеко не всегда удается определить возраст особи. А возраст определяется с точностью до принадлежности особи к некоторой возрастной группе [модели Лесли-Лефковича; 81–84, 229, 288, 290, 299]. Модель Лесли-Лефковича имеет вид (3.4), но матрица переходов  $P$  может существенно отличаться от вида (3.3). Например, в работе [82] рассматривалась модель динамики пашенного червя *Aporrectodea caliginosa*, у которого выделяются следующие фазы развития особи: кокон, ювенильная фаза и четыре фазы, относящиеся к взрослой особи. Авторами получена следующая матрица переходов  $P$  (матрица Лефковича) для данного вида:

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 0 & m_3 & m_4 & m_5 & m_6 \\ s_1 & r_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & r_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & r_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_5 & r_5 \end{pmatrix},$$

где  $m_j$  – коэффициенты плодовитостей взрослых особей четырех различных возрастных групп (первой строке матрицы первые два элемента равны нулю, поскольку о плодовитости коконов и особей в ювенильной фазе говорить не приходится);  $s_j$  – коэффициенты перехода из одной группы в другую (в частности,  $s_1$  – коэффициент перехода особей из фазы «кокон» в ювенильную фазу);  $r_j$  – коэффициенты «задержки». В соответствии с моделью (3.4) численность особей ювенильной группы  $x_2(t+1)$  в момент времени  $t+1$  будет определяться выражением

$$x_2(t+1) = s_1x_1(t) + r_1x_2(t),$$

где  $x_2(t)$  – численность особей ювенильной группы в момент времени  $t$ ;  $x_1(t)$  – численность коконов в тот же момент времени,  $r_1$  – доля особей, «задержавшихся» в ювенильной фазе.

По биологическому смыслу все коэффициенты неотрицательны. Кроме этого, они должны удовлетворять условиям:

$$0 < s_j \leq 1, \quad 0 \leq r_j < 1, \quad r_j + s_{j+1} \leq 1.$$

Необходимо сделать одно важное замечание. В самой модели Лесли (3.4) время жизни каждой отдельной особи конечно и не превышает величины  $N$ . Если в модели Лесли-Лefковича существует хоть один положительный коэффициент  $r_j$ , то появляется возможность у особей неограниченно долго пребывать в соответствующей фазе или, иными словами, длительность их жизни становится неограниченной;

- выделение группы нелинейных моделей, в которых фазовая структура развития особей фиксирована (LPA модели: larvae – гусеница, pupae – куколка, adult – взрослая особь) [182, 187, 196, 224, 333]. Как видно из названия модели, она ориентирована на описание динамики численности насекомых:

$$L_{k+1} = bA_k e^{-c_1 A_k - c_2 L_k}, \quad P_{k+1} = (1 - \mu_1)L_k, \quad A_{k+1} = P_k e^{-c_3 A_k} + (1 - \mu_2)A_k, \quad (3.13)$$

где  $L_k$  – численность питающихся гусениц в момент времени  $k$ ;  $P_k$  – суммарная численность непитающихся гусениц, куколок и незрелых (неспособных к спариванию) взрослых особей;  $A_k$  – численность взрослых особей, способных к спариванию. По мнению авторов модели [182, 187, 196, 224], шаг по времени в (3.13) равен двум неделям, что примерно совпадает со временем пребывания особей в фазах  $L$  и  $P$  (для лабораторных экспериментов с *Tribolium*). С учетом этого в соответствующих уравнениях системы (3.13) нет коэффициентов, аналогичных коэффициентам  $r_j$  в модели Лесли-Лefковича. Коэффициент  $b$  равен среднему числу гусениц, порождаемых одной взрослой особью за единицу времени (при отсутствии каннибализма), доли  $\mu_1$  и  $\mu_2$  равны вероятностям гибели за единицу времени соответствующих особей от причин, не связанных с каннибализмом,  $c_j$  – коэффициенты каннибализма, а экспоненты в уравнениях (3.13) дают доли выживших особей.

Модель (3.13), по сути, является некой комбинацией моделей Морана-Риккера и Лесли-Лefковича и поэтому неудивительно, что она обладает весьма богатым набором динамических режимов, включающих хаотические колебания численности. На рис. 3.1 представлены колебания численности популяции при  $b = 10,67$ ,  $\mu_1 = 9,1955$ ,  $\mu_2 = 0,96$ ,  $c_1 = 0,01313$ ,  $c_2 = 0,01647$ ,  $c_3 = 0,35$  (данные значения коэффициентов взяты из работы [196].

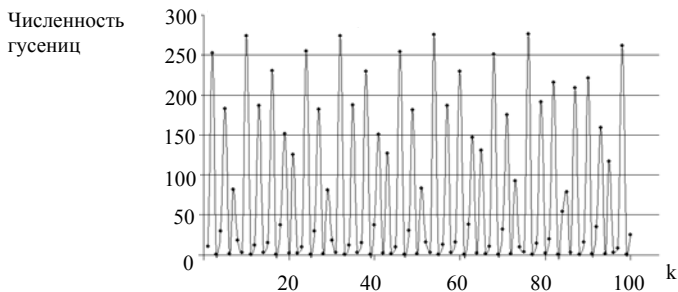


Рис. 3.1. Колебания численности гусениц в модели (3.13) при  $b = 10,67$ ,  $\mu_1 = 9,1955$ ,  $\mu_2 = 0,96$ ,  $c_1 = 0,01313$ ,  $c_2 = 0,01647$ ,  $c_3 = 0,35$ ,  $L_0 = 1$ ,  $P_0 = 1$ ,  $A_0 = 1$  (стационарный режим)

Как видно из этого рисунка, колебания численности носят весьма сложный характер, и требуется проведение дополнительных исследований для выявления основных характеристик флуктуаций численности.

На рис. 3.2 представлено поведение автокорреляционной функции, вычисленной для 20 000 значений численности гусениц, полученных по модели (3.13) при тех же величинах параметров и начальных значений для установившегося режима. Можно утверждать, что данный режим не является циклическим с длиной цикла менее 1000 шагов по времени (длина цикла может быть больше, чем 1000 временных шагов). Поведение автокорреляционной функции (рис. 3.2) не является типичным для хаотического режима: значения функции лежат в достаточно широких пределах  $[-0,57622, 0,84263]$ . Таким образом, значения автокорреляционной функции могут быть весьма велики, а поэтому нельзя исключать возможности того, что в данном случае будет нечеткий цикл колебаний численностей относительно небольшой длины.

В модели (3.13) реализуется тот же эффект, что и в модели Лесли-Лэфковича. Если параметр  $\mu_2 < 1$ , то взрослые особи в (3.13) могут жить неограниченно долго и, соответственно, неограниченно долго порождать гусениц  $L$ . Имеется еще одна проблема, связанная с использованием модели (3.13), а именно: авторы [225, 231, 232, 269] применяют ее для описания ситуации, когда и смертность и рождаемость особей носят непрерывный характер. Естественно возникают вопросы – почему используется именно дискретная модель, а не модель с непрерывным временем? И, соответственно, не являются ли сложные динамические режимы, наблюдаемые в модели, результатом дискретизации (по сути – паразитными режимами, не имеющими никакого отношения к реальной популяционной динамике)?

Первой непрерывно-дискретной моделью динамики численности популяции с фазовой структурой является модель В. А. Костицына [282] (1.17)–(1.20). Более сложная непрерывно-дискретная модель динамики популяции с возрастной структурой была рассмотрена в работе [171].

Значения автокорреляционной функции

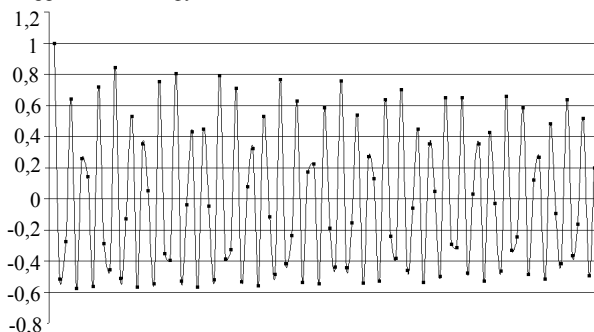


Рис. 3.2. Поведение автокорреляционной функции (первые 100 значений), вычисленной для 20 000 значений численности гусениц в модели (3.13) при  $b = 10,67$ ,  $\mu_1 = 9,1955$ ,  $\mu_2 = 0,96$ ,  $c_1 = 0,01313$ ,  $c_2 = 0,01647$ ,  $c_3 = 0,35$ ,  $L_0 = 1$ ,  $P_0 = 1$ ,  $A_0 = 1$  (стационарный режим колебаний численности)

Авторами предполагалось, что в каждый момент времени в популяции имеются особи  $m + 1$  возрастных классов (0 – младший класс) и существуют выделенные моменты времени  $t_k$  появления новых особей младшего возрастного класса (соответственно, перехода остальных особей в следующие старшие возрастные классы).

Динамика численностей особей всех возрастных классов на интервалах  $[t_k, t_k + 1)$  описывалась следующими нелинейными обыкновенными дифференциальными уравнениями (моделями Ферхюльста):

$$\frac{dx^i}{dt}(t) = - \left( a_i + \sum_{j=0}^m b_{ij} x^j(t) \right) x^i(t), \quad (3.14)$$

где  $a_i$  – коэффициенты естественной гибели особей  $i$ -го возрастного класса;  $b_{ij}$  – коэффициенты влияния особей  $j$ -го возрастного класса на скорость гибели особей  $i$ -го возрастного класса;  $b_{ii}$  – коэффициенты саморегуляции. Авторами модели детально рассмотрены частные случаи (3.14), когда система уравнений интегрируется в явном виде.

В разделе 3.2 описывается частный случай этой модели, когда в популяции имеются особи двух возрастных классов, а также отличные от нуля коэффициенты взаимовлияния различных возрастных групп особей друг на друга и коэффициенты саморегуляции.

### 3.2. Динамика популяции с двухвозрастной структурой

Пусть  $x(t)$  и  $y(t)$  – численности особей, находящихся, соответственно, на первом и втором году жизни в популяции в момент  $t$ . Будем считать, что изменение состояния популяции, гибель «старых» особей и переход «молодых» в другой возрастной класс, осуществляются в фиксированные моменты времени  $t_k = hk$  ( $t_0 = 0, k = 1, 2, \dots, h = \text{const} > 0$ ). В эти же моменты происходит увеличение численности популяции, причем для особей новой генерации она зависит от количества и «старых» и «молодых» особей. Обозначим долю особей в популяции, развивающихся по однолетней генерации, через  $p$  ( $0 < p < 1, p \equiv \text{const}$ ). В общем случае эта величина не является постоянной и может зависеть от многих факторов, в частности от условий питания особей. Подобный эффект отмечен, например, при анализе динамики численности сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv) [40, 74–77, 136, 146, 147].

Обозначим через  $x(t_k - 0)$  и  $y(t_k - 0)$  численности выживших к моменту размножения особей соответствующих возрастных классов, через  $Y_i$  ( $i = 1, 2, \dots$ ) – их коэффициенты плодовитости, т. е. среднее число потомков, порождаемых каждой выжившей к моменту  $t_k$  особью. Таким образом, в любой момент  $t_k$  происходят следующие изменения численностей возрастных классов:

$$x_k = x(t_k) = Y_1 p x(t_k - 0) + Y_2 y(t_k - 0), \quad y_k = y(t_k) = (1 - p)x(t_k - 0). \quad (3.15)$$

Предположим, что между выделенными моментами  $t \in [hk, h(k+1))$  происходит монотонное снижение численностей особей обеих возрастных групп в соответствии с законом Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + y), \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + y), \quad (3.16)$$

где  $\alpha_i > 0, i = 1, 2, \dots$  – коэффициенты естественной гибели особей первого и второго возрастных классов;  $\beta_i > 0, i = 1, 2, \dots$  – коэффициенты гибели особей, обусловленные действием саморегуляторных механизмов; коэффициент  $\gamma > 0$  отражает «неравнозначность» вклада особей разных возрастных классов в действие механизмов саморегуляции.

Объединяя систему уравнений (3.16), описывающую уменьшение численностей особей между моментами  $t_k$ , и соотношения (3.15), показывающие изменения численности возрастных классов в моменты времени  $t_k$ , получаем модель динамики численности популяции с двухвозрастной структурой. Естественно считаем, что также заданы начальные значения переменных  $x(0) = x_0, y(0) = y_0$ , которые являются неотрицательными величинами.



Модель (3.15)–(3.16) обладает следующими свойствами:

1. При неотрицательных начальных значениях  $x_0, y_0$  траектории модели (3.15)–(3.16) не выходят за границы первой четверти (т. е. численности особей возрастных классов при данных естественных условиях не могут стать отрицательными).

2. Существует устойчивый инвариантный компакт  $\Delta$  в  $R_+^2$ , за пределы которого траектории системы (3.15)–(3.16) не выходят. Пусть

$$x^* = \frac{\alpha_1 e^{-\alpha_1 h}}{\beta_1 - \beta_1 e^{-\alpha_1 h}}, \quad y^* = \frac{\alpha_2 e^{-\alpha_2 h}}{\beta_2 \gamma - \beta_2 \gamma e^{-\alpha_2 h}}.$$

Компакт  $\Delta$  имеет вид

$$\Delta = [0, Y_1 p x^* + Y_2 y^*] \times [0, (1-p)x^*].$$

Если же начальные значения переменных лежат вне компакта, то асимптотически траектории «входят» в него. Таким образом, в рамках модели (3.15)–(3.16) численность популяции всегда ограничена.

3. Точка  $(0, 0)$  при любых значениях параметров является стационарной, и, если  $x(0) = 0$  и  $y(0) = 0$ , то при любом  $t > 0$  численность популяции тождественно равна нулю,  $x(t) \equiv 0, y(t) \equiv 0$ .

Пусть

$$q_1 = Y_1 p e^{-\alpha_1 h}, \quad q_2 = Y_2 e^{-\alpha_2 h}, \quad q_3 = (1-p)e^{-\alpha_1 h}.$$

Если выполняется условие  $q_1 > 2$  или следующие неравенства

$$q_1 < 2, \quad q_1 + q_2 q_3 > 1,$$

то точка  $(0, 0)$  является неустойчивой. Иными словами, при ненулевом начальном значении численности,  $x(0) + y(0) > 0$ , популяция не вырождается.

4. При выполнении неравенства  $q_1 + q_2 q_3 < 1$  в модели (3.15)–(3.16) нет нетривиальных стационарных состояний, и точка  $(0, 0)$  является глобально устойчивым равновесием; для последовательностей численностей возрастных групп выполняется следующее неравенство:

$$x_{k+1} + q_2 y_{k+1} < x_k + q_k y_k.$$

Численность популяции асимптотически стремится к нулю при любых начальных значениях из  $\Delta$ . Кроме точки  $(0, 0)$  других стационарных состояний, лежащих на координатных осях, у модели (3.15)–(3.16) нет.

5. Численный анализ поведения решений модели (3.15)–(3.16) при различных значениях параметров показывает, что кроме режимов вырождения популяции и асимптотической стабилизации численности на ненулевом уровне (рис. 3.3а) наблюдаются также и осцилляторные режимы с циклами различной длины (рис. 3.3б).

Таким образом, анализ достаточно простой модели (3.15)–(3.16) динамики популяции с двухвозрастной структурой показывает, что при определенных соотношениях параметров в модели могут возникать циклические режимы. Заметим, что в рамках непараметрической модели данной системы [103] при сходных предположениях относительно характера популяционных процессов осцилляторные режимы в модели не возникают. Как показано в предыдущих главах, введение в модель дискретности в процессе размножения еще не является достаточным условием возникновения циклических режимов. Поэтому можно предполагать, что циклы в модели (3.15)–(3.16) обусловлены именно наличием возрастной структуры.

Модель (3.15)–(3.16), следовательно, не может быть непосредственно применена к описанию динамики численности сибирского шелкопряда или какого-либо другого вида, обладающего двухвозрастной структурой. Прежде всего, в ней необходимо учесть влияние зимних погодных условий на изменение численности (скачкообразное уменьшение численности), а также зависимости величины  $p$  от текущей численности. Как показано Ю. П. Кондаковым [74], при определенных условиях рост численности популяции вызывает рост числа особей, развивающихся по однолетней генерации. Следует ожидать, что учет в модели двух дополнительных нелинейных процессов (выживаемость за зимний период также носит нелинейный характер, как и зависимость величины  $p$  от численности популяции) лишь увеличит набор динамических режимов, которые могут в ней реализоваться.

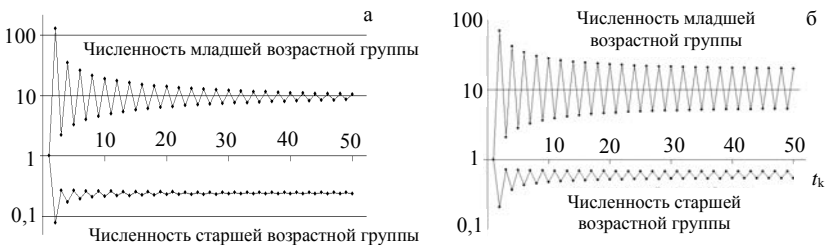


Рис. 3.3. Некоторые динамические режимы в модели (3.15)–(3.16):  
 а – режим затухающих колебаний при  $x_0 = 1$ ,  $y_0 = 1$ ,  $Y_1 = 3,5$ ,  $Y_2 = 750$ ,  $p = 0,2$ ,  
 $a_1 = 0,07$ ,  $\beta_1 = 1,1$ ,  $a_2 = 0,05$ ,  $\beta_2 = 1,4$ ,  $\gamma = 2$ ; б – цикл длины 2 при  $x_0 = 1$ ,  $y_0 = 1$ ,  
 $Y_1 = 10$ ,  $Y_2 = 400$ ,  $p = 0,2$ ,  $a_1 = 0,01$ ,  $\beta_1 = 1,1$ ,  $a_2 = 0,02$ ,  $\beta_2 = 1,4$ ,  $\gamma = 2$ .

Графики представлены в логарифмическом масштабе

### 3.3. Динамика популяции с половой структурой

Анализ динамики численности двуполой популяции представляется крайне важной задачей не только с чисто теоретических позиций, но и практических. Различные методы управления численностью вредных видов насекомых [метод Кюрасао, феромонные ловушки и др.; 4, 7, 8, 20, 32, 36, 41, 43, 92, 98, 99, 102, 103, 111] ориентированы именно на создание определенного дисбаланса в половой структуре популяции. Появление, например, большого количества стерильных особей способствует снижению скорости размножения популяции и, нередко, приводит к ее вырождению. Разработка моделей данного типа представляется также весьма актуальной для некоторых других областей науки и, в частности для решения отдельных задач эпидемиологии.

Модели динамики численности двуполой популяции разрабатывались преимущественно для случаев непрерывного размножения [9, 11, 33, 35, 123, 262, 306, 379]. Авторами предлагались самые разнообразные модели, включающие как одно, так и несколько уравнений, что определялось степенью детализации структуры популяции [35, 102, 127, 260]. Однако для видов, которые характеризуются сезонной приуроченностью, более приемлемыми являются модели, построенные на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений с импульсами [106].

В частности, в работе К. П. Хаделера с соавт. [260] рассматривается математическая модель динамики двуполой популяции, для которой выбираются следующие переменные:  $x(t)$  – численность неженатых мужчин в популяции в момент времени  $t$ ,  $y(t)$  – численность незамужних женщин, переменная  $z(t)$  – число имеющихся семейных пар. Также предполагается, что скорость образования семейных пар описывается функцией  $f(x, y)$ , которая удовлетворяет ограничениям:

1)  $f(0, y) = f(x, 0) = 0$  для всех  $x \geq 0$  и  $y \geq 0$ , что очевидно: если нет в популяции мужчин или женщин, то семейная пара принципиально образоваться не может;

2) при любом  $a \geq 0$  выполняется соотношение  $f(ax, ay) = af(x, y)$ , что нельзя признать очевидным и это требует обоснования. В частности, в ферментативной кинетике [148] предполагается, что скорость образования фермент-субстратных комплексов (вполне можно считать прямым аналогом брачной пары) пропорциональна произведению масс, и это в конечном итоге дает множитель  $a^2$ , а не  $a$ ;

3) если  $u \geq 0$  и  $v \geq 0$ , то  $f(x + u, y + v) \geq f(x, y)$ . Это ограничение, как и первое, также представляется достаточно очевидным: увеличение численности мужских и / или женских особей ведет к росту скорости образования брачных пар.

Следующие выражения удовлетворяют всем трем перечисленным свойствам (ограничениям) функции  $f$ :

$$f(x, y) = \frac{\rho xy}{\beta x + (1 - \beta)y}, \quad f(x, y) = \rho x^\beta y^{1-\beta}, \quad f(x, y) = \rho \min(x, y),$$

в которых:  $0 < p$ ,  $0 < \beta < 1$ . Первая функция приводит к определенным неудобствам при анализе поведения решений модели вблизи стационарной точки  $(0, 0, 0)$ ; вторая аналогично, если, конечно, коэффициент  $\beta$  не равен нулю или единице; наконец, третья функция приводит к необходимости «сшивки» траекторий модели на плоскости  $x = y$ .

Представляется более естественным ввести другие ограничения на вид функции  $f(x, y)$  (вместо 2 и 3). Если, к примеру, численность мужских особей фиксирована, а женских возрастает неограниченно, то скорость образования брачных пар при этом также растет, но достигает асимптотически некоторого конечного предела, определяемого только численностью мужских особей. Аналогичные ограничения должны выполняться и в случае фиксированного числа женских особей. Исходя из этого, функция  $f(x, y)$  обязана удовлетворять условиям:

$$\frac{\partial f}{\partial x} > 0, \quad \frac{\partial f}{\partial y} > 0, \quad \lim_{x \rightarrow \infty} f(x, y) = \lambda_1 y, \quad \lim_{y \rightarrow \infty} f(x, y) = \lambda_2 x,$$

где положительные параметры  $\lambda_j$  отражают активность особей того или иного пола в поиске брачного партнера. Очевидно, не все функции  $f(x, y)$  из представленного выше списка удовлетворяют этим ограничениям.

Модель, изображенная в работе К. П. Хаделера с соавт. [260], – это система трех автономных обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = (k_x + \mu_y + \sigma)z - \mu_x x - f(x, y),$$

$$\frac{dy}{dt} = (k_y + \mu_x + \sigma)z - \mu_y y - f(x, y),$$

$$\frac{dz}{dt} = f(x, y) - (\mu_x + \mu_y + \sigma)z,$$

для которой заданы неотрицательные начальные условия:  $x(0) = x_0 \geq 0$ ,  $y(0) = y_0 \geq 0$ ,  $z(0) = z_0 \geq 0$ . В модели введены такие обозначения:  $k_x z$  и  $k_y z$  – скорости рождения мальчиков и девочек соответственно,  $\mu_y z$  – скорость распада семейной пары, связанная с гибелью женской особи,  $\mu_x z$  – скорость распада семейной пары, связанная с гибелью мужской особи (заметим, что в модели предполагается следующее условие: интенсивность гибели мужской особи не зависит от того, является ли эта особь отдельной или же входит в семейную пару; то же предполагается для женской особи, хотя в общем случае это не так),  $\sigma z$  – скорость распада семейной пары (развод), не связанной с гибелью той или иной особи.

Эта модель была взята в качестве базовой для другой модели динамики двуполой популяции, рассмотренной в работе [123], в рамках которой

дополнительно учитывается наличие семей, имеющих различное число детей (делается попытка учесть более детально процесс рождаемости). Через  $z_0 = z_0(t)$ ,  $z_1 = z_1(t)$ , ...,  $z_N = z_N(t)$  обозначены численности семей, у которых родилось, соответственно, 0, 1, 2, ... детей к моменту времени  $t$ . В общем случае величина  $N$  известна и конечна. Тогда скорости рождения мальчиков и девочек задаются отношениями:

$$b_x(t) = \sum_{i=0}^{N-1} k_{x_i} z_i(t), \quad b_y(t) = \sum_{i=0}^{N-1} k_{y_i} z_i(t).$$

В рамках этой модели учитывается также наличие определенного запозывания, т. е. спустя время  $\tau_x$  и  $\tau_y$  (например, через 18 лет после рождения) новорожденные вырастают и сами могут образовывать семьи. Кроме этого предполагается, что из всех детей, рожденных в момент времени  $t$ , до моментов времени  $t + \tau_x$  и  $\tau_y$  доживает только доля  $r_x$  юношей и  $r_y$  девушек. Поэтому скорости прироста численностей неженатых мужчин и незамужних женщин в момент времени  $t$  будут равны, соответственно,  $r_x b_x(t - \tau_x)$  и  $r_y b_y(t - \tau_y)$ . Рождение ребенка в семье, имеющей  $i$  детей, приводит к тому, что число семей  $z_i$  уменьшается, а  $z_{i+1}$  увеличивается:  $0 \leq i \leq N - 1$ . Автор [123] также выдвигает гипотезу, что величина  $N$  максимальная: семьи, имеющие  $N$  детей, потомства больше не производят. Дополнительно предполагается, что мужчины и женщины, ставшие свободными после развода или смерти супруга, могут образовывать новые семьи и производить потомство. При всех указанных предположениях система уравнений модели будет записана в следующем виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r_x b_x(t - \tau_x) + \mu_y \sum_{i=0}^N z_i + \sum_{i=0}^N \sigma_i z_i - \mu_x x - f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= r_y b_y(t - \tau_y) + \mu_x \sum_{i=0}^N z_i + \sum_{i=0}^N \sigma_i z_i - \mu_y y - f(x, y), \\ \frac{dz_0}{dt} &= f(x, y) - (\mu_x + \mu_y + \sigma_0 + k_{x_0} + k_{y_0}) z_0, \\ \frac{dz_1}{dt} &= (k_{x_0} + k_{y_0}) z_0 - (\mu_x + \mu_y + \sigma_1 + k_{x_1} + k_{y_1}) z_1, \\ \frac{dz_2}{dt} &= (k_{x_1} + k_{y_1}) z_1 - (\mu_x + \mu_y + \sigma_1 + k_{x_2} + k_{y_2}) z_2, \\ \frac{dz_2}{dt} &= (k_{x_1} + k_{y_1}) z_1 - (\mu_x + \mu_y + \sigma_1 + k_{x_2} + k_{y_2}) z_2. \end{aligned}$$

Для данной модели начальные условия задаются так:

$$x(0) = x_0 \geq 0, \quad y(0) = y_0 \geq 0, \quad z_N(0) = z_N^0 \geq 0,$$

$$z_i(t) = z_i^0(t) \geq 0, \quad 0 \leq i \leq N-1, \quad -\max(\tau_x, \tau_y) \leq t \leq 0.$$

Здесь необходимо сделать ряд замечаний, относящихся к обоим указанным моделям. Учитывая то, что они ориентированы на описание динамики численности популяции людей, сразу же становится понятным – модели не охватывают всех популяционных структур, оказывающих существенное влияние на динамику. Это, в частности, относится к так называемым неполным семьям, которые могут появиться как сами по себе, так и в результате распада семьи по тем или иным причинам. Кроме этого, обе модели по существу являются частными случаями нашей модели динамики численности двуполой популяции, построенной по аналогии с моделями фермент-субстратных реакций [103].

В данном разделе рассматривается модель динамики численности популяции, в которой особи разделены на два пола, но при этом размножение носит дискретный характер. Пусть  $x(t)$  – численность мужских,  $y(t)$  – численность женских особей в момент времени  $t$ . Будем предполагать, что существуют только выделенные моменты времени  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ,  $t_{k+1} - t_k = \text{const} = h > 0$ ) появления особей новой генерации, и на временных интервалах  $[t_k, t_{k+1})$  происходит монотонное снижение численностей обоих полов (в результате естественной гибели особей и действия процессов саморегуляции). Этот процесс снижения численностей будем описывать следующей системой дифференциальных уравнений (по сути, это определенная модификация модели Ферхюльста):

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + y), \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + y). \quad (3.17)$$

В (3.17)  $\alpha_j$  – коэффициенты естественной гибели особей (мальтузианские параметры),  $\beta_j$  – коэффициенты саморегуляции. Коэффициент  $\gamma$  отражает неравнозначность «вклада» особей различных полов в процесс саморегуляции,  $\alpha_j, \beta_j, \gamma > 0$ .

Обозначим через  $x(t_k - 0)$ ,  $y(t_k - 0)$  численности особей соответствующих полов, выживших к моменту размножения  $t_k$ , через  $f$  – численность оплодотворенных самок. В наиболее простом случае величина  $f$  будет определяться следующим выражением:

$$f = \min \{y(t_k - 0), \varepsilon x(t_k - 0)\}$$

где  $\varepsilon$  – «коэффициент активности» самцов, отражающий не только их потенциальные возможности, но и характер взаимодействия особей различных полов. В частности, если все особи строго разбиваются на пары, то коэффициент  $\varepsilon = 1$ .

Пусть  $m_1, m_2$  – среднее число потомков мужского и женского полов соответственно, порождаемых одной оплодотворенной самкой,  $m_1, m_2 = \text{const} > 0$ . Тогда в моменты времени  $t_k$  появления особей новых генераций выполняются соотношения:

$$x(t_k) = m_1 f, \quad y(t_k) = m_2 f, \quad (3.18)$$

Будем считать, что в начальный момент времени численности обоих полов в модели (3.17)–(3.18) положительны,  $x(t_0) = x_0 > 0$ ,  $y(t_0) = y_0 > 0$ . Очевидно, если  $x_0 = 0$  или  $y_0 = 0$ , то популяция вырождается за время  $h$  (время жизни одной генерации). Заметим также, что, не уменьшая общности, можно считать  $\varepsilon = 1$  и  $h = 1$ .

Модель (3.17)–(3.18) обладает следующими свойствами:

1. Учитывая, что

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{x=0} = 0, \quad \left. \frac{dy}{dt} \right|_{y=0} = 0,$$

и  $m_1, m_2 > 0$ , решения системы (3.17)–(3.18) неотрицательны.

Заметим, что решения уравнения

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x^2 \quad (3.19)$$

со следующими условиями в точках разрыва траекторий

$$x(t_k) = m_1 x(t_k - 0) \quad (3.20)$$

и начальными данными  $x(t_0) = x_0 > 0$  ограничивают решения первого уравнения системы (3.17)–(3.18). Для решения уравнения (3.19)–(3.20) существует притягивающее множество

$$\Delta_1 = \left[ 0, \frac{\alpha_1(m_1 - e^{\alpha_1})}{\beta_1(e^{\alpha_1} - 1)} \right].$$

Следовательно, переменная  $x$  системы (3.17)–(3.18) также будет «притягиваться» полосой  $\Delta_1$ . Аналогично можно показать, что переменная  $y$  системы (3.17)–(3.18) будет «притягиваться» полосой  $\Delta_2$ :

$$\Delta_2 = \left[ 0, \frac{\alpha_2(m_2 - e^{\alpha_2})}{\beta_2 \gamma (e^{\alpha_2} - 1)} \right].$$

Таким образом, все решения системы (3.17)–(3.18) при любых конечных начальных значениях асимптотически «входят» в прямоугольник

$$\Delta = \Delta_1 \times \Delta_2 = \left[ 0, \frac{\alpha_1(m_1 - e^{\alpha_1})}{\beta_1(e^{\alpha_1} - 1)} \right] \times \left[ 0, \frac{\alpha_2(m_2 - e^{\alpha_2})}{\beta_2 \gamma (e^{\alpha_2} - 1)} \right],$$

и никакое решение с начальными данными, лежащими в  $\Delta$ , не может выйти за его границы.

Отметим также, что прямоугольник  $\Delta$  существует только тогда, когда выполняются следующие неравенства:

$$m_1 > e^{\alpha_1}, \quad m_2 > e^{\alpha_2}. \quad (3.21)$$

Если хотя бы одно из условий (3.21) не выполняется, то  $x(t) \rightarrow 0$ ,  $y(t) \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  (популяция вырождается при любых начальных значениях численностей).

2. Начало координат является стационарной точкой системы (3.17)–(3.18). Если условия (3.21) выполняются, то точка  $(0, 0)$  неустойчива, иначе – асимптотически устойчива.

3. Из условий (3.18) следует, что в моменты времени  $t_k$  выполняется соотношение для начальных значений новой генерации:

$$x(t_k) = \frac{m_1}{m_2} y(t_k). \quad (3.22)$$

Кроме этого, для системы (3.17) существует первый интеграл

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} e^{(\alpha_1 \beta_2 - \alpha_2 \beta_1)t} = C, \quad (3.23)$$

где  $C$  – константа интегрирования. Подставляя в (3.23) начальные данные, получаем следующее уравнение:

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} e^{(\alpha_1 \beta_2 - \alpha_2 \beta_1)t} = \frac{x(t_k)^{\beta_2}}{y(t_k)^{\beta_1}}. \quad (3.24)$$

С учетом соотношения (3.22) получаем, что на отрезках  $[t_k, t_{k+1})$  выполняется следующее равенство для переменных модели:

$$x = y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} e^{\frac{(\alpha_2 \beta_1 - \alpha_1 \beta_2)}{\beta_2}(t-t_k)} \frac{m_1}{m_2} y(t_k)^{\frac{\beta_1 - \beta_2}{\beta_2}}. \quad (3.25)$$

Используя (3.22) и (3.25) из системы (3.17)–(3.18) можно исключить переменную  $x$  и получить неавтономное уравнение только для переменной  $y(t)$  с соответствующим соотношением в моменты времени  $t_k$ :

$$\dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y \left( y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} \frac{m_1}{m_2} e^{\frac{(\alpha_2 \beta_1 - \alpha_1 \beta_2)}{\beta_2}(t-t_k)} y(t_k)^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}} + \gamma y \right), \quad (3.26)$$



$$y(t_{k+1}) = m_2 \min \left\{ y(t_{k+1} - 0), y(t_{k+1} - 0)^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2} \frac{m_1}{m_2} y(t_k)^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}}} \right\}. \quad (3.27)$$

Далее будем предполагать, что для коэффициентов саморегуляции выполняется неравенство  $\beta_1 < \beta_2$ . При обратном неравенстве, с учетом того, что переменные  $x$  и  $y$  входят в систему (3.17)–(3.18) симметрично, модель (3.17)–(3.18) можно привести к виду (3.26)–(3.27) относительно переменной  $x$ . Введем следующие обозначения:

$$B = \frac{\beta_1}{\beta_2}, \quad D = \frac{\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2}{\beta_2}, \quad M = \frac{m_1}{m_2}.$$

Тогда модель (3.26)–(3.27) примет вид:

$$\dot{y} = \alpha_2 y - \beta_2 y (y^B Me^{D(t-t_k)} y(t_k)^{1-B} + \gamma y), \quad (3.28)$$

$$y(t_{k+1}) = m_2 \min \left\{ y(t_{k+1} - 0), y(t_{k+1} - 0)^B e^{DM} y(t_k)^{1-B} \right\}. \quad (3.29)$$

Система (3.28)–(3.29) представляет собой одно неавтономное уравнение, траектории которого имеют периодические разрывы.

Рассмотрим отдельно уравнение (3.28). На каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  для этого уравнения решается следующая задача Коши:

$$\dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y (y^B Me^{D(t-t_k)} \mu^{1-B} + \gamma y) \quad y(t_k) = \mu \quad (3.30)$$

Сделав в (3.30) замену переменных  $y = \mu u$ , получаем очередную задачу:

$$\dot{u} = -\alpha_2 u - \beta_2 \mu (u^{1+B} Me^{D(t-t_k)} + \gamma \mu) \quad (3.31)$$

Если  $h = 1$ , и, следовательно,  $0 \leq t - t_k \leq 1$ , то величину  $Me^{D(t-t_k)}$  можно ограничить снизу и сверху некоторыми положительными константами  $N_1$  и  $N_2$ . Соответственно, это позволяет рассмотреть следующие две задачи Коши:

$$1) \quad \dot{v} = -\alpha_2 v - \beta_2 \mu N_1 v^{1+B} \quad (3.32)$$

$$2) \quad \dot{w} = -\alpha_2 w - \beta_2 \mu (N_2 + \gamma) w^{1+B} \quad (3.33)$$

Очевидно, решение задачи Коши (3.31) лежит между решениями задач (3.32) и (3.33), т. е. для любого  $t \in (t_k, t_{k+1})$  выполняются неравенства  $w(t) < u(t) < v(t)$ . Решая задачи (3.32) и (3.33), получаем

$$v(t) = \left( \frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1) \beta_2 \mu N_1} \right)^{\frac{1}{B}}, \quad (3.34)$$

$$w(t) = \left( \frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1) \beta_2 \mu (N_2 + \gamma)} \right)^{\frac{1}{B}}. \quad (3.35)$$

Таким образом, из (3.34) и (3.35) следует, что для модели (3.17)–(3.18) выполняются неравенства (ограничения на численности особей, доживших до момента появления новой генерации):

$$y(t_k) \left( \frac{a}{C_1 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < y(t_{k+1} - 0) < y(t_k) \left( \frac{a}{C_2 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \quad (3.36)$$

где введены следующие обозначения для параметров:

$$a = e^{-B\alpha_2}, \quad C_1 = \frac{\beta_2}{\alpha_2} (N_2 + \gamma)(1 - e^{-B\alpha_2}), \quad C_2 = \frac{\beta_2}{\alpha_2} N_1(1 - e^{-B\alpha_2}).$$

Рассмотрим сначала соотношения (3.28)–(3.29) при выполнении условия

$$e^D M \geq 1. \quad (3.37)$$

В этом случае выражение (3.29) преобразуется к виду

$$y(t_{k+1}) = m_2 y(t_{k+1} - 0). \quad (3.38)$$

Пусть  $y_k = y(t_k)$  – начальное значение численности очередной генерации. Уравнения (3.28), (3.38) определяют рекурсивную зависимость  $y_{k+1} = g(y_k)$ . Пользуясь теоремой о непрерывной зависимости решения задачи Коши от начальных данных и непрерывностью функции, определяющей уравнения разрыва, можно показать непрерывность функции  $g(y)$ .

Неравенства (3.36) в данном случае принимают вид:

$$m_2 y_k \left( \frac{a}{C_1 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < g(y_k) < m_2 y_k \left( \frac{a}{C_2 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}}. \quad (3.39)$$

Уравнения, определяемые выражениями, стоящими в левой и правой частях неравенств (3.39),

$$y_{k+1} = \frac{m_2 a^{\frac{1}{B}} y_k}{(C_i y_k + 1)^{\frac{1}{B}}} \quad (3.40)$$

представляют собой известные дискретные уравнения Хасселла (1.13), рассмотренные нами в гл. 1. Приведем здесь лишь некоторые свойства уравнения (3.40), которые нам потребуются в дальнейшем для анализа свойств модели (3.17)–(3.18).

1. При выполнении условия

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} \leq 1 \quad (3.41)$$

уравнение (3.40) имеет в неотрицательной части прямой единственное глобально устойчивое состояние равновесия  $y = 0$  (режим вырождения популяции). Если выполняется обратное неравенство

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} > 1,$$

то  $y = 0$  становится неустойчивой стационарной точкой; кроме нее появляется нетривиальное состояние равновесия уравнения (3.40):

$$\bar{y}_i = \frac{am_2^B - 1}{C_i}.$$

2. При выполнении неравенства

$$2B \geq 1, \quad (3.42)$$

нетривиальное равновесие  $\bar{y}_i$  является глобально устойчивым.

3. Если справедливо неравенство

$$2B < 1, \quad (3.43)$$

то с увеличением величины параметра  $m_2$  в модели (3.40) возникает бесконечная серия бифуркаций удвоения периода с рождением хаотических режимов.

Заметим, что условие (3.41) совпадает с условием вырождения популяции, когда  $m_2 \leq e^{a^2}$ . Покажем, что для уравнений (3.28), (3.38) эти свойства также будут верны.

**Утверждение 3.1.** Если выполняются условия (3.21), то (3.28), (3.38) имеют единственное нетривиальное состояние равновесия.

**Доказательство.** Пусть  $g(y)$ , как и прежде, определяет рекурсивную зависимость  $y_{k+1} = g(y_k)$ , определяемую уравнением (3.28), (3.38). Тогда из неравенств (3.39) следует, что для любого  $u$  справедливы соотношения

$$m_2 y \left( \frac{a}{C_1 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}} - y < g(y) - y < m_2 y \left( \frac{a}{C_2 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}} - y.$$

Из этих соотношений в свою очередь вытекает, что верны неравенства  $g(\bar{y}_1) - \bar{y}_1 > 0$  и  $g(\bar{y}_2) - \bar{y}_2 < 0$ . В этих неравенствах  $\bar{y}_i$  – неподвижные точки уравнений (3.40) ( $i = 1, 2$ ). Отсюда получаем, что между значениями  $\bar{y}_1$  и  $\bar{y}_2$  существует такой  $\bar{y}$ , что  $g(\bar{y}) - \bar{y} = 0$ . Последнее утверждение означает, что  $\bar{y}$  – состояние равновесия уравнения (3.28), (3.38).

Для доказательства единственности этого состояния равновесия воспользуемся тем, что решение уравнения (3.31) является непрерывной, монотонно убывающей функцией от  $\mu$ . В результате  $g(y)/y$  также монотонно убывающая функция. Поэтому уравнение  $y = g(y)$  может иметь только одно решение. Отсюда следует единственность нетривиального состояния равновесия.

**Утверждение 3.2.** Если выполняются условия (3.21), (3.37), (3.42), тогда  $\bar{y}$  – глобально устойчивый аттрактор уравнения (3.28), (3.38).

**Доказательство.** Сначала докажем, что при выполнении условий утверждения будет верно неравенство

$$-1 < g'(\bar{y}) < 1.$$

Для этого в (3.28), (3.38) сделаем замену переменных  $y = e^p$ . Тогда данные выражения примут вид:

$$\dot{p} = -\alpha_2 - \beta_2 \left( e^{Bp} M e^{D(t-ik)} e^{(1-B)p(ik)} + \lambda e^p \right), \quad (3.44)$$

$$p(t_{k+1}) = \ln m_2 + p(t_{k+1} - 0). \quad (3.45)$$

При такой замене переменных стационарные точки и периодические траектории уравнения (3.28), (3.38) переходят в стационарные точки и периодические траектории уравнения (3.44), (3.45) соответственно.

Уравнения (3.44), (3.45) определяют рекурсивную функцию  $p_{k+1} = q(p_k)$ , где  $p_k = p(t_k)$  и  $q(p)$  – непрерывная функция. Очевидно,  $q'(e^p) = g'(y)$ . Необходимо показать, что если  $\bar{p}$  является стационарной точкой отображения (3.44), (3.45), то справедливы неравенства  $-1 < q'(\bar{p}) < 1$ . Для доказательства этого рассмотрим следующую задачу Коши:

$$\dot{p} = -\alpha_2 - \beta_2 \left( e^{Bp} M e^{Dt} e^{(1-B)\lambda} + \lambda e^p \right), \quad (3.46)$$

$$p(0) = \lambda. \quad (3.47)$$

Пусть  $\rho(\lambda) = p(1)$ . Тогда  $q(p) = \ln m_2 + \rho(p)$ ,  $q'(p) = \rho'(p)$ . В (3.46), (3.47) сделаем еще одну замену переменных  $p = \lambda + r$ :

$$\dot{r} = -\alpha_2 - \beta_2 e^\lambda (e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) \quad (3.48)$$

$$r(0) = 0. \quad (3.49)$$

Для производной  $\partial r / \partial \lambda$ , очевидно, выполняются соотношения:

$$\frac{\dot{\partial r}}{\partial \lambda} = -\beta_2 e^\lambda (e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) - \beta_2 e^\lambda (B e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) \frac{\partial r}{\partial \lambda} \quad (3.50)$$

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda}(0) = 0. \quad (3.51)$$

Из выражений (3.50), (3.51) получаем, что

$$-\frac{1}{B} < \frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \leq 0. \quad (3.52)$$

Кроме этого, при  $\lambda \rightarrow -\infty$  имеем

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \rightarrow 0.$$

Рассмотрим систему

$$\begin{aligned} \dot{r}_m &= -\beta_2 e^\lambda e^{Brm} M e^{Dt} \\ \frac{\dot{\partial r}_m}{\partial \lambda} &= -\beta_2 e^\lambda e^{Brm} M e^{Dt} \left( 1 + B \frac{\partial r_m}{\partial \lambda} \right). \end{aligned}$$

Интегрируя эту систему, получаем, что

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \rightarrow -\frac{1}{B}$$

при  $\lambda \rightarrow \infty$ . Понятно, что для любого значения  $\lambda$  выполняется неравенство

$$\frac{\partial r_m}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} > \frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1}.$$

Следовательно, используя неравенство (3.52) получим

$$\left. \frac{\partial r}{\partial \lambda} \right|_{t=1} \rightarrow -\frac{1}{B}, \text{ при } x \rightarrow \infty.$$

Учитывая, что

$$\rho'(\lambda) = 1 + \left. \frac{\partial r}{\partial \lambda} \right|_{t=1},$$

величина  $\rho'(\lambda)$  будет меняться от 1 до  $1 - 1/B$ , когда  $\lambda$  меняется от  $-\infty$  до  $\infty$ . По условию утверждения реализуется неравенство  $2B \geq 1$ , поэтому выполняются соотношения:

$$q'(p) = \rho'(p), \quad -1 < q'(p), \rho'(p) < 1.$$

Отсюда следует, что  $-1 < g'(\bar{y}) < 1$ , таким образом,  $\bar{y}$  является глобально устойчивым состоянием равновесия.

**Замечание.** Рассматривая уравнение в вариациях для  $\partial^2 r / \partial \lambda^2$ , можно показать, что

$$\left. \frac{\partial^2 r}{\partial \lambda^2} \right|_{t=1} < 0,$$

и, следовательно, для любого  $p$  имеем  $q''(p) < 0$ .

**Утверждение 3.3.** При выполнении условий (3.21), (3.37),  $2B < 1$  с увеличением параметра  $m_2$  состояние равновесия  $\bar{y}$  теряет устойчивость и происходит бифуркация рождения устойчивого цикла длины два.

**Доказательство.** Из доказательства утверждения 3.2 при  $m_2 \rightarrow \infty$   $g'(\bar{y}) \rightarrow 1 - 1/B$  и, следовательно, при некотором  $m_2$  производная в стационарной точке становится меньше -1, что и требовалось доказать.

Покажем, что если условие (3.37) не выполняется, то, тем не менее, все утверждения остаются в силе. Для этого снова рассмотрим задачу Коши (3.30) и обозначим через  $f(\mu)$  решение этой задачи в точке  $t = 1$ . Тогда функция

$$g(y) = m_2 \min \{ f(y), f(y)^B y^{1-B} M e^D \} \quad (3.53)$$

описывает рекурсивную зависимость, определяемую системой уравнений (3.28)–(3.29). Для функции  $g(y)$  имеем неравенство, аналогичное (3.39):

$$\min \left\{ m_2 y \left( \frac{a}{C_1 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_1 y + 1} \right\} < g(y) < \min \left\{ m_2 y \left( \frac{a}{C_2 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_2 y + 1} \right\}. \quad (3.54)$$

Так как  $m_2 M a e^D = m_1 e^{-\alpha_1}$ , то при выполнении условий (3.21) ограничивающие  $g(y)$  отображения (3.54) имеют нетривиальные неподвижные точки, следовательно,  $g(y)$  также имеет нетривиальную неподвижную точку (это можно показать аналогично доказательству утверждения 3.1).

Для доказательства утверждений 3.2 и 3.3 необходимо сделать в (3.30) замену  $y = \mu i$  и рассмотреть задачу Коши (3.31). Пусть

$$\phi(\mu) = u|_{i=1},$$

тогда

$$g(y) = m_2 y \min\{\phi(y), \phi(y)^B M e^D\}.$$

Поскольку  $B < 1$ , а  $\phi(y)$  монотонно убывает и  $\phi(y) \rightarrow 0$  при  $y \rightarrow \infty$ , то при  $e^D M < 1$  неравенство

$$\phi(y) > \phi(y)^B M e^D$$

выполняется только на некотором интервале  $y \in (0, y^*)$ . Отсюда следует справедливость утверждения 3.3 (без выполнения условия (3.37)).

Для доказательства утверждения 3.2 (также без выполнения условия (3.37)) можно воспользоваться тем, что доказано в утверждении 3.2. Так как для  $g(y)$  выполняются неравенства  $-1 < g'(\bar{y}) < 1$ , то для любого  $\bar{y}$ , такого, что  $\phi(\bar{y}) = 1/m_2$ , справедливо соотношение:

$$\bar{y} \phi'(\bar{y}) + \phi(\bar{y}) > -\frac{1}{m_2}. \quad (3.55)$$

Требуется доказать, что для любого  $\bar{y}$ , при котором

$$\phi(\bar{y}) = \left( \frac{1}{m_2 M e^D} \right)^{\frac{1}{B}},$$

выполняется неравенство  $(m_2 y \phi(y)^B M e^D)' > -1$ . Последнее неравенство следует из условий  $B < 1$  и  $\phi'(y) < 0$ :

$$(m_2 y \phi(y)^B M e^D)' = m_2 M e^D \phi(y)^{B-1} (\phi(y) + y B \phi'(y)) > m_2 M e^D \phi(y)^{B-1} (\phi(y) + y \phi'(y)) > -1,$$

откуда и вытекает справедливость утверждения 3.2.

Таким образом, доказана следующая теорема:

### **Теорема 3.1**

1. При выполнении условий  $m_1 > e^{\alpha_1}$ ,  $m_2 > e^{\alpha_2}$  задача (3.26), (3.27) имеет единственное нетривиальное состояние равновесия  $\bar{y}$ .

2. Если выполнены неравенства  $1 \leq B^{-1} \leq 2$ , тогда  $\bar{y}$  – глобально устойчивое состояние равновесия. Никаких циклов в этом случае в модели не существует.

3. Если  $2B < 1$ , то с увеличением значения параметра  $m_2$  (при неизменном значении величины  $M$ ) точка  $\bar{y}$  теряет устойчивость.

Для доказательства существования хаотических режимов при  $2B < 1$  воспользуемся теоремой П. Даймонда [см. гл. 1; 138, 235]. Требуется проверить выполнение следующих условий:

- a)  $X \cup f(X) \subset f^2(X) \subset I$ ,
- b)  $X \cap f(X) = 0$ ,

для некоторого непрерывного отображения  $f$  из  $I$  в  $R^N$ , где  $X \subset I$  (необходимо доказать существование такого непустого компактного множества  $X$ ). При выполнении условий а и б в системе возникают хаотические режимы.

Как было показано выше, после замены переменных  $y = e^p$  в системе (3.28), (3.29) получается некоторая рекурсивная зависимость

$$p_{k+1} = F(p_k) + A, \quad (3.56)$$

где  $A$  – параметр, увеличение которого соответствует росту параметра  $m_2$  в (3.28), (3.29). Для функции  $F(p)$  было показано, что при изменении величины  $p$  от  $-\infty$  до  $\infty$  производная  $F'(p)$  монотонно меняется от 1 до  $1 - 1/B$ . Следовательно, эта функция имеет единственную точку максимума.

Пусть максимум функции  $F(p)$  достигается в некоторой точке  $p_1$ , и пусть параметр  $A$  достаточно большой для того, чтобы точка  $p_1$  лежала левее точки покоя отображения (3.56). Обозначим за  $p_0$  точку, которая лежит левее точки  $p_1$  и которую отображение (3.56) переводит в эту точку. Пусть  $p_0, p_1, p_2, p_3$  – точки траектории уравнения (5.40) с начальной точкой  $p_0$ .

Учитывая, что

$$\lim_{p \rightarrow -\infty} F'(p) = 1, \quad \lim_{p \rightarrow \infty} F'(p) = 1,$$

получаем, что при достаточно большом значении параметра  $A$  точка  $p_3$  будет лежать левее точки  $p_0$ . Заметим, что отрезок  $[p_0, p_1 - \varepsilon_1]$  отображается в отрезок  $[p_1, p_2 - \varepsilon_2]$ , причем эти отрезки не пересекаются. Но отрезок  $[p_1, p_2 - \varepsilon]$  отображается в отрезок  $[p_2, p_3 - \varepsilon_3]$ , который при достаточно малом  $\varepsilon$  содержит в себе оба предыдущих отрезка. Итак, для указанных ограничений условия теоремы Даймонда выполняются, и, следовательно, при  $2B < 1$  с увеличением параметра  $m_2$  в системе (3.17), (3.18) появляются хаотические режимы.



Доказано следующее утверждение:

**Теорема 3.2.** Если  $2B < 1$ , то с увеличением параметра  $m_2$  (при неизменном значении  $M$ ) в задаче (3.26), (3.27) возникают хаотические режимы.

Таким образом, анализ модели динамики численности изолированной популяции с половой структурой показывает, что даже в рамках весьма простого случая, когда смертность особей в популяции подчиняется закону Ферхюльста, а плодовитость особей постоянна, существуют определенные значения параметров модели, при которых в системе возникают хаотические режимы. Важно отметить, что циклические и хаотические динамические режимы могут возникать только в тех случаях, когда различия в воздействии саморегуляторных механизмов на особей разных полов достигают определенного критического значения. Если же подобных различий нет, то в системе наблюдается единственное глобально устойчивое равновесие.

В качестве простого примера, иллюстрирующего представленные выше результаты, рассмотрим одну из возможных траекторий модели. На рис. 3.4 изображена траектория модели (3.17)–(3.18), полученная при следующих значениях параметров:  $x_0 = 1$ ,  $y_0 = 1$ ,  $m_1 = 30$ ,  $m_2 = 120$ ,  $\varepsilon = 0,2$ ,  $a_1 = 1$ ,  $\beta_1 = 0,1$ ,  $a_2 = 0,2$ ,  $\beta_2 = 3$ ,  $\gamma = 1,2$ ,  $h = 1$ . Анализ поведения автокорреляционной функции (рис. 3.5), вычисленной при этих же значениях параметров для установившегося режима динамики популяции, показывает, что данная траектория (рис. 3.4) не является периодической с длиной цикла, меньшей 1000 шагов по времени. Оценка значений автокорреляционной функции проводилась по 20 000 значений переменной  $x(t)$ . Более того, эта функция быстро спадает, и почти все ее значения находятся в достаточно узких пределах  $[-0,03; 0,04]$ , что характерно именно для хаотических режимов.

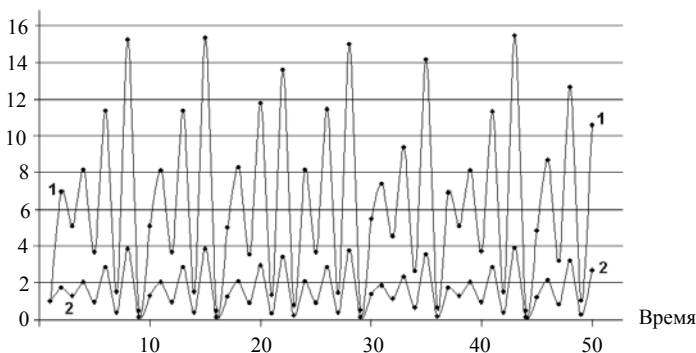


Рис. 3.4. Траектория модели (3.17)–(3.18): 1 – численность особей мужского пола, 2 – численность особей женского пола



Рис. 3.5. Автокорреляционная функция переменной  $x(t)$  для установившегося режима

На рис. 3.6 представлен фрагмент бифуркационной диаграммы для тех же значений параметров, за исключением, очевидно,  $m_1$  и  $m_2$ . Величина  $m_2$  изменяется от 61 до 81 при постоянном значении величины  $M = 1/4$ . При меньших значениях параметра  $m_2$  наблюдаются либо режимы вырождения (для достаточно малых значений, когда рождаемость в популяции не компенсирует смертность особей на соответствующих временных интервалах), либо режимы стабилизации численности на единственном ненулевом устойчивом уровне. Вблизи значения  $m_2 = 43$  стационарное состояние теряет устойчивость и рождается цикл длины 2. В свою очередь вблизи значения  $m_2 = 63$  цикл длины 2 теряет устойчивость (рис. 3.6), что приводит к возникновению более сложных динамических режимов.

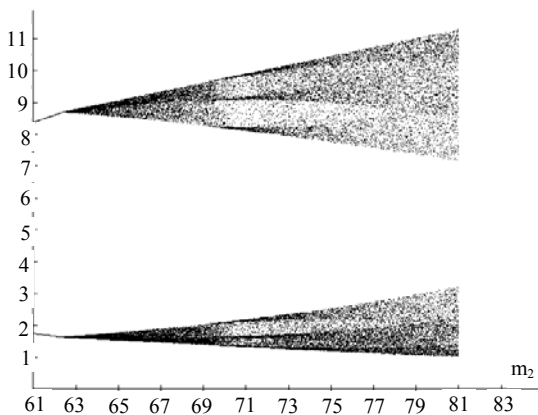


Рис. 3.6. Фрагмент бифуркационной диаграммы для модели (3.17)–(3.18)

Бифуркационная диаграмма на рис. 3.6 получена для случая, когда параметр «эффективности» особей мужского пола равен единице:  $\varepsilon = 1$ . Увеличение значения этого параметра (при тех же значениях остальных параметров) приводит к тому, что в системе сложные динамические режимы возникают при больших значениях величины  $m_2$ . При  $\varepsilon = 2$  в системе наблюдается только устойчивый цикл длины 2 на том же диапазоне изменения  $m_2$ . Бифуркационная диаграмма на рис. 3.7 получена для случая  $\varepsilon = 1,3$ . Как видно из этой диаграммы, цикл длины 2 теряет устойчивость при больших значениях величины  $m_2$ .

При значениях параметра  $\varepsilon < 1$  потеря устойчивости цикла длины 2 происходит при меньших значениях величины  $m_2$ ; при  $\varepsilon = 0,7$  в этом же диапазоне изменения параметра  $m_2$  цикла длины 2 уже нет и наблюдаются более сложные динамические режимы. Таким образом, можно высказать предположение, что увеличение значения данного параметра  $\varepsilon$  играет в определенном смысле стабилизирующую роль в популяционной динамике (в отличие от параметра  $m_2$ , рост которого вызывает не только появление весьма сложных динамических режимов, но и увеличение амплитуды колебаний численности; рис. 3.6 и 3.7).

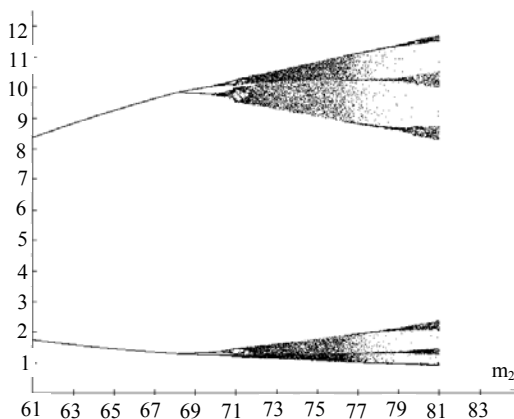


Рис. 3.7. Фрагмент бифуркационной диаграммы для модели (3.17)–(3.18) при  $\varepsilon = 1,3$

### 3.4. Динамика популяции с генетической структурой

По мнению ряда исследователей [192–195, 236], развитие массового размножения серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera diniana* Gn.) обусловлено скрещиванием генетически однородных аборигенных популяций. Подобное скрещивание обеспечивает высокую плодовитость особей,

их выживаемость и т. д., что в конечном итоге обеспечивает популяции «ускользание» из-под контроля естественных врагов и переход к массовому размножению.

Данная гипотеза до настоящего времени не была подкреплена результатами анализа математических моделей динамики подобных систем. Известны несколько моделей динамики численности серой листовенничной листовертки [см., например, 40, 100, 136, 204–206, 208–210, 237, 246], которые, однако, ориентированы на тестирование иных гипотез о причинах циклических колебаний численности листовертки. В данных работах речь в основном идет о роли хищничества (или паразитизма), качества кормовых растений или запаздывания в действии регуляторных механизмов на популяционные циклы.

В этом разделе нами предпринята попытка построить такую модель, которую можно было бы использовать для проверки состоятельности данной теории. Речь, действительно, может идти только о попытке – непрерывно-дискретная модель, которая учитывает наличие в популяции в каждый момент времени особей трех различных генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , даже в наиболее простом случае получается весьма сложной для ее аналитического исследования. При построении модели будем исходить из следующих предположений:

- особи всех генотипов развиваются по однолетней генерации, и появление особей новой генерации (в фиксированные моменты времени  $t_k$ ) сопровождается гибелью всех оставшихся особей предыдущей генерации;
- между моментами времени появления особей новых генераций численности особей всех генотипов снижаются в соответствии с законом Ферхюльста, при этом «вклады» особей разных генотипов в действие саморегуляторных механизмов одинаковы;
- в моменты времени  $t_k$  допускается скрещивание особей разных генотипов друг с другом (без каких-либо предпочтений), и число скрещиваний пропорционально произведению численностей особей соответствующих групп.

Пусть  $x(t)$  – численность особей генотипа  $AA$  в популяции в момент времени  $t$ ,  $y(t)$  – численность особей генотипа  $Aa$ ;  $z(t)$  – численность особей генотипа  $aa$ . Пусть  $\alpha_1$  – интенсивность естественной смертности особей генотипа  $AA$ ,  $\beta_1$  – коэффициент саморегуляции для этих же особей. Соответственно,  $\alpha_2$  и  $\beta_2$  – то же для особей генотипа  $Aa$ ;  $\alpha_3$  и  $\beta_3$  – то же для особей генотипа  $aa$ . В соответствии со сделанными выше предположениями о динамике популяции, динамика численностей особей на каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  будет описываться следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + y + z),$$

$$\begin{aligned}\frac{dy}{dt} &= -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + y + z), \\ \frac{dz}{dt} &= -\alpha_3 z - \beta_3 z(x + y + z)\end{aligned}\tag{3.57}$$

Пусть  $\sigma(t) = x(t) + y(t) + z(t)$  – общая численность популяции в момент времени  $t$ . Пусть также  $\tilde{x} = x(t_k - 0)$  – численность особей генотипа  $AA$ , доживших до момента появления особей очередной генерации,  $\tilde{y} = y(t_k - 0)$  – то же для генотипа  $Aa$ ,  $\tilde{z} = z(t_k - 0)$  – то же для генотипа  $aa$ . Соответственно  $\tilde{\sigma}$  – общая численность популяции в момент размножения. В соответствии с нашими предположениями, общее число скрещиваний пропорционально  $\tilde{\sigma}^2$ . Число скрещиваний особей с генотипом  $AA$  между собой пропорционально  $\tilde{x}^2$ , число скрещиваний особей с генотипом  $AA$  с особями с генотипом  $Aa$  пропорционально  $2\tilde{x}\tilde{y}$ , и, соответственно, число скрещиваний особей с генотипом  $AA$  с особями с генотипом  $aa$  равно  $2\tilde{x}\tilde{z}$ . Пусть

$$\sigma_x^2 = \tilde{x}^2 + 2\tilde{x}\tilde{y} + 2\tilde{x}\tilde{z}.$$

Всю группу особей с генотипом  $AA$  разобьем на три подгруппы, численности которых определяются выражениями:

$$\frac{\tilde{x}^2}{\sigma_x^2} \tilde{x}, \quad \frac{2\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_x^2} \tilde{x}, \quad \frac{2\tilde{x}\tilde{z}}{\sigma_x^2} \tilde{x}.$$

Очевидно, среди потомков первой из этих трех групп есть только особи с генотипом  $AA$ , среди потомков второй группы – особи с генотипом  $AA$  и  $Aa$ , среди потомков третьей группы – только особи с генотипом  $Aa$ . Пусть  $Y_1$  – плодовитость особей с генотипом  $AA$  при скрещивании друг с другом. Пусть также  $Y_2$  и  $Y_3$  – плодовитости особей с генотипом  $AA$  при скрещивании с особями с генотипом  $Aa$  (средние числа потомков с генотипами  $AA$  и  $Aa$  соответственно, порождаемые при таком скрещивании, умноженные на 2). Относительно коэффициентов плодовитости будем предполагать, что они все являются постоянными неотрицательными величинами  $Y_j = \text{const} \geq 0$ . С учетом введенных обозначений численность особей с генотипом  $AA$  следующей генерации частично определяется суммой (особи с генотипом  $AA$ , в частности, также возникают при скрещивании особей с генотипом  $Aa$  друг с другом):

$$\frac{\tilde{x}^2}{\sigma_x^2} (Y_1 \tilde{x}) + \frac{\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_x^2} (Y_2 \tilde{x}).$$

Введем следующие величины:

$$\sigma_y^2 = \tilde{y}^2 + 2\tilde{x}\tilde{y} + 2\tilde{y}\tilde{z}, \quad \sigma_z^2 = \tilde{z}^2 + 2\tilde{x}\tilde{z} + 2\tilde{y}\tilde{z}.$$

С помощью них разобьем группы особей с двумя другими генотипами также на три подгруппы. Пусть  $Y_4$  и  $Y_5$  – плодовитости особей с генотипом  $Aa$  при их скрещивании с особями с генотипом  $AA$  (средние числа потомков с генотипом  $AA$  и  $Aa$  соответственно, порождаемые при таком скрещивании, умноженные на 2). Поскольку при скрещивании особей с генотипом  $Aa$  друг с другом появляются особи всех трех генотипов (пусть  $Y_6$ ,  $Y_7$  и  $Y_8$  – коэффициенты плодовитостей, соответственно для особей с генотипом  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ), и поскольку при всех других скрещиваниях особи с генотипом  $AA$  не возникают, получаем выражение для численности особей с этим генотипом в следующей генерации:

$$x_{k+1} = \frac{\tilde{x}^2}{\sigma_x^2} (Y_1\tilde{x}) + \frac{\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_x^2} (Y_2\tilde{x}) + \frac{\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_y^2} (Y_4\tilde{y}) + \frac{\tilde{y}^2}{\sigma_y^2} (Y_6\tilde{y}). \quad (3.58)$$

Взаимодействие особей с генотипом  $AA$  с особями с генотипом  $aa$  приводит к появлению особей только с генотипом  $Aa$ . Обозначим через  $Y_9$  и  $Y_{10}$  коэффициенты плодовитостей для особей из подгрупп первой третьей группы, которые участвуют в таком взаимодействии. Особи второй группы новой генерации появляются также в результате взаимодействия особей с генотипом  $Aa$  с особями с генотипом  $aa$ : обозначим через  $Y_{11}$  и  $Y_{12}$  коэффициенты плодовитостей особей из подгрупп второй группы при производстве особей с генотипом  $Aa$  и  $aa$  соответственно. Пусть также  $Y_{13}$  и  $Y_{14}$  – коэффициенты плодовитостей особей третьей группы (при взаимодействии с особями второй группы) при производстве особей с генотипом  $Aa$  и  $aa$  соответственно. С учетом введенных обозначений получаем выражение для численности особей с генотипом  $Aa$  в следующей генерации:

$$y_{k+1} = \frac{\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_x^2} (Y_3\tilde{x}) + \frac{\tilde{x}\tilde{y}}{\sigma_y^2} (Y_5\tilde{y}) + \frac{\tilde{y}^2}{\sigma_y^2} (Y_7\tilde{y}) + \frac{\tilde{x}\tilde{z}}{\sigma_x^2} (Y_9\tilde{x}) + \frac{\tilde{x}\tilde{z}}{\sigma_z^2} (Y_{10}\tilde{z}) + \frac{\tilde{y}\tilde{z}}{\sigma_y^2} (Y_{11}\tilde{y}) + \frac{\tilde{y}\tilde{z}}{\sigma_z^2} (Y_{13}\tilde{z}). \quad (3.59)$$

Наконец, взаимодействие особей с генотипом  $aa$  друг с другом приводит к появлению особей только с этим генотипом. Пусть  $Y_{15}$  – коэффициент плодовитости особей при таком взаимодействии. Таким образом, численность особей с генотипом  $aa$  в следующей генерации будет определяться выражением:

$$z_{k+1} = \frac{\tilde{y}^2}{\sigma_y^2}(Y_8\tilde{y}) + \frac{\tilde{y}\tilde{z}}{\sigma_y^2}(Y_{12}\tilde{y}) + \frac{\tilde{y}\tilde{z}}{\sigma_z^2}(Y_{14}\tilde{z}) + \frac{\tilde{z}^2}{\sigma_z^2}(Y_{15}\tilde{z}) \quad (3.60)$$

Объединяя все уравнения (3.57)–(3.60) вместе, получаем требуемую модель. Кроме этого необходимо задать начальные значения переменных  $x_0 = x(0)$ ,  $y_0 = y(0)$ ,  $z_0 = z(0)$ . Здесь, однако, уместно сделать следующее замечание к построенной модели. Отсутствие разделения особей по половому признаку (что позволяет использовать систему (3.57) с тремя, а не с шестью уравнениями), а также описания типа взаимодействия разных полов друг с другом вынуждает использовать достаточно искусственную схему деления особей на подгруппы. Заметим, что с помощью модели (3.57)–(3.60) можно исследовать лишь начальную стадию развития массового размножения: выбор первоначальных значений численностей (считая, что при  $t = 0$  имеем  $y(0) = 0$ ) позволит смоделировать ситуацию, когда особи в изначально изолированных локальных популяциях получают возможность скрещиваться друг с другом. Однако процесс распада на изолированные под-популяции в модели полностью отсутствует.

Отметим некоторые очевидные свойства модели (3.57)–(3.60). Все решения модели неотрицательны и ограничены при неотрицательных начальных значениях численностей групп особей. Если  $x_0 = 0$ ,  $y_0 = 0$ ,  $z_0 > 0$ , то при любом  $t > 0$  имеем  $x(t) \equiv 0$ ,  $y(t) \equiv 0$ . Если  $x_0 > 0$ ,  $y_0 = 0$ ,  $z_0 = 0$ , то при любом  $t > 0$  имеем  $y(t) \equiv 0$ ,  $z(t) \equiv 0$ . В обоих случаях значения численностей в моменты времени появления новых генераций связаны соотношением Скеллама.

При численном исследовании модели (3.57)–(3.60) будем предполагать, что коэффициенты плодовитости особей с генотипом  $Aa$  больше, чем у особей остальных генотипов. При  $\alpha_1 = 0,1$ ,  $\beta_1 = 0,02$ ,  $Y_1 = 5$ ,  $x_0 > 0$ ,  $y_0 = 0$ ,  $z_0 = 0$  последовательность  $x_k$  монотонно стремится к  $\bar{x} \approx 185,17$ ; при  $\alpha_3 = 0,03$ ,  $\beta_3 = 0,01$ ,  $Y_{15} = 4$ ,  $x_0 = 0$ ,  $y_0 = 0$ ,  $z_0 > 0$  последовательность  $z_k$  монотонно стремится к  $\bar{z} \approx 292,52$ . Данные стационарные значения использовались при дальнейших численных исследованиях (рис. 3.8). Это вполне можно рассматривать как то, что локальные популяции достигли своего максимально возможного уровня по численности (до того момента времени, когда возникла возможность скрещиваться с особями из других локальных местообитаний).

В рамках модели при численном исследовании наблюдались различные режимы стабилизации численностей. При достаточно больших значениях коэффициента естественной смертности особей с генотипом  $Aa$  (и при этом достаточно больших значениях коэффициентов плодовитости) наблюдался, например, режим вырождения особей с генотипами  $AA$  и  $Aa$  и асимптотической стабилизацией численности особей с генотипом  $aa$  на первоначальном уровне 292,52. Это можно вполне трактовать как то, что появление возможности скрещивания изначально изолированных локаль-

ных популяций еще не является достаточным условием возникновения массового размножения. Дополнительно требуется (для развития массового размножения) некое соотношение на основные популяционные характеристики особей с генотипом  $Aa$ .

При относительно низких значениях параметра естественной смертности особей с генотипом  $Aa$  наблюдались режимы асимптотической стабилизации всех численностей на ненулевых уровнях (рис. 3.8). При этом заметен весьма интересный эффект: сначала численности особей с генотипами  $AA$  и  $aa$  существенно снижаются, но затем асимптотически стабилизируются на уровнях, значительно превышающих первоначальные значения (рис. 3.8). Поведение суммарной численности популяции похоже на поведение кривых 1 и 3 на рис. 3.8: первоначально суммарная численность также снижается и в дальнейшем стабилизируется на более высоком уровне, чем величина  $\bar{x} + \bar{z}$ . Подобный характер изменения численности популяции наблюдается у некоторых видов насекомых, но не реализуется при массовых размножениях серой листовенничной листовертки [40, 136, 181, 193–195].

Это, конечно, вовсе не означает, что «генетическая гипотеза» неверна и не может использоваться для объяснения периодических флуктуаций листовертки. Насколько модель (3.57)–(3.60) пригодна для описания динамики листовертки еще предстоит выяснить при ее сопоставлении с экспериментальными данными.

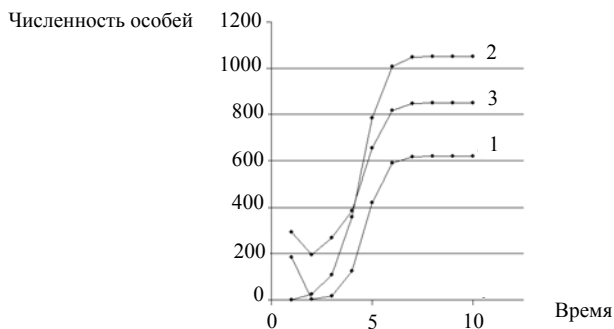


Рис. 3.8. Изменение численностей особей в модели (3.57)–(3.60): 1 – численность особей с генотипом  $AA$ , 2 – то же, с генотипом  $Aa$ , 3 – то же, с генотипом  $aa$



## Глава 4. МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ДВУХ ВИДОВ

### 4.1. Конкуренция в природе

Конкуренция – это такое взаимодействие между особями (одного или разных видов), которое вызвано сходными потребностями в ограниченном ресурсе и которое в результате приводит к снижению выживаемости, скорости роста и / или размножения конкурирующих между собой особей [117, 118, 157, 158, 164]. Можно выделить (достаточно условно) две группы различных видов конкуренции: 1) конкуренция за пищу, необходимую для поддержания жизни животного, 2) конкуренция за пространство для его жизнедеятельности.

То что служит пищей для одного животного, может представлять жизненное пространство для другого; в иных случаях пища одного животного может служить как пищей, так и жизненным пространством для его конкурента. Понятие жизненного пространства (территории) – гнездовой участок или просто некий «простор для передвижения особи» – включает также и место, необходимое для осуществления таких функций, как, например, экскреция, которая может сократить пространство для осуществления любых жизненных отправлений не только конкурента, но и самого животного.

Необходимо каждый раз ясно представлять, конкурируют ли животные за что-либо вообще или же нет. Можно легко сделать ошибочный вывод о наличии для какого-либо данного вида особей достаточного количества пищи и пространства. В частности, пространство, казалось бы, достаточное для нормальной жизнедеятельности грызунов и обеспечения их пищей, в действительности может оказаться недостаточным для избежания психологического стресса, который животные оказывают друг на друга и который в достаточно сильной мере влияет на размножение через средство гормонов надпочечников и гипофиза [85–87, 96, 144].

Лишать друг друга потенциального ресурса могут особи как одного, так и разных видов. В связи с этим различают внутри- и межвидовую конкуренцию. Внутривидовую конкуренцию мы неявным образом уже рассматривали в предыдущих разделах и учитывали ее влияние на скорость размножения популяций. Здесь же мы только укажем ряд общих черт данного вида конкуренции, которые наблюдаются у самых различных видов.

Во-первых, конечным результатом такой конкуренции является снижение «вклада» в следующее поколение, т. е. его уменьшение по сравнению с тем «вкладом», который мог бы быть сделан особями при отсутствии конкурентов или же их меньшем количестве (при этом, естественно, нужно учитывать и влияние эффекта Олли – существенное снижение числа конкурентов также может привести к негативным явлениям и уменьшению «вклада»). Внутривидовая конкуренция приводит к снижению скорости потребления ресурса в расчете на одну особь и, возможно, понижает скорости индивидуального роста или развития. Все это в конечном итоге снижает выживаемость и / или уменьшает плодовитость. Во-вторых, при внутривидовой конкуренции ресурс, за который особи конкурируют, должен быть ограниченным.

Кроме этого, характерной чертой внутривидовой конкуренции считается то, что конкурирующие особи по существу равноценны, но на самом деле это далеко не так. Сам факт отнесения этих особей к одному виду означает, что многие их существенные характеристики сходны, и можно ожидать, что они используют одинаковые ресурсы и во многом одинаково реагируют на условия среды. Однако необходимо с определенной долей осторожности относиться к представлению о том, что результаты взаимодействий между конкурирующими особями одинаковы. Существует много примеров, когда во внутривидовой конкуренции наблюдается хорошо выраженная асимметричность: в частности, сильный ранний проросток будет, вероятно, затенять низкорослый экземпляр, появившийся позднее, что необходимо учитывать при построении моделей динамики растительных ценозов [78, 107, 109, 117, 118, 164]. Кроме того, причиной несимметричных конкурентных взаимодействий могут быть и наследуемые различия между особями. Например, генетически высокорослое растение будет затенять и подавлять генетически низкорослое растение того же вида. Следовательно, нельзя утверждать, что конкурирующие особи одного и того же вида полностью равноценны, а можно говорить лишь о том, что особи одного вида с большей вероятностью, чем представители разных видов нуждаются в одинаковых ресурсах и одинаково реагируют на присутствие друг друга.

Неравноценность конкурентов означает, что конечный результат конкуренции далеко не одинаков для разных особей. Слабые конкуренты могут внести лишь небольшой вклад в своих потомков или же вовсе не оставить потомства. Сильный конкурент может фактически внести относительно больший вклад в следующее поколение, чем при полном отсутствии конкуренции. Другими словами, хотя конечным результатом конкуренции и является уменьшение числа потомков, это не всегда означает снижение индивидуальной приспособленности, особенно для самых сильных конкурентов. Здесь необходимо отметить, что при разработке математических моделей конкуренции нескольких видов или же моделировании внутривидовых конкурентных взаимоотношений довольно

часто не учитывается разнородность (или же разнокачественность) особей. Особенно отчетливо это видно на примерах известных моделей динамики численности изолированной популяции (Ферхюльста, Гомпертца, Базыкина, Розенцвейга и других, рассмотренных в первых главах обзора), а также моделей системы «хищник-жертва» (в том числе, в моделях Лотки-Вольтерра, Алексеева-Базыкина, Полетаева и др.; [2, 7, 25, 300, 301]), где действия саморегуляторных механизмов описываются только одним квадратичным членом. Впрочем, наличие в математической модели популяционной структуры (возрастной, фазовой, генетической и др.) уже позволяет учесть указанную неоднородность, но трудности в анализе самих моделей существенно возрастают.

Также характерной чертой внутривидовой конкуренции является то, что ее возможное влияние на любую особь тем сильнее, чем большее число конкурентов взаимодействует. Поэтому результаты внутривидовой конкуренции следует считать зависимыми от плотности (что и учитывается в моделях с помощью соответствующих квадратичных членов или, в чуть более общей формуле Розенцвейга, степенной функцией – с ростом численности популяции соответствующая компонента скорости ее изменения растет быстрее, чем скорость прироста).

Во многих случаях конкурирующие особи непосредственно не взаимодействуют друг с другом, но реагируют на снижение уровня или количества (некоего общего для данных конкурентов) ресурса из-за присутствия и жизнедеятельности других особей. Так, на гусениц, конкурирующих за пищу (хвою или листву), другие гусеницы влияют не прямо, а через уменьшение количества пищи и возросшую трудность найти доброкачественную пищу из оставленной конкурентами. Сходным образом на растения при конкуренции неблагоприятно влияет присутствие ближайших соседей (их количество и реальное состояние), потому что зона, из которой данное растение получает ресурсы (свет, вода, питательные вещества), перекрывается «соответствующими зонами изъятия ресурса» соседних растений. Подобную конкуренцию иногда называют *эксплуатационной*, поскольку каждая особь получает (или, точнее, для нее становится доступным) лишь то количество ресурса, которое осталось после его изъятия конкурентами.

Однако во многих случаях конкуренция принимает иную форму, известную под названием *интерференционной* [40, 117, 118, 136, 164]. Эта форма конкуренции предполагает непосредственное взаимодействие особей друг с другом, так что одна из них действительно препятствует тому, чтобы другая заняла часть местообитания и использовала имеющиеся там ресурсы. Интерференционная конкуренция встречается, например, среди подвижных животных, которые охраняют свою территорию. В определенном смысле, сама территория в этой ситуации принимает статус ресурса.

Различают еще два вида конкуренции: *состязательную* и *подавительную*. В состязательной конкуренции всегда остается относительно посто-

янное число победителей (выживших в результате конкуренции особей). В случае же подавительной конкуренции все конкурирующие особи подвергаются таким неблагоприятным воздействиям, что вероятность выживания какой-либо из них, по сути, равна нулю. Это подавление (или, точнее, самоподавление) в чистом виде.

Влияние межвидовой конкуренции проявляется в том, что у особей одного вида уменьшается, например, плодовитость, выживаемость или скорость роста в результате использования какого-либо важного ресурса или интерференции со стороны особей другого вида. Влияние межвидовой конкуренции на динамику численности популяций конкурирующих видов может проявляться по-разному. Динамика в свою очередь может оказывать существенное влияние на соотношение численностей конкурентов и их дальнейшую эволюцию.

Межвидовую конкуренцию, так же как и внутривидовую, можно условно разделить на два основных типа – *интерференцию* и *эксплуатацию*, хотя в любом конкретном взаимодействии возможно выявить элементы и того и другого типа конкуренции. В случае эксплуатационной конкуренции особи взаимодействуют друг с другом косвенно, реагируя на количество доступного ресурса, пониженное вследствие жизнедеятельности конкурентов. Другим важным моментом является то, что межвидовая конкуренция (подобно внутривидовой) часто бывает в значительной мере асимметричной.

Первой моделью межвидовой конкуренции является модель Лотки-Вольтерра [298, 299, 376], которая имеет следующий вид:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy), \quad (4.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(e - fy - gx),$$

где  $x(t)$ ,  $y(t)$  – численности популяций конкурентов в момент времени  $t$ ;  $a$ ,  $e$  – мальтузианские коэффициенты роста численностей популяций;  $b$ ,  $f$  – коэффициенты смертности, обусловленной действием внутривидовых регуляторных механизмов (коэффициенты внутривидовой конкуренции);  $c$ ,  $g$  – коэффициенты межвидовой конкуренции. Естественно предполагать, что значения всех указанных параметров неотрицательны. Конечно, в общем случае значения мальтузианских параметров могут быть отрицательными, но здесь (когда  $a < 0$  и / или  $e < 0$ ) наблюдается режим безусловного вырождения соответствующего вида (или видов, если оба мальтузианских параметра отрицательны).

В зависимости от значений параметров модели (4.1) для конкурентов могут реализовываться три качественно различных динамических режима: при одновременном выполнении неравенств

$$\frac{a}{b} < \frac{e}{f}, \quad (4.2)$$

и

$$\frac{a}{c} < \frac{e}{g}, \quad (4.3)$$

а также при одновременном выполнении обратных неравенств в (4.2) и (4.3) в модели (4.1) реализуется режим безусловного вырождения одного из конкурентов (безусловного – т. е. вырождение одного из видов будет всегда наблюдаться при любых положительных начальных значениях численностей конкурентов). Если выполняется неравенство (4.2) и нарушено (4.3), то реализуется режим устойчивого сосуществования видов: при любых положительных начальных значениях численности асимптотически стабилизируются на единственном ненулевом уровне. Наконец, если выполняется неравенство (4.3) и не выполняется (4.2), то реализуется режим условного вырождения одного из видов: в зависимости от начальных значений численностей асимптотически вырождается либо один, либо другой вид. Все множество начальных значений разделяется входящей в седло (единственное нетривиальное состояние равновесия в фазовом пространстве системы) сепаратрисой на две области, и результаты конкуренции зависят от того, в какой именно области лежат начальные значения численностей. В этом случае две другие стационарные точки, лежащие на координатных осях и отличные от начала координат, являются устойчивыми узлами. По критерию Дюлака [5, 15] замкнутых предельных циклов в модели (4.1) нет (осцилляторные режимы изменения численностей популяций отсутствуют).

Заметим, что модель Лотки-Вольтерра (4.1) конкуренции двух видов базируется на принципе «парных взаимодействий», когда негативное влияние одного вида на другой прямо пропорционально числу встреч особей между собой (пропорционально произведению численностей). Это предположение представляется не всегда оправданным по следующим причинам. Предположим, что численность конкурента фиксирована (будем для простоты называть ее «второй популяцией»). Тогда значительное увеличение численности первой популяции должно привести к соответствующему усилению действия внутрипопуляционных конкурентных взаимодействий между особями, и на этом фоне межпопуляционные конкурентные взаимодействия практически не будут играть какую-либо существенную или хотя бы заметную роль. В то же время в рамках модели (4.1) наблюдается усиление действия межвидовых конкурентных взаимодействий (по линейному закону). Видимо, более приемлемым выражением для описания межпопуляционных конкурентных взаимодействий будет такое, которое имеет при указанных выше предположениях некоторую конечную асимптоту (как, например, в модели Алексеева-Базыкина системы «хищ-

ник-жертва»; [2, 3, 7, 12]), что соответствует максимально возможному давлению на популяцию со стороны конкурента. Эту гипотезу можно объяснить и несколько иначе, основываясь на «чисто житейских» представлениях: не может конечная (по численности) популяция оказывать неограниченное или сколь угодно большое давление на своего конкурента.

Однако, учитывая то, что решения системы уравнений (4.1) ограничены (достаточно очевидно, что существует устойчивый инвариантный компакт, прямоугольник, за границы которого решения системы не выходят), в первом приближении нелинейной частью системы можно пренебречь, как в (4.1). Тем более что выявить условия, когда же именно в системе возникает определенная «нелинейность» во взаимодействии между видами, представляется весьма сложной задачей.

Один из способов биологической интерпретации неравенств (4.2) и (4.3) основан на том допущении, что истинные скорости роста двух рассматриваемых видов  $a$  и  $e$ , достаточно близки по своим значениям. Тогда необходимыми для устойчивости условиями будут  $b > f$  и  $g > c$ . Эти неравенства показывают, что увеличение численности одного из конкурентов сильнее подавляет его собственный рост, чем рост другого конкурента. Если, например, численности обоих видов ограничиваются, частично или полностью, различными ресурсами, то приведенные выше неравенства справедливы; если же оба вида имеют совершенно одинаковые потребности, то один из них окажется более жизнеспособным и вытеснит конкурента. На этом основан принцип Г. Ф. Гаузе [27, 30, 251], согласно которому два вида с одинаковыми экологическими потребностями не могут сосуществовать в одном местообитании (на одном субстрате).

Модель (4.1) может быть легко обобщена в случае, когда на правые части системы уравнений накладываются достаточно общие ограничения «качественного» порядка [73, 281]. При этом результаты анализа, набор возможных динамических режимов взаимодействия видов, также будут в определенном смысле близки к результатам, полученным для модели (4.1). Вместо нее рассмотрим следующую модель динамики численности двух конкурирующих видов:

$$\frac{dx}{dt} = xG_1(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = yG_2(x, y). \quad (4.4)$$

В системе (4.4) функции  $G_k$  описывают процессы рождения особей, саморегуляцию в популяциях, а также процесс взаимодействия видов. Будем предполагать, что эти функции по крайней мере один раз непрерывно дифференцируемы. Кроме этого, наложим на вид функций ограничения, сходные по своим свойствам с ограничениями модели (4.1). А именно, учитывая, что с ростом собственной численности популяции в ней усиливается действие механизмов саморегуляции, а также растет давление на конкурента, данные функции должны удовлетворять следующим неравенствам:

$$\frac{\partial G_1}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial G_1}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial G_2}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial G_2}{\partial y} < 0 \quad (4.5)$$

Кроме этого, естественно предположить, что при достаточно низких значениях численностей популяций их относительные скорости роста положительны:

$$G_1(0,0) > 0, \quad G_2(0,0) > 0. \quad (4.6)$$

И, наконец, необходимо предположить, что при отсутствии конкурента численность популяции не увеличивается неограниченно, а асимптотически стабилизируется на некотором конечном ненулевом уровне, т. е. существуют конечные положительные значения численностей конкурентов  $x_*$ ,  $y_*$  такие, что  $x(t) \rightarrow x_*$  при выполнении условий  $x(0) > 0$  и  $y(0) = 0$ ;  $y(t) \rightarrow y_*$  при  $x(0) = 0$  и  $y(0) > 0$ .

С учетом введенных ограничений (4.5) и (4.6) в модели (4.4) ветви обеих главных изоклин  $G_1 = 0$  и  $G_2 = 0$  представляют собой монотонно убывающие функции в первой четверти фазового пространства. Отсюда получаем, что принципиально в положительной части фазового пространства может существовать несколько различных положений равновесия системы. Кроме этого, из (4.5) следует, что в положительной части фазового пространства не существует замкнутых предельных циклов (по критерию Дюлака со вспомогательной функцией  $B = 1/N_1N_2$ ; [5, 15]), – иными словами, асимптотически численности популяций стабилизируются на каком-либо уровне. Из ограничений (4.5) и (4.6) и сделанных выше предположений об асимптотическом изменении численностей при отсутствии конкурента также следует, что численности обеих популяций ограничены (при любых конечных начальных значениях численностей).

Таким образом, в модели (4.4) могут реализоваться все режимы, которые наблюдаются в модели (4.1), но также не исключена возможность появления режимов с несколькими стационарными состояниями в положительной части фазовой плоскости. Если число нетривиальных состояний равновесия равно двум, то в модели реализуется динамический режим, качественно отличающийся от режимов модели (4.1) (точнее, этих режимов два, но они являются в определенном смысле симметричными): в зависимости от начальных численностей асимптотически либо оба конкурента устойчиво сосуществуют, либо один из них вырождается.

Простейшие дискретные модели конкуренции двух видов представляют собой систему двух рекуррентных уравнений следующего вида:

$$x_{k+1} = x_k G_1(x_k, y_k), \quad y_{k+1} = y_k G_2(x_k, y_k), \quad (4.7)$$

где  $x_k$ ,  $y_k$  – численности взаимодействующих популяций в некоторый фиксированный момент времени,  $G_1$ ,  $G_2$  – коэффициенты размножения

(неотрицательные функции), удовлетворяющие ограничениям (4.5). Максимальные коэффициенты размножения равны соответственно  $G_1(0, 0)$  и  $G_2(0, 0)$ . Если максимальное значение коэффициента размножения не превосходит единицы, то, очевидно, соответствующая популяция асимптотически вымирает.

В работах А. П. Шапиро [166–175] детально проанализирована дискретная модель конкуренции типа (4.7), построенная на основе модели Морана-Риккера:

$$x_{k+1} = Ax_k e^{-bx_k - cy_k}, \quad y_{k+1} = Ey_k e^{-fx_k - gy_k}, \quad (4.8)$$

где  $A, E$  – максимальные значения коэффициентов размножения; остальные коэффициенты имеют примерно тот же смысл, что и в модели (4.1). Заметим, что, аналогичные (4.8) модели, могут быть достаточно легко построены на основе всех дискретных моделей динамики численности изолированной популяции. Кроме этого, отметим, что если в модели (4.1) реализуется относительно небольшое число различных динамических режимов, то в модели (4.8) – самые разные динамические режимы. На рис. 4.1 представлены бифуркационные диаграммы для модели (4.8) (по оси ординат откладывались  $x$ -координаты устойчивых аттракторов (рис. 4.1a), на рис. 4.1b –  $y$ -координаты устойчивых аттракторов, которые присутствуют в фазовом пространстве при следующих значениях параметров:  $E = 17, b = 0,4, c = 0,01, f = 0,002, g = 0,4$ ). Значение параметра  $A$  изменялось от 1 до 21.

Как видно из представленных бифуркационных диаграмм, в модели могут реализоваться режимы устойчивого сосуществования видов без стабилизации численностей на каком-либо уровне.

В данном случае, как и для одномерных моделей, остается без ответа следующий вопрос: почему в моделях, построенных как системы обыкновенных дифференциальных и рекуррентных уравнений и базирующихся, казалось бы, на одних и тех же биологических предпосылках, реализуются качественно различные наборы динамических режимов?

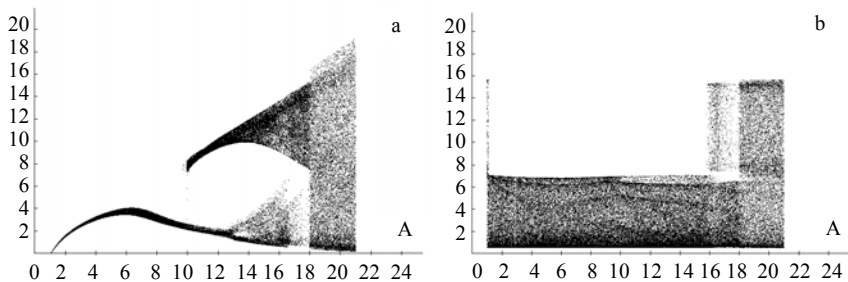


Рис. 4.1. Бифуркационные диаграммы для модели (4.8)



Если в модели Лотки-Вольтерра (4.1), модели (4.4)–(4.6), а также в других подобных моделях [103] наблюдаются режимы асимптотической стабилизации численностей на каком-либо уровне, то в моделях с дискретным временем (4.7) реализуются и циклические режимы, и хаос [173].

## 4.2. Непрерывно-дискретная модель конкуренции двух видов

В этом разделе будет рассмотрена модель конкуренции двух видов, сходная по своим предположениям с моделью Лотки-Вольтерра (4.1). А именно, пусть  $x_1(t)$ ,  $x_2(t)$  – численности конкурентов в момент времени  $t$ . Будем предполагать, что процесс смертности особей носит непрерывный характер, а размножение происходит в фиксированные моменты времени  $t_k$ :  $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$  (т. е. репродукция обоих видов происходит в одни и те же достаточно близкие сроки).

Пусть процесс гибели особей в популяции описывается следующей моделью:

$$\frac{dx_1}{dt} = -x_1 R_1(x_1, x_2), \frac{dx_2}{dt} = -x_2 R_2(x_1, x_2), \quad (4.9)$$

где  $R_i(x_1, x_2)$  – интенсивность гибели особей  $i$ -й популяции ( $i = 1, 2$ ). Будем также предполагать, что при достаточно низких значениях численностей конкурентов значения этих интенсивностей положительны (и тогда они равны интенсивностям естественной смертности особей в популяциях), и при увеличении численностей каждой из популяций значения интенсивностей гибели возрастают:

$$R_i(0, 0) > 0, \frac{\partial R_i}{\partial x_j} > 0, j = 1, 2, \\ \lim_{x_1 \rightarrow +\infty} R_1(x_1, x_2) = +\infty, \lim_{x_2 \rightarrow +\infty} R_2(x_1, x_2) = +\infty \quad (4.10)$$

Изменение численностей популяций в моменты времени  $t_k$  появления особей новых генераций будем описывать следующими соотношениями:

$$x_1(t_k) = Y_1 x_1(t_k - 0), x_2(t_k) = Y_2 x_2(t_k - 0), \quad (4.11)$$

где  $Y_i$  – величина плодовитости особей  $i$ -й популяции,  $Y_i = \text{const} > 1$ ;  $x_i(t_k - 0)$  – количество особей  $i$ -й популяции, доживших до момента  $t_k$  (т. е. численность особей, способных дать потомство).

Объединяя систему уравнений (4.9) с соотношениями (4.10)–(4.11), получаем модель конкуренции двух видов для случая, когда появление особей новых генераций в популяциях осуществляется синхронно. Как показано И. Н. Назаровым [320, 323] модель (4.9)–(4.11) обладает следующими свойствами:

1. Достаточно очевидно, что при всех неотрицательных начальных данных значений численностей популяций траектории модели не выходят за границы первой четверти фазовой плоскости и ограничены.

2. В общем случае в фазовом пространстве системы может существовать несколько стационарных состояний; осцилляторные режимы отсутствуют.

На рис. 4.2 представлена динамика изменения численностей для случая, когда функции  $R$  являются линейными:  $R_i(x_1, x_2) = \alpha_i + \beta_i x_i + \gamma_i(x_1 + x_2)$ ,  $i = 1, 2$ , где  $\alpha_i$  – интенсивности естественной смертности особей взаимодействующих видов,  $\beta_i$  – коэффициенты саморегуляции,  $\gamma_i$  – коэффициенты взаимодействия. Все параметры положительны:  $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i \equiv const > 0$ . Очевидно, условия (4.10) в данном случае выполняются.

Для рассматриваемого частного случая достаточно просто указать значения параметров, когда в модели реализуется режим безусловного вытеснения (при любых начальных значениях численностей) одного вида другим. Например, когда значения коэффициентов смертности одного из видов меньше, чем другого, коэффициент влияния конкурента  $\gamma$  также меньше, чем у другого, а коэффициент плодовитости для данного вида больше, чем у конкурента. Также несложно указать условия, при которых в системе реализуется режим сосуществования двух видов: в частности, подобные режимы реализуются в тех случаях, когда конкуренты оказывают достаточно слабое воздействие друг на друга. На рис. 4.2 представлен один из таких режимов, который осуществляется при  $x_1(0) = x_2(0) = 1$ ,  $Y_1 = 4$ ,  $Y_2 = 35$ ,  $\alpha_1 = 0,01$ ,  $\beta_1 = 0,01$ ,  $\gamma_1 = 0,001$ ,  $\alpha_2 = 0,02$ ,  $\beta_2 = 0,1$ ,  $\gamma_2 = 0,002$ .

В более общем случае коэффициенты плодовитости особей  $Y_j$  зависят от средних значений численностей:  $Y_j = Y_j(\bar{x}_1, \bar{x}_2)$ ,  $j = 1, 2$ , где

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{h} \int_{t_{k-1}}^{t_k} x_1(s) ds, \quad \bar{x}_2 = \frac{1}{h} \int_{t_{k-1}}^{t_k} x_2(s) ds.$$

Численность популяции

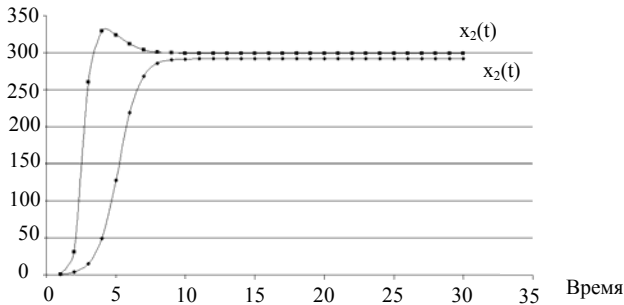


Рис. 4.2. Изменение численностей взаимодействующих популяций в модели (4.9)–(4.11). Режим стабилизации численностей на ненулевых уровнях

При этом коэффициенты плодовитости особей  $Y_j$  должны удовлетворять следующим условиям:

$$Y_j = Y_j(u, v), \quad \forall (u, v) \quad Y_j(u, v) \geq 0, \quad \frac{\partial Y_j}{\partial u} < 0, \quad \frac{\partial Y_j}{\partial v} < 0.$$

В частном случае эти коэффициенты зависят от суммы численностей конкурентов (или взвешенной суммы, если учитывается неравнозначность «вклада» особей конкурирующих популяций)  $\theta = \bar{x}_1 + \bar{x}_2$ :  $Y_j = Y_j(\theta)$ . При  $Y_j(\theta) = Y_j^0 \exp(-q_j \theta)$ ,  $j = 1, 2$ , где  $Y_j^0$  – максимальные значения плодовитостей,  $q_i = \text{const} > 0$ , в модели могут возникать сложные динамические режимы. На рис. 4.3 представлен один из таких режимов (устойчивый цикл длины 12), который реализуется в системе при  $x_1(0) = x_2(0) = 1$ ,  $Y_1^0 = 90$ ,  $Y_2^0 = 12\,350$ ,  $q_1 = q_2 = 0,02$ ,  $\alpha_1 = 0,01$ ,  $\beta_1 = 0,01$ ,  $\gamma_1 = 0,001$ ,  $\alpha_2 = 0,02$ ,  $\beta_2 = 0,1$ ,  $\gamma_2 = 0,002$  (на рис. 4.3 представлены только значения переменной  $x_2$ ).

Заметим, что модель (4.8) выводима из (4.9)–(4.11) по крайней мере в тех случаях, когда в обеих популяциях на временных интервалах  $[t_k, t_{k+1})$  отсутствует саморегуляция и коэффициенты взаимодействия видов равны нулю, а конкурентные взаимодействия сказываются только на значениях коэффициентов плодовитостей.

Численность популяции

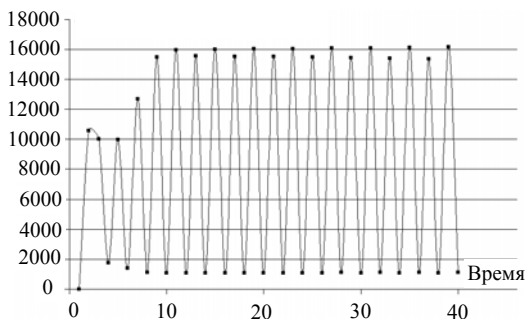


Рис. 4.3. Цикл длины 12 в модели (4.9)–(4.11) в случае, когда плодовитости особей зависят от значений численностей конкурентов в предыдущие моменты времени

#### 4. 3. О быстрых и медленных переменных в популяционной динамике

Вопрос о разделении регуляторов численности популяции на быстрые и медленные является одним из ключевых в популяционной динамике [57, 58, 61]. Наличие в регуляторной системе популяции только быстрых ком-

понентов, величины которых изменяются значительно быстрее, чем численность популяции, приводит к реализации у популяции режима с «узким фазовым портретом». Этот режим характеризуется тем, что при фиксированной численности популяции вариации коэффициента размножения (разность между максимумом и минимумом) невелики [103, 114]. Важно отметить, что при безынерционной регуляции (когда все регуляторные механизмы реагируют на изменение численности популяции без какого-либо запаздывания) могут осуществляться режимы, сходные по своим свойствам с режимами массовых размножений [40, 136]. Собственно режимы массовых размножений реализуются у популяции при специфических соотношениях между безынерционными и инерционными регуляторными механизмами для различных значений численности. Под инерционными механизмами понимаются такие, которые обладают близким характерным временем; в частности, конкуренты относятся к инерционным регуляторам, поскольку, как правило, обладают близким значением времени развития генерации (как и у регулируемой популяции).

Многие виды в реальной обстановке обладают узким фазовым портретом [40, 136] – коэффициент их размножения при фиксированной численности популяции имеет малый диапазон колебаний, несмотря на значительные флуктуации значений регуляторных факторов. На плоскости  $(x, y)$  «численность популяции – коэффициент размножения» такой портрет графически представляется в виде либо одной кривой (предельный случай, когда коэффициент размножения имеет нулевой диапазон колебаний при любом значении численности популяции; рис. 4.4а), либо узкой полосы (рис. 4.4б). Принципиально возможен выход системы за границы портрета, но при этом популяция под действием безынерционных регуляторных механизмов незамедлительно возвращается (за время много меньшее времени генерации вида) в исходную область.

Изменение численности популяции с узким фазовым портретом и одной точкой стабилизации происходит следующим образом (рис. 4.4а). Пусть величина запаздывания в действии регуляторных механизмов равна нулю ( $\tau = 0$ ), а фазовый портрет представляет собой монотонно убывающую кривую  $y_0$ , пересекающую прямую  $y = 1$  в точке  $x_1$  (стабильная численность популяции – единственная устойчивая стационарная точка экологической системы). При изменении погодных условий в благоприятную для вида сторону фазовый портрет (кривая  $y_0$ ) смещается вправо на плоскости  $(x, y)$  и характеризуется кривой  $y_0$  в течение всего времени действия благоприятных факторов. Если в момент смены внешних условий плотность популяции равна  $x_1$ , то воздействие благоприятных факторов приводит к росту значения коэффициента размножения и, соответственно, дрейфу системы вдоль кривой  $y_0$  к новому значению стабильной численности  $x_1$  (участок  $ax_1$ ; см. рис. 4.4а). При достаточно эффективном действии саморегуляторных механизмов время движения системы к  $x_1$  будет меньше времени действия благоприятных факторов.

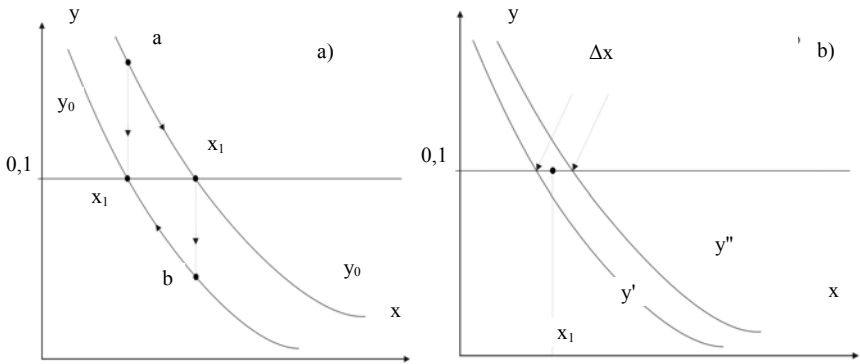


Рис. 4.4. Флуктуации численности популяции на узком фазовом портрете:  
 а) – предельный случай, когда ширина фазового портрета равна нулю;  
 $y_0$  – кривая без запаздывания в обычных условиях;  $y_0, x_1$  – кривая без запаздывания и стационарное состояние системы при благоприятных условиях;  $a, b$  – начальные точки движения системы при смене условий;  
 б) – узкий фазовый портрет с одной точкой стабилизации;  $\Delta x$  – ширина портрета;  $y', y''$  – границы;  $x_1$  – стационарное состояние системы в обычных условиях

Преращение действия благоприятных погодных факторов сопровождается движением фазового портрета влево на плоскости  $(x, y)$ . Это приводит к резкому уменьшению значения коэффициента размножения и дрейфу системы вдоль участка  $bx_1$  кривой  $y_0$  к первоначальному стабильному значению численности  $x_1$  (рис. 4.4а). Время движения вдоль этого участка также зависит от эффективности действия саморегуляторных механизмов.

Если в действии регуляторных механизмов имеется некоторое запаздывание (с величиной  $\tau \approx 0$ ), фазовый портрет представляет собой полосу определенной ширины  $\Delta x$  (рис. 4.4б), причем последняя тем уже, чем ближе  $\tau$  к нулю. В предельном значении ( $\tau = 0$ ) весь фазовый портрет составляет одна кривая  $y_0$ . В зависимости от характера взаимодействия популяции с регулируемыми компонентами биогеоценоза кривая без запаздывания  $y_0$  пересекает прямую  $y = 1$  один (см. рис. 4.4б) или три раза. В последнем случае реализуется метастабильное состояние популяции (режим фиксированной вспышки). Не исключено, что подобный режим вспышки наблюдается у черного пихтового усача *Monogamus urussovi* Fisch. [40, 54, 59, 60, 136].

Таковы в общих чертах представления об узких фазовых портретах, являющихся важной частью феноменологической теории динамики численности насекомых [40, 57, 58, 61, 136]. Дальнейшее развитие данного направления было связано, прежде всего, с определенной формализацией этих представлений и переводом на язык обыкновенных дифференциаль-

ных уравнений. Пусть  $p(t)$  – переменная, соответствующая какому-либо регулятору численности; это может быть, в частности, численность конкурентов, хищников, паразитов, объем пригодного для питания корма и т. д. Пусть также взаимодействие популяции с данным регулятором описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = xF(x, p), \varepsilon \frac{dp}{dt} = G(x, p), \quad (4.12)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ; параметр  $\varepsilon = \text{const} \geq 0$  – достаточно малый положительный параметр, не входящий в правые части системы (4.12). Такой регулятор численности популяции будем считать безынерционным, поскольку значения величины  $p(t)$  достаточно быстро «подстраиваются» под новое, изменившееся значение численности. Вся реальная динамика системы (4.12) сосредоточена в узкой полосе около изоклины горизонтальных наклонов  $G(x, p) = 0$  (или в узких полосах около ветвей изоклины горизонтальных наклонов), где скорости изменения переменных модели соизмеримы [5, 15]. Ширина такой полосы зависит от величины параметра  $\varepsilon$ .

Соответственно, если вместо системы (4.12) рассмотреть другую, где параметр  $\varepsilon$  входит в уравнение для изменения численности популяции

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = xF(x, p), \frac{dp}{dt} = G(x, p), \quad (4.13)$$

то регулятор  $p$  выступает как сильно-инерционный. В этом случае у популяции имеется принципиальная возможность «ускользнуть» из-под контроля данного регулятора [40, 136]. Для моделей (4.12) и (4.13), когда параметр  $\varepsilon$  мал, можно говорить о режимах с узким фазовым портретом. Действительно, вся динамика таких систем сосредоточена в узких полосах вокруг изоклин вертикальных или горизонтальных наклонов траекторий, где скорости изменения численности популяции и величины регулятора соизмеримы.

Однако возникают вполне естественные вопросы: что означает наличие малого параметра в системе (4.12) или (4.13) с биологической точки зрения? Как именно должны быть организованы процессы саморегуляции, рождение особей и их гибель, чтобы при описании, например, взаимодействия популяции с хищниками численность рассматриваемой популяции оказалась быстрой переменной? И уже применительно к проблеме, рассматриваемой в настоящей главе, – как именно связаны между собой частота генераций (число генераций в год) и популяционные параметры, что и определяет результаты конкуренции двух видов?

Рассмотрим формально систему Лотки-Вольтерра конкуренции двух видов (4.1), но при этом предположим, что в первом уравнении имеется малый параметр при производной:

$$\varepsilon \frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy), \quad \frac{dy}{dt} = y(e - fy - gx) \quad (4.14)$$

Соответственно, численность первой популяции ( $x$ -ов) является быстрой переменной в модели (4.14). Будем считать, что параметры  $a, e > 0$ . Поскольку величины параметров функций, стоящих в правых частях системы (4.14), соизмеримы, то наличие малого параметра в первом уравнении означает, что у этой популяции интенсивность рождаемости много больше интенсивности рождаемости второй популяции. Но возможно ли такое соотношение для видов одного трофического уровня, к тому же являющимися конкурентами? Коэффициент самоподавления в первой популяции также много больше соответствующего коэффициента второй популяции. И, кроме того, влияние со стороны конкурента первая популяция имеет гораздо большее, чем вторая. Подобная картина представляется маловероятной, особенно если параметры системы таковы, что конкуренты устойчиво сосуществуют.

Рассмотрим следующую модель динамики двух конкурирующих видов (с непересекающимися поколениями). Пусть, как и раньше,  $x_1(t), x_2(t)$  – численности конкурентов в момент времени  $t$ . Пусть  $t_k (t_{k+1} - t_k = h = const > 0, k = 0, 1, 2, \dots)$  – моменты наступления зимних погодных условий, в течение которых никакой жизнедеятельности в популяциях конкурентов не происходит (и численности скачкообразно уменьшаются). Будем предполагать, что процесс смертности особей носит непрерывный характер и описывается следующей моделью на каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  (за исключением конечного числа точек, в которые происходит увеличение численности той или иной популяции):

$$\frac{dx_1}{dt} = -x_1 R_1(x_1, x_2), \quad \frac{dx_2}{dt} = -x_2 R_2(x_1, x_2), \quad (4.15)$$

где функции  $R_i(x_1, x_2)$  удовлетворяют ограничениям (4.10). При численном исследовании системы (4.15) будем считать, что функции  $R_i$  являются линейными:  $R_i(x_1, x_2) = \alpha_i + \beta_i + \gamma_i (x_1 + x_2)$ ,  $i = 1, 2$ , где  $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i \equiv const > 0$ . Пусть  $x_i(t_k - 0)$  – количество особей  $i$ -й популяции, доживших до момента наступления зимних погодных условий  $t_k$ ,  $p_i$  – доли выживших особей за зимний период. Тогда изменение численностей популяций описывается уравнениями:

$$x_1(t_k) = p_1 x_1(t_k - 0), \quad x_2(t_k) = p_2 x_2(t_k - 0). \quad (4.16)$$

В общем случае величины  $p_i$  зависят от условий питания особей в течение определенного времени, но в рассматриваемом случае мы будем предполагать, что  $p_i = const > 0$ . Очевидно, что все  $p_i \leq 1$ .

Для простоты будем считать, что вторая популяция всегда дает ровно одну генерацию в год (например, в моменты времени  $(t_{k+1} + t_k)/2$ ), а первая популяция – несколько (в равноотстоящие друг от друга моменты времени). Пусть  $u$  – какой-либо из моментов появления особей новой генерации той или иной популяции. Тогда изменение численности популяции в этот момент времени будем описывать следующим соотношением:

$$x_i(u) = Y_i x_i(u - 0), \quad (4.17)$$

где  $Y_i$  – величина плодовитости особей  $i$ -й популяции ( $Y_i = \text{const} > 1$ );  $x_i(u - 0)$  – количество особей  $i$ -й популяции, доживших до момента размножения  $u$ . Объединяя все соотношения (4.10) и (4.15)–(4.17), получаем требуемую модель конкуренции двух видов.

Пусть  $x_i^k = x_i(t_k)$ . Зададим начальное значение для модели  $x_i^0 = x_i(0)$  и с помощью модели (4.15)–(4.17) получим последовательность значений, которые в полной мере отражают характер динамики взаимодействия видов. Таким образом, модель (4.15)–(4.17) задает отображение неотрицательной части плоскости  $R_+^2$  в себя. Это отображение обладает следующими свойствами:

1. При всех неотрицательных начальных данных значений численностей популяций траектории модели не выходят за границы первой четверти фазовой плоскости и ограничены.

2. Если для какого-либо значения  $i$  выполняется равенство  $x_i^0 = x_i(0) = 0$ , то тогда для любого  $k$  имеем  $x_i^k = x_i(t_k) = 0$ . Таким образом, начало координат является стационарной точкой отображения. Эта стационарная точка может быть устойчивой (в частности, при  $Y_1, Y_2 < 1$  – тогда оба вида вырождаются при любых начальных значениях численности – и тогда эта точка является глобально устойчивым равновесием) и неустойчивой (при достаточно больших значениях коэффициентов  $Y_i$ ).

Пусть вторая популяция обладает «хорошими» параметрами, т. е. при условии, что первая популяция имеет только одну генерацию в год, вторая всегда вытесняет первую. Это будет происходить в том случае, когда, например,  $Y_2 > Y_1$ ,  $p_2 > p_1$ ,  $\alpha_1 > \alpha_2$ ,  $\beta_1 > \beta_2$ ,  $\gamma_1 > \gamma_2$ . Совершенно ясно, что увеличение числа генераций в год у первой популяции при неизменных значениях всех параметров модели (4.15)–(4.17) приводит к росту значения стационарной численности, к которой стремится численность популяции при отсутствии конкурента. При стремлении числа генераций в год к бесконечности, стационарное значение также неограниченно возрастает. Таким образом, следует ожидать, что с ростом числа генераций произойдет смена динамического режима, которая показана на рис. 4.5 при следующих значениях параметров модели:  $p_1 = 0,8$ ,  $p_2 = 0,85$ ,  $Y_1 = 3$ ,  $Y_2 = 4$ ,  $\alpha_1 = 0,2$ ,  $\alpha_2 = 0,17$ ,  $\beta_1 = 0,015$ ,  $\beta_2 = 0,013$ ,  $\gamma_1 = 0,02$ ,  $\gamma_2 = 0,01$ .

Как видно из представленного рисунка, при условии что обе популяции имеют по одной генерации в год, первый конкурент вырождается при лю-



бых ненулевых начальных значениях численностей, в то время как численность второго конкурента стабилизируется на максимальном уровне 65,3 (рис. 4.5а). При отсутствии конкурентов ( $y_0 = 0$ ) численность первой популяции при данных параметрах стабилизируется асимптотически на уровне 37,06. Однако, когда первая популяция имеет две генерации в год, в модели (4.15)–(4.17) наблюдается режим вырождения второй популяции (рис. 4.5б). Численность первой в этом случае стабилизируется на уровне 87,15.

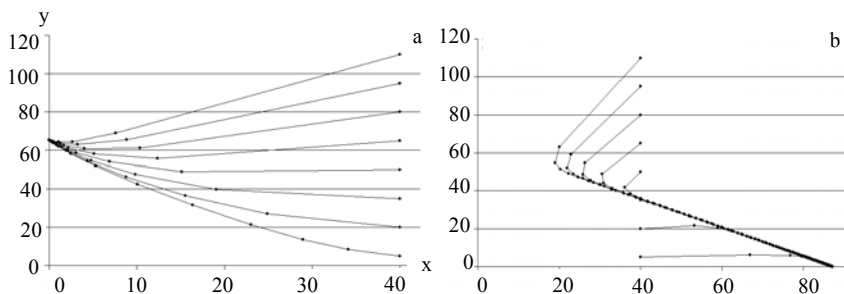


Рис. 4.5. Изменение динамического режима модели (4.15)–(4.17) при увеличении числа генераций в год у первой популяции: а – режим вырождения первой популяции; б – режим вырождения второй популяции в случае, когда у первой популяции имеется две генерации

#### 4.4. Обсуждение

Когда возникает желание перенести некие идеи, объекты и т. п. из физики или механики на экологические задачи, часто возникают курьезные ситуации. То авторы вдруг выясняют, что все дискретные модели просто-напросто противоречат базовым физическим принципам и, соответственно, их необходимо изъять из всех учебников по экологическому моделированию, то простые механические модели вдруг позволяют авторам показать несостоятельность одних экологических теорий и важность других.

Например, в одной из достаточно старых работ предлагалось представлять экосистему как вертикальную систему кирпичей, связанных между собой пружинками. К земле крепится пружинками самый тяжелый кирпич, к нему – повыше – другой кирпичик массой существенно поменьше и т. д. Если ударить по нижнему кирпичику посильнее, то все кирпичи начнут трястись; а если ударить по самому верхнему, то даже кирпичик, который находится непосредственно под этим, практически и не отреагирует. Вывод: на динамику популяции существенное влияние оказывает корм (его качество, количество и др.), поскольку это более низкий трофический уровень, и совершенно не влияют паразиты и хищники, поскольку принадлежат более высокому уровню. Или, по-другому, трофическая теория

рия верна, а паразитарную следует закрыть. Все хорошо, но только непонятно, какое отношение кирпичики имеют к трофическим уровням, а пружинки – к связям между видами.

В этой же работе авторы предлагали ввести (в экологию и экологическое моделирование) аналог следующего известного принципа из механики: если произведение массы тела на скорость постоянно, то тело находится в состоянии покоя или равномерного прямолинейного движения. С массой все понятно – нужно взвесить всех особей в популяции; вопрос в следующем: что за скорость? В механике у рассматриваемого тела, которое находится в состоянии покоя или равномерного прямолинейного движения, масса и скорость – две независимые характеристики. Авторы нашли следующее решение. Надо подсчитать суммарный объем всех особей в популяции. Этот объем можно принять за объем куба, длину ребра которого легко подсчитать. Тогда *скорость изменения длины ребра куба* авторы предлагают считать той самой искомой скоростью. Таким образом, в работе формулируется следующий основной экологический принцип: если произведение суммарной биомассы особей на скорость изменения длины ребра куба постоянно, то популяция находится в состоянии равновесия.

Если предположить, что это произведение положительно (равно некоторой положительной константе), то скорость изменения длины ребра куба тоже положительна и, следовательно, суммарный объем особей в популяции растет. Кроме того, если особи имеют примерно одинаковый объем, то и численность популяции растет. Поскольку биомасса не меняется, то таким образом масса каждой отдельной особи стремится к нулю. Насколько подобное «всеобщее похудание» согласуется с экологическими представлениями о равновесии системы, каждый вправе решать сам.

Мы привели этот пример с одной целью – показать, что далеко не всегда перенесение объектов (в широком смысле этого слова) из одной науки в другую дает положительные результаты. Бывает и так, что шума много, а результат и вовсе отрицательный. Это хорошо, когда сразу видно, где достоинства и недостатки предлагаемых моделей. Но всегда ли мы видим эти самые достоинства и недостатки?

Еще один пример, который уже давно кочует из одного учебника экологии в другой: это шарик, лежащий на неровной поверхности. Светлый образ шарика используют для того, чтобы продемонстрировать понятие устойчивости экосистемы. Шарик на вершине горки – неустойчивое положение равновесия, в ямке – устойчивое. С шариком все понятно, но какое отношение этот *механический пример* имеет к *устойчивости экологической системы*? Ведь совершенно ясно, что ни шарик в ямке, ни кирпичики на пружинке не имеют к экологической системе ровным счетом никакого отношения. И никоим образом не могут служить моделью экосистемы.

Что касается наличия в моделях экосистем быстрых и медленных переменных, то этому есть соответствующие биологические обоснования [56–58, 61]. Только в каких именно случаях мы можем считать одну пере-

менную быстрой по отношению к некоторой другой – вопрос достаточно сложный, да и в моделях описание одного и того же процесса может быть реализовано по-разному. Совершенно понятно, что численность болезнетворных бактерий, вызывающих массовые эпизоотии в популяциях чешуекрылых, является быстрой переменной по отношению, например, к численности гусениц. Но, анализируя только численности больных и здоровых особей, скорости изменения которых соизмеримы, нет необходимости учитывать в модели еще одну переменную (впрочем, это в конечном итоге зависит от рассматриваемой задачи).

Можно указать и на существующие в природе системы типа «хищник-жертва», в которых численность хищников является медленной переменной: например, это насекомоядные птицы, дающие одну генерацию в год, и их жертвы – насекомые, имеющие несколько генераций. Но насколько правильно отражают динамические режимы такой системы модели типа (4.14) (системы обыкновенных дифференциальных уравнений с малым параметром при производной) – вопрос следует считать открытым.

## Глава 5. ДИНАМИКА СИСТЕМЫ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА»

### 5.1. Некоторые модели с непрерывным временем динамики системы «хищник-жертва»

#### 5.1.1. Простейшая модель Лотки-Вольтерра

О модели Лотки-Вольтерра системы «хищник-жертва», первой математической модели взаимодействия двух видов, когда один из них поедает другой,

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha_1 - \beta_1 y), \frac{dy}{dt} = y(-\alpha_2 + \beta_2 x), \quad (5.1)$$

где  $x(t)$ ,  $y(t)$  – численности соответственно жертв и хищников в системе в момент времени  $t$ , ( $\alpha_k, \beta_k = \text{const} \geq 0$ ) написано огромное количество работ [2, 3, 7, 9, 12, 16, 25, 31, 73, 117, 118, 135, 149, 154, 157, 158, 161, 255, 256, 282, 300, 301, 362, 376 и др.]. В (5.1)  $\alpha_1$  – мальтузианский параметр популяции жертв (разность интенсивности рождаемости и смертности особей);  $\beta_1 x y$  – скорость потребления жертв хищниками;  $\beta_2 x y$  – скорость прироста численности хищников. В модели (5.1) предполагается, что увеличение численности хищников пропорционально числу встреч жертв и хищников; если жертв нет, то прирост равен нулю и популяция хищников асимптотически вырождается (по экспоненциальному закону). Параметр  $\alpha_2$  – интенсивность естественной смертности хищников.

В модели (5.1) реализуются два различных динамических режима (рис. 5.1):

1. При  $\alpha_1 < 0$ , когда смертность в популяции жертв превышает рождаемость, обе популяции асимптотически вырождаются; точка  $(0, 0)$  в этом случае – глобально устойчивое равновесие;

2. При выполнении неравенства  $\alpha_1 > 0$  популяции совершают периодические колебания, которые возникают в системе при любых положительных начальных значениях численностей популяций (рис. 5.1a). Заметим, что амплитуда колебаний численностей зависит от начальных значений, а максимум численности хищников наблюдается после достижения максимума численности жертв.

Модель (5.1) обладает рядом замечательных свойств, и прежде всего предельной простотой и универсальностью: изменяя знаки параметров  $\alpha_2$

и  $\beta_2$ , получаем модель конкуренции двух видов; изменяя знаки  $\alpha_2$  и  $\beta_1$ , – модель протокооперации, т. е. динамики численностей двух симбионтов, каждый из которых может существовать также и независимо. Вся фазовая плоскость  $(x, y)$  (рис. 5.1b) заполнена замкнутыми кривыми; единственное стационарное состояние, не лежащее на координатных осях, является стационарной точкой типа «центр». Поделив одно уравнение системы (5.1) на другое, получаем уравнение с разделяющимися переменными. Оно легко интегрируется, что и дает нам двухпараметрическое семейство замкнутых кривых на плоскости  $(x, y)$  (рис. 5.1b):

$$\alpha_1 \ln y - \beta_1 y = -\alpha_2 \ln x + \beta_2 x + C,$$

где константа интегрирования  $C$  определяется из начальных условий  $(x_0, y_0)$ .

Однако некоторые предположения, лежащие в основе модели (5.1), в частности принцип «парных взаимодействий» – билинейность функции, описывающей взаимодействие популяций, а также отсутствие запаздывания при «трансформации потребленных жертв в хищников» (потребление жертв моментально приводит к пропорциональному увеличению численности хищников), не удовлетворяют представлениям о характере взаимодействия двух популяций. Именно это во многом определило характер и направленность модификаций и обобщений модели (5.1).

Условно можно выделить следующие основные направления.

1. *Учет в рамках модели (5.1) действия саморегуляторных механизмов.* Это было реализовано еще в работах В. Вольтерра [25, 376]. В дальнейшем рассматривались различные модификации функций, описывающих действие этих механизмов: например, в моделях Розенцвейга [336] или Хатчинсона [274, 275].

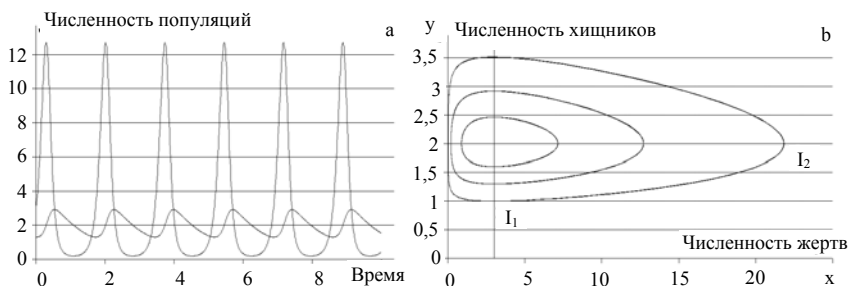


Рис. 5.1. Колебания численностей взаимодействующих видов в модели Лотки-Вольтерра (5.1): а – на плоскости «время – численность популяции» при  $x_0 = 3$ ,  $y_0 = 1,6$ ,  $\alpha_1 = 20$ ,  $\beta_1 = 10$ ,  $\alpha_2 = 0,9$ ,  $\beta_2 = 0,3$ ; б – на плоскости  $(x, y)$  при тех же значениях параметров модели, но различных начальных значениях численностей;  $I_1, I_2$  – изоклины горизонтальных и вертикальных наклонов соответственно

2. *Непараметрические модели.* Для двумерных моделей во многих случаях можно вообще отказаться от определения законов взаимодействия и саморегуляции популяций и их представления в явном виде. Режимы динамики численностей можно определить, накладывая на эти законы ограничения качественного порядка – на поведение функций в асимптотике, вблизи нуля, на первую производную, вторую и т. д. Этот подход был предложен А. Н. Колмогоровым в 1936 году [73, 281]. Естественно, получаемые при анализе непараметрических моделей результаты носят значительно более общий характер, при этом не исключается ситуация, когда во множестве динамических режимов появляются такие, которые не соответствуют наблюдаемым в природе флуктуациям численностей.

3. *Принцип парных взаимодействий.* Условно можно выделить два различных подхода к моделированию систем «хищник-жертва», связанных с учетом в рамках моделей иных, отличных от принципа парных взаимодействий, постулатов. При первом подходе в модели учитывают зависимость скорости размножения хищников от обеспеченности их кормом  $\theta = x/y$  (модель П. Лесли). Второй путь связан с учетом действия в модели какого-либо эффекта (например, эффекта группы, насыщения, ингибирования продуктами метаболизма и т. д.<sup>1</sup>), что приводит к функциональной зависимости величины  $\beta_i$  от текущих значений численностей взаимодействующих популяций. Поскольку в оригинальной модели Лотки-Вольтерра динамика системы «хищник-жертва» принцип парных взаимодействий учитывается в четырех разных компонентах уравнений: в действии саморегуляторных механизмов и при описании взаимодействия видов, то именно эти компоненты и подвергались модификации и/или обобщению. В частности, в некоторых работах говорится, что функции, описывающие взаимодействие видов, пропорциональны произведению численностей в некоторых (отличных от единицы) степенях [см., например, 97].

4. *L-системы (И. А. Поletaев).* Нелинейности в правых частях систем дифференциальных уравнений, неизбежно возникающие при учете каких-либо дополнительных эффектов, существенно усложняют анализ самой модели. Желание сохранить простоту выражений, характеризующих саморегуляцию популяций и их взаимодействие, и при этом модифицировать и обобщить модель Лотки-Вольтерра привело к разработке теории *L*-систем: каждая нелинейная функция (в соответствии с принципом Либиха и той смысловой нагрузкой, которую она несет) заменяется ее кусочно-линейной аппроксимацией. Соответственно, все фазовое пространство системы разделяется на некоторые области, в которых функции, стоящие в правых частях, имеют достаточно простой вид [131–134].

5. *Введение запаздывания.* Как и в случае с изолированными популяциями (см. гл. 3) запаздывание естественным образом возникает при описании процесса роста численности популяции хищников. Можно счи-

---

<sup>1</sup>Одна из таких моделей рассматривается в настоящей главе.

тат, например, что увеличение численности хищников пропорционально  $\beta_2 x(t - \tau) y(t - \tau)$ , где величина запаздывания  $\tau = const > 0$ . Более целесообразным, однако, представляется несколько иное введение в модель запаздывающего аргумента. А именно, естественно считать, что изменение численности хищников, скорость их размножения зависят не от числа столкновений между хищниками и жертвами в какой-либо момент времени в прошлом, а от того, насколько хорошо или плохо питались хищники на протяжении определенного времени. Иными словами, рождаемость должна быть прямо пропорциональна числу потребленных жертв и обратно пропорциональна среднему количеству хищников на одном временном интервале.

6. *Учет внутривидовых структур.* Для многих популяций характерно, что хищники и паразиты воздействуют только на одну какую-либо ее часть, например только на младшие возрастные классы, ослабленных и больных особей, на определенные фазы развития особей и т. д. Введение в модель структуры популяции нередко существенно усложняет ее анализ; принцип парных взаимодействий при этом выполняется уже в «урезанном» виде.

*Замечание.* Вне указанных осталось такое важное направление, как анализ динамики экосистемы, когда численности популяций достаточно малы. Сложности моделирования таких ситуаций обусловлены возникновением целенаправленного поиска жертвы и полового партнера, что не описывается моделями типа (5.1). Когда величина  $x(t)$  достаточно мала, популяция жертв становится по сути дела «невидимой» для хищников. Именно этот эффект позволяет ей не выродиться. В лабораторных экспериментах часто наблюдаются режимы полного уничтожения жертв хищниками, и при этом популяция жертв не вырождается при отсутствии хищников. В том случае, когда для жертв создаются специальные убежища или условия, значительно затрудняющие хищникам их поиск, то система может устойчиво функционировать достаточно длительное время [27–30, 117, 118, 157, 158].

Если оставаться в рамках двумерного описания динамики экосистемы моделью типа (5.1), то данный эффект может реализоваться только тогда, когда начало координат  $(0, 0)$  является сложным состоянием равновесия: часть траекторий в достаточно малой окрестности нуля асимптотически к ней стремится, а для других наблюдается «седловое» движение вблизи нуля.

### 5.1.2. Модель Лотки-Вольтерра системы «хищник-жертва» с саморегуляцией

Рассмотрим случай, когда в модели (5.1) учитывается действие саморегуляторных механизмов в обеих популяциях [25, 376]:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha_1 - \beta_1 y - \gamma_1 x), \quad \frac{dy}{dt} = y(-\alpha_2 + \beta_2 x - \gamma_2 y), \quad (5.2)$$

где  $x(t)$ ,  $y(t)$  – численности соответственно жертв и хищников в системе в момент времени  $t$  ( $\alpha_k, \beta_k, \gamma_k = const \geq 0$ );  $\beta_1 x^2$  – скорость гибели особей, вызванная действием саморегуляторных механизмов;  $\gamma_1 xy$  – скорость потребления жертв хищниками. Соответственно,  $\gamma_2 xy$ ,  $\gamma_2 < \gamma_1$  – скорость прироста численности хищников. В модели (5.2) предполагается, что увеличение численности хищников пропорционально числу встреч жертв и хищников; если жертв нет, то прирост равен нулю и популяция хищников асимптотически вырождается. Коэффициент  $\alpha_2$  – интенсивность естественной смертности хищников;  $\beta_2 y^2$  – смертность хищников, вызванная действием внутривидовых механизмов.

В модели (5.2) реализуются три различных режима популяционной динамики:

1. При  $\alpha_1 < 0$ , т. е. когда смертность в популяции жертв превышает рождаемость, обе популяции асимптотически вырождаются; в этом случае начало координат  $(0, 0)$  – глобально устойчивое равновесие.

2. При выполнении неравенств  $\alpha_1 > 0$  и  $\alpha_1 \gamma_2 < \alpha_2 \beta_1$  популяция хищников вырождается для любых положительных начальных значений численностей популяций; при этом численность жертв асимптотически стабилизируется к уровню  $\alpha_1 / \beta_1$ .

3. При выполнении неравенства  $\alpha_1 \gamma_2 > \alpha_2 \beta_1$  и положительных начальных значениях численностей популяций обе переменные асимптотически стабилизируются к ненулевым значениям; замкнутых предельных циклов в фазовом пространстве модели нет – выполняются условия критерия Дюлака с функцией  $B(x, y) = 1/xy$ .

4. Для модели (5.2) существует устойчивый инвариантный компакт  $\Delta$  в неотрицательной части фазовой плоскости:

$$\Delta = \left[ 0, \frac{\alpha_1}{\beta_1} \right] \times \left[ 0, \frac{\alpha_1 \gamma_2 - \alpha_2 \beta_1}{\beta_1 \beta_2} \right],$$

поэтому решения системы (5.2) ограничены и продолжаемы по времени.

### 5.1.3. Модель Лесли

П. Лесли [291, 292] рассмотрел модель системы «хищник-жертва», которая качественно отличается от моделей Лотки-Вольтерра (5.1) и (5.2). В рамках модели Лесли предполагается, что прирост численности хищников пропорционален их численности, приходящейся на одну жертву, т. е. величине  $y/x$ . Если эта величина превосходит некоторое пороговое значение  $\delta$ , то скорость изменения численности хищников становится отрицательной. Также предполагается, что динамика численности жертв описывается таким же уравнением, как и в модели Лотки-Вольтерра:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta x - \gamma y), \quad \frac{dy}{dt} = y(\delta - \tau \frac{y}{x}), \quad (5.3)$$



где все параметры положительны. Заметим, что отказ от принципа парных взаимодействий в модели (5.3), правда только в рамках одного уравнения для изменения численности хищников (в уравнении для численности жертв этот принцип выполняется, и снижение численности жертв пропорционально числу встреч жертв и хищников), привел к тому, что модель стала «небалансовой». Прирост численности хищников, по сути, не связан с количеством потребленных жертв.

При отсутствии хищников численность жертв изменяется в соответствии с законом Ферхюльста и асимптотически стабилизируется на уровне  $\alpha / \beta$ . Стационарная точка  $(0, 0)$  является седловой, ось  $x$  – ее выходящей полусепаратрисой, ось  $y$  – входящей полусепаратрисой, однако движение системы вдоль оси (когда начальная численность жертв равна нулю) осуществляется за время  $t = 0$ .

Если в рамках модели Лотки-Вольтерра (5.1) вымирание хищников при отсутствии жертв происходит по экспоненциальному закону, т. е. за бесконечное время, то в рамках модели Лесли – за время, равное нулю. Понятно, что ни тот, ни другой вариант не удовлетворяют обычным представлениям об этом процессе: популяция вымирает за время, меньшее времени одной генерации, и его величина является положительной и конечной.

Изоклина вертикальных наклонов модели (5.3) монотонно убывает в  $\text{int } R_+^2$ , изоклина горизонтальных наклонов монотонно возрастает и выходит из начала координат. Стационарная точка  $(\alpha/\beta, 0)$  является седловой, и в  $\text{int } R_+^2$  всегда существует нетривиальное равновесие. Эта точка определяет глобально устойчивое равновесие, так как решения системы (5.3) ограничены, а по критерию Дюлака в  $\text{int } R_+^2$  нет замкнутых предельных циклов. Таким образом, в (5.3) реализуется единственный режим стабилизации численностей обеих популяций на одном лишь устойчивом уровне при положительных начальных значениях численностей взаимодействующих популяций.

#### 5.1.4. Эффект насыщения

Один из основных недостатков модели Лотки-Вольтерра заключается в описании характера взаимодействия хищников и жертв. Само предположение, что скорость уменьшения численности жертв прямо пропорциональна произведению  $\gamma \cdot x \cdot y$ , говорит о том, что при фиксированном значении величины  $y$  (численности хищников) и росте  $x$  число уничтожаемых хищниками жертв будет линейно нарастать. В то же время, очевидно, что сытый хищник не будет охотиться. Но даже если его заставить охотиться, он не сможет убивать жертв со скоростью, превышающей некий порог его активности.

С другой стороны, если жертв достаточно много и хищники не испытывают голода, то скорость прироста численности последних не может быть неограниченно большой. При таких условиях плодовитость хищни-

ков вполне может достигнуть своего максимального значения, и, таким образом, скорость прироста их численности будет определяться только их собственной численностью (с соответствующим коэффициентом, равным интенсивности максимальной плодовитости).

Этот недостаток модели Лотки-Вольтерра может быть исправлен, если взаимодействие популяций – снижение численности жертв и прирост численности хищников – описывать с помощью следующей функции [3, 11]:

$$\frac{\gamma xy}{1 + \pi x}, \quad (5.4)$$

где  $\gamma$  – коэффициент уничтожения жертв хищниками при достаточно малом значении  $x$ ,  $\gamma/\pi$  – максимальная интенсивность уничтожения жертв хищниками (или максимальная интенсивность прироста численности хищников), когда численность жертв достаточно велика.

Рассмотрим следующую модификацию модели Лотки-Вольтерра. Пусть  $x(t)$  – численность жертв в момент времени  $t$ ,  $y(t)$  – численность хищников,  $W(t)$  – объем пищи в пищеварительной системе (ПС) одного хищника. Естественно предполагать, что интенсивность хищничества прямо пропорциональна наполненности ПС хищника:

$$\gamma = \gamma(W)$$

и в наиболее простом варианте

$$\gamma = \gamma_0(W_0 - W),$$

где  $\gamma_0 = \text{const} > 0$ ,  $W_0$  – максимальный объем ПС хищника.

Потребленная хищниками пища поступает не на прирост их численности, как это предполагается в (5.1), а в ПС хищника. Будем считать, что скорость наполнения ПС пропорциональна 1) величине наполненности ПС, т. е.  $W_0 - W$ ; 2) некоторой функции  $f(x, y)$ , которая удовлетворяет следующим ограничениям: при  $x = 0$  скорость наполнения ПС равна нулю и  $f(x, 0) = 0$ ; при любых значениях численностей популяций функция  $f$  ограничена:

$$f(x, y) \leq K = \text{const} < +\infty,$$

где константа  $K$  определяется только физиологическими особенностями особей в популяции хищников; скорость наполнения ПС растет с увеличением численности жертв  $x$  и снижается с ростом величины  $y$ , т. е.

$$\frac{\partial f}{\partial x} \geq 0, \quad \frac{\partial f}{\partial y} \leq 0, \quad f(x, \infty) = 0.$$

Таким образом, предположим, что изменение количества пищи в ПС хищника определяется уравнением

$$\frac{dW}{dt} = \alpha f(x, y)(W_0 - W) - \mu W, \quad (5.5)$$

где  $\alpha, \mu = \text{const} > 0$ ,  $\mu$  – интенсивность «переработки» жертв.

Относительно динамики численности жертв будем предполагать, что при отсутствии хищников она подчиняется закону Ферхюльста, а скорость уничтожения жертв хищниками пропорциональна произведению численностей популяций (как и в модели Лотки-Вольтерра), но коэффициент при произведении прямо пропорционален степени наполненности ПС хищника, т. е.

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \delta_1 x^2 - \beta_1 (W_0 - W)xy, \quad (5.6)$$

где  $\varepsilon_1$  – мальтузианский параметр популяции жертв,  $\delta_1$  – коэффициент саморегуляции.

Также предположим, что прирост численности хищников пропорционален уровню их сытости, т. е.  $W$ , и чем выше этот уровень, тем больше коэффициент размножения

$$\frac{dy}{dt} = -\varepsilon_2 y - \varepsilon_3 y^2 + \beta_2 y, \quad (5.7)$$

где все параметры положительны и имеют тот же смысл, что и в моделях Лотки-Вольтерра (5.1) и (5.2).

Модель, описываемая уравнениями (5.5)–(5.7), обладает следующими очевидными свойствами: существует устойчивый инвариантный компакт  $\Delta$  в  $\text{int } R_+^2$ , за границы которого траектории модели не выходят; бесконечно удаленные особые точки системы неустойчивы.

При помощи замены переменных

$$\tau = \varepsilon_1 t, \quad N_1 = \frac{\delta_1 x}{\varepsilon_1}, \quad N_2 = \frac{\delta_1 y}{\varepsilon_1}, \quad V = \frac{W}{W_0},$$

система уравнений (5.5)–(5.7) приводится к следующему («безразмерному») виду:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{d\tau} &= N_1 - N_1^2 - q_1(1-V)N_1N_2, \\ \frac{dN_2}{d\tau} &= -q_2N_2 - q_3N_2^2 + q_4VN_2, \end{aligned}$$

$$\frac{dV}{d\tau} = q_5 f^*(N_1, N_2)(1-V) - q_6 V, \quad (5.8)$$

где положительные параметры  $q_k$  определяются через параметры уравнений (5.5)–(5.7), а компакт  $\Delta$  при этом преобразуется в некий новый компакт  $\Delta^*$ . Функция  $f^*$  обладает теми же свойствами, что и  $f$ .

Поскольку времена, в течение которых происходят значительные изменения численностей популяций, как правило, значительно больше, чем время достижения стационарного состояния наполненности ПС, то переменную  $V$  в модели (5.8) можно считать быстрой. В этом случае структуру фазового пространства трехмерной системы (5.8) можно однозначно восстановить, рассматривая следующую систему уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{d\tau} &= N_1 - N_1^2 - \frac{p_1 N_1 N_2}{p_2 + f^*}, \\ \frac{dN_2}{d\tau} &= -p_3 N_2 - p_4 N_2^2 + \frac{p_5 f^* N_2}{p_2 + f^*}, \end{aligned} \quad (5.9)$$

где параметры  $p_k$  однозначно определяются через величины  $q_k$ . В частном случае, когда функция  $f^*$  пропорциональна  $N_1$ , получаем модель динамики системы «хищник-жертва», впервые рассмотренную в работах [3, 11]. Тогда модель (5.9) после линейной замены переменных представим в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x - \frac{xy}{1 + \alpha x} - \varepsilon x^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -y + \frac{xy}{1 + \alpha x} - \mu y^2, \end{aligned} \quad (5.10)$$

где все параметры неотрицательны,  $\alpha, \varepsilon, \mu = \text{const} \geq 0$ .

Если все параметры модели (5.10) положительны, то можно указать компакт, включающий начало координат, за границы которого траектории модели не выходят. Бесконечно удаленные особые точки неустойчивы. Изоклина горизонтальных наклонов обладает двумя ветвями: прямой  $y = 0$  и

$$y = \frac{1}{\mu} \left( \frac{x}{1 + \alpha x} - 1 \right).$$

Эта функция, очевидно, монотонно возрастает в  $\text{int } R_+^2$  при условии  $\alpha < 1$ . Если выполняется обратное неравенство  $\alpha > 1$  хищники вырождаются при любых начальных данных. Изоклина вертикальных наклонов траекторий также обладает двумя ветвями: прямой  $x = 0$  и

$$y = (1 - \varepsilon x)(1 + \alpha x).$$

При выполнении неравенства  $\alpha < \varepsilon$  последняя функция является монотонно убывающей в  $\text{int } R_+^2$ , тогда в (5.10) реализуются те же режимы, что и в модели Лотки-Вольтерра (5.2). При выполнении обратного неравенства  $\alpha > \varepsilon$  эта функция имеет экстремум на интервале  $[0, 1/\varepsilon]$ , и при определенных значениях параметров в фазовом пространстве системы (5.10) реализуются режимы с тремя нетривиальными равновесиями.

Анализ, проведенный А. Д. Базыкиным (1974), показал, что в рамках модели (5.10) осуществляются следующие режимы с тремя нетривиальными точками равновесия.

1. Триггерный режим с двумя устойчивыми состояниями равновесия и седловой точкой, входящая сепаратриса которой разделяет все фазовое пространство на области притяжения устойчивых стационаров. Замкнутых предельных циклов в  $\text{int } R_+^2$  нет. Анализ экспериментальных данных показывает [40, 60, 136, 145], что подобный режим наблюдается в природных экосистемах у некоторых видов лесных насекомых, в частности у большого черного пихтового усача (*Monogamus urussovi* Fisch.) и алтайского листовенничного дровосека (*Xylotrechus altaicus* Gebl.). Не исключено также, что сходный режим реализуется для непарного шелкопряда *Lymantria dispar* Lin. в Северной Америке [220, 221].

2. Аналог предыдущего триггерного режима, когда точка с наименьшей абсциссой теряет устойчивость и при этом рождается устойчивый предельный цикл. Входящая сепаратриса седла делит все фазовое пространство на области притяжения этого устойчивого цикла и устойчивого стационарного состояния. Учитывая, что для многих видов экспериментальные данные по колебаниям численности имеют большую ошибку и значительное влияние оказывают погодные факторы, разделить по экспериментальным данным указанные режимы не представляется возможным.

3. Режим, обладающий неустойчивой стационарной точкой (узлом или фокусом) с наименьшей абсциссой, седлом и устойчивым состоянием равновесия и не имеющий предельных циклов. В работах А. С. Исаева с соавт. [40, 136] данный режим был назван «реверсивной вспышкой», и было высказано предположение, что он также может наблюдаться в природной обстановке.

4. Режим, обладающий устойчивым предельным циклом, у которого все три неустойчивых нетривиальных равновесия определяют внутреннюю структуру. В работах А. С. Исаева с соавт. [40, 136] – был назван «перманентной вспышкой». Такой тип динамики численности наблюдается в природной обстановке, в частности у серой листовенничной листовертки *Zeiraphera griceana* Hbn. в Альпах.

Возможны модификации режима перманентной вспышки, когда, например, одна из стационарных точек внутри цикла устойчива. При этом вокруг этой точки может существовать неустойчивый предельный цикл (и тогда область притяжения этой точки определяется самим циклом) либо такого цикла нет, а все входящие в эту точку в асимптотике траектории выходят из неустойчивого узла (фокуса).

### 5.1.5. Модели И. А. Полетаева

Анализ нелинейных систем обыкновенных дифференциальных уравнений нередко вызывает существенные трудности даже в относительно простых случаях. Отыскание координат стационарных состояний, а тем более анализ их характера часто оказывается трудно разрешимой задачей. Этот анализ может быть облегчен, если нелинейные функции в правых частях уравнений заменить какой-либо (например, кусочно-линейной) аппроксимацией, имеющей более простой вид [24, 131–134]. При такой замене динамические режимы будут практически полностью совпадать, если, конечно, замена проведена достаточно корректно.

Рассмотрим пример, связанный с модификацией модели Лотки-Вольтерра, проведенный И. А. Полетаевым. В зависимости от значений численностей популяций взаимодействие этих двух видов может качественно меняться. Запишем уравнения взаимодействия хищника и жертвы в следующем виде:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha p_1 - \beta p_2 - \gamma p_3, \quad \frac{dy}{dt} = \pi p_3 - \delta p_4, \quad (5.11)$$

где все параметры положительны,  $\alpha, \beta, \gamma, \pi, \delta, = \text{const} > 0$ , а  $p_k$  – функции, описывающие характер протекания того или иного процесса в экосистеме:  $p_1$  отражает характер процесса размножения в популяции жертв,  $p_2$  – смертности жертв,  $p_3$  – процесс уничтожения жертв хищниками и соответственно прироста численности хищников,  $p_4$  – смертности хищников.

В рамках модели (5.11) предполагается, что до определенного порога  $E$  по численности жертв скорость прироста числа жертв подчиняется закону Мальтуса. Превышение этого порога приводит к тому, что скорость размножения становится величиной постоянной, и это можно трактовать как результат действия саморегуляторных механизмов. В результате получаем, что функция  $p_1$  имеет следующий вид:

$$p_1 = \min\{x, E\}.$$

Также в (5.11) предполагается, что смертность в популяции жертв и хищников подчиняется закону Мальтуса и пропорциональна численности соответствующей популяции, т. е.

$$p_2 = x, p_4 = y.$$

Скорость потребления жертв и прироста численности хищников лимитируется несколькими факторами (отсюда следует название данного класса моделей – системы с лимитирующими факторами или  $L$ -системы). В первых, эти скорости ограничиваются условиями среды, тогда можно

предполагать, что существует некий определенный порог  $F$  по численности хищников, при превышении которого по  $y$  и числу встреч особей разных популяций  $\lambda xy$  скорость размножения хищников остается постоянной. Во-вторых, до порога  $F$  при достаточно большой численности жертв (т. е. при обилии корма) скорость прироста численности хищников пропорциональна их собственной численности, не лимитируется численностью жертв и, соответственно, подчиняется закону Мальтуса. Наконец, в-третьих, до порога  $F$  при относительно небольшом числе жертв скорость прироста определяется числом встреч между особями этих популяций, как и в модели Лотки-Вольтерра (5.1). Таким образом, функция  $p_3$  может быть представлена в следующем виде:

$$p_3 = \min\{y, \lambda xy, F\}.$$

Окончательно система уравнений (5.11) приобретает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \alpha \min\{x, E\} - \beta x - \gamma \min\{y, \lambda xy, F\}, \\ \frac{dy}{dt} &= \pi \min\{y, \lambda xy, F\} - \delta y. \end{aligned} \quad (5.12)$$

Функции  $y = F$ ,  $x = 1/\lambda$  и  $\lambda xy = F$  разбивают все фазовое пространство на три области, в которых функция  $p_3$  имеет тот или иной вид. Пусть для простоты  $F < 1/\lambda$ . В области  $\Omega_1$ :

$$\Omega_1 = \{(x, y) : x \leq 1/\lambda, \lambda xy \geq F\}$$

функция  $p_3 = \lambda xy$ . Соответственно, изоклина горизонтальных наклонов траекторий представляет собой отрезок прямой  $x = \tilde{x} = \delta/(\pi \lambda)$ .

В области  $\Omega_2$ :

$$\Omega_2 = \{(x, y) : y < F, x > \frac{1}{\lambda}\}$$

функция  $p_3 = y$ . Здесь численность хищников изменяется монотонно, что определяется соотношением параметров  $\pi$  и  $\delta$ . Если  $\pi > \delta$ , то в области  $\Omega_2$  численность хищников монотонно возрастает по экспоненциальному закону. Если выполняется обратное неравенство, то численность хищников экспоненциально убывает.

В области  $\Omega_3$ :

$$\Omega_3 = \{(x, y) : \lambda xy > F, y > F\}$$

функция  $p_3 = F$ . Здесь прирост численности хищников достигает экстремального значения. Изоклина горизонтальных наклонов представляет собой прямую, параллельную оси  $x$ :

$$y = \frac{F\pi}{\delta}.$$

Таким образом, если выполняется неравенство  $\pi > \delta$ , то в  $\text{int } R_+^2$  нет ветви изоклины горизонтальных наклонов (остается только одна ветвь  $y = 0$ ); при любых начальных значениях численностей популяций хищники асимптотически вырождаются. Если кроме этого выполняется соотношение  $\alpha < \beta$ , то и численность жертв асимптотически стремится к нулю при любых начальных значениях своей численности (точка  $(0, 0)$  – глобально устойчивый узел). При выполнении обратного неравенства  $\alpha > \beta$  численность жертв стабилизируется асимптотически на уровне  $F/\beta$  (соответственно, стационарная точка  $(F/\beta, 0)$  – глобально устойчивый узел).

Рассмотрим случай, когда выполняется неравенство  $\pi > \delta$ , и, соответственно, хищники не вырождаются при любых начальных значениях своей численности. Также будем считать, что мальтузианский параметр популяции жертв положительный, т. е.  $\alpha > \beta$ . При этих предположениях изоклина горизонтальных наклонов представляет собой кусочно-линейную функцию, проходящую через области  $\Omega_1$  и  $\Omega_3$ .

Таким образом, при любом значении параметра  $E$  фазовая плоскость разбивается на пять различных областей, в которых система (5.12) имеет тот или иной вид. Максимальное количество жертв, которое устанавливается при отсутствии хищников, –  $x_{\max} = (\alpha E)/\beta$ . Если этого количества жертв недостаточно для поддержания численности хищников на каком-либо ненулевом уровне, т. е.  $x_{\max} < F$  или  $\alpha E < \beta F$ , тогда снова реализуется режим вырождения хищников и стабилизации численности жертв на предельно возможном уровне.

Пусть  $\alpha E > \beta F$ . Если для параметров системы (5.12) выполняются неравенства

$$(\alpha - \beta)\tilde{x} < \gamma F, \quad \tilde{x} < E,$$

то в области  $\Omega_1$  главные изоклины пересекаются и существует нетривиальное равновесие – стационарная точка типа «центр». При выполнении неравенств

$$(\alpha - \beta)\tilde{x} < \gamma F, \quad \tilde{x} > E$$

стационарная точка в области  $\Omega_1$  становится устойчивой.

Можно указать условия, при которых в фазовом пространстве системы (5.12) существует не одно нетривиальное равновесие. Необходимо отме-



тять, что несмотря на то что в основе модели (5.12) лежат модель Лотки-Вольтерра (5.2) и в сущности те же предположения, режимы модели (5.12) существенно отличаются от режимов базовой модели. И это относится, прежде всего, к существованию режимов с несколькими стационарными состояниями в  $\text{int } R_+^2$ .

### 5.1.6. Эффект коллективной защиты

Настоящий раздел посвящен построению и анализу модели системы «хищник-жертва», являющейся модификацией модели Лотки-Вольтерра (5.2) и в рамках которой учитывается действие эффекта коллективной защиты, возникающего в популяции жертв при достижении определенной численности. Подобная ситуация достаточно широко распространена в природной обстановке и реализуется во взаимодействии различных видов двух трофических уровней [88, 117, 118, 143, 164]. Непараметрическая модель динамики системы «хищник-жертва», в рамках которой учитывается действие эффекта коллективной защиты, рассмотрена в работах Г. Волкович [318, 381, 384].

В рамках моделей Лотки-Вольтерра (5.1) и (5.2) скорость потребления жертв хищниками (и, соответственно, скорость прироста численности хищников) описывается выражением  $\gamma xy$  ( $\gamma = \text{const} > 0$ ). Если численность хищников фиксирована, а численность жертв монотонно возрастает, то при таком описании взаимодействия возникает нереальная ситуация – хищник в единицу времени может потреблять неограниченное количество жертв. Устранение этого нежелательного действия и учет эффекта насыщения [2, 3, 7, 9–12] привели к необходимости анализа модели (5.10), в которой взаимодействие хищника и жертвы описывается выражением (5.4)  $\gamma xy / (1 + \pi x)$ , где  $\pi = \text{const} > 0$ . В этой модели при достаточно большой численности жертв скорость их потребления определяется только численностью хищников.

Выражение для описания взаимодействия видов может быть модифицировано для случая, когда с ростом численности жертв реализуется эффект коллективной защиты:

$$\frac{\gamma xy}{1 + \pi x^2}.$$

Действительно, в этом случае при достаточно малых значениях численности жертв рост их числа вызывает увеличение скорости потребления жертв хищниками. При достижении критического значения  $1/\sqrt{\pi}$  численностью популяции скорость потребления достигает максимума (это вполне может определять биологический смысл введения данного параметра в модель), после чего начинает снижаться. С учетом этой модификации модель Лотки-Вольтерра (5.2) принимает вид:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x^2 - \frac{\gamma^0 xy}{1 + \pi x^2}, \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_1 y - \beta_1 y^2 + \frac{\gamma_1^0 xy}{1 + \pi x^2}, \quad (5.13)$$

где все неотрицательные параметры (за исключением  $\pi$ ) имеют тот же биологический смысл, что и в других описанных выше моделях.

Рассмотрим сначала случай, когда в (5.13) не учитывается действие саморегуляторных механизмов в популяции хищников ( $\beta_1 = 0$ ). Тогда модель приобретает следующий вид:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \frac{\gamma^0 xy}{1 + \pi x^2} - \beta x^2, \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_1 y + \frac{\gamma_1^0 xy}{1 + \pi x^2}. \quad (5.14)$$

С помощью замены переменных

$$x = \frac{u}{\sqrt{\pi}}, \quad y = \frac{\alpha v}{\gamma^0}, \quad \tau = \alpha t,$$

система (5.14) приводится к безразмерному виду:

$$\frac{du}{d\tau} = u - \frac{uv}{1+u^2} - bu^2 = P(u, v), \quad \frac{dv}{d\tau} = pv(-a + \frac{u}{1+u^2}) = Q(u, v), \quad (5.15)$$

где

$$p = \frac{\gamma_1^0}{\alpha \sqrt{\pi}}, \quad a = \frac{\alpha_1 \sqrt{\pi}}{\gamma_1^0}, \quad b = \frac{\beta}{\alpha \pi}.$$

Модель (5.15) обладает следующими свойствами:

1. Решения системы (5.15) при неотрицательных начальных данных ограничены и неотрицательны. В силу того что выполнено неравенство

$$\frac{du}{dt} \left( \frac{1}{b}, v \right) \leq 0,$$

все траектории в асимптотике «входят» в полосу  $0 \leq u \leq b^{-1}$  и никакая траектория не выходит из нее. Таким образом, численность жертв ограничена.

2. Изоклина горизонтальных наклонов состоит из трех ветвей:  $v = 0$  и

$$u_{1,2} = \frac{1 \mp \sqrt{1 - 4a^2}}{2a},$$

если параметр  $a < 0,5$  (рис. 5.2).

3. Изоклина вертикальных наклонов состоит из двух ветвей  $u = 0$  и  $v = (1 + u^2)(1 - bu)$  (рис. 5.2).

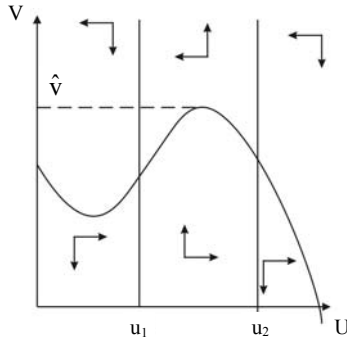


Рис. 5.2. Поведение главных изоклин в модели (5.15) (обозначения см. в тексте)

4. Начало координат является стационарной точкой типа «седло» (хищники вырождаются при отсутствии жертв, а при отсутствии хищников численность жертв возрастает до некоторого конечного предела  $b^{-1}$ ). При любых допустимых значениях параметров существует стационарная точка  $P = (b^{-1}, 0)$  и других стационарных точек, лежащих на координатных осях, нет. Если параметр  $a > 0,5$ , то реализуется режим асимптотического вырождения хищников; в этом случае точка  $P$  является глобально устойчивой в  $R_+^2$ .

5. Численность хищников также ограничена. Действительно, значение переменной  $v(t)$  растет тогда и только тогда, когда выполнены неравенства  $u_1 < u < u_2$  (рис. 5.2), где  $u_1, u_2$  – абсциссы изоклины горизонтальных наклонов.

Пусть

$$\hat{v} = \max_{u_1 < u < u_2} (1 - bu)(1 + u^2), \quad \Gamma = [u_1 < u < u_2] \times [v > \bar{v}].$$

Возьмем любое  $\bar{v}$ , большее чем  $\hat{v}$ . Для любой точки  $(u, v) \in \Gamma$  выполняется

$$\left| \frac{dv}{du} \right| = \frac{pv}{u} \left( \frac{-a - au^2 + u}{v - (1 - bu)(1 + u^2)} \right) = M(u, v).$$

Максимальное значение последней функции  $\max M(u, v)$  достигается при  $v = \bar{v}$ . При этом выполняется соотношение

$$\max_{\Gamma} M(u, v) \leq \frac{p\bar{v} \max_{u_1 < u < u_2} \left( \frac{-a + u - au^2}{u} \right)}{\bar{v} - \hat{v}} = \bar{M}.$$

Используя это неравенство можно построить такую область  $D$  такую, что если  $(u(0), v(0)) \in D$ , то  $(u(t), v(t)) \in D$  для любого  $t > 0$ :

$$D = \begin{cases} 0 < v < \bar{v}, & 0 < u < u_1 \\ 0 < v < \bar{v} + \bar{M}(u_2 - u), & u_1 < u < u_2, \text{ где } \bar{\bar{v}} = \bar{v} + \bar{M}(u_2 - u_1). \\ 0 < v < \bar{v}, & u_2 \leq u \end{cases}$$

Рассмотрим случай, когда  $a < 0,5$ . Здесь возникают следующие варианты:

1. При выполнении неравенства

$$\frac{1}{b} < \frac{1 - \sqrt{1 - 4a^2}}{2a}$$

не существует точек покоя в положительной части фазовой плоскости. Точка  $P$  – глобально устойчива и реализуется режим вырождения хищников, как и при выполнении неравенства  $a > 0,5$ .

2. Если выполнены неравенства

$$\frac{1 - \sqrt{1 - 4a^2}}{2a} < \frac{1}{b} < \frac{1 + \sqrt{1 - 4a^2}}{2a},$$

то в  $R_+^2$  существует нетривиальное состояние равновесия – точка  $S_1(u_1, (1 + u_1^2)(1 - bu_1))$ . Точка  $P$  является седлом, точка  $S_1$  – нет.

3. При

$$\frac{1 + \sqrt{1 - 4a^2}}{2a} < \frac{1}{b}$$

существуют две нетривиальных точки покоя:  $S_1$  и  $S_2(u_2, (1 + u_2^2)(1 - bu_2))$ .

Точка  $S_1$  не является седлом, точка  $S_2$  – седло.

На рис. 5.3 представлены динамические режимы, которые характеризуются наличием двух стационарных состояний в положительной части фазовой плоскости. Режимы с одним нетривиальным равновесием принципиально не отличаются от таковых, которые наблюдаются в других моделях подобных экосистем.

В первом случае (рис. 5.3а) в первом октанте существуют две нетривиальные стационарные точки, одна из которых седло, а другая устойчива (узел или фокус). Фазовая плоскость разделяется входящей сепаратрисой седла на две области. В зависимости от начальных значений численностей популяций реализуется либо стабилизация их значений на ненулевых уровнях, либо хищник вырождается (триггерный режим). Сходные динамические режимы проявляются в других моделях системы «хищник-жертва», в моделях конкуренции двух видов, при взаимодействии вида с кормовым растением и др.

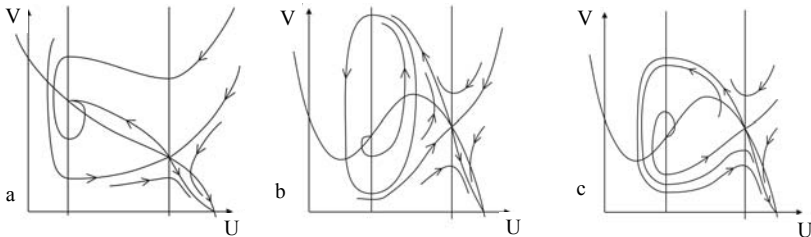


Рис. 5.3. Динамические режимы модели (5.15) с двумя стационарными точками в положительной части фазовой плоскости; а) режим с двумя устойчивыми стационарными точками; в зависимости от начальных значений хищники либо вырождаются, либо численности обеих популяций стабилизируются к ненулевым значениям; б) хищники либо вырождаются, либо численности обеих популяций совершают периодические колебания; в) режим вырождения хищников при любых начальных значениях численностей

Во втором случае (рис. 5.3б) также реализуется аналог триггерного режима, но вместо стабилизации на ненулевом уровне популяции совершают периодические колебания. И первый и второй варианты можно рассматривать как аналоги режима фиксированной вспышки [40, 136], который наблюдается у некоторых видов лесных насекомых. В последнем случае (рис. 5.3в) реализуется режим безусловного вырождения хищника, численность жертв при этом достигает максимального значения. Как уже отмечалось, этот режим проявляется практически во всех моделях системы «хищник-жертва».

Рассмотрим теперь более общий случай, когда в обеих популяциях действуют саморегуляторные механизмы. Тогда модель приобретает вид:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \frac{\gamma^0 xy}{1 + \pi x^2} - \beta x^2, \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_1 y + \frac{\gamma_1^0 xy}{1 + \pi x^2} - \beta_1 y^2. \quad (5.16)$$

После замены переменных системы (5.16) имеем:

$$\frac{du}{dt} = u - \frac{uv}{1+u^2} - bu^2, \quad \frac{dv}{dt} = pv(-a - cv + \frac{u}{1+u^2}). \quad (5.17)$$

Модель (5.17) обладает следующими свойствами:

1. При неотрицательных начальных значениях решения системы (5.17) ограничены и неотрицательны. Если начальные данные  $(u_0, v_0) \in D$ , где

$$D = \left[0, \frac{1}{b}\right] \times \left[0, \frac{1-2a}{2c}\right],$$

то тогда  $(u(t), v(t)) \in D$  для любого  $t > 0$ .

2. Далее предположим, что  $a < 0,5$ . При выполнении обратного неравенства хищники вырождаются при любых начальных значениях численностей популяций.

При любых значениях параметров модели (5.17) существуют два состояния равновесия, лежащих на координатных осях: начало координат  $(0, 0)$  и  $P(1/b, 0)$ . Точка  $(0, 0)$  всегда является седлом.

Координаты нетривиальных состояний равновесия  $(u^*, v^*)$  удовлетворяют следующей системе алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} v^* : & c^3 v^5 + 3ac^2 v^4 - c(2bc - 3a^2)v^3 - (a(4bc - a^2) + c)v^2 \\ & - (b(2a^2 - bc) + a - b - c)v + a + ab^2 - b = 0 \cdot \\ u^* : & u - bu^2 = av + cv^2 \end{cases} \quad (5.18)$$

Заметим, что в уравнении для  $v^*$  может быть не более трех перемен знака в ряду коэффициентов, следовательно, по теореме Декарта о знаках, в  $R_+^2$  может быть не более трех состояний равновесия. Если  $a + ab^2 - b > 0$ , то при  $b > 1$  точка  $P$  является глобально устойчивым узлом: хищники вырождаются при любых начальных значениях численности; при  $b < 1$  могут существовать два состояния равновесия, не лежащих на координатных осях. Точка  $P$  при этом остается устойчивой. Если  $a + ab^2 - b < 0$ , то в  $R_+^2$  существует либо одно, либо три грубых состояния равновесия. Точка  $P$  при выполнении этого неравенства является седлом.

При условии, что система имеет одно нетривиальное состояние равновесия  $S_1$ , точка  $P$  не является седлом. Если имеется два состояния равновесия  $S_1$  и  $S_2$  и при этом абсцисса первой меньше значения абсциссы второй, то  $S_1$  – узел или фокус, а точка  $S_2$  – седло (в этой ситуации в модели осуществляются режимы, представленные на рис. 5.3). Если система имеет три стационарные точки  $S_1(u_1, v_1)$ ,  $S_2(u_2, v_2)$ ,  $S_3(u_3, v_3)$  ( $u_1 < u_2 < u_3$ ), то  $S_1$  не является седлом,  $S_2$  – седловая точка,  $S_3$  – устойчивый узел. Грубые динамические режимы, которые могут реализоваться в модели (5.17), представлены на рис. 5.4.

В рассматриваемом случае кроме простых режимов (как, например на рис. 5.4а) реализуются достаточно сложные, включающие несколько стационарных точек и циклов. Первый режим (рис. 5.4а) существует во многих моделях систем «хищник-жертва» и соответствует периодическим колебаниям численностей обеих популяций.

Режимы, представленные на рис. 5.4б и 5.4е, являются аналогами режима фиксированных вспышек [40, 136], когда в зависимости от начальных значений численности популяций стабилизируются на одном из двух постоянных уровней. В отличие от второго режима в первом стабилизация жертв возможна на предельном уровне. Также аналогом данного режима является тот, который представлен на рис. 5.4д. В отличие от первых двух

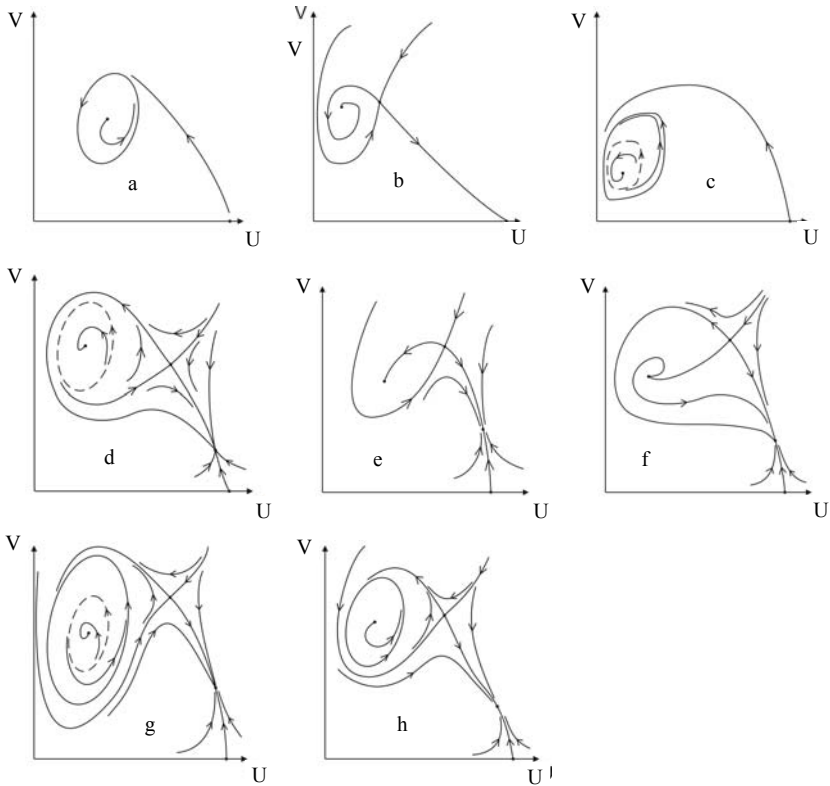


Рис. 5.4. Динамические режимы модели (5.17): а) циклический режим; б) триггерный режим: хищники либо вырождаются, либо численности обеих популяций стабилизируются на ненулевом уровне; в) численности популяций либо стабилизируются на ненулевом уровне, либо совершают периодические колебания; д) триггерный режим; область притяжения одного из устойчивых стационарных состояний ограничена (неустойчивым) циклом; е) триггерный режим: численности стабилизируются на одном из двух ненулевых уровней; ф) стабилизация на единственном ненулевом уровне; г) режим с тремя устойчивыми аттракторами: численности популяций либо стабилизируются на одном из двух устойчивых ненулевых уровней, либо периодически изменяются; h) аналог триггерного режима: численности либо стабилизируются на ненулевом уровне, либо периодически изменяются. Штриховая линия – неустойчивый предельный цикл

область притяжения одного из стационарных состояний определяется не поведением входящих в седло сепаратрис, а границами неустойчивого цикла. Аналогом режима фиксированной вспышки можно считать также режим, представленный на рис. 5.4h, где не происходит фиксации числен-

ностей вблизи точки с меньшим значением числа жертв, а совершаются периодические флуктуации, в отличие от режима на рис. 5.4е. Еще более сложный вариант режима представлен на рис. 5.4g, когда в зависимости от начальных значений происходит либо фиксация численностей на одном из двух устойчивых ненулевых уровней, либо возникают периодические флуктуации.

Интересным представляется режим на рис. 5.4с: в зависимости от начальных значений численности либо стабилизируются, либо периодически изменяются. Не исключено, что фазовый портрет с подобной структурой может характеризовать флуктуации численности продромальных видов [40, 136].

Режим на рис. 5.4f обладает только одной глобально устойчивой точкой равновесия, и, таким образом, численности популяций асимптотически стабилизируются на соответствующем ненулевом уровне. Однако если система выходит из состояния равновесия (например, в результате притока достаточно большого числа хищников-мигрантов), то численность жертв начнет снижаться и на фазе минимума не будет превышать определенного порогового значения (абсциссы неустойчивого узла; рис. 5.4f). Наличие именно этих черт фазового портрета позволяет считать данный режим аналогом реверсивной вспышки [40, 136].

### 5.1.7. Модель А. Н. Колмогорова

При учете в рамках модели Лотки-Вольтерра (5.1) действия механизмов саморегуляции среди динамических режимов будут отсутствовать осцилляторные: численности популяций в асимптотике стремятся к какому-либо стационарному равновесию. В то же время имеется обширный фактический материал, показывающий, что взаимодействие двух видов может привести к возникновению периодических флуктуаций численностей. В частности, явно выраженные периодические колебания имеют численности рысей и зайцев в Канаде (рис. 5.5; данные представлены в монографии Ф. Брауэра и К. Кастильо-Чавеса [218, с. 186]. Периодические флуктуации численностей некоторых видов лесных насекомых (например, серой лиственничной листовёртки (*Zeiraphera griceana* Hbn.) в горных лесах Швейцарских Альп сопровождаются периодическими колебаниями численностей их паразитов и хищников [192–195].

Попытки некоторых исследователей использовать модель Лотки-Вольтерра (5.1) для описания флуктуаций системы «рысь-заяц» (рис. 5.5) привели к чисто негативным результатам: восстановление параметров по экспериментальным данным показало, что модель будет описывать динамику данной системы только в том случае, если зайцы начнут потреблять рысей [256]. Впрочем, этот результат не удивителен: модели Лотки-Вольтерра (5.1) и (5.2) не обладают достаточно богатым набором динамических режимов. Как результат, эти модели непригодны для описания рассматриваемой системы. Но следует заметить, если Ф. Брауэр и К. Касти-



ль-Чавес [218] усматривают в этом случае недостаток моделей Лотки-Вольтерра, то по нашему мнению – это результат некорректно поставленной обратной задачи.

Рассмотрим модель [73, 281], которая обладает более богатым набором динамических режимов, чем модели Лотки-Вольтерра. Однако и она имеет недостаток: будучи предназначенной для решения принципиальных вопросов, модель не может быть применена к описанию каких-либо конкретных видов, поскольку является непараметрической.

Как уже говорилось ранее, если в рамках рассмотренных выше моделей правые части систем дифференциальных уравнений задаются конкретными функциями, то при построении непараметрических моделей элементарных ценозов они определяются сериями постулатов-ограничений: положительность или отрицательность тех или иных функций, поведение в асимптотике, поведение функций при значении какого-либо аргумента близком к нулю и т. д., которым должны удовлетворять сами функции, их производные первого порядка и выше. Таким образом, на правые части накладываются определенные качественные ограничения. А. Н. Колмогоровым для биоценоза «хищник – жертва» была предложена следующая модель [73, 281]:

$$\frac{dx}{dt} = a(x) - b(x)y, \quad \frac{dy}{dt} = c(x)y, \quad (5.19)$$

где  $a(x)$  – интенсивность размножения жертвы,  $b(x)$  – интенсивность истребления жертв одним хищником,  $c(x)$  – интенсивность размножения хищника. В рамках модели (5.19) предполагается, что

1. Хищники не взаимодействуют друг с другом, т. е. коэффициент их размножения  $c(x)$  и количество истребляемых в единицу времени жертв (что пропорционально величине  $b$ ) не зависят от количества хищников  $y(t)$  в момент времени  $t$ ;

Численность популяций

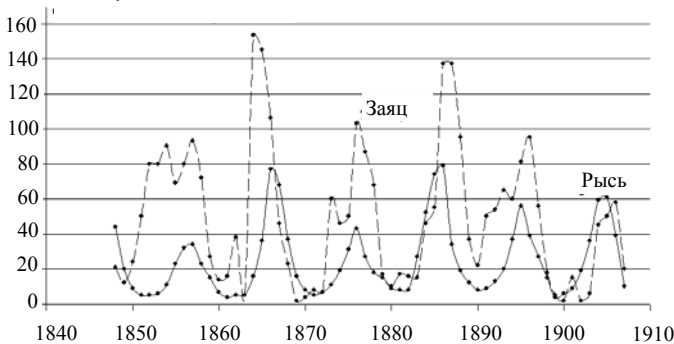


Рис. 5.5. Колебания численностей (в тысячах сданных шкур) зайцев и рысей в Канаде

2. Прирост количества жертв за малые промежутки времени равен естественному приросту в популяции, исключая количество жертв, истребляемых хищниками.

Предполагается также, что функции  $a(x)$ ,  $b(x)$ ,  $c(x)$  непрерывны и непрерывно дифференцируемы на положительной полуоси. На эти функции накладываются ограничения:

$$\frac{da}{dx} < 0, \quad a(0) > 0 > a(\infty) > -\infty. \quad (5.20)$$

Выполнение ограничений (5.20) означает, что скорость размножения жертв в отсутствие хищников монотонно убывает с ростом численности жертв и становится отрицательной (в результате действия внутривидовых саморегуляторных механизмов, ограниченных кормовых ресурсов и т. д.).

$$\frac{dc}{dx} > 0, \quad c(0) < 0. \quad (5.21)$$

Из (5.21) следует, что коэффициент размножения хищников монотонно возрастает с ростом численности жертв, и, когда жертв достаточно мало, становится отрицательным; в последнем случае численность хищников монотонно снижается.

$$b(x) > 0, \quad b(0) \geq 0. \quad (5.22)$$

Если  $b(0) > 0$ , то функция  $x(t)$ , проходя через нуль, становится отрицательной и траектория системы (5.19) покидает неотрицательную часть фазовой плоскости. Такое решение, естественно, теряет биологический смысл. Следовательно, необходимо дополнительно предположить, что модель «действует» только в неотрицательной части плоскости, и если в некоторый момент времени  $t_1$  численность популяции жертв равна нулю, то она остается равной нулю при всех  $t > t_1$ . Численность популяции хищников при этом продолжает изменяться согласно второму уравнению системы. Если  $b(0) = 0$ , то при малой численности жертва становится недоступной хищнику.

Система (5.19) при ограничениях (5.20)–(5.22) имеет три конечных особых точки:  $(0, 0)$  – начало координат;  $(A, 0)$ , где величина  $A$  определяется из уравнения  $a(A) = 0$ ;  $(B, C)$ , координаты которой находятся из уравнений:

$$c(B) = 0, \quad a(B)B - b(B)C = 0.$$

Точка  $(B, C)$  лежит в положительной части плоскости, если выполнено неравенство  $a(A) > 0$ , т. е.  $B < A$ . Линеаризуя систему уравнений (5.19) в окрестностях ее стационарных точек и используя соотношения (5.20)–(5.22), можно определить тип этих точек и исследовать их устойчивость. Начало координат всегда является седловой точкой, а ось  $x$  – ее выходящей полусепаратрисой. Точка  $(A, 0)$  может быть седлом, если у системы имеется стационарное состояние  $(B, C)$ , т. е. принципиальная возможность сосуществования обоих видов; и устойчивым узлом в противном случае, тогда хищники вырождаются при любых конечных неотрицательных начальных значениях своей численности, а численность жертв асимптотически стабилизируется на уровне  $A$ . Точка  $(B, C)$  не может быть седловой. Наличие предельных циклов на фазовой плоскости определяется поведением двух сепаратрис – выходящей из точки  $(A, 0)$  и входящей в начало координат.

Учитывая тот факт, что траектории системы не могут уходить в бесконечность, можно во многих случаях восстановить их качественную картину поведения. На рис. 5.6 представлены некоторые режимы динамики численностей популяций, которые могут существовать в рамках модели А. Н. Колмогорова (5.19).

На рисунке 5.6а изображен режим, который реализуется практически во всех моделях системы «хищник-жертва»: при любых положительных начальных значениях численностей популяций в асимптотике происходит стабилизация к ненулевым значениям. Вырождения системы не происходит, и точка  $(B, C)$  является глобально устойчивым равновесием. Выходящая полусепаратриса седла  $(A, 0)$  в асимптотике входит в стационарную точку  $(B, C)$ .

В том случае, когда точка  $(B, C)$  устойчива, но выходящая полусепаратриса седла  $(A, 0)$  «втыкается» в ось  $y$  (при  $b(0) > 0$ ), в фазовом пространстве с неизбежностью возникает неустойчивый предельный цикл  $L_1$  (рис. 5.6б). В данной ситуации система либо вырождается при любых начальных значениях численностей популяций (если эти значения лежат вне цикла), либо в асимптотике стремятся к точке  $(B, C)$ , т. е. популяции устойчиво сосуществуют.

Режим, представленный на рис. 5.6с, характеризуется тем, что при любых положительных начальных значениях численностей взаимодействующих популяций в системе реализуются периодические колебания численностей. Вырождения системы не происходит, если, конечно, численность жертв в начальный момент не равна нулю.

Режим на рис. 5.6д можно назвать режимом безусловного вырождения системы: если начальная численность хищников отлична от нуля, то они полностью истребляют популяцию жертв, после чего погибают сами.

В рамках модели (5.19) могут осуществляться и некоторые другие режимы, что определяется поведением выходящей полусепаратрисы седла  $(A, 0)$  и характером стационарной точки  $(B, C)$ .

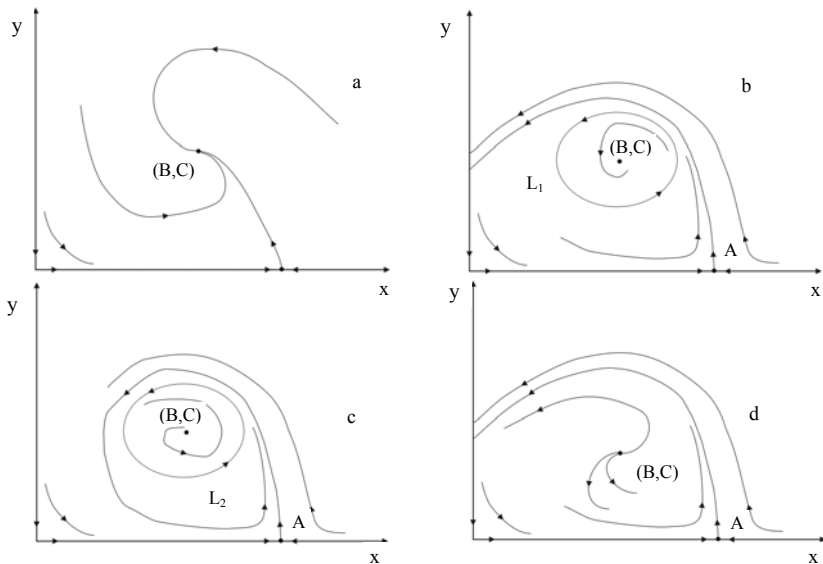


Рис. 5.6. Динамические режимы модели (5.19): а – режим стабилизации численностей на единственном уровне; б – в зависимости от начальных значений численностей либо обе популяции вырождаются, либо стабилизируются на единственном уровне; в – осцилляторный режим; д – режим безусловного вырождения обеих популяций.  $A$  – абсцисса стационарной точки, лежащей на оси  $x$ ; на всех представленных фазовых портретах точка  $(A, 0)$  – седло;  $(B, C)$  – нетривиальное состояние равновесия.  $L_1$  – неустойчивый предельный цикл;  $L_2$  – устойчивый предельный цикл

### 5.1.8. Модель Ресциньо-Ричардсона

Рассмотрим случай, когда в рамках модели все популяционные процессы (саморегуляции и взаимодействия) не разделяются. Модель системы «хищник-жертва» описана в работе А. Ресциньо и А. Ричардсона [331] и по существу является прямым обобщением модели Лотки-Вольтерра (5.2):

$$\frac{dx}{dt} = xG_1(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = yG_2(x, y), \quad (5.23)$$

где функции  $G_k$  – относительные скорости роста численностей популяций.

На эти функции накладываются следующие ограничения качественного порядка:

$$\frac{\partial G_1}{\partial x} < 0, \quad \frac{\partial G_1}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial G_2}{\partial x} > 0, \quad \frac{\partial G_2}{\partial y} < 0. \quad (5.24)$$

В рамках ограничений (5.24) предполагается, что коэффициент размножения жертв убывает с ростом численностей обеих популяций в результате усиления действия внутривидовых регуляторных механизмов и интенсивности хищничества; коэффициент размножения хищников растет с ростом численности жертв (вследствие улучшения питания) и снижается с ростом их собственной численности. Кроме ограничений (5.24) также предполагается, что при малых значениях численности относительная скорость роста жертв положительна, а хищников – отрицательна, т. е.

$$G_1(0,0) > 0, \quad G_2(0,0) < 0.$$

При отсутствии хищников численность жертв ограничена и существует такое значение  $x^*$ , что  $G_1(x^*, 0) = 0$ .

При выполнении указанных ограничений в рамках модели (5.23)–(5.24) нет замкнутых предельных циклов; изоклина вертикальных наклонов – монотонно убывающая функция в  $\text{int } R_2^+$ ; изоклина горизонтальных наклонов – монотонно возрастающая. Таким образом, в данной модели реализуется только два режима, как и в модели Лотки-Вольтерра (5.2): либо популяция хищников вырождается при любых начальных значениях численностей популяций, а численность жертв стабилизируется к единственному устойчивому уровню, либо численности обеих популяций стабилизируются к единственным ненулевым устойчивым уровням.

Как уже отмечалось, развитие данного направления крайне затруднено вследствие несовершенства математического аппарата, что уже практически исключает анализ динамики трехвидового ценоза, и невозможности использовать при решении задач современные ЭВМ. Почти все непараметрические модели различных ценозов (конкурирующих видов, развития эпизоотий в популяциях, симбиоза, динамики популяции с фазовой структурой и т. д.) ограничиваются двумерным вариантом, в рамках которого удается в большинстве случаев достаточно глубоко проанализировать модель и определить все основные ее динамические режимы.

### 5.1.9. Модель Розенцвейга-МакАртура

Модель Розенцвейга-МакАртура [335] носит определенный промежуточный характер – некоторые из выражений, стоящих в правой части системы уравнений, представлены в явном виде. Следуя Дж. М. Смиту [157, 158], рассмотрим частный случай этой модели

$$\frac{dx}{dt} = F(x) - yf(x), \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha y + kyf(x), \quad (5.25)$$

где функция  $F(x)$  описывает скорость изменения численности жертв  $x(t)$  при отсутствии хищников;  $f(x)$  – интенсивность хищничества; коэффициент  $k$  соответствует эффективности превращения жертвы в хищника;  $\alpha$  – интенсивность естественной смертности хищников.

Предполагается, что миграционных процессов нет и, соответственно,  $F(0) = 0$ , а при отсутствии хищников численность жертв асимптотически стабилизируется на некотором положительном уровне  $K$ :

$$F(K) = 0, \quad \forall x > K \quad F(x) < 0, \quad \forall x \in (0, K) \quad F(x) > 0. \quad (5.26)$$

Функция  $f(x)$  удовлетворяет ограничениям

$$f(0) = 0, \quad \forall x \quad f(x) \leq f_0 = \text{const} < \infty, \quad \frac{df}{dx} > 0. \quad (5.27)$$

Иными словами, скорость потребления жертв хищниками растет с ростом величины  $x$ , но при этом всегда ограничена некоторой положительной величиной (как, например, в модели динамики системы «хищник-жертва» с эффектом насыщения).

При ограничениях (5.26)–(5.27) изоклина горизонтальных наклонов траекторий – прямая, параллельная оси  $y$ . Изоклина вертикальных наклонов – однозначная (по  $x$ ) функция и, следовательно, у нее имеются экстремальные точки на интервале  $[0, K]$ . Заметим также, что решения системы (5.25) при условиях (5.26)–(5.27) ограничены.

Достаточно очевидно, что в данной модели, как и в модели Колмогорова (5.19), существует не более одного нетривиального равновесия (в положительной части фазовой плоскости). Если решения уравнения  $\alpha = kf(x)$  не существует при  $\alpha > f_0$  или это решение  $\hat{x}$  таково, что  $\hat{x} > K$ , то в данной модели реализуется *режим вырождения хищников* при любых начальных значениях численностей.

Если выполняется обратное неравенство  $\hat{x} < K$ , то в системе наблюдается либо *режим стабилизации численностей* на единственном ненулевом уровне, либо *осцилляторный режим*. Действительно, когда изоклина горизонтальных наклонов пересекает изоклину вертикальных в точке максимума последней, нетривиальное равновесие становится сложным состоянием с чисто мнимыми характеристическими корнями. Уменьшение величины  $\hat{x}$  (эту величину можно рассматривать как параметр данной системы) приводит к тому, что нетривиальное равновесие становится неустойчивым и, соответственно, в системе возникают устойчивые автоколебания. Точки, лежащие на координатных осях, при выполнении неравенства  $\hat{x} < K$  являются седлами, а в силу ограничений (5.26)–(5.27) бесконечно удаленные особые точки также неустойчивы.

## 5.2. Классические дискретные модели динамики системы «паразит-хозяин»

В настоящее время существует огромное число работ, в той или иной мере посвященных дискретным моделям динамики системы «паразит-хозяин» [см., например, 116, 157, 158, 178, 197, 254, 264, 324, 325, 338 и др.]. В данном разделе мы рассмотрим лишь некоторые из наиболее известных моделей, предполагая, что динамика рассматриваемой системы описывается с помощью следующих рекуррентных уравнений:

$$x_{k+1} = \lambda x_k Q(x_k, y_k), \quad y_{k+1} = c x_k (1 - Q(x_k, y_k)), \quad (5.28)$$

где  $x_k, y_k$  – численности популяции хозяев и паразитов, соответственно, в момент времени  $k$ . Почти во всех моделях типа (5.28) коэффициент  $\lambda$  равен плодовитости особей хозяина, но также может быть равен и максимальному коэффициенту размножения, если в популяции хозяев действуют саморегуляторные механизмы и/или реализуется эффект Олли. Коэффициент  $c$  ( $0 < c < 1$ ) равен доле родившихся новых паразитов от числа всех зараженных особей хозяина (в предположении, что из одной зараженной особи хозяина может отродиться не более одной особи паразита).

Заметим, что в моделях типа (5.28), как и в моделях, рассмотренных в предыдущем параграфе, системы «паразит-хозяин» и «хищник-жертва» практически не разделяются. Это, естественно, вызывает недоумение и справедливые вопросы – упреки: почему качественно различные системы описываются одними и теми же уравнениями? Эта проблема, вызванная самой методологией построения модели и соответствующим выбором математического аппарата, может быть сравнительно легко устранена при выборе другого математического аппарата – дискретно-непрерывных моделей популяционной динамики.

Если функция  $Q$  в (5.28) отражает только взаимодействие популяций (иными словами, если мы предполагаем, что саморегуляторные механизмы в обеих популяциях не работают), то в этом случае она численно равна, например, доле яиц (или куколок) хозяина, не подвергшихся нападению паразитов. Соответственно, величина  $1 - Q$  – доля яиц хозяина, зараженных паразитами. При построении дискретных моделей в виде (5.28) авторы нередко исходят из следующего предположения: функция  $Q$  есть в точности вероятность того, что при заданных численностях одна отдельная особь в популяции хозяина не будет заражена. Произведение численности хозяина на эту вероятность дает, соответственно, среднее число особей в популяции, не подвергшихся нападению.

Если исходить из предположения, что функция  $Q$  зависит только от одной переменной  $u$  и в точности равна соответствующей вероятности распределения Пуассона, то получаем известную модель Николсона-Бейли [324, 325]:

$$x_{k+1} = \lambda x_k \exp(-ay_k), \quad y_{k+1} = cx_k [1 - \exp(-ay_k)]. \quad (5.29)$$

Коэффициент  $a$  обычно трактуется как показатель эффективности поиска хозяина паразитом: при неизменной численности паразитов рост данного показателя ведет к снижению вероятности того, что особь хозяина останется незараженной.

Модель (5.29) обладает следующими свойствами:

1. При  $\lambda < 1$  обе популяции вырождаются при любых начальных значениях численностей (начало координат  $(0, 0)$  – глобально устойчивое равновесие).

2. При  $\lambda > 1$ ,  $x_0 > 1$  и  $y_0 = 0$  численность хозяев неограниченно возрастает по экспоненциальному закону (вследствие отсутствия саморегуляции). При  $\lambda > 1$ ,  $x_0 = 0$  и  $y_0 > 1$  численность паразитов становится равной нулю за шаг по времени.

3. При  $\lambda > 1$  в положительной части фазового пространства существует стационарное состояние системы:

$$\bar{x} = \frac{\lambda \ln \lambda}{ac(\lambda - 1)}, \quad \bar{y} = \frac{\ln \lambda}{a}.$$

Якобиан, вычисленный в этой точке, следующий:

$$J(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} 1 & -a\bar{x} \\ c(1 - e^{-a\bar{y}}) & ac\bar{x}e^{-a\bar{y}} \end{pmatrix}.$$

Таким образом, характеристический многочлен, определяющий характер стационарного состояния (по линейному приближению), имеет вид:

$$\det(J(\bar{x}, \bar{y}) - \mu E) = \mu^2 - \mu \left( 1 + \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \right) + \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} = 0.$$

Учитывая, что выражение, стоящее в скобках при линейном члене, является монотонно убывающей функцией от  $\lambda$ , стремящейся к 2 при  $\lambda \rightarrow +1$ , а свободный член монотонно растет в зависимости от  $\lambda$  и стремится к 1 при  $\lambda \rightarrow +1$ , корни характеристического уравнения становятся комплексно-сопряженными при любом  $\lambda > 1$ . В этом случае поведение решений системы (5.29) вблизи стационарного равновесия определяется радиусом  $\rho$  корней характеристического уравнения, который, очевидно, равен

$$\rho = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} > 1.$$

Таким образом получаем, что нетривиальное состояние равновесия всегда неустойчиво (радиус  $\rho$  больше единицы) и при отклонении числен-



ностей популяций от равновесных значений в модели наблюдаются расходящиеся колебания (рис. 5.7). Других режимов, кроме вырождения популяций и расходящихся колебаний, в модели Николсона-Бейли нет.

Недостатки модели (5.29) – отсутствие саморегуляции в популяциях, отсутствие обоснования выбора вида функции  $Q$  и, главное, крайняя бедность динамических режимов в самой модели – определили направление и характер ее модификаций. Здесь же отметим еще один важный недостаток практически всех дискретных моделей динамики системы «паразит-хозяин». Из вероятностной трактовки модели, в которой  $\exp(-ay)$  есть вероятность того, что отдельная особь не будет заражена при данной численности паразитов  $y$  и их эффективности поиска хозяев  $u$ , то тогда действительно  $1 - \exp(-ay)$  есть вероятность того, что отдельная особь будет заражена. При этом в группу зараженных попадают особи, которые были атакованы одним паразитом, двумя и т. д. В этом случае возникает эффект перезаражения – погибают и особь хозяина, и личинки паразитов, поскольку им не хватает корма для нормального развития.

Если исходить из дополнительного ограничения, согласно которому нормально развивается только личинка паразита, если к тому же особь хозяина атакуется только одним паразитом, а вероятности соответствуют закону Пуассона, тогда модель Николсона-Бейли должна быть представлена в следующем виде:

$$x_{k+1} = \lambda x_k \exp(-ay_k), \quad y_{k+1} = acx_k y_k \exp(-ay_k). \quad (5.30)$$

Допустим, что в теле хозяина могут успешно развиваться две личинки паразита (но не три), тогда модель (5.30) несколько изменится:

$$x_{k+1} = \lambda x_k \exp(-ay_k), \quad y_{k+1} = acx_k y_k \exp(-ay_k) \left(1 + \frac{ay_k}{2}\right). \quad (5.31)$$

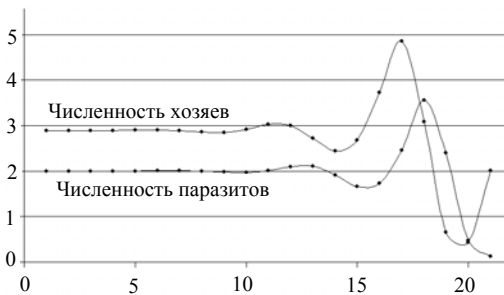


Рис. 5.7. Колебания численностей в модели Николсона-Бейли (5.29) при  $a = 1$ ,  $c = 0,8$ ,  $\lambda = e^2 \approx 7,3891$ ,  $x_0 = 2,892$ ,  $y_0 = 2,001$ ;  $\bar{x} \approx 2,8913$ ,  $\bar{y} = 2$

В обеих моделях (5.30) и (5.31) первое уравнение такое же, как и в оригинальной модели Николсона-Бейли. Отличается только второе уравнение, описывающее изменение численности паразитов за шаг по времени. Однако во всех трех моделях (5.29)–(5.31) не устранен следующий важный недостаток. А именно, рассмотрим простую ситуацию, когда имеется только один паразит, а численность хозяев неограниченно возрастает. Очевидно, что число зараженных особей, которое определяется выражением  $x_k [1 - \exp(-ay_k)]$ , также будет неограниченно возрастать. Отсюда следует, что модель Николсона-Бейли базируется на предположении о том, что потенциальные возможности паразитов к заражению особей хозяина неограничены. Заметим, что сходная проблема имела место и в модели динамики системы хищник-жертва Лотки-Вольтерра и была устранена при учете в рамках модели эффекта насыщения.

Если в рамках модели (5.29) принять то, что вероятность особи хозяина остаться незараженной зависит от численности паразитов в некоторой (отличной от 1) степени, то получится модель, обладающая всеми указанными выше недостатками [374].

$$x_{k+1} = \lambda x_k \exp(-ay_k^m), \quad y_{k+1} = cx_k [1 - \exp(-ay_k^m)].$$

Параметр  $m < 1$  можно считать неким корректирующим показателем (влияния паразитов).

Если предполагать, что взаимодействие видов описывается следующей функцией:

$$Q(x, y) = Q(y) = \left(1 + \frac{\alpha y T}{s}\right)^{-s},$$

где  $T$  – «длительность жизни паразита»,  $\alpha$  – показатель эффективности поиска,  $s$  – показатель отрицательного биномиального распределения (который также называют индексом паразитической агрегации), то получаем модель Мея [311]:

$$x_{k+1} = \lambda x_k \left(1 + \frac{ay_k T}{s}\right)^{-s}, \quad y_{k+1} = cx_k \left[1 - \left(1 + \frac{ay_k T}{s}\right)^s\right]. \quad (5.32)$$

Множество различных дискретных распределений случайных величин открывает, конечно же, определенные перспективы перед исследователями, но только простой перебор всех возможных ситуаций вряд ли позволит получить качественно новые биологические результаты. В общем случае функция  $Q$  описывает не только процесс взаимодействия видов, но и саморегуляцию в популяциях, а так как она различна, то и функция  $\underline{Q}$  не может быть одной и той же в разных уравнениях. Поэтому модель (5.28) в более общем случае должна быть представлена в следующем виде:

$$x_{k+1} = \lambda x_k Q_1(x_k, y_k) Q_2(x_k), \quad y_{k+1} = c x_k (1 - Q_1(x_k, y_k)) Q_3(y_k), \quad (5.33)$$

где функция  $Q_1$  описывает процесс взаимодействия видов и равна доле незараженных особей хозяина при заданных значениях численностей популяций; учитывая приведенные выше недостатки дискретных моделей, эта функция должна зависеть от значений численностей обеих популяций. Функции  $Q_2$  и  $Q_3$  описывают действие процессов саморегуляции в популяциях; впрочем, если следовать вероятностной трактовке построения дискретной модели, то нет необходимости введения дополнительной функции  $Q_3$ , а вместо выражения  $(1 - Q_1(x_k, y_k)) Q_3(y_k)$  подставлять вероятность того, что особь хозяина атакована ровно одним паразитом. Очевидно, что так тоже учитывается внутривидовая конкуренция среди паразитов.

Для функции  $Q_1$  в (5.33) должны выполняться следующие условия:

$$0 \leq Q_1(x, y) \leq 1, \quad Q_1(x, 0) = 1, \quad Q_1(x, y) \xrightarrow{x \rightarrow \infty} 1, \quad Q_1(x, y) \xrightarrow{y \rightarrow \infty} 0, \\ \frac{\partial Q_1}{\partial x} > 0, \quad \frac{\partial Q_1}{\partial y} < 0. \quad (5.34)$$

Свойства (5.34) имеют достаточно ясный биологический смысл: если численность паразитов равна нулю, то соответственно доля неатакованных хозяев равна единице; при любой фиксированной численности паразитов рост числа отложенных яиц (в данном случае речь не идет об увеличении плодовитости особей хозяина, а только об увеличении численности хозяев) приводит к росту доли  $Q_1$ ; и, наоборот, при фиксированной численности хозяев рост числа паразитов в системе приводит к монотонному снижению доли неатакованных хозяев. Соотношения (5.34) необходимо дополнить выражением  $Q_1(0, 0) = 1$ , доопределяя поведение функции  $Q_1$  в начале координат. Это дополнительное условие выполняется для большинства классических моделей с дискретным временем.

Вид функции  $Q_2$  (как и функции  $Q_3$ ) может быть самым разным, в частности, гиперболой (модель Скеллама), монотонно убывающей экспонентой (модель Морана-Риккера) и т. д. В конечном итоге, это зависит от той динамики, которая наблюдается у популяции хозяев при отсутствии паразитов. Комбинация модели Морана-Риккера динамики изолированной популяции и модели Николсона-Бейли рассмотрена в работе Беддингтона с соавт. [197, 198]. Известны и другие многочисленные попытки исправить, модифицировать и обобщить модель Николсона-Бейли [178, 184, 212, 234, 239, 253, 267, 356, 359 и др.].

### 5.3. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «хищник-жертва»

Модели динамики системы «хищник-жертва» с непрерывным временем, рассмотренные в настоящей главе, обладают одним важным общим недостатком. Это касается процесса трансформации биомассы потребленных жертв в хищников, время протекания которого (как предполагается в рамках всех этих моделей) равно нулю, что, конечно же, ни в коей мере не соответствует действительности. Дело даже не во времени трансформации биомассы, а в том, что два процесса – питание особей и воспроизводство – соединены в один. Функция, описывающая эти процессы, является, таким образом, своеобразной «перегруженной фигурой» (шахматный термин). Соответственно, когда возникает потребность в модификации модели, в усложнении вида этой функции, то появляется и проблема – какой именно процесс при этом модифицируется. Можно, в частности, говорить о действии механизма насыщения во взаимодействии хищника и жертвы (модели (5.8)–(5.10)), но соответствующее изменение вида функции в равной степени может относиться как к процессу воспроизводства хищников, так и к скорости потребления жертв. При этом в модели возникает весьма странный эффект: сытые хищники (по неизвестным причинам) хуже размножаются.

Не спасает положения введение запаздывающего аргумента в функцию, описывающую прирост численности хищников. В этом случае, как правило, возникает «эффект двойного закона», когда особи в популяции хищников «живут» одновременно по двум или нескольким различным законам [102].

Когда модели данной системы строятся на основе рекуррентных уравнений, рассмотренных в предыдущем параграфе, то этой проблемы не возникает, поскольку процесс взаимодействия видов и, соответственно, прирост численности хищников описывается с помощью «генерализованных» функций. В рамках подобных моделей принципиально невозможно выделить процессы взаимодействия особей, их смертности и саморегуляции. Все эти процессы описываются с помощью функций, ставящих в соответствие численностям популяций в текущем году значения численностей в следующем. Иными словами, в рамках функции здесь являются еще более «перегруженными фигурами», чем в моделях с непрерывным временем.

Эти «генерализованные» функции имеют в большинстве случаев относительно простой вид, и соответствующие модели могут эффективно исследоваться с помощью ЭВМ, хотя аналитические исследования нередко встречают серьезные трудности. При использовании таких моделей возникает чисто методологическая проблема, связанная с выбором вида этих функций. Эта проблема уже обсуждалась в первых главах, когда рассматривались непрерывно-дискретные модели динамики численности изолированной популяции.

В настоящем разделе будет кратко описана непрерывно-дискретная модель системы «хищник-жертва», в рамках которой оба процесса – потребление и воспроизводство, – разделены. Сразу же отметим, что эта модель существенно отличается от всех других, рассмотренных в настоящей главе, а ее анализ встречает серьезные трудности даже в относительно простых случаях.

Предположим, что существуют некоторые моменты времени  $t_k$  ( $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ ) в которые происходит увеличение численностей обеих популяций. Обозначим через  $x(t)$  численность популяции жертв в момент  $t$ , через  $z(t)$  – численность хищников. Между этими моментами времени  $t_k$  происходит монотонное снижение численностей популяций в результате гибели особей (естественная смертность плюс влияние саморегуляторных механизмов) и хищничества.

Отметим, что в общем случае увеличение численностей жертв и хищников происходит в разные моменты времени. Более того, за один и тот же интервал времени одна из популяций может иметь несколько генераций, и, соответственно, ее численность может выступать в качестве быстрой переменной по отношению к другой. При этом, естественно, должны соблюдаться определенные соотношения для плодовитости и выживаемости особей.

Реализация этих условий приводит к появлению узких фазовых портретов. В моделях с непрерывным временем возникновение подобных портретов возможно лишь тогда, когда одна из переменных является быстрой или, наоборот, медленной по отношению к другой. Однако появление малого параметра в моделях с непрерывным временем требует определенных соотношений параметров, что при обосновании встречает серьезные трудности.

Пусть  $x_k = x(t_k)$ ,  $z_k = z(t_k)$  – численности популяций жертв и хищников после появления потомства,  $x(t_k - 0)$ ,  $z(t_k - 0)$  – численности популяций до момента появления новой генерации (то есть численности доживших до момента размножения особей, которые могут дать потомство).

На каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  динамику численности жертв в наиболее простом случае можно описать уравнением, аналогичным уравнению Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = -a_1x - b_1x^2 - cxz, \quad (5.35)$$

где  $a_1$  – коэффициент естественной смертности жертв,  $b_1$  – коэффициент саморегуляции, а величина  $c$  определяется степенью сытости хищников. При численном исследовании модели предполагалось, что  $a_1, b_1 = \text{const} > 0$ .

Как и в моделях динамики системы «хищник-жертва» с насыщением (5.8)–(5.10), целесообразно ввести в эту модель дополнительную переменную  $W(t)$ , соответствующую суммарному количеству пищи, находящейся в ПС хищников. Пусть  $W_0$  – максимальный объем ПС одного хищника. Тогда в каждый момент времени  $t$  должно выполняться неравенство

$$W(t) \leq W_0 z(t).$$

Выражение  $kcxz$  описывает скорость поступления пищи в ПС хищника, где коэффициент  $k = const$  ( $0 < k < 1$ ) отражает неизбежные при потреблении потери биомассы. Уровень заполненности ПС хищника можно определять как отношение величины  $W(t)$  к текущему максимальному значению  $W_0 z(t)$  (что, однако, не совсем удобно при численном исследовании поведения решений системы вблизи начала координат) или же как разность

$$\theta = W_0 z(t) - W(t).$$

Естественно предполагать, что чем выше заполненность ПС хищника, тем ниже интенсивность потребления жертв. Иными словами, для функции  $c$  должны выполняться следующие ограничения:

$$\forall \theta c(\theta) \geq c(0) \geq 0, \frac{dc}{d\theta} \geq 0.$$

При численном исследовании модели предполагалось, что  $c(\theta) = c_1 \theta$ ,  $c_1 = const > 0$ .

Динамику численности хищников на интервале  $[t_k, t_{k+1})$  можно описать с помощью уравнения

$$\frac{dz}{dt} = -a_2 z - b_2 z^2, \tag{5.36}$$

где коэффициент  $a_2$  описывает процесс естественной смертности хищников,  $b_2$  – коэффициент влияния саморегуляторных механизмов. Значения этих коэффициентов не являются постоянными и в общем случае зависят от значений величины  $\theta$ : интенсивность гибели голодных хищников, несомненно, выше, чем сытых. При достаточно высокой «нехватке» жертв возрастает также и внутривидовая конкуренция среди хищников. Поэтому для величин  $a_2$  и  $b_2$  должны выполняться условия:

$$a_2(0) > 0, \frac{da_2}{d\theta} \geq 0; b_2(0) \geq 0, \frac{db_2}{d\theta} \geq 0. \tag{5.37}$$

Заметим, что если для величины  $b_2$  можно действительно предполагать существование подобной зависимости от текущего значения величины  $\theta$ , то для  $a_2$  это приближение может оказаться несостоятельным. Интенсивность смертности хищников определяется не столько текущим значением уровня наполненности ПС, сколько условиями питания хищников в течение

ние некоторого определенного времени. Иными словами, в более общем случае интенсивность  $a_2$  зависит от интеграла от величины  $\theta$ . При численном исследовании модели предполагалось, что  $b_1 = const > 0$ ,  $a_2(\theta) = a_2^0 + a_2^1\theta$ , где  $a_2^0, a_2^1 = const > 0$ .

Динамика наполненности ПС хищника определяется тремя процессами: потоком корма (за счет потребления жертв), естественным оттоком, а также оттоком, связанным с гибелью хищников. Как уже было отмечено, увеличение значения переменной  $W(t)$  происходит со скоростью  $kcxz$ . Скорость естественного оттока корма из системы в первом приближении можно считать пропорциональной величине  $W(t)$  с некоторым постоянным коэффициентом  $q$ .

За время  $\Delta t \rightarrow 0$  в популяции хищников гибнет  $(a_2z + b_2z^2)\Delta t$  особей; с каждой погибшей особью из системы удаляется  $W(t)/z(t)$  пищи; следовательно, суммарные потери пищи составляют  $(a_2 + b_2z)W\Delta t$ . Таким образом, справедливо следующее уравнение:

$$\frac{dW}{dt} = kcxz - qW - (a_2 + b_2z)W. \quad (5.38)$$

Объединяя соотношения (5.35)–(5.38), получаем модель динамики системы хищник – жертва на интервале  $[t_k, t_{k+1})$ . Обозначим через  $Y_1$  и  $Y_2$  – величины плодовитостей особей жертв и хищников соответственно (среднее число потомков, приходящихся на одну выжившую к моменту размножения особь). Если корма для жертв всегда в избытке, то можно считать величину  $Y_1$  постоянной. В более общем случае значение  $Y_1$  зависит от условий питания жертв в течение некоторого времени. При численном исследовании модели предполагалось, что  $Y_1 = const > 1$ ; в этом случае, очевидно, при отсутствии хищников численность жертв монотонно стабилизируется на единственном устойчивом уровне. Таким образом, численность жертв новой генерации (с учетом введенных выше обозначений) определяется выражением

$$x_{k+1} = x(t_{k+1}) = Y_1x(t_{k+1} - 0).$$

Если для популяции жертв возможно указать условия, когда их плодовитость может быть постоянной величиной, то для хищников такое предположение является нереальным. Их плодовитость всегда зависит от условий питания, иными словами, от средней величины показателя  $\theta$  в течение определенного времени, и с ростом значения этого показателя (при ухудшении условий питания) плодовитость хищников снижается. Кроме того, плодовитость хищников должна зависеть от средней скорости поступления пищи в ПС хищника: чем выше эта скорость (что также отражает условия питания хищников), тем плодовитость больше. Обозначим через  $\bar{V}$

среднюю скорость поступления пищи в ПС хищника, тогда  $Y_2 = Y_2(\bar{\theta}, \bar{v})$ . Численность хищников новой генерации определяется выражением

$$z_{k+1} = z(t_{k+1}) = Y_2 z(t_{k+1} - 0).$$

При численном исследовании модели предполагалось, что

$$Y_2 = Y_2(\bar{\theta}) = Y_2^0 e^{-s\bar{\theta}} \int_{t_k}^{t_{k+1}} c(u)x(u)z(u)du,$$

где  $Y_2^0$  – положительный коэффициент, пропорциональный плодовитости хищников и коэффициенту  $k$  потерь (при потреблении жертв хищниками) и обратно пропорциональный величине  $h$

$$\bar{\theta} = \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} \theta(u)du.$$

Параметр  $s$  отражает чувствительность плодовитости хищников к условиям питания особей.

Достаточно сложным и неясным остается вопрос об изменении величины  $W(t)$  при появлении особей новой генерации. Очевидно, что потери биомассы при этом неизбежны и в наиболее простом случае можно считать, что

$$W(t_{k+1}) = pW(t_{k+1} - 0),$$

где параметр  $p = \text{const}$  удовлетворяет соотношениям  $0 < p < 1$ .

Описанная выше модель обладает следующими очевидными свойствами. При неотрицательных начальных данных решения модели неотрицательны и ограничены (по построению). При  $Y_1 < \exp(a_1 h)$  обе популяции асимптотически вырождаются. Если  $Y_2(0) < 1$ , то популяция хищников вырождается при любых начальных условиях; если при этом  $Y_1 > \exp(a_1 h)$ , то популяция жертв асимптотически стабилизируется на единственном положительном уровне (при указанных соотношениях этот положительный уровень является глобально устойчивым аттрактором).

Дать достаточно глубокий анализ модели в общем виде не представляется возможным. Некоторые из режимов модели, выявленные при численном исследовании, представлены на рис. 5.8.

На рис. 5.8а представлен режим, полученный при следующих значениях параметров:  $a_1 = 0,07$ ,  $b_1 = 0,020918$ ,  $c_1 = 1,2$ ,  $W_0 = 1$ ,  $k = 0,7$ ,  $a_2^0 = 0,002$ ,  $a_2^1 = 300$ ,  $b_2 = 0,15$ ,  $q = 0,0023$ ,  $Y_1 = 20$ ,  $Y_2^0 = 5 \cdot 10^8$ ,  $s = 0,0001$ ,  $p = 0,9$ . На графике данный режим выглядит как стабилизационный (затухающие колебания) на некотором положительном уровне; в действительности же



в стационарном режиме наблюдаются флуктуации численностей около средних значений  $\bar{x} \approx 537,1762$  и  $\bar{y} \approx 579,8717$  с крайне малой амплитудой (отклонения от средних значений лежат в квадрате  $[-4 \cdot 10^{-7}, 4 \cdot 10^{-7}] \times [-4 \cdot 10^{-7}, 4 \cdot 10^{-7}]$ , рис. 5.8b). Если это циклический режим, то длина цикла больше 1000 тактов по времени.

На рис. 5.8c и 5.8d отображен режим периодических колебаний – начальный этап (неустановившийся режим) и стационарные колебания, – который был получен при  $c_1 = 1,4$  (когда хищники оказывают более сильное влияние на динамику жертв, чем в предыдущем случае); остальные параметры имеют те же значения. Заметим, что представленный цикл также является нечетким.

Дальнейшее усиление влияния хищников на динамику жертв ( $c_1 = 1,65$ ) приводит к реализации весьма интересного режима (рис. 5.9), похожего (внешне) на режим реверсивной вспышки массового размножения [40, 136].

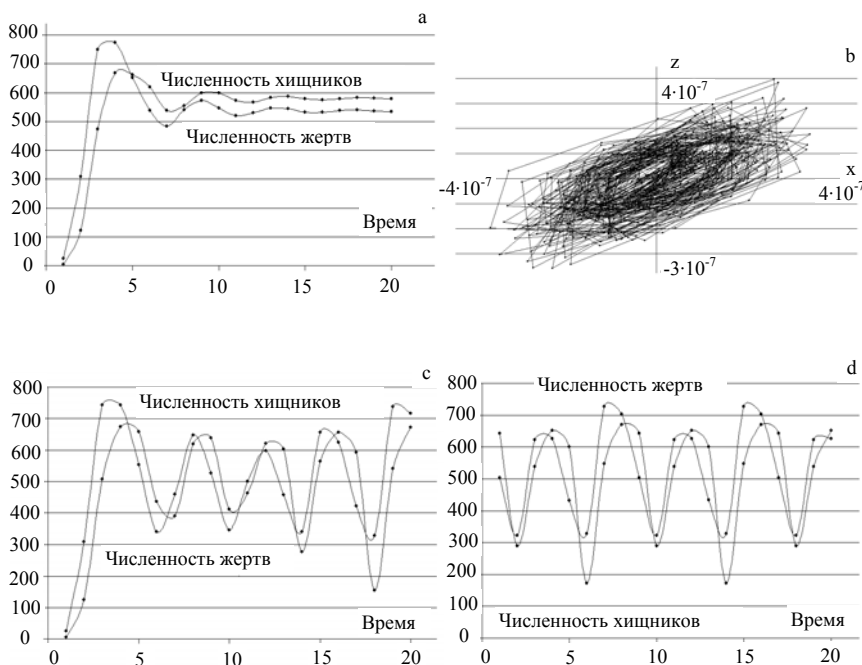


Рис. 5.8. Некоторые динамические режимы модели (5.35)–(5.38):  
 а – режим малых флуктуаций численностей около положительных значений (начальный этап); б – тот же режим, колебания численностей на плоскости  $(x, z)$  в стационарном режиме; в – циклические колебания (начальный этап);  
 д – тот же режим, стационарный режим

Основной режим реверсивной вспышки характеризуется тем, что в норме численность популяции (жертв) высока, а спад численности ниже определенного порогового значения, вызванный влиянием неблагоприятных погодных факторов, приводит к тому, что она продолжает снижаться до некоторого минимума даже при благоприятных условиях.

Здесь мы видим примерно такую же картину (рис. 5.9а): численность популяции жертв длительное время (6 шагов по времени) находится на высоком уровне (вблизи 900), потом она снижается и, после прохождения минимума, снова стабилизируется на высоком уровне. Подобная динамика наблюдается при установившемся режиме (рис. 5.9б). Однако есть важное отличие этого режима от оригинального – здесь нет речи о влиянии на динамику популяции благоприятных или неблагоприятных погодных факторов. Как видно из рис. 5.9с, данный режим является циклическим, а его «похожесть» на реверсивную вспышку обусловлена неравномерностью движения системы по циклу.

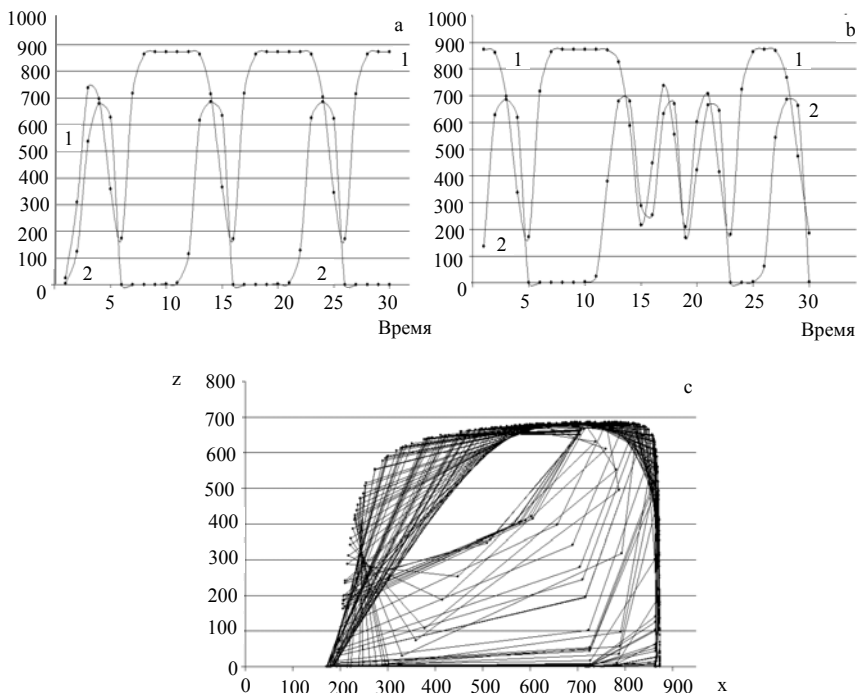


Рис. 5.9. Колебания численностей популяций – аналог реверсивной вспышки: а – начальный этап; б – установившийся режим; с – проекция колебаний в установившемся режиме на плоскость  $(x, z)$ . 1 – кривая изменения численности жертв, 2 – то же, хищников

Также интересно отметить другую особенность рассматриваемого режима. Если динамика численности жертв походит внешне на реверсивную вспышку, то практически по тем же причинам динамика численности хищников походит на режим собственно вспышки [40, 136].

Представленную выше модель можно несколько видоизменить. А именно, можно рассматривать переменную  $W(t)$  как наполненность ПС только одного хищника, а не суммарного объема ПС хищника для всей популяции. Это, естественно, приведет к необходимости модификации всех уравнений модели. Кроме того, модель может быть упрощена, если предположить, что переменная  $W(t)$  является быстрой по отношению к двум другим переменным  $x(t)$  и  $z(t)$  (что представляется вполне естественным), а также в популяции хищников не действуют саморегуляторные механизмы. Эти предположения позволяют проанализировать модель существенно глубже, чем в предыдущем случае. В этот раз можно также воспользоваться приемом, который был использован в работе [3], и таким образом получить вывод, что динамика численностей взаимодействующих популяций на интервале  $[t_k, t_{k+1})$  описывается следующей моделью:

$$\frac{dx}{dt} = -a_1x - b_1x^2 - c_1 \frac{xz}{x+A}, \quad \frac{dz}{dt} = -a_2z - b_2 \frac{z}{x+A}, \quad (5.39)$$

В отличие от предыдущей модели в (5.39)  $b_2$  не является коэффициентом влияния саморегуляторных механизмов, а определяет интенсивность дополнительной смертности особей, обусловленной нехваткой пищи.

В моменты времени  $t_{k+1}$  появления особей новых генераций выполняются следующие соотношения:

$$x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = f(\theta) z(t_{k+1} - 0), \quad (5.40)$$

где  $Y_1$  – как и в предыдущей модели, коэффициент плодовитости выживших к моменту размножения особей; величина  $\theta$  отражает условия питания хищников на протяжении некоторого временного интервала  $[t_{k+1} - \tau, t_{k+1})$  (непосредственно перед моментом появления особей очередной генерации):

$$\theta = \frac{1}{h} \int_{t_{k+1}-\tau}^{t_{k+1}-0} \frac{x(u)}{x(u)+A} du,$$

а неотрицательная функция  $f(\theta)$  удовлетворяет условиям:

$$f(\theta) \in C, \quad f(0)=0, \quad \frac{df}{d\theta} > 0.$$

Еще более упрощая ситуацию, будем предполагать, что  $\tau = 0$  и  $f(\theta) = Y_2 \theta$ . В этом случае условия (5.40) примут вид:

$$x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = \frac{Y_2 x(t_{k+1} - 0) z(t_{k+1} - 0)}{x(t_{k+1} - 0) + A}. \quad (5.41)$$

Не уменьшая общности, можем считать, что  $h = b_1 = c_1 = 1$  (это может быть реализовано с помощью несложной замены переменных), и таким образом основная система (5.39) приводится к следующему виду:

$$\frac{dx}{dt} = -a_1 x - x^2 - \frac{xz}{x+A}, \quad \frac{dz}{dt} = -a_2 z - b_2 \frac{z}{x+A}, \quad (5.42)$$

Модель (5.41)–(5.42) обладает следующими очевидными свойствами. Решения с неотрицательными начальными данными не могут выйти за пределы первой четверти. Существует такое значение  $x = \bar{x}$ , что при любых ненулевых начальных данных траектории системы (5.41)–(5.42) стремятся войти в полосу  $0 < x \leq \bar{x}$ . Действительно, при  $z(0) = 0$  система вырождается в уравнения

$$\frac{dx}{dt} = -a_1 x - x^2, \quad x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0).$$

решая которые получим, что последовательность значений численности популяции связаны соотношением:

$$x(t_{k+1}) = \frac{Y_1 a_1 x(t_k)}{(e^{a_1} - 1)x(t_k) + a_1 e^{a_1}}.$$

Это уравнение является моделью Скеллама, имеющее глобально устойчивое равновесие

$$\bar{x} = \frac{a_1(Y_1 - e^{a_1})}{e^{a_1} - 1}.$$

Такое состояние равновесия существует в первой четверти только при выполнении условия

$$Y_1 > e^{a_1}. \quad (5.43)$$

Если же условие (5.43) не выполняется, то единственным аттрактором системы (5.41)–(5.42) является начало координат. Поэтому далее будем считать, что условие (5.43) выполняется.

Для доказательства ограниченности второй переменной этой системы рассмотрим образ полупрямой  $x = \bar{x}$ ,  $0 \leq z < \infty$  в результате одной итерации отображения, соответствующего системе (5.41)–(5.42). Заметим, что

это отображение является непрерывным в первой четверти, поскольку, во-первых, уравнения скачка (5.41) задаются непрерывными функциями, а во-вторых, для системы (5.42) выполняются условия теоремы о непрерывной зависимости от параметра. Следовательно, рассматриваемая полупрямая в результате отображения переходит в непрерывную кривую, а стационарная точка  $(\bar{x}, 0)$  – сама в себя.

Можно показать, что при  $z \rightarrow \infty$  образ точки  $(\bar{x}, z)$  стремится к началу координат. Действительно, пусть  $x(t), z(t)$  – решение системы (5.42) с начальными данными  $(\bar{x}, z_0)$ . Учитывая, что  $z_1(t) < z(t) < z_2(t)$ , где  $z_1(t)$  – решение уравнения

$$\frac{dz_1}{dt} = -a_2 z_1 - b_2 \frac{z_1}{A}, \quad (5.44)$$

а  $z_2(t)$  – решение уравнения

$$\frac{dz_2}{dt} = -a_2 z_2 - b_2 \frac{z_2}{\bar{x} + A} \quad (5.45)$$

с начальными данными  $z_i(t_0) = z_0$  ( $i = 1, 2$ ), можно сказать, что  $x(t) < x_1(t)$ , где  $x_1(t)$  – решение уравнения

$$\frac{dx_1}{dt} = -\frac{x_1 z_1}{x_1 + A} \quad (5.46)$$

с начальными данными  $x_1(t_0) = \bar{x}$ . Отсюда следует, что выполняется следующее неравенство:

$$z(t_0 + 1) = Y_2 \frac{x(t_0 + 1 - 0)z(t_0 + 1 - 0)}{x(t_0 + 1 - 0) + A} < Y_2 \frac{x_1(t_0 + 1 - 0)z_2(t_0 + 1 - 0)}{x_1(t_0 + 1 - 0) + A}.$$

Решая уравнения (5.44)–(5.46), получаем следующие соотношения:

$$z_2(t_0 + 1 - 0) = z_0 e^{-C_2}, \quad x_1(t_0 + 1 - 0) + \ln(x_1(t_0 + 1 - 0)) = \bar{x} + \ln \bar{x} - \frac{z_0}{C_1} (1 - e^{-C_1}),$$

где

$$C_1 = a_2 + \frac{b_2}{A}, \quad C_2 = a_2 + \frac{b_2}{\bar{x} + A}.$$

При  $z_0 \rightarrow \infty$  имеем

$$x_1(t_0 + 1 - 0) \rightarrow \exp\left(\bar{x} + \ln \bar{x} - \frac{z_0}{C_1} (1 - e^{-C_1})\right).$$

Следовательно, справедливо следующее неравенство (при  $z_0 \rightarrow \infty$ ):

$$z(t_0 + 1) \leq \exp\left(\bar{x} + \ln \bar{x} - \frac{z_0}{C_1}(1 - e^{-C_1})\right) z_0 e^{C_2}.$$

Отсюда следует, что при  $z_0 \rightarrow \infty$  образ точки  $(\bar{x}, z_0)$  стремится к началу координат. Или, другими словами, полуполоса  $(0, \bar{x}) \times (0, \infty)$  отображается в некоторую замкнутую ограниченную область  $D$ . Отсюда следует ограниченность второй переменной.

Исследуем стационарную точку  $(\bar{x}, 0)$  на устойчивость. Заметим, что вблизи этой точки система (5.42) принимает вид

$$\frac{dx}{dt} = -a_1 x - x^2, \quad \frac{dz}{dt} = -a_2 z - b_2 \frac{z}{x + A}, \quad (5.47)$$

Найдем решение системы (5.47) с начальными данными  $x(0) = x_0$ ,  $z(0) = z_0$ . Из первого уравнения системы с учетом начальных условий получаем

$$x(t) = \frac{a_1 x_0}{a_1 e^{a_1 t} + x_0 (e^{a_1 t} - 1)}. \quad (5.48)$$

Подставляя решение (5.48) во второе уравнение системы (5.47), имеем следующее уравнение:

$$\frac{dz}{dt} = -z \left( a_2 + b_2 \frac{e^{a_1 t} (a_1 + x_0) - x_0}{x_0 (a_1 - A) + A e^{a_1 t} (a_1 + x_0)} \right).$$

Решая это уравнение, получаем выражение:

$$z(t) = z_0 e^{-a_2 t + \frac{b_2 t}{a_1 - A} \left( \frac{e^{a_1 t} A (a_1 + x_0) + x_0 (a_1 - A)}{a_1 (A + x_0)} \right)^{-\frac{b_2}{A(a_1 - A)}}}.$$

Далее, в момент времени  $t = 1$  численности особей, доживших до этого момента, определяются выражениями:

$$x(1-0) = \frac{a_1 x_0}{a_1 e^{a_1} + x_0 (e^{a_1} - 1)},$$

$$z(1-0) = z_0 e^{-a_2 + \frac{b_2}{a_1 - A} \left( \frac{e^{a_1} A (a_1 + x_0) + x_0 (a_1 - A)}{a_1 (A + x_0)} \right)^{-\frac{b_2}{A(a_1 - A)}}}.$$

Наконец, подставляя полученные значения в уравнения (5.41) для скачков траекторий, получаем следующее отображение первой четверти в себя:

$$x(1) = Y_1 x(1-0), \quad z(1) = \frac{Y_2 x(1-0) z(1-0)}{x(1-0) + A}.$$

Для того, чтобы найти собственные значения якобиана полученного отображения, достаточно найти производную второй функции по второй переменной (матрица Якоби будет нижнетреугольная, а первый диагональный элемент будет меньше единицы из условий существования стационарной точки  $(\bar{x}, 0)$ ). Отсюда получим условие устойчивости стационарной точки  $(\bar{x}, 0)$ :

$$Y_2 e^{-a_2 + \frac{b_2}{a_1 - A}} \frac{a_1 x_0 (a_1 (A + x_0)) A (a_1 - A) \frac{b_2}{a_1 - A}}{(x_0 (a_1 + A (e^{a_1} - 1)) + A a_1 e^{a_1}) A (a_1 - A) \frac{b_2}{a_1 - A}} \leq 1.$$

Численное исследование системы проводилось следующим образом. Фиксировались все параметры системы, кроме значения  $Y_2$ . Параметр  $Y_2$  выбирался как бифуркационный. Таким образом изучалось влияние хищничества на популяцию жертв.

Понятно, что при малом значении коэффициента  $Y_2$  существует только тривиальное состояние равновесия  $(\bar{x}, 0)$ . При увеличении  $Y_2$  эта стационарная точка теряет устойчивость и от нее ответвляется устойчивая нетривиальная стационарная точка.

Аналитически можно показать, что изоклина горизонтальных наклонов<sup>2</sup> пересекает ось  $x$  и имеет горизонтальную асимптоту. А изоклина вертикальных наклонов пересекает ось  $z$  и проходит через точку  $(\bar{x}, 0)$ . Также достаточно очевидно, что изоклина горизонтальных наклонов строго возрастает в  $R_+^2$  с увеличением параметра  $Y_2$  не меняется, в то время как изоклина вертикальных наклонов вытягивается по вертикали и точка ее пересечения с осью  $x$  сдвигается влево. Таким образом, нетривиальная стационарная точка с увеличением параметра  $Y_2$  двигается влево по изоклине вертикальных наклонов. Далее картины бифуркаций при различных значениях параметров системы могут сильно отличаться.

На рис. 5.10 представлена одна из возможных последовательностей бифуркаций траекторий на фазовой плоскости. При достаточно малых значениях  $Y_2$  нетривиальное состояние равновесия является глобально устойчивым. При увеличении значения состояние равновесия остается устойчивым, но на плоскости из сгущения траекторий появляются циклы.

<sup>2</sup> Кривая, в которой образ каждой ее точки имеет ту же ординату, что и прообраз.

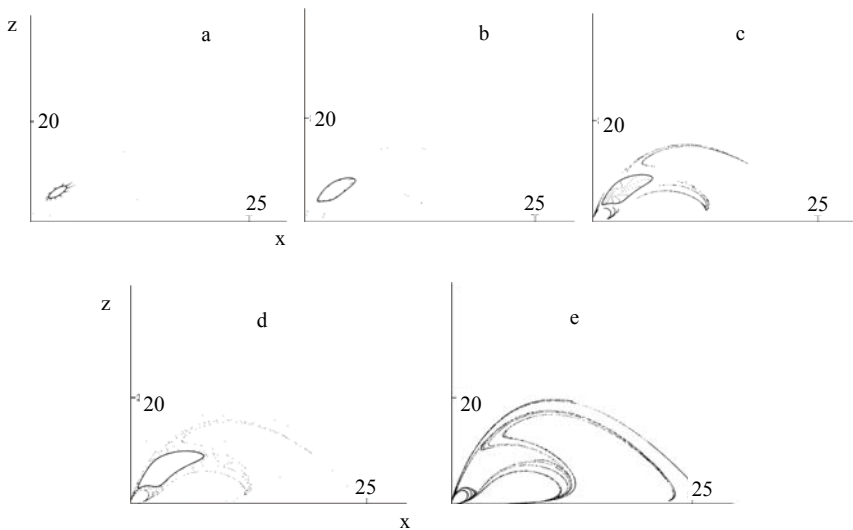


Рис. 5.10. Смена режимов в модели при увеличении значения параметра  $Y_2$ :  
 $a_1 = 1, a_2 = 1, b_2 = 0,04, A = 1, Y_1 = 50$

Дальнейшее увеличение параметра приводит к потере устойчивости и при этом рождается замкнутая инвариантная кривая (рис. 5.10а). В результате бифуркаций удвоения цикла возникают новые циклы различных длин (на рис. 5.10b представлен цикл длины 16). Из-за бесконечной серии ветвлений рождается устойчивый хаотический аттрактор (рис. 5.10 с).

Увеличение значения  $Y_2$  приводит к тому, что хаотический аттрактор теряет устойчивость. В этом случае все траектории стягиваются к некоторой инвариантной кривой (рис. 5.10d). После серии бифуркаций, связанных, в том числе, с потерей устойчивости аттрактора и ее восстановлением, аттрактор расширяется до максимальных размеров (рис. 5.10е). Кроме него на фазовой плоскости не существует других притягивающих множеств.

Таким образом, анализ достаточно простой модели показывает, что при определенных значениях параметров в ней реализуются сложные динамические режимы. Показать – хотя бы на качественном уровне, что данные режимы (рис. 5.10) могут существовать в природной обстановке, не представляется возможным.



#### 5.4. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «паразит-хозяин»

Как уже отмечалось, анализу динамики системы «паразит-хозяин» посвящено огромное число работ. В подавляющем большинстве случаев рассмотренные математические модели (как с непрерывным, так и дискретным временем) применимы к описанию и системы «хищник-жертва», и системы «паразит-хозяин». Последнее во многом обусловлено некоторой общностью описания процессов взаимодействия видов. В то же время использование моделей динамики популяций с разрывными траекториями показывает, что данные системы не допускают одинакового описания. Как было продемонстрировано в предыдущем параграфе, корректное изображение динамики системы «хищник-жертва» в таких ситуациях требует введения в модель дополнительной переменной, описывающей степень сытости хищника. В частности, это может быть объем ПС одного хищника. Уровень наполненности ПС определяет скорость уничтожения жертв хищниками.

В этом разделе изучаются непрерывно-дискретные модели системы «паразит-хозяин», в рамках которых поколения в обеих популяциях не перекрываются, а появление особей новых генераций происходит в относительно близкие сроки, что будем описывать как разрыв траектории дифференциального уравнения. Рассматриваемые модели предназначены в основном для описания динамики численности популяций насекомых и их паразитов-энтомофагов, заражающих яйца. Предполагается, что каждое яйцо может быть заражено лишь однажды и из каждого зараженного яйца может появиться не более одной особи паразита.

Пусть  $x(t)$  и  $y(t)$  – численности особей популяций «хозяев» и «паразитов» соответственно в момент времени  $t$ . Будем считать, что особи обеих популяций развиваются по однолетней генерации и появление особей нового поколения и гибель предыдущего осуществляются в фиксированные моменты времени  $t_k = hk$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ). Пусть  $x(t_k - 0)$  – численность особей хозяина, доживших до момента размножения  $t_k$ ; соответственно,  $y(t_k - 0)$  – численность паразитов в этот же момент времени.

Предположим, что в момент  $t_k$ , выжившие особи популяции «хозяев» откладывают яйца, часть из которых заражается паразитом. Пусть  $Y$  – средняя плодовитость хозяина (т. е. среднее число яиц, откладываемое каждой выжившей особью). Тогда общее количество отложенных яиц  $E_k$  будет определяться выражением:

$$E_k = Yx(t_k - 0).$$

В дальнейшем будем полагать, что коэффициент плодовитости  $Y \equiv const > 1$ . Очевидно, если выполнено обратное неравенство, то обе

популяции вырождаются при любых начальных значениях численностей. В общем случае величина  $Y$  не является постоянной и может зависеть, например, от средней численности особей на временном интервале  $[t_{k-1}, t_k]$ , что косвенно отражает условия питания особей в течение определенного времени.

Также будем считать, что в этот же момент времени  $t_k$  происходит заражение паразитом яиц хозяина. Пусть  $P$  – доля зараженных яиц (соответственно, величина  $Yx(t_k - 0)P$  равна общему количеству зараженных яиц). Можно предполагать, что эта величина  $P$  определяется численностью только особей популяции паразитов, доживших до момента  $t_k$ ,  $P = P(y(t_k - 0))$ . Сразу же отметим: подобное предположение означает, что паразиты обладают «бесконечным потенциалом» – при фиксированной численности паразитов рост числа особей, откладывающих яйца, приводит к тому, что число зараженных яиц линейно растет в зависимости от  $x(t_k - 0)$ . Более общий случай, когда величина  $P$  определяется численностями  $x(t_k - 0)$  и  $y(t_k - 0)$  и при этом потенциал паразитов (возможность заражения конечного числа особей хозяина) ограничен, также будет рассмотрен в данном разделе.

Исходя из биологического смысла функции  $P$ , на нее необходимо наложить следующие ограничения: 1) рост численности паразитов  $y(t_k - 0)$  приводит к монотонному росту величины  $P$  и  $P(\infty) = 1$ ; 2) при  $y(t_k - 0) = 0$  функция  $P$  также равна нулю.

В наиболее простом случае функция, удовлетворяющая данным ограничениям, может быть представлена в виде дробно-линейного выражения:

$$P = P(y(t_k - 0)) = \frac{y(t_k - 0)}{q + y(t_k - 0)},$$

где параметр  $q = \text{const} > 0$  отражает условия поиска паразитом хозяина: чем больше значение параметра  $q$ , тем меньше число атакованных хозяев при прочих равных условиях.

Будем также предполагать, что развитие особей обеих популяций в новых фазах (яйцо и зараженное яйцо) после момента  $t_k$  происходит достаточно быстро и нет необходимости рассматривать соответствующие процессы в модели. И, таким образом, будем считать, что в моменты времени  $t_k$  появляются особи новых генераций, число которых в соответствии с введенными обозначениями описывается соотношениями:

$$x_k = Yx(t_k - 0)(1 - P(y(t_k - 0))), \quad y_k = Yx(t_k - 0)P(y(t_k - 0)). \quad (5.49)$$

Как и раньше, будем предполагать, что между выделенными моментами  $t_k$  численности обеих популяций монотонно снижаются и на каждом интервале  $[t_k, t_{k+1})$  динамика их описывается системой уравнений ((5.49) являются начальными условиями для этой системы дифференциальных уравнений)

$$\frac{dx}{dt} = -xR_1(x), \quad \frac{dy}{dt} = -yR_2(y), \quad (5.50)$$

где функции  $R_1(x)$  и  $R_2(y)$ , определяющие смертность особей в популяциях, удовлетворяют обычным ограничениям:

$$\begin{aligned} R_1(0) = R_1^0 > 0, \quad R_1(\infty) = \infty, \quad \frac{dR_1}{dx} > 0, \\ R_2(0) = R_2^0 > 0, \quad R_2(\infty) = \infty, \quad \frac{dR_2}{dy} > 0. \end{aligned} \quad (5.51)$$

Таким образом, мы выдвигаем гипотезу, что на временных интервалах  $[t_k, t_{k+1})$  нет никакого взаимодействия популяций (и это – качественное отличие рассматриваемой системы от системы «хищник-жертва»), а все взаимодействие сосредоточено в моменты  $t_k$ . По аналогии с тем, как проводился анализ динамики численности изолированной популяции, введем две следующие функции:

$$\psi_1(s) = \int \frac{ds}{sR_1(s)}, \quad \psi_2(s) = \int \frac{ds}{sR_2(s)}. \quad (5.52)$$

Из свойств (5.51) следует, что функции (5.52) монотонно возрастают и «выпуклы вверх». С помощью этих функций можно записать решение системы (5.50) на интервале  $[t_k, t_{k+1})$ :

$$x(t_k - 0) = \psi_1^{-1}(C_1 - t_k), \quad y(t_k - 0) = \psi_2^{-1}(C_2 - t_k),$$

где константы  $C_1$  и  $C_2$  определяются из начальных условий:

$$C_1 = t_{k-1} + \psi_1(x_{k-1}), \quad C_2 = t_{k-1} + \psi_2(y_{k-1}).$$

С помощью этих соотношений мы можем свести непрерывно-дискретную модель (5.49)-(5.50) к дискретной:

$$\begin{aligned} x_k &= Y\psi_1^{-1}(\psi_1(x_{k-1}) - h)(1 - P(\psi_2^{-1}(\psi_2(y_{k-1}) - h))), \\ y_k &= Y\psi_1^{-1}(\psi_1(x_{k-1}) - h)P(\psi_2^{-1}(\psi_2(y_{k-1}) - h)). \end{aligned} \quad (5.53)$$

Модель (5.53) обладает следующими свойствами:

1. При неотрицательных начальных значениях  $x_0, y_0$  траектории модели (5.53) неотрицательны и ограничены.

2. Начало координат при любых значениях параметров является стационарной точкой системы (5.53). Неравенство

$$Ye^{-R_1^0 h} < 1 \quad (5.54)$$

является необходимым и достаточным условием глобальной устойчивости нулевой стационарной точки.

3. Если выполнено условие, противоположное (5.54), то модель имеет единственное положение равновесия на оси  $x$  с координатами  $(D, 0)$ , которое является устойчивым тогда и только тогда, когда выполняется неравенство

$$DP'(0)e^{-R_2^0 h} < 0. \quad (5.55)$$

4. Если выполнены неравенства, противоположные (5.54) и (5.55), то, как показано В. Л. Неклюдовой [110], модель (5.53) имеет единственное нетривиальное положение равновесия, являющееся при этом устойчивым.

Рассмотрим модификацию модели (5.49)–(5.50) динамики системы «паразит-хозяин» с учетом ограничения на потенциальную плодовитость особей паразита. В данном случае будем предполагать, что доля зараженных яиц  $P$  определяется численностями особей обеих популяций, доживших до момента  $t_k$ :  $P = P(u, v)$ , где  $u = x(t_k, -0)$ ,  $v = y(t_k, -0)$ . Функция  $P$  должна удовлетворять следующим ограничениям:

1. При фиксированной численности хозяев увеличение числа паразитов приводит к монотонному росту доли зараженных особей и в пределе величина  $P$  стремится к единице:

$$\frac{dP}{dv} > 0, \quad \lim_{v \rightarrow \infty} P(u, v) = 1.$$

2. Если численность паразитов равна нулю, то и доля зараженных особей равна нулю:

$$P(u, 0) = 0.$$

3. При фиксированной численности паразитов рост числа особей хозяина приводит к монотонному снижению доли зараженных особей  $P$ , и при неограниченном росте значения  $u$  величина доли  $P$  асимптотически стремится к нулю (соответственно, общее число зараженных особей определяется только численностью паразитов и их потенциальной активностью):

$$\frac{dP}{du} < 0, \quad \lim_{u \rightarrow \infty} P(u, v) = 0, \quad \lim_{u \rightarrow \infty} YuP(u, v) = \mu v,$$

где параметр  $\mu > 1$  отражает потенциальную возможность паразитов к заражению особей хозяина. Этот параметр численно равен максимальному количеству яиц хозяина, которые могут быть атакованы паразитом. Очевидно, если  $\mu < 1$ , то при любых начальных значениях численностей и любых допустимых значениях других параметров численность паразитов асимптотически стремится к нулю.

В наиболее простом случае функция, удовлетворяющая всем перечисленным выше ограничениям, может быть представлена в виде:

$$P(u, v) = \frac{\mu v}{q + Yu + \mu v},$$

где параметр  $q = \text{const} > 0$  (как и в предыдущей модели) отражает условия поиска паразитом хозяина.

Следует отметить, что предположение о монотонности функции  $P$  не является обязательным. В более общем случае можно считать, что при каждом фиксированном значении численности хозяина существует соответствующее значение численности паразитов, при котором функция  $P$  достигает максимума. Снижение значений функции при больших численностях паразитов обусловлено эффектом перезаражения.

Таким образом, в момент  $t_k$  происходит появление особей новых генераций, что, в соответствии с введенными обозначениями, описывается соотношениями

$$\begin{aligned} x_k &= Yx(t_k - 0)(1 - P(x(t_k - 0), y(t_k - 0))), \\ y_k &= cYx(t_k - 0)P(x(t_k - 0), y(t_k - 0)), \end{aligned} \quad (5.56)$$

где коэффициент  $c$  ( $0 < c \leq 1$ ) равен доли успешно отродившихся паразитов от общего числа зараженных особей хозяина. Между выделенными моментами  $t_k$  численности обеих популяций монотонно снижаются. Будем предполагать, что на каждом интервале  $[t_k, t_{k+1})$  динамика численностей каждой из популяций описывается моделью Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x^2; \quad \frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y^2; \quad (5.57)$$

где  $\alpha_i > 0$ ,  $i = 1, 2$  – коэффициенты естественной гибели особей в популяциях,  $\beta_i > 0$  – коэффициенты саморегуляции.

Модель (5.56)–(5.57) очевидным образом может быть представлена в виде системы рекуррентных соотношений. Действительно, интегрируя уравнения (5.57) на интервале  $[t_k, t_{k+1})$  с начальными условиями  $x(t_k) = x_k$ ,  $y(t_k) = y_k$ , получаем выражения, определяющие численности особей, доживших до момента размножения:

$$x(t_{k+1}-0) = \frac{x_k}{a_1 + b_1 x_k}, \quad y(t_{k+1}-0) = \frac{y_k}{a_2 + b_2 y_k},$$

где новые положительные параметры связаны с параметрами системы (5.57) следующими соотношениями:

$$a_i = e^{\alpha_i h}, \quad b_i = \frac{\beta_i}{\alpha_i} (e^{\alpha_i h} - 1).$$

С учетом соотношений (5.56) и выбранного вида функции  $P$  дискретная модель принимает вид:

$$\begin{aligned} x_{k+1} &= \frac{Yx_k}{a_1 + b_1 x_k} - \frac{Y\mu\alpha_k y_k}{q(a_1 + b_1 x_k)(a_2 + b_2 y_k) + Yx_k(a_2 + b_2 y_k) + \mu y_k(a_1 + b_1 x_k)}, \\ y_{k+1} &= \frac{cY\mu\alpha_k y_k}{q(a_1 + b_1 x_k)(a_2 + b_2 y_k) + Yx_k(a_2 + b_2 y_k) + \mu y_k(a_1 + b_1 x_k)}. \end{aligned} \quad (5.58)$$

Модель (5.58) обладает следующими простыми свойствами:

1. При неотрицательных начальных значениях  $x_0, y_0$  траектории модели (5.58) ограничены и не выходят за границы первой четверти.
2. При отсутствии паразитов численность хозяев изменяется в соответствии с законом Скеллама – монотонно стабилизируется на каком-либо уровне. Если выполнено неравенство

$$Y < a_1, \quad (5.59)$$

то популяция хозяев вырождается при любых начальных значениях своей численности; следовательно, начало координат является глобально устойчивым равновесием системы (5.58). При выполнении обратного неравенства начало координат становится неустойчивым стационарным состоянием.

3. Если  $Y > a_1$ , то система уравнений (5.58) имеет единственное (отличное от начала координат) стационарное состояние  $(D, 0)$ , где абсцисса  $D$  находится из уравнения

$$D = \frac{YD}{a_1 + b_1 D}.$$

Отсюда получаем, что  $D = (Y - a_1)/b_1$ . Матрица Якоби, вычисленная в точке  $(D, 0)$ , имеет вид:

$$J(D, 0) = \begin{pmatrix} \frac{a_1}{Y} & \frac{\mu D}{a_2(q + D)} \\ 0 & \frac{c\mu D}{a_2(q + D)} \end{pmatrix}.$$

Собственные числа данной матрицы таковы:

$$\lambda_1 = \frac{a_1}{Y}, \quad \lambda_2 = \frac{c\mu D}{a_2(q+D)}.$$

Поскольку предполагается, что выполнено условие, обратное выражению (5.59), то, следовательно,  $\lambda_1 < 1$ . Таким образом, если для параметров модели

$$c\mu D < a_2(q+D),$$

то тогда стационарная точка  $(D, 0)$  устойчива. При выполнении противоположного неравенства, в фазовом пространстве системы существуют одно или три нетривиальных состояния равновесия.

4. Численный анализ модели (5.58) показывает, что даже при весьма простых предположениях о саморегуляции и взаимодействии популяций в системе возникают сложные динамические режимы для определенных значений параметров. На рис. 5.11 представлена бифуркационная диаграмма, полученная при следующих значениях параметров модели:  $a_1 = 92$ ,  $b_1 = 1,1$ ,  $a_2 = 1,2$ ,  $b_2 = 8$ ,  $\mu = 100$ ,  $c = 0,5$ ,  $q = 0,01$  (перед выводом на экран двухсот точек, полученных для различных начальных значений численностей, в течение 1500 шагов по времени модель работала вхолостую). По оси ординат откладывались координаты (абсциссы – численность хозяев) устойчивых аттракторов системы.

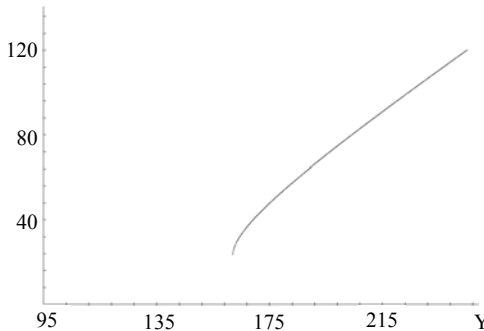


Рис. 5.11. Бифуркационная диаграмма модели (5.58)

На этой бифуркационной диаграмме (рис. 5.11) отчетливо видно, что с ростом плодовитости хозяев  $Y$  в системе появляется (причем скачкообразно) устойчивое нетривиальное равновесие и, следовательно, ее появление не связано с бифуркацией начала координат. Здесь можно было бы сделать ошибку и предположить, что вплоть до соответствующего значения коэффициента плодовитости начало координат является глобально устой-

чивым равновесием, а после – в системе реализуется триггерный режим с двумя устойчивыми состояниями равновесия. В действительности же выбранный масштаб для диаграммы не позволяет увидеть сложную динамику, которая существует в системе при достаточно малых значениях численностей. Бифуркационная диаграмма, полученная при тех же значениях параметров модели и на том же диапазоне изменения коэффициента плодovitости  $Y$ , что и для предыдущей диаграммы, представлена на рис. 5.12.

Подобная бифуркационная диаграмма имеет весьма невнятный характер, и сказать что-либо определенное об изменении особенностей флуктуаций численностей практически невозможно. Понятно, что стабилизации численностей не происходит, и с ростом коэффициента плодovitости снижается размах флуктуаций (собственно в области низких значений численностей). Увеличение глубины просчетов (тактов, когда модель работает вхолостую) приводит к тому, что высота картинки по оси ординат несколько снижается (это свидетельствует о том, что процесс не стабилизировался), но вся область также остается полностью закрашенной. Такое возможно, если, например, при каждом значении параметров наблюдается нечеткий цикл колебаний численности.

Это может быть проиллюстрировано следующим примером. Когда коэффициент плодovitости  $Y = 100$  – в системе наблюдается своеобразный циклический режим, полученный при тех же значениях остальных параметров, что и на рис. 5.13. (на плоскости  $(x, y)$  представлены 20 000 точек после 20 000 тактов работы модели вхолостую (рис. 5.14).

Из рис. 5.13 видно, что колебания численностей носят *циклический характер*. В то же время поведение автокорреляционной функции показывает (рис. 5.14), что эти колебания циклом не являются (по крайней мере, длины 1000 или меньше). Значения автокорреляционной функции рассчитывались для 20 000 значений для стационарного режима (работа модели вхолостую составляла 50 000).



Рис. 5.12. Часть бифуркационной диаграммы при достаточно малых значениях численностей взаимодействующих популяций



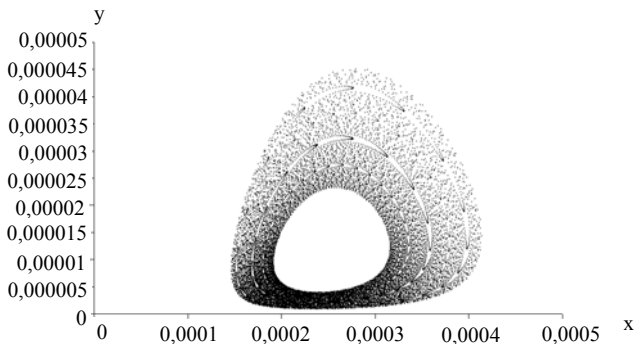


Рис. 5.13. Колебания численностей популяций на плоскости  $(x, y)$

Для циклического режима автокорреляционная функция также является циклической: периодически она принимает значение равное 1. На рис. 5.14 такого не наблюдается. С другой стороны, режим на рис. 5.13 не является хаотическим: для таких режимов характерно, что автокорреляционная функция быстро падает и затем колеблется в некотором узком диапазоне. В рассматриваемом случае эта функция снижается крайне медленно, поэтому можно высказать гипотезу, что здесь имеется некий *нечеткий цикл*.

Действительно, значительное увеличение глубины подсчета (1 500 000 000 шагов работы модели вхолостую; заметим, что процесс устанавливается раньше при меньшей глубине подсчета) показывает, что для *дискретной* модели (5.58) наблюдается цикл, в определенном смысле сходный с циклами моделей с непрерывным временем (рис. 5.15). Именно поэтому нижняя часть бифуркационной диаграммы (рис. 5.12) полностью закрашивается.

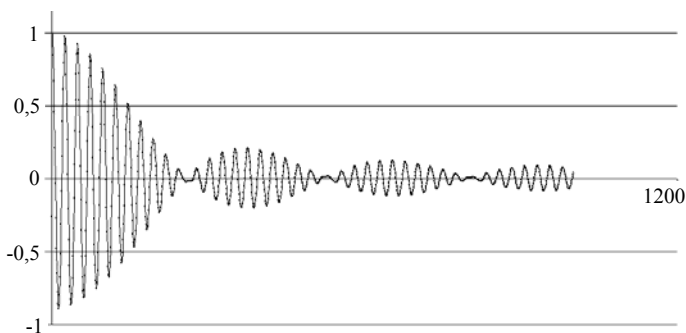


Рис. 5.14. Поведение автокорреляционной функции

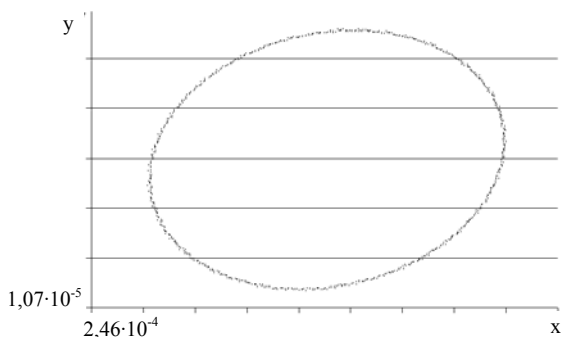


Рис. 5.15. Циклические колебания численностей популяций на плоскости  $(x, y)$ : шаг по оси абсцисс равен  $5,0 \cdot 10^{-17}$ , по оси ординат –  $10^{-18}$ , число точек на графике – 20 000

Автокорреляционная функция, рассчитанная для 20 000 значений, представленных на рис. 5.15, имеет качественно иной вид, чем на рис. 5.14 (рис. 5.16). Все значения этой функции близки к единице, а, кроме этого, с ростом аргумента диапазон колебаний функции увеличивается. И то и другое представляется вполне естественным – близость к единице обусловлена имеющейся периодичностью (наибольшие значения коэффициента корреляции встречаются через 21–23 шага по времени), а расширение диапазона может быть связано с ослаблением корреляции при увеличении временного лага.

Естественной модификацией системы уравнений (5.58) может выступать такая модель, в рамках которой плодовитость в популяции хозяев зависит от условий питания особей в течение определенного времени. Как было показано в первых главах, учет подобной зависимости может привести к моделям динамики численности изолированной популяции, которые обладают весьма богатым набором динамических режимов. Достаточно очевидно, что этот набор останется и в более общей модели (в частности, когда паразиты не оказывают практически никакого влияния на численность хозяев). Но, как показал анализ модели (5.58), и без учета подобной зависимости при определенных значениях параметров в системе реализуются сложные динамические режимы. Причем реализация этих режимов обусловлена именно взаимодействием видов: при отсутствии паразитов численность хозяев *монотонно асимптотически стабилизируется* на единственном положительном уровне.

В рамках модели системы «паразит-хозяин» гораздо больший интерес представляет не столько нахождение условий, при которых возникают сложные динамические режимы, сколько выявление роли паразитов в динамике хозяев – можно ли паразитов рассматривать как некий стабилизи-

рующий фактор функционирования системы, и если это так, то при каких именно условиях? Или же паразиты выступают в основном как *дестабилизирующий фактор*?

Здесь, правда, возникает весьма интересный вопрос – что в рассматриваемом случае может означать «дестабилизирующий фактор»? Очевидно, в рамках модели (5.58) паразиты играют роль *контролирующего* фактора – их влияние ведет только к снижению численности хозяев. Рост числа паразитов сопровождается монотонным ростом числа атакованных (зараженных) хозяев, что естественно связать с усилением контроля численности популяции хозяев.

Под дестабилизирующим воздействием следует понимать такое, когда диапазон колебаний численности хозяев больше при наличии паразитов, чем при их отсутствии. Если при отсутствии паразитов численность популяции при любых начальных положительных значениях асимптотически стабилизировалась на каком-либо положительном уровне, а при добавлении в систему паразитов численности также стабилизируются (очевидно, на более низком уровне), то никакого дестабилизирующего влияния паразитов здесь нет. И в том и другом случае диапазон колебаний численности равен нулю. Однако, если добавление в систему паразитов приводит к возникновению автоколебаний, то тогда можно говорить о дестабилизирующем влиянии паразитов. Как первое, так и второе явление мы можем наблюдать в рамках модели (5.58) – поэтому оценка роли паразитов зависит от реальных соотношений параметров системы.

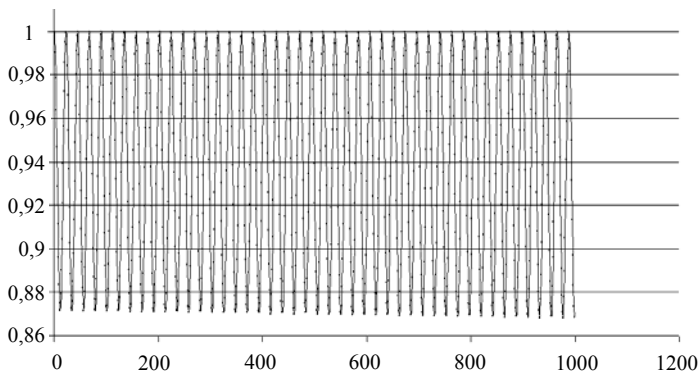


Рис. 5.16. Поведение автокорреляционной функции (установившийся режим колебаний численностей популяций)

## 5.5. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «ресурс-потребитель»

Один из важнейших элементов анализа изменения численности различных видов – определение характера и роли кормовых связей. Известно, например, что физиологическое состояние кормового растения оказывает существенное влияние на динамику численности насекомых [21, 26, 40, 53, 76, 85, 86, 136, 145, 170, 241]. Сформулирована трофическая теория динамики численности, согласно которой физиологическое состояние деревьев рассматривается как основной фактор, определяющий численность стволовых, хвое- и листогрызущих насекомых [139, 140, 141, 153].

Особая роль кормовых связей допускает возможность регулирующего воздействия дерева на численность насекомых-ксилофагов в зависимости от плотности их популяции [40, 53, 54, 59, 60, 136, 145]. Последнее обусловлено характером взаимодействия дерева и ксилофагов, их местом и ролью в лесных биогеоценозах и способностью отдельных видов расширять диапазон пищевой специализации в зависимости от значения численности популяции. Можно указать на таких ксилофагов, как большой черный хвойный усач (*Monochamus urusovi* F.), который расширяет кормовую базу, повреждая кроны пихт, при достижении определенной критической численности [19, 55, 60, 91, 137, 180].

Можно выделить три различных варианта взаимодействия вида с кормовым растением и, соответственно, три варианта зависимости скорости поступления в систему доступного для питания особей корма от уровня их обеспеченности [53]. В первом случае скорость поступления пригодного для питания корма никак не зависит от обеспеченности особей (как, например, в проточном культиваторе, когда скорость протока субстрата задается изначально, или когда дерево никак не реагирует на повреждения листового аппарата листогрызущими насекомыми). Будем считать, что скорость поступления корма  $a_1$  всегда остается постоянной положительной величиной:  $a_1 = const > 0$  (в общем случае эта скорость может зависеть, например, от периодических погодных факторов).

Пусть  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,  $P(t)$  – объем пригодного для питания корма. Под обеспеченностью особей кормом будем понимать величину  $\theta$ , которая задается следующим соотношением:

$$\theta = \begin{cases} x - \alpha P, & x \geq \alpha P, \\ 0, & x \leq \alpha P, \end{cases}$$

где  $\theta$  – показатель «нехватки» пригодной для питания биомассы,  $\alpha = const > 0$ . Если величина  $\theta = 0$ , значит корма в системе достаточно много и он не является регулирующим фактором (популяционные показатели не зависят от величины  $\theta$ ). Наоборот, если  $\theta > 0$ , то корма в системе недостаточно; соответственно, кормовое растение испытывает избыточное давление со стороны популяции, что и приводит к той или иной реакции дерева.

Для видов второй группы регуляция численности осуществляется по принципу отрицательной обратной связи, т. е. регулирующая роль корма проявляется в противодействии растения увеличению численности вредителей через активизацию защитных реакций и изменение физиологического состояния неблагоприятным для насекомых образом. Этот тип регуляции характерен для массовых видов насекомых, повреждающих листовую аппарат, побеги или генеративные органы, т. е. потребляющих тот вид корма, который не может быть «подготовлен» самим видом в процессе взаимодействия с деревом. В подобных условиях регулирующая роль корма способствует сокращению численности популяции и возвращению ее к исходному стабильному состоянию.

Для видов третьей группы регулирующая роль корма проявляется через увеличение его пригодности в процессе деятельности насекомых. При этом может возникать положительная обратная связь, обуславливающая рост численности вредителя [53, 60, 145].

*Замечание.* Возникает вполне резонный вопрос: стоит ли выделять и рассматривать модели системы «ресурс-потребитель»? Если сравнивать данную систему с системой «хищник-жертва», то обнаруживается достаточно много сходных черт. И в том и в другом случае взаимодействуют два вида, принадлежащих к различным трофическим уровням. При этом один вид существует за счет другого. Поэтому представляется вполне естественным использовать модели, например, типа Лотки-Вольтерра для описания динамики системы «ресурс-потребитель».

Видимо, в некоторых случаях так оно и есть. Но при этом можно указать достаточно типичные ситуации, которые реализуются в рамках системы «ресурс-потребитель» и выглядят совершенно неестественно для системы «хищник-жертва». Прежде всего, это относится к тем случаям, когда популяция готовит себе корм в процессе жизнедеятельности особей или когда реакция дерева носит негативный характер в ответ на увеличение численности насекомых. Для двух популяций животных, например волка и зайца, подобный характер взаимодействия означал бы, что зайцы становятся более толстыми или, наоборот, более худыми в ответ на увеличение скорости их истребления волками. Ситуация, следует признать, более чем странная.

Для выявления возможных режимов динамики численности популяции при различных типах ее взаимодействия с кормовым растением рассмотрим следующую математическую модель:

$$\frac{dP}{dt} = a_1(\theta) - a_2(P) - a(P)x, \quad \frac{dx}{dt} = x(\gamma a(P) - b_2(\theta)), \quad (5.60)$$

где  $a_1(\theta)$  – скорость поступления в систему пригодного для питания корма;  $a_2(P)$  – скорость оттока корма из системы, не связанная с потреблением корма насекомыми;  $a(P)x$  – скорость потребления корма насекомыми и, соответственно,  $\gamma a(P)x$  – скорость прироста численности популяции,

$\gamma = const > 0, \gamma < 1; b_2(\theta)$  – интенсивность гибели особей в зависимости от значения показателя  $\theta$ . Исходя из биологического смысла введенных функций, наложим на их поведение следующие достаточно общие ограничения:

$$a_2(0) = 0, a_2(\infty) = \infty, \frac{da_2}{dP} \geq 0,$$

$$0 \leq a_1(\theta) \leq K_2 < \infty,$$

$$a(0) = 0, a(P) \leq K_1 = const < \infty, \frac{da}{dP} \geq 0, \quad (5.61)$$

$$b_2(0) = b_2^0 = const > 0, \frac{db_2}{d\theta} > 0, b_2(\infty) = \infty.$$

Ограничения (5.61) базируются на следующих предположениях относительно функционирования рассматриваемой системы. Если пригодного для питания корма в системе нет, то нет и его оттока из нее; с ростом объема корма монотонно растет и его скорость оттока. При отсутствии корма в системе скорость его потребления насекомыми также очевидно равняется нулю, а с ростом его количества монотонно растет и скорость его потребления; при этом в (5.61) учитывается, что в системе действует эффект насыщения и при неограниченном росте величины  $P$  скорость потребления корма насекомыми стремится к некоторому конечному пределу. Таким образом, параметр  $K_1$  характеризует максимальную интенсивность размножения насекомых при обилии корма в системе, а параметр  $\alpha$  есть величина обратная максимальной потребности одной особи в корме:  $\alpha = K_1^{-1}$ .

В (5.61) также предполагается, что с ростом значения показателя  $\theta$  в популяции монотонно растет смертность особей. Из ограничений на функцию  $b_2(\theta)$  получаем, что коэффициент  $b_2^0$  – интенсивность естественной смертности особей. Таким образом, в модели (5.60)–(5.61) при достаточно большом количестве корма в системе внутривидовая конкуренция отсутствует, а при недостатке она проявляется опосредовано – через конкуренцию за ресурс.

Относительно характера изменения скорости притока в систему  $a_1(\theta)$  пригодного для питания корма в (5.61) предполагается, что эта функция ограничена сверху и снизу. Иными словами, экосистема ни при каких условиях не может обеспечить неограниченную скорость потока корма в систему (что естественно), и эта скорость не может быть отрицательной (отток корма из системы описывается другой функцией). Дополнительно относительно вида функции  $a_1(\theta)$  будем считать, что существует определенный порог  $\theta_1$  такой, что эта скорость не меняется при  $\theta \leq \theta_1$ , т. е. при

этих данных показателя  $\theta$  имеем  $a_1(\theta) = a_1^0 = const > 0$ . Это значение  $\theta_1$  является своеобразным порогом чувствительности экосистемы к воздействию со стороны насекомых, поскольку только его превышение приводит к ответной реакции и изменению характера взаимодействия популяции с кормовыми растениями. Естественно предположить, что независимо от реакции растений величина скорости притока корма в систему положительна, т. е. для любого значения  $\theta$  скорость  $a_1(\theta) \geq S^* = const > 0$ . Будем считать, что  $a_1(0) = S^*$  (эта величина равна скорости потока корма в систему даже в том случае, когда корма в системе много).

Превышение порога  $\theta_1$  может привести либо к уменьшению скорости притока  $a_1$ , т. е. для  $\theta > \theta_1$  производная  $da_1/d\theta < 0$ , когда воздействие популяции на растения приводит к негативным реакциям последних, либо к увеличению скорости, т. е. для  $\theta > \theta_1$  производная  $da_1/d\theta > 0$ .

Модель (5.60)–(5.61) обладает следующими свойствами:

1. Численность популяции и количество корма в системе всегда ограничены. Если начальные значения переменных модели лежат в компакте  $\Delta = [0, P^*] \times [0, x^*]$ , где либо  $P^* = a_2^{-1}(K_2)$ ,  $x^* = \alpha P^* + b_2^{-1}(\gamma a(P^*))$ , если скорость притока корма в систему растет, либо  $P^* = a_2^{-1}(a_1^0)$ ,  $x^* = \alpha P^* + b_2^{-1}(\gamma a(P^*))$ , если скорость притока корма в систему падает, то тогда для любого момента времени точка  $(P(t), x(t))$  также лежит в компакте  $\Delta$ .

2. При выполнении неравенства  $\gamma K_1 < b_2^0$ , т. е. при условии, что максимальная интенсивность прироста численности популяции меньше минимальной интенсивности их гибели, популяция вырождается при любых начальных значениях численности и количества корма. В этом случае единственная стационарная точка, лежащая на оси  $P$ , является глобально устойчивым узлом.

3. Если  $a_1'(\theta) > 0$ , то в фазовом пространстве системы нет замкнутых предельных циклов. Таким образом, если популяция готовит себе корм в процессе жизнедеятельности особей, то в такой ситуации могут наблюдаться режимы с несколькими устойчивыми стационарными состояниями, но осцилляторные режимы отсутствуют. Действительно, пусть  $Q_1(x, P)$  – функция, стоящая в правой части первого уравнения системы (5.60);  $Q_2(x, P)$  – то же для второго уравнения;  $B(x, P) = x^{-1}$  – дополнительная функция (неотрицательная во всей положительной части фазового пространства). Тогда с учетом ограничений (5.61) в части фазового пространства, где  $\theta > 0$ , имеем:

$$\frac{\partial(BQ_1)}{\partial P} = \frac{1}{x} \left( \frac{da_1}{d\theta} \frac{\partial \theta}{\partial P} - \frac{da_2}{dP} - x \frac{da}{dP} \right) = \frac{1}{x} \left( -\alpha \frac{da_1}{d\theta} - \frac{da_2}{dP} - x \frac{da}{dP} \right) < 0,$$

$$\frac{\partial(BQ_2)}{\partial x} = -\frac{db_2}{d\theta} \frac{\partial \theta}{\partial x} = -\frac{db_2}{d\theta} < 0. \quad (5.62)$$

Для другой части фазового пространства, где  $x \leq aP$ , имеем

$$\frac{\partial(BQ_1)}{\partial P} = -\frac{1}{x} \left( \frac{da_2}{dP} + x \frac{da}{dP} \right) < 0, \quad \frac{\partial(BQ_2)}{\partial x} = 0. \quad (5.63)$$

Таким образом, на всей положительной части фазовой плоскости выполняется неравенство (условие критерия Дюлака отсутствия замкнутых предельных циклов; [5, 15]):

$$\frac{\partial(BQ_1)}{\partial P} + \frac{\partial(BQ_2)}{\partial x} < 0.$$

4. Изоклина горизонтальных наклонов траекторий  $Q_2(x, P) = 0$  состоит из двух ветвей:  $x = 0$  и  $\gamma a(P) - b_2(\theta) = 0$ . Из условий (5.61) следует, что

$$\frac{\partial(BQ_2)}{\partial P} = \gamma \frac{da}{dP} + \alpha \frac{db_2}{d\theta} > 0.$$

Учитывая неравенства (5.62) и (5.63), получаем, что в области  $\theta > 0$  ветвь изоклины  $BQ_1(x, P) = 0$  является монотонно возрастающей функцией, а в области  $x \leq aP$  эта ветвь задается уравнением  $P = a^{-1}(\gamma^{-1}b_2^0)$ . Эта величина существует, если  $\mathcal{K}_1 > b_2^0$ . При выполнении обратного неравенства скорость изменения численности популяции остается отрицательной для любых значений переменных модели и, следовательно, популяция вымирает при любых начальных значениях. Во втором случае изоклина горизонтальных наклонов не проходит через первую четверть. Графическое поведение данной ветви изоклины (когда она проходит через первую четверть) представлено на рис. 5.17а.

5. Если выполняется неравенство  $a_1'(\theta) > 0$ , то с учетом ограничений (5.61) имеем:

$$\frac{\partial Q_1}{\partial x} = \frac{da_1}{d\theta} \frac{\partial \theta}{\partial x} - a = \frac{da_1}{d\theta} - a. \quad (5.64)$$

Знак выражения (5.64) не определен, поэтому относительно поведения изоклины вертикальных наклонов в данном случае можно утверждать, что она однозначна по  $x$ . Если  $a_1'(\theta) < 0$ , то выражение (5.64) становится отрицательным и, таким образом, изоклина вертикальных наклонов является однозначной по  $P$  функцией. Кроме этого, изоклина пересекает ось  $P$  в точке  $a_2^{-1}(S^*)$  (при любых вариантах зависимости скорости поступления корма в систему). На рис. 5.17b представлены варианты поведения данной изоклины.



6. Если выполнено неравенство

$$a^{-1}(\gamma^{-1}b_2^0) > a_2^{-1}(S^*), \quad (5.65)$$

То стационарная точка  $(a_2^{-1}(S^*), 0)$  – устойчивый узел; при выполнении в (5.65) обратного неравенства эта точка – седло.

Из данных свойств 1–6 получаем, что в рамках модели (5.60)–(5.61) при определенных условиях могут реализоваться весьма сложные динамические режимы, в том числе включающие несколько нетривиальных состояний равновесия и автоколебания. Из наиболее простых динамических режимов укажем только один триггерный режим с двумя устойчивыми стационарными состояниями, одно из которых лежит на координатной оси (рис. 5.18). Реализация подобного динамического режима означает, что популяция существует в экосистеме лишь благодаря перманентной трансформации корма из непригодного в пригодный (при  $a_1'(\theta) > 0$ ). Не исключено, что данный тип динамики численности наблюдается у алтайского листовичного дровосека (*Xylotrechus altaicus* Gebl.) в лесах Сибири [40, 136, 145]. Из всех траекторий на рис. 5.18 представлена только входящая в седло  $C_2$  сепаратриса, которая делит области притяжения устойчивых стационарных состояний  $C_1$  и  $C_3$ . В зависимости от того, по какую сторону от входящей сепаратрисы находится начальная точка  $(P_0, x_0)$ , система асимптотически стабилизируется на одном или другом уровне.

Рассмотренная нами модель (5.60)–(5.61) обладает теми недостатками, которые свойственны всем моделям, построенным в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений. Здесь можно указать и на мгновенное превращение потребленной биомассы растений в численность особей популяции потребителей, и мгновенную реакцию растения на изменение соотношений численности и пригодного для питания корма и т. д. Часть этих проблем может быть снята при построении соответствующей непрерывно-дискретной модели, но устранить все не представляется возможным.

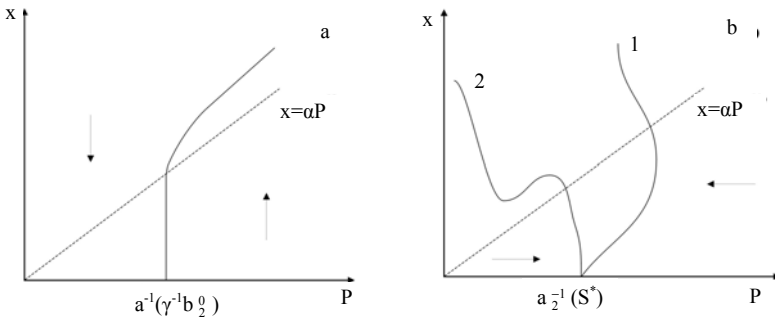


Рис. 5.17. Варианты поведения главных изоклин в модели (5.60)–(5.61): а – изоклина горизонтальных наклонов траекторий модели; б – изоклина вертикальных наклонов: кривая 1 – при  $a_1'(\theta) > 0$ , кривая 2 – при  $a_1'(\theta) < 0$

Интересно другое: в рамках достаточно общей модели (5.60)–(5.61) был получен биологически важный результат, что в системе нет осцилляций численности, если популяция готовит себе корм в процессе жизнедеятельности. И это отчасти подтверждается наблюдениями за реальными видами [40, 53, 136, 145]. Сохранится ли это в рамках непрерывно-дискретной модели, построенной на тех же предпосылках, что и модель (5.60)–(5.61)?

Изучим непрерывно-дискретную модель динамики системы «ресурс-потребитель». Пусть, как и выше,  $x(t)$  – численность популяции потребителей,  $P(t)$  – объем пригодного для питания корма в момент времени  $t$ ;  $t_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ) – моменты времени, соответствующие зимним периодам:  $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$ . Будем рассматривать случай, когда зимой никакой жизнедеятельности в популяции потребителей нет (например, у насекомых) и каждая особь либо погибает, либо нет. Обозначим через  $p$  долю выживших за зимний период особей, тогда изменение численности популяции в моменты  $t_k$  описывается следующим балансовым уравнением:

$$x(t_k) = px(t_k - 0), \quad (5.66)$$

где  $x(t_k - 0)$  – численность особей, доживших до наступления зимы; параметр  $p$ :  $0 \leq p \leq 1$  зависит от зимних погодных условий (температура, количество осадков и др.). Кроме этого, величина  $p$  зависит от условий питания особей в течение определенного времени (например, от момента появления особей новой генерации до момента наступления зимних погодных условий), и если эти условия неблагоприятные (в системе мало пригодного для питания корма и / или высокая численность популяции, обуславливающая сильную внутривидовую конкуренцию за ресурс), то выживаемость особей значительно снижается.

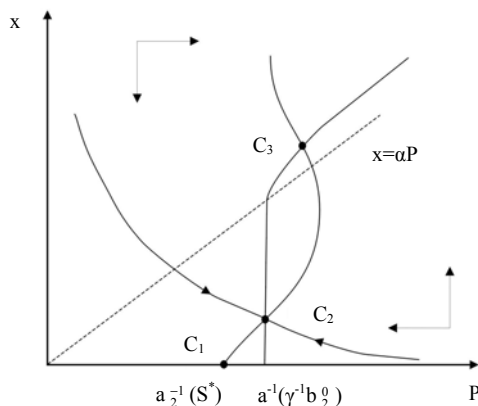


Рис. 5.18. Фазовый портрет модели (5.60)–(5.61) при  $a_1'(\theta) > 0$ : триггерный режим

Пусть  $u_k$ :  $t_k < u_k < t_{k+1}$ ,  $u_{k+1} - u_k = h = \text{const} > 0$  – моменты появления особей новой генерации. Будем считать, что популяция имеет только одну генерацию в год, поколения не перекрываются и изменение численности в эти моменты времени описывается следующим уравнением:

$$x(u_k) = Yx(u_k - 0), \quad (5.66)$$

где  $x(u_k - 0)$  – численность особей популяции, доживших до момента размножения,  $Y$  – коэффициент их плодовитости. Во все остальные моменты времени (кроме  $\{u_k\}$ ) происходит непрерывное монотонное снижение численности популяции в результате естественной смертности, голода и влияния внутривидовых саморегуляторных механизмов.

Плодовитость, как и выживаемость особей за зимний период, в общем случае зависит от условий питания особей в течение определенного времени. В первом приближении можно считать, что величина  $Y$  прямо пропорциональна средней наполненности ПС всей популяции  $W(t)$  (определяется условиями питания в течение всей жизни данной генерации) и обратно пропорциональна средней численности популяции на этом же отрезке времени. Пусть

$$\theta_1 = \frac{1}{h} \int_{u_{k-1}}^{u_k} W(s) ds, \quad \theta_2 = \frac{1}{h} \int_{u_{k-1}}^{u_k} x(s) ds.$$

Таким образом, будем считать, что

$$Y = Y\left(\frac{\theta_1}{\theta_2}\right)$$

и чем меньше величина аргумента этой функции, тем ниже плодовитость особей. Очевидно, если величина  $Y$  строго меньше единицы при всех значениях аргумента, то популяция вырождается при любых начальных значениях. Дополнительно необходимо предположить, что при  $\theta_2 = 0$  плодовитость также равна нулю,  $Y = 0$  (очевидно, при  $\theta_2 = 0$  мы должны иметь  $\theta_1 = 0$ , поскольку в этом случае ни о какой пищеварительной системе говорить не приходится). Выживаемость за зимний период определяется этим же интегралом, но с иным верхним пределом (интервал времени от момента рождения до момента наступления зимних условий):  $[u_{k-1}, t_k]$ . При  $\theta_2 = 0$  выживаемость также будем считать равной нулю.

Заметим, что приведенные варианты зависимостей функций  $Y$  и  $p$  не являются единственными. Можно считать, что и та и другая функция зависят от следующей величины (с учетом соответствующих пределов интегрирования):

$$\theta = \frac{1}{h} \int_{u_{k-1}}^{u_k} \frac{W(s)}{x(s)} ds.$$

Какой из двух вариантов учета зависимостей предпочтительней может показать только сопоставление теоретических и экспериментальных данных.

Если в рамках модели (5.60)–(5.61) предполагалось, что смертность особей в популяции зависит от соотношения текущих значений численности потребителей и объема корма в системе (это учитывается в коэффициенте  $b_2$ ), то в данном случае можно сделать более реалистичное предположение: смертность особей зависит от текущей наполненности ПС одного потребителя. Пусть поэтому  $W_0$  – объем ПС одной особи. Тогда выражение

$$\eta(t) = \frac{W(t)}{W_0 x(t)}$$

в точности равно наполненности ПС одной отдельной особи в популяции. Заметим, что величина  $\eta(t)$  всегда должна находиться в пределах  $0 \leq \eta(t) \leq 1$  (в соответствии с биологическим смыслом введенных переменных). Таким образом, учитывая введенные обозначения, изменение численности популяции можно описать уравнением, являющимся своеобразным аналогом модели Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = -a(\eta)x - bx^2, \quad (5.68)$$

где  $a(\eta)$  – интенсивность гибели особей, зависящая от наполненности ПС  $\eta(t)$ . Чем меньше значение  $\eta(t)$ , тем интенсивность смертности  $a(\eta)$  больше (данная функция удовлетворяет тем же ограничениям, что и функция  $b_2$  в (5.61), но имеет другой аргумент). Отсюда получаем, что  $a(1)$  – коэффициент естественной смертности, не связанный с недостатком корма,  $b$  – коэффициент саморегуляции. В самом простом случае можно считать величину коэффициента  $b$  постоянной, но, с другой стороны, ухудшение условий питания приводит к ослаблению особей и, как следствие, росту их чувствительности к заболеваниям (что является одним из механизмов саморегуляции). Поэтому в общем случае величина этого коэффициента растет при уменьшении значений показателя  $\theta$ .

Динамика величины  $P(t)$  складывается из следующих трех процессов: притока пригодной для питания биомассы в систему, оттока, не связанного с ее потреблением, а также оттока, обусловленного именно потреблением особями. В наиболее простом случае отток биомассы, не связанный с потреблением, можно описать выражением  $cP$ , где  $c = \text{const} > 0$  (данная функция может рассматриваться как частный случай функции  $a_2$  модели (5.60)–(5.61), и этот частный случай, очевидно, удовлетворяет ограничениям (5.61)). Скорость потребления представим в виде  $\alpha f(P)x$ , где  $\alpha \neq \text{const} > 0$ , а функция  $f$  удовлетворяет соотношениям

$$f(0) = 0, \quad \exists K = \text{const} < \infty : \forall P \ f(P) \leq K, \quad \frac{df}{dP} \geq 0. \quad (5.69)$$

Условия (5.69) означают, что при отсутствии корма скорость его потребления равна нулю. Кроме этого, при любом объеме корма в системе скорость его потребления особями ограничена (эффект насыщения), но с ростом объема она растёт. Коэффициент  $\alpha$  зависит от степени наполненности ПС потребителя и удовлетворяет ограничениям:

$$\alpha = \alpha(\eta), \quad \alpha(1) = 0, \quad \frac{d\alpha}{d\eta} < 0. \quad (5.70)$$

Выполнение условий (5.70) означает, что с ростом наполненности ПС особей снижается скорость потребления корма и, когда  $\eta$  достигает максимального значения, ( $\eta = 1$ ) корм не потребляется вовсе.

Относительно притока корма в систему можно предполагать, что в каждый момент времени  $t_k$  биогеоценоз выделяет определенное постоянное количество пригодной для питания биомассы. Это количество корма определяется, например, внутривидовой конкуренцией среди деревьев (для стволовых вредителей) и, соответственно, равно количеству ослабленных деревьев. Также это может определяться объемом хвое или листвы, который можно считать постоянным (если, конечно, заранее предполагать, что модель описывает динамику системы на относительно коротких временных интервалах). Сходная картина наблюдается в агроценозах, когда площади в течение нескольких лет засеваются одними и теми же культурами. Таким образом, для каждого временного интервала  $[t_k, t_{k+1})$  имеем следующие начальные условия для системы дифференциальных уравнений:

$$P(t_k) = P_0 = \text{const} > 0.$$

С учетом сделанных предположений динамика пригодного для питания корма удовлетворяет следующему уравнению:

$$\frac{dP}{dt} = -cP - \alpha f(P)x. \quad (5.71)$$

Относительно изменения величины  $W(t)$  будем считать, что ее прирост осуществляется со скоростью  $\alpha^* f(P)x$ , где коэффициент  $\alpha^* < \alpha$  (поскольку неизбежны потери в биомассе при потреблении), а скорость естественного снижения пропорциональна величине  $W$ . Существует еще один процесс, приводящий к уменьшению величины  $W$  – гибель особей. Учитывая все три процесса, получаем следующее уравнение:

$$\frac{dW}{dt} = \alpha^* f(P)x - \beta W - (a(\eta) + bx)W, \quad (5.72)$$

где  $\beta = \text{const} > 0$ . В момент появления особей новой генерации происходит потеря накопленной биомассы, поэтому можно предполагать, что

$$W(u_k) = qW(u_k - 0),$$

где параметр  $q = \text{const}$ :  $0 < q < 1$ .

Наконец, появляется еще одна важная проблема, которую необходимо решить при построении модели. Заключается она в том, чтобы адекватно описать процесс изменения скорости поступления пригодного для питания корма в систему. Если считать, что величина  $P_0$  является постоянной, как это представлено выше, тогда корм выступает как модифицирующий фактор [40, 136]. В случае когда – это фактор с отрицательной обратной связью, величина  $P_0$  снижается на следующий год, если численность потребителей превышает в текущем году некоторый допустимый порог. Возможен и другой вариант учета в модели негативного влияния корма (в ответ на усиление влияния потребителей): при определенном снижении значений переменной  $P(t)$  изменяется и значение параметра  $c$  в сторону увеличения, что соответствует усилению оттока корма из системы. Последнее, в частности, наблюдается, когда объедание растений вызывает усиление защитных реакций дерева и, как следствие, изменение химического состава хвои или листы. Соответствующим образом может быть учтена возможность увеличения потока корма в систему в случае, когда корм выступает как фактор с положительной обратной связью. При этом необходимо учесть, что увеличение потока корма в систему может быть также связано с величиной параметра  $\eta$ , который соответствует «степени голода» особей и в некоторых ситуациях вынуждает потребителей «атаковать» непригодный для питания корм и трансформировать его в пригодный.

Объединяя уравнения (5.66)–(5.72), описывающие динамику основных переменных и соотношения на разрыв траекторий в моменты  $t_k$  и  $u_k$ , получаем модель динамики системы «ресурс-потребитель». Эта модель обладает рядом простых свойств: решения неотрицательны и ограничены при конечных неотрицательных начальных значениях переменных. Более того, в рамках этой модели можно учесть и тот факт, что численность популяции потребителей нередко выступает как «быстрая переменная» по отношению к переменной  $P(t)$ , когда на один «разрыв» траектории для  $P(t)$  имеется несколько «скачков» переменной  $x(t)$ , что наблюдается в случае, когда популяция потребителей имеет несколько генераций в год.

Прежде чем переходить непосредственно к описанию уравнения динамики величины  $P_0$ , проанализируем одну дискретную модель системы «ресурс-потребитель», рассмотренную в работе П. Турчина с соавт. [237]. Эту модель никоим образом нельзя рекомендовать для изображения динамики этой системы, но сама идея описания динамики корма в системе заслуживает внимания и ее мы будем использовать (после некоторой мо-

дификации) для изучения динамики величины  $P_0$ . Модель представлена в следующем виде:

$$x_{t+1} = \lambda_0 x_t \frac{P_t}{\delta + P_t} \exp(-g x_t), \quad P_{t+1} = (1 - \alpha) \left( 1 - \frac{x_t}{\gamma + x_t} \right) + \alpha P_t, \quad (5.73)$$

где основные переменные имеют несколько иной смысл, чем в предыдущих моделях:  $x_t$  также равно численности популяции в момент времени  $t$  (в (5.73) время дискретно,  $t = 0, 1, 2, \dots$ ), а переменная  $P_t$  описывает изменение во времени качества корма ( $0 \leq P_t \leq 1$ ). Если в некоторый момент времени  $P_t = 0$ , то корм полностью непригоден для питания; при  $P_t = 1$  для популяции потребителей реализуются наиболее благоприятные кормовые условия и коэффициент плодовитости достигает своего максимального значения  $\lambda_0/(1 + \delta)$ .

Заметим, что первое уравнение системы (5.73) является определенной модификацией модели Морана-Риккера [319, 332], в которой дополнительно учитывается влияние качества корма на динамику популяции. В модели (5.73) параметр  $g$  – коэффициент саморегуляции,  $\delta$  – показатель чувствительности популяции к изменению качества корма (чем больше значение этого параметра, тем меньше диапазон колебаний переменной  $P_t$  и, соответственно, ниже чувствительность популяции к вариациям качества корма),  $\delta > 0$ . Параметр  $\gamma$  отражает чувствительность показателя качества корма к изменению численности популяции: с ростом величины  $\gamma$  при постоянной численности популяции воздействие особей на качество корма становится более слабым. Параметр  $\alpha$  ( $\alpha = const, 0 \leq \alpha \leq 1$ ) является максимальным коэффициентом снижения качества корма в системе при наиболее неблагоприятных условиях ( $x_t \rightarrow \infty$ ).

Таким образом, из второго уравнения системы (5.73) получаем, что при наиболее неблагоприятных условиях (когда численность популяции крайне высока) ухудшение качества корма происходит в геометрической прогрессии. Необходимо также отметить, что только второе слагаемое в уравнении для  $P_t$ , которое не зависит от численности популяции  $x_t$ , отвечает за снижение качества корма. В то же время первое слагаемое в этом же уравнении, не зависящее от состояния качества корма в предыдущие моменты времени, описывает процесс восстановления качества корма (выражение всегда положительное и «добавляет» какую-то величину к значению  $P_t$ , тем самым увеличивая значение этой переменной). Это означает, что в основе уравнения лежит следующее базовое предположение: популяция потребителей не влияет на качество корма (потребители не могут привести к его ухудшению), оно ухудшается само по себе, а особи лишь препятствуют процессу его восстановления.

Можно, конечно, дать и другое объяснение для этого уравнения системы (5.73): оно не допускает «почленной» содержательной биологической интерпретации и базируется исключительно на общих предположениях относительно взаимодействия популяции потребителей с кормовым

растением. В частности, из этого уравнения получаем, что рост численности популяции приводит к снижению качества корма; при отсутствии потребителей ( $x_0 = 0$ ,  $0 < \alpha < 1$ ) и любых начальных значениях величины  $P_0$  ( $0 \leq P_0 \leq 1$ ) асимптотически в уравнении  $P_t \rightarrow 1$  при  $t \rightarrow \infty$  (корм полностью восстанавливает свое качество и становится пригодным для питания). Но сам процесс восстановления качества корма выглядит весьма странно: как можно было бы объяснить (с биологических позиций), что к качеству  $P_t$  со стороны добавляется каждый раз некая постоянная величина  $1 - \alpha$ ? Какой именно реальный биологический механизм стоит за этим?

И первое и второе объяснение «биологического смысла» компонентов второго уравнения системы (5.73) остаются достаточно ущербными: если допустить, что численность популяции равна бесконечности, то количество корма за шаг по времени должно стать близким к нулю (или даже равным нулю). А если растение реагирует на воздействие потребителей негативным образом и не погибает, например, при полном объедании листьев, то качество такого корма должно моментально стать нулевым. Однако, в соответствии с уравнением, оно уменьшится в  $\alpha^{-1}$  раз. Чтобы качество корма за шаг по времени стало близким к нулю, мы должны дополнительно предположить, что коэффициент  $\alpha$  достаточно мал. А это в свою очередь означает, что качество корма целиком определяется численностью потребителей и практически не зависит от текущего состояния кормового растения (оно становится тогда сразу же нулевым из-за коэффициента  $\alpha$ ). Таким образом, данному уравнению требуется серьезная модификация, отражающая хотя бы общие законы взаимодействия популяции потребителей, например насекомых, и их кормовых растений.

*Замечание.* Можно предложить следующее уравнение, описывающее изменение качества корма во времени и лишённое недостатков, указанных выше:

$$P_{t+1} = f_1(x_t) f_2(P_t) P_t, \quad (5.74)$$

где функция  $f_1$  показывает снижение качества корма под воздействием насекомых,  $f_2$  – процесс его восстановления. Поскольку при отсутствии потребителей снижение качества корма не должно происходить, так как рост численности популяции вызывает соответствующее уменьшение его величины, а при неограниченном росте численности качество корма должно стремиться к нулю, получаем следующие ограничения на вид функции  $f_1$ :

$$0 \leq f_1(x) \leq 1, \quad f_1(0) = 1, \quad f_1(\infty) = 0, \quad \frac{df_1}{dx} < 0. \quad (5.75)$$

В наиболее простом случае функция  $f_1$ , удовлетворяющая ограничениям (5.75), может быть гиперболой.

В общем случае функция  $f_2$  может быть немонотонной. Поэтому для этой функции можно указать лишь относительно небольшое число ограничений:



$$0 \leq f_2(P_t) \leq 1, f_2(1) = 1, f_2(P_t) > P_t. \quad (5.76)$$

Если при каких-либо значениях  $0 < P_t < 1$  в последнем соотношении (5.76) возникает равенство, то это означает, что при достаточно сильных повреждениях качество корма асимптотически не восстанавливается к первоначальному значению (равному 1). В наиболее простом случае функция  $f_2$ , удовлетворяющая ограничениям (5.76), может быть линейной или кусочно-линейной.

Уравнение (5.74) является более предпочтительным, чем второе уравнение системы (5.73), для описания динамики изменения качества корма. И именно это уравнение (после выбора соответствующих функций  $f_1$  и  $f_2$ ) следует использовать для описания динамики величины  $P_0$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Некоторое время назад в литературе дискутировался вопрос о том, какой именно математический аппарат следует использовать для описания динамики численности популяции, если ее развитие осуществляется синхронно. Рассматривались два математических объекта – системы обыкновенных дифференциальных уравнений и системы рекуррентных уравнений. Естественно, дискуссия закончилась ничем – и тот и другой аппарат имеют свои преимущества и недостатки при описании данных популяционных процессов. Если, к примеру, в рамках моделей, построенных на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений, предполагается, что размножение в популяциях носит непрерывный характер (что неверно для огромного числа популяций в бореальной зоне), то в дискретных моделях просто нет никакого времени между моментами фиксации численности. Именно фактическое отсутствие времени в дискретных моделях не позволяет ставить корректно (как с математической, так и биологической точек зрения) задачи оптимального управления численностью популяций.

Непрерывно-дискретные модели, являющиеся в определенном смысле альтернативными и тем и другим, занимают промежуточное положение и лишены указанных недостатков. Это, конечно, не означает, что данный класс моделей вообще лишен всяких недостатков, многие из которых являясь общими практически для всех существующих моделей популяционной динамики, присущи и непрерывно-дискретным моделям. И не исключено, что попытки устранения этих проблем будут определять развитие математической экологии в ближайшее время.

К таким проблемам следует отнести, прежде всего, учет конечности времени жизни особей в рамках модели Ферхюльста. Уже имеется ряд публикаций на эту тему [см., например, 112, 120–125, 127], однако в этих работах указанная проблема не решена в полной мере. С другой стороны, конечность времени существования особей (как и конечность времени протекания различных биологических процессов) просто учесть в рамках модели фон Ферстер [377] или матричной модели Лесли [291, 292]. Но в этих случаях придется делать целый ряд дополнительных предположений относительно смертности особей, рождаемости и влияния саморегуляторных механизмов на особей разных возрастных групп. Поэтому проблема состоит не в том, чтобы просто учесть этот факт в модели, но

при этом остаться на том же уровне агрегированности, что и модель Ферхюльста.

Еще одна проблема связана с формулировкой корректных (как с точки зрения математики, так и биологии) методов оценки параметров моделей по экспериментальным данным. Обилие существующих методов и приемов настолько сильно запутали данную проблему, что неискушенный в тонкостях статистики исследователь вместо правильного метода будет всегда выбирать наиболее простой, чистосердечно полагая, что поступает верно. Поэтому в настоящее время уровень доверия к тем работам, в которых приводятся оценки значений параметров моделей, сравнительно невысок (и *особенно* к тем, где авторы не указывают, как именно были получены эти оценки).

Если у нас имеется один временной ряд наблюдений за изменением численности популяции, то вопрос с выбором правильного (в каком-либо смысле) статистического критерия может быть решен [101, 188]. Но эта же задача становится существенно сложнее, когда для восстановления значений параметров модели необходимо использовать два и более временных рядов.

Решение данных проблем позволит не только улучшить саму методологию моделирования, но и существенно приблизить само моделирование к решению практических задач по оптимальному управлению численностью популяций, по построению прогнозов и т. д.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Айвазян, С. А. Прикладная статистика. Основы моделирования и первичная обработка данных / С. А. Айвазян, И. С. Енюков, Л. Д. Мешалкин. – М. : Финансы и статистика, 1983. – 471 с.
2. Алексеев, В. В. Биофизика сообществ живых организмов // Успехи физ. наук. – 1976. – Т. 120, № 4. – С. 647–676.
3. Алексеев, В. В. Влияние фактора насыщения на динамику системы «хищник-жертва» // Биофизика. – 1973. – Т. 18, № 15. – С. 922–926.
4. Алексеев, В. И. Регулирование численности популяции биологическими методами / В. И. Алексеев, Л. Р. Гинзбург // Журн. общей биол. – 1969. – Т. 30, № 5. – С. 616–620.
5. Андронов, А. А. Теория колебаний / А. А. Андронов, А. А. Витт, С. Э. Хайкин. – М. : Физматгиз, 1959. – 915 с.
6. Ашихмина, Е. В. Моделирование популяционной динамики белки / Е. В. Ашихмина, А. Н. Куликов // Исследования по математической популяционной биологии. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 71–81.
7. Базыкин, А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М. : Наука, 1985. – 181 с.
8. Базыкин, А. Д. О сравнительной эффективности некоторых способов регуляции плотности популяции // Журн. общей биологии. – 1967. – Т. 28, № 4. – С. 463–466.
9. Базыкин, А. Д. Динамика системы «хищник-жертва» с учетом насыщения и конкуренции / А. Д. Базыкин, Ф. С. Березовская, Т. И. Буриев // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушкино : АН СССР, 1980. – С. 6–32.
10. Базыкин, А. Д. Мягкое и жесткое возбуждение колебаний в системе «хищник-жертва» / А. Д. Базыкин, А. И. Хибник // Математические модели клеточных популяций : межвуз. сб. – 1981. – С. 53–69.
11. Базыкин, А. Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса-Ментен // Вопросы математической генетики. – Новосибирск : ИЦИГ СО АН СССР. – 1974. – С. 103–143.
12. Базыкин, А. Д. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы «хищник-жертва» / А. Д. Базыкин, Ф. С. Березовская // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л. : Гидрометеоздат, 1980. – Т. 2. – С. 161–175.
13. Бард, Й. Нелинейное оценивание параметров. – М. : Статистика, 1979. – 349 с.
14. Баруча-Рид, А. Т. Элементы теории марковских процессов. – М. : Наука, 1969. – 511 с.
15. Баутин, Н. Н. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости / Н. Н. Баутин, Е. А. Леонтович. – М. : Наука, 1976. – 496 с.

16. Бейли, Н. Математика в биологии и медицине. – М. : Мир, 1970. – 326 с.
- 16а. Беллман Р. Дифференциально-разностные уравнения / Р. Беллман, К. Л. Кук. – М. : Мир, 1967. – 548 с.
17. Большев, Л. Н. Таблицы математической статистики / Л. Н. Большев, Н. В. Смирнов. – М. : Наука, 1983. – 416 с.
18. Боровков, А. А. Теория вероятностей. – М. : Наука, 1978. – 352 с.
19. Бородин, А. И. К биологии большого черного усача в пихтовых лесах Восточного Казахстана. – Алма-Ата : КазНИИЛХ, 1963. – С. 259–282.
20. Брежнев, А. И. К оценке норм выпуска стерильных насекомых / А. И. Брежнев, Л. Р. Гинзбург // Журн. общей биологии. – 1974. – Т. 35, № 6. – С. 911–916.
21. Варли, Д. К. Экология популяции насекомых / Д. К. Варли, Д. Р. Градуэлл, М. П. Хасселл. – М. : Колос, 1978. – 222 с.
22. Викторов, Г. А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общей биологии. – 1965. – Т. 26, № 1. – С. 43–55.
23. Викторов, Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. – М. : Наука, 1967. – 270 с.
24. Волокитин, Е. П. Об одной модели популяции типа хищник-жертва // Кибернетические модели в экологии. – Новосибирск : ИциГ СО АН СССР, 1974. – С. 90–98.
25. Вольтерра, В. Математическая теория борьбы за существование. – М. : Наука, 1976. – 288 с.
26. Воронцов, А. И. Патология леса. – М. : Лесн. пром-сть, 1978. – 272 с.
27. Гаузе, Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // Бюл. МОИП. Сер. Биология. – 1934. – Т. 43, № 1. – С. 69–87.
28. Гаузе, Г. Ф. Математический подход к проблемам борьбы за существование // Зоол. журн. – 1933. – Т. 12, № 3. – С. 170–177.
29. Гаузе, Г. Ф. О периодических колебаниях численности популяций: математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших / Г. Ф. Гаузе, А. А. Витт // Изв. СО АН СССР. – 1934. – № 10. – С. 1551–1559.
30. Гаузе, Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13, № 1. – С. 18–26.
31. Гильдерман, Ю. И. Дифференциальные уравнения динамики биологических сообществ // *Aplikase matematik*. – 1976. – Т. 21, вып. 3. – С. 185–212.
32. Гинзбург, Л. Р. Математические модели элементарных биоценозов / Л. Р. Гинзбург, Е. С. Лившиц // Управление и информация. – Владивосток : ИАПУ, 1974. – Вып. 10. – С. 76–137.
33. Гинзбург, Л. Р. О динамике численности полов в двуполой популяции / Л. Р. Гинзбург, Г. И. Юзефович // Генетика. – 1968. – Т. 4, № 12. – С. 116–119.
34. Голубев, А. В. Математические методы в лесозащите / А. В. Голубев, Г. Э. Инсаров, В. В. Страхов. – М. : Лесн. пром-сть, 1980. – 104 с.
35. Горяченко, В. Д. К динамике численности отдельной популяции с учетом запаздывания в размножении / В. Д. Горяченко, В. А. Колчин // Нелинейные колебания в задачах экологии. – Ярославль : ЯрГУ, 1985. – С. 23–43.
36. Де Бах, П. Успехи, тенденции и перспективы // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. – М. : Колос, 1968. – С. 507–536.
37. Джансеитов, К. К. Конкуренция и периодичность процесса прироста леса / К. К. Джансеитов, В. В. Кузьмичев, Ю. В. Кибардин // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 226, № 3. – С. 695–698.

38. Джансеитов, К. К. Конкуренция и периодичность процесса прироста леса / К. К. Джансеитов, В. В. Кузьмичев, Ю. В. Кибардин // Лесоведение. – 1976. – № 4. – С. 3–8.
39. Джансеитов, К. К. Формирование мозаичной структуры древостоя / К. К. Джансеитов, В. В. Кузьмичев // Исследования динамики роста организмов. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 78–86.
40. Динамика численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов [и др.]. – Новосибирск : Наука, 1984. – 224 с.
41. Динамическая теория биологических популяций / А. А. Гимельфарб, Л. Р. Гинзбург, Р. А. Полуэктов [и др.]. – М. : Наука, 1974. – 456 с.
42. Дорогов, В. И. Вероятностные модели превращения частиц / В. И. Дорогов, В. П. Чистяков. – М. : Наука, 1988. – 110 с.
43. Дуутт, Р. Л. Некоторые теоретические положения и вопросы биологической борьбы / Р. Л. Дуутт, П. Де Бах // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. – М. : Колос, 1968. – С. 96–113.
44. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. – М. : Финансы и статистика, 1986. – Т. 1. – 366 с.
45. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. – М. : Финансы и статистика, 1987. – Т. 2. – 351 с.
46. Дьери, И. Об устойчивости положений равновесия функционально с дифференциальных уравнений запаздывающего типа, обладающих свойством смешанной монотонности / И. Дьери, Н. В. Перцев // Докл. АН СССР. – 1987. – Т. 297, № 1. – С. 23–25.
47. Дьери, И. Поведение решений при  $t \rightarrow \infty$  систем функциональных уравнений, обладающих свойством смешанной монотонности / И. Дьери, Н. В. Перцев. – М., 1985. – 25 с. – (Препринт Отд. вычисл. математики Акад. наук СССР; № 86).
48. Дьери, И. Устойчивость положений равновесия систем функционально-дифференциальных уравнений, обладающих свойством смешанной монотонности. Применение к моделям биологических процессов / И. Дьери, Н. В. Перцев. – М., 1986. – 23 с. – (Препринт Отд. вычисл. математики Акад. наук СССР; № 126).
49. Ермаков, С. М. Метод Монте-Карло и смежные вопросы. – М. : Наука, 1975. – 472 с.
50. Ильичев, В. Г. Дельта-функции и теория биологической конкуренции в изменяющейся внешней среде // Автоматика и телемеханика. – 1996. – № 11. – С. 115–127.
51. Ильичев, В. Г. Эволюционно устойчивые параметры в периодически изменяющейся среде // Автоматика и телемеханика. – 2004. – № 4. – С. 133–142.
52. Ильичев, В. Г. Наследуемые свойства неавтономных динамических систем и их применение к моделям конкуренции // Изв. вузов. Сер. Математика. – 2002. – № 6. – С. 26–36.
53. Исаев, А. С. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов / А. С. Исаев, Г. И. Гирс. – Новосибирск : Наука, 1975. – 344 с.
54. Исаев, А. С. Влияние массового размножения большого черного хвойного усача на состояние лесных биогеоценозов / А. С. Исаев, В. В. Киселев, В. П. Ветрова // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л. : Гидрометеиздат, 1981. – С. 20–31.
55. Исаев, А. С. Динамика численности большого черного усача и меры борьбы с ним в пихтовых лесах Красноярского края // Проблемы защиты таежных лесов. – Красноярск : Краснояр. рабочий, 1971. – С. 61–64.

56. Исаев, А. С. Закономерности динамики численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Ю. П. Кондаков // Лесоведение. – 1974. – № 3. – С. 27–42.
57. Исаев, А. С. Инерционные и безынерционные механизмы регуляции численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос // Проблемы лесоведения Сибири. – М. : Наука, 1977. – С. 183–203.
58. Исаев, А. С. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос // Докл. АН СССР. – 1973. – Т. 208, № 1. – С. 225–228.
59. Исаев, А. С. Роль дополнительного питания большого черного хвойного усача при его взаимодействии с кормовым растением / А. С. Исаев, В. В. Киселев, В. П. Ветрова // Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 19–27.
60. Исаев, А. С. Черный пихтовый усач / А. С. Исаев, А. С. Рожков, В. В. Киселев. – Новосибирск : Наука, 1988. – 270 с.
61. Исаев, А. С. Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос // Докл. АН СССР. – 1977. – Т. 232, № 6. – С. 1448–1451.
62. Капица, С. П. Общая теория роста человечества. – М. : Наука, 1999. – 190 с.
63. Капица, С. П. Математическая модель роста населения мира // Мат. моделирование. – 1992. – Т. 4, № 6. – С. 65–79.
64. Киселев, В. В. Анализ динамики численности большого лиственничного короеда : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 1978. – 23 с.
65. Киселев, В. В. Моделирование динамики численности килофагов на примере большого лиственничного короеда // Закономерности распространения и динамика численности лесных насекомых. – Красноярск : Краснояр. рабочий, 1978. – С. 42–59.
66. Колесов, Ю. С. Автоколебания в системах с запаздыванием / Ю. С. Колесов, Д. И. Швитра. – Вильнюс : Мокслас, 1979. – 146 с.
67. Колесов, Ю. С. Асимптотика периодического решения уравнения Хатчинсона // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пушино-на-Оке : АН СССР, 1980. – С. 47–54.
68. Колесов, Ю. С. Исследование двухчастотных колебаний в задаче «хищник-жертва» / Ю. С. Колесов, Д. И. Швитра // Дифференциальные уравнения и их применение. – Вильнюс, 1979. – № 24. – С. 49–66.
69. Колесов, Ю. С. Некоторые задачи математической экологии // Дифференциальные уравнения и их применение. – Вильнюс, 1981. – № 29. – С. 27–35.
70. Колесов, Ю. С. Некоторые свойства решений дифференциально-разностных уравнений, моделирующих динамику изменения численности популяций насекомых / Ю. С. Колесов, Е. П. Кубышкин // Исследования по устойчивости и теории колебаний. – Ярославль : ЯГУ, 1983. – С. 64–86.
71. Колесов, Ю. С. Резонансы в экологии // Исследования по устойчивости и теории колебаний. – Ярославль : Изд-во ЯрГУ, 1978. – С. 26–42.
72. Колесов, Ю. С. Сложность и устойчивость биологических сообществ // Проблемы биосферы. – М. : ВИНТИ, 1981. – Вып. 2. – С. 80–91.
73. Колмогоров, А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. – М. : Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 101–106.
74. Кондаков, Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск : Наука, 1974. – С. 206–265.

75. Конигов, А. С. Влияние «эффекта группы» на динамику численности сибирского шелкопряда в Сибири // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск : Наука, 1966. – С. 55–57.
76. Конигов, А. С. Регуляторы численности лесных насекомых. – Новосибирск : Наука, 1978. – 96 с.
77. Конигов, А. С. Регуляционные механизмы динамики численности популяций насекомых в лесном биогеоценозе // Вопросы лесоведения. – Красноярск : Краснояр. рабочий, 1970. – Гл. 1. – С. 366–375.
78. Корзухин, М. Д. Синэкология леса / М. Д. Корзухин, Ф. Н. Семевский. – СПб. : Гидрометеиздат, 1992. – 192 с.
79. Корн, Г. Справочник по математике (для научных работников и инженеров) / Г. Корн, Т. Корн. – М. : Наука, 1973. – 832 с.
80. Лакин, Г. Ф. Биометрия. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
81. Логофет, Д. О. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами // Журн. общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 6. – С. 793–804.
82. Логофет, Д. О. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы / Д. О. Логофет, И. Н. Ключкова // Мат. моделирование. – 2002. – Т. 14, № 10. – С. 116–126.
83. Логофет, Д. О. О неразложимости и импримитивности неотрицательных матриц блочной структуры // Докл. АН СССР. – 1989. – Т. 308, № 1, – С. 46–49.
84. Логофет, Д. О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Мат. моделирование. – 2002. – Т. 14, № 12. – С. 11–22.
85. Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. – Новосибирск : Наука, 1984. – 249 с.
86. Максимов, А. А. Природные циклы. Причины повторяемости экологических процессов. – Л. : Наука, 1989. – 236 с.
87. Максимов, А. А. Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов (на примере водяной крысы). – Новосибирск : Наука, 1977. – 189 с.
88. Макфедьен, Э. Экология животных. – М. : Мир, 1965. – 375 с.
89. Марков, А. В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста / А. В. Марков, А. В. Коротаев // Журн. общей биологии. – 2007. – № 1. – С. 1–12.
90. Марри, Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. – М. : Мир, 1983. – 397 с.
91. Массовое размножение черного пихтового усача в таежных шелкопрядицах / Д. Л. Гродницкий, Т. М. Овчинникова, В. В. Солдатов, В. Г. Разнобарский // Сиб. экол. журн. – 2002. – Т. 9, № 1, – С. 17–21.
92. Математические модели биологических сообществ и задачи управления / А. И. Брежнев, Л. Р. Гинзбург, Р. А. Полуэктов, И. А. Швытов // Математическое моделирование в биологии. – М. : Наука, 1975. – С. 92–112.
93. Математическое моделирование динамики величины заготовок локальной популяции маньчжурской белки (*Sciurus vulgaris mantchuricus*) / Е. В. Ашихмина, А. Н. Куликов, Е. И. Скалецкая, Е. Я. Фрисман // Журн. общей биологии. – 1982. – Т. 43, № 5. – С. 705–711.
94. Михайлов, Г. А. Некоторые вопросы теории методов Монте-Карло. – Новосибирск : Наука, 1974. – 143 с.
95. Моделирование элементов лесных биогеоценозов / Н. В. Артемьева, В. Л. Гавриков, В. В. Киселев [и др.]. – Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1985. – 166 с.



96. Мошкин, М. П. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах / М. П. Мошкин, Л. А. Герлинская, В. И. Евсиков // Журн. общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 1. – С. 23–44.
- 96а. Нагаев, С. В. Вероятностная непрерывно-дискретная модель динамики численности изолированной популяции / С. В. Нагаев, Л. В. Недорезов, В. И. Вахтель // Сиб. журн. индустр. математики. – 1999. – Т. 2, № 2. – С. 147–152.
97. Назаренко, В. Г. Обобщенные уравнения Лотки-Вольтерра // Биофизика. – 1976. – Т. 21, № 1. – С. 172–177.
98. Недорезов, Л. В. Влияние внутривидовых структур на динамику массовых размножений фитофагов. Математические модели двуполых популяций. – Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1979. – 35 с.
99. Недорезов, Л. В. Влияние выпуска стерильных особей на динамику популяции // Изв. СО АН СССР. – 1983. – № 10, вып. 2. – С. 119–122.
100. Недорезов, Л. В. Влияние качества корма и паразитизма на циклические колебания серой листовичной листовёртки // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6, № 2. – С. 229–244.
101. Недорезов, Л. В. К проблеме выбора математической модели динамики популяции (на примере зеленой дубовой листовёртки) / Л. В. Недорезов, Д. Л. Садыкова // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, вып. 4. – С. 263–272.
102. Недорезов, Л. В. Курс лекций по математической экологии. – Новосибирск : Сиб. хронограф, 1997. – 161 с.
103. Недорезов, Л. В. Моделирование массовых размножений лесных насекомых. – Новосибирск : Наука, 1986. – 125 с.
104. Недорезов, Л. В. Модель конкуренции двух видов с непересекающимися поколениями / Л. В. Недорезов, И. Н. Назаров // Журн. общей биологии. – 2000. – Т. 61, № 1. – С. 74–86.
105. Недорезов, Л. В. Модификация моделей Морана-Риккера динамики численности изолированной популяции / Л. В. Недорезов, Б. Н. Недорезова // Журн. общей биологии. – 1994. – № 4–5. – С. 514–521.
106. Недорезов, Л. В. Непрерывно-дискретная модель динамики популяции с половой структурой / Л. В. Недорезов, Ю. В. Утюпин // Сиб. мат. журн. – 2003. – Т. 44, № 3. – С. 650–659.
107. Недорезов, Л. В. Непрерывно-дискретная модель динамики растительного ценоза / Л. В. Недорезов, А. Ю. Карлюк // Сиб. экол. журн. – 2006. – Вып. 3. – С. 255–259.
108. Недорезов, Л. В. О влиянии зимних условий на динамику численности популяции с неперекрывающимися поколениями: модельный подход / Л. В. Недорезов, Е. В. Волкова // Журн. общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 6. – С. 484–490.
109. Недорезов, Л. В. О некоторых моделях динамики леса / Л. В. Недорезов, А. Ю. Карлюк // Сиб. экол. журн. – 2006. – Вып. 2. – С. 125–129.
110. Недорезов, Л. В. О некоторых непрерывно-дискретных моделях элементарных экосистем / Л. В. Недорезов, В. Л. Неклюдова. – Новосибирск : НГУ, 2000. – 44 с.
111. Недорезов, Л. В. О некоторых самообучающихся популяционных моделях // Обучающиеся алгоритмы в системах управления и обработки информации. – Новосибирск : Наука, 1978. – С. 69–83.
112. Недорезов, Л. В. Об одной модели системы «хищник-жертва» с запаздыванием / Л. В. Недорезов, Ю. В. Утюпин // Сиб. журн. индустр. математики. – 2003. – Т. 6, № 4. – С. 67–74.

113. Недорезов, Л. В. Обобщение модели Риккера динамики численности изолированной популяции / Л. В. Недорезов, А. М. Парфенова // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1990. – Вып. 1. – С. 96–99.
114. Недорезов, Л. В. Особенности динамики численности популяции при сильноинерционной и безынерционной регуляции / Л. В. Недорезов, Р. Г. Хлебопос // Журн. общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 3. – С. 345–348.
115. Недорезов, Л. В. Фазовый портрет динамики численности *Panolis Flammea Schiff* // Изв. СОАН СССР. Сер. биол. наук. – 1989. – № 1. – С. 81–86.
116. Неклюдова, В. Л. Об одной модели динамики системы «паразит-хозяин» / В. Л. Неклюдова, Т. А. Исправникова // Сиб. экол. журн. – 2001. – Вып. 5. – С. 565–569.
117. Одум, Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.
118. Одум, Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
119. Панов, Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. – М.: Наука, 1983. – 423 с.
120. Перцев, Н. В. Исследование решений интегральной модели Лотки-Вольтерра // Сиб. журн. индустр. математики. – 1999. – Т. 2, № 2(4). – С. 153–167.
121. Перцев, Н. В. Исследование решений одной системы интегродифференциальных уравнений, возникающей в моделях динамики популяций // Вестн. Омск. ун-та. – 1996. – № 1. – С. 24–26.
122. Перцев, Н. В. Об асимптотическом поведении решений одной системы линейных дифференциальных уравнений с последствием // Изв. вузов. Математика. – 1996. – № 9. – С. 48–52.
123. Перцев, Н. В. Об одной модели динамики численности населения с учетом формирования и распада семейных пар // Математические структуры и моделирование. – 2000. – Вып. 6. – С. 101–106.
124. Перцев, Н. В. Об одном классе интегродифференциальных уравнений в моделях динамики популяций // Математические структуры и моделирование. – 1998. – Вып. 1. – С. 72–85.
125. Перцев, Н. В. Об одном обобщении логистической модели динамики популяций с ограниченным временем жизни особей // Вестн. Омск. ун-та. – 1997. – № 1. – С. 14–16.
126. Перцев, Н. В. Поведение решений диссипативной интегральной модели Лотки-Вольтерра / Н. В. Перцев, А. Н. Пичугина, Б. Ю. Пичугин // Сиб. журн. индустр. математики. – 2003. – Т. 6, № 2(14). – С. 95–106.
127. Перцев, Н. В. Применение одного дифференциального уравнения с последствием в моделях динамики популяций // Фундаментальная и прикладная математика / под ред. А. К. Гуца. – Омск: ОмГУ, 1994. – С. 119–129.
128. Пичугин, Б. Ю. Стохастическая модель изолированной популяции с сезонным размножением и самолимитированием // Сиб. журн. индустр. математики. – 2003. – Т. 6, № 4(16). – С. 75–81.
129. Плешанов, А. С. Насекомые-дефолианты лиственных лесов Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – 209 с.
130. Плешанов, А. С. Факторы, влияющие на численность серой лиственничной листовёртки // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – М.: Наука, 1971. – С. 146–150.
131. Полетаев, И. А. Использование принципа Либиха в математических моделях метаболирующих систем // Имитационное моделирование и экология. – М.: Наука, 1975. – С. 60–64.

132. Полетаев, И. А. Модели Вольтерра «хищник-жертва» и некоторые их обобщения с использованием принципа Либиха // Журн. общей биологии. – 1973. – Т. 34, № 1. – С. 43–57.
133. Полетаев, И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики. – 1966. – Вып. 16. – С. 171–190.
134. Полетаев, И. А. О математическом моделировании // Проблемы кибернетики. – 1973. – Вып. 27. – С. 143–151.
135. Полуэктов, Р. А. Динамические модели экологических систем / Р. А. Полуэктов, Ю. А. Пых, И. А. Швыгов. – Л. : Гидрометеиздат, 1980. – 288 с.
136. Популяционная динамика лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов [и др.]. – М. : Наука, 2001. – 347 с.
137. Прозоров, С. С. Большой черный усач (*Monogamus urussovi* F.) на пихте сибирской // Тр. Сиб. лесотехн. ин-та. – Красноярск, 1958. – Т. 21, № 2. – С. 15–121.
138. Пых, Ю. А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. – М. : Наука, 1983. – 182 с.
139. Рафес, П. М. Биогеоэкологические исследования растительоядных лесных насекомых. – М. : Наука, 1980. – 167 с.
140. Рафес, П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. – М. : Наука, 1964. – С. 3–57.
141. Рафес, П. М. Роль и значение растительоядных насекомых в лесу. – М. : Наука, 1968. – 235 с.
142. Риккер, У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяции рыб. – М. : Пищевая пром-сть, 1979. – 403 с.
143. Риклефс, Р. Основы общей экологии. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
144. Роговин, К. А. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) / К. А. Роговин, М. П. Мошкин // Журн. общ. биологии. – 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244–267.
145. Рожков, А. С. Дерево и насекомое. – Новосибирск : Наука, 1982. – 175 с.
146. Рожков, А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. – М. : Наука, 1965. – 178 с.
147. Рожков, А. С. Сибирский шелкопряд. – М. : Наука, 1963. – 175 с.
148. Рубин, А. Б. Кинетика биологических процессов / А. Б. Рубин, Н. Ф. Пытьева, Г. Ю. Ризниченко. – М. : Изд-во МГУ, 1977. – 330 с.
149. Рубин, А. Б. Математические модели в экологии / А. Б. Рубин, Г. Ю. Ризниченко // Итоги науки и техники. Сер. Математическая биология и медицина / ВИНТИ. – 1988. – Т. 2. – С. 113–172.
150. Рубцов, В. В. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом / В. В. Рубцов, Н. Н. Рубцова. – М. : Наука, 1984. – 183 с.
151. Рубцов, В. В. Динамика численности зеленой дубовой листовертки в Теллермановской дубраве / В. В. Рубцов, Н. Н. Рубцова, И. А. Уткина // Лесоведение. – 1989. – № 6. – С. 48–56.
152. Рубцов, В. В. Модели колебательных процессов в лесных экосистемах. – М. : Ин-т лесоведения, 1992. – 39 с.
153. Руднев, Д. Ф. Влияние физиологического состояния растения на массовое размножение вредителей леса // Зоол. журн. – 1962. – Т. 11, № 3. – С. 313–329.
154. Свирижев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. – М. : Наука, 1978. – 352 с.

155. Семевский, Ф. Н. Математическое моделирование экологических процессов / Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов. – Л. : Гидрометеиздат, 1982. – 280 с.
156. Смирнова, Т. В. Моделирование воздействия на изолированную популяцию / Т. В. Смирнова, Д. Н. Гуляев // 6 Международная конференция «Математика. Компьютер. Образование» : тез. конф. (г. Пушкино, 24–31 янв. 1999). – М., 1999. – С. 257.
157. Смит, Дж. М. Математические идеи в биологии. – М. : Мир, 1970. – 179 с.
158. Смит, Дж. М. Модели в экологии. – М. : Мир, 1976. – 184 с.
159. Сычева, Э. В. Механизмы возникновения нерегулярной динамики промысловых популяций рыб. Теоретический анализ и моделирование. – Владивосток : ИАПУ ДВО РАН, 1999. – 21 с.
160. Уатт, К. Экология и управление природными ресурсами. – М. : Мир, 1971. – 463 с.
161. Уильямсон, М. Анализ биологических популяций. – М. : Мир, 1975. – 271 с.
162. Уткина, И. А. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми / И. А. Уткина, В. В. Рубцов // Лесоведение. – 1989. – № 3. – С. 46–54.
163. Утюпин, Ю. В. Эффект коллективной защиты в системе «хищник-жертва» // Сиб. экол. журн. – 2001. – Т. 5. – С. 541–548.
164. Федоров, В. Д. Экология / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
165. Фрисман, Е. Я., Сычева, Э. В., Израильский, Ю. Г. Динамическая неустойчивость популяции промыслового вида, связанная с воздействием промысла / Е. Я. Фрисман, Э. В. Сычева, Ю. Г. Израильский // Докл. РАН. – 2001. – Т. 380, № 3. – С. 425–429.
166. Фрисман, Е. Я. Избранные математические модели дивергентной эволюции популяций / Е. Я. Фрисман, А. П. Шапиро. – М. : Наука, 1977. – 150 с.
167. Фрисман, Е. Я. Математическая модель динамики численности однородной популяции с дискретно-непрерывным временем / Е. Я. Фрисман, Э. В. Сычева // Дальневосточ. мат. сб. – 1998. – Вып. 6. – С. 149–157.
168. Харрис, Т. Е. Теория ветвящихся случайных процессов. – М. : Мир, 1966. – 355 с.
169. Хидиров, А. Свойства одной числовой характеристики обобщенного уравнения Хатчинсона // Дифференциальные уравнения и их применение. – Вильнюс : Мокслас, 1981. – № 29. – С. 130–134.
170. Черепанов, А. И. Лиственничный дровосек и борьба с ним. – Новосибирск, 1952. – 104 с.
171. Чернов, А. М. Дискретно-непрерывная модель динамики численности многовозрастной популяции / А. М. Чернов, Е. Я. Фрисман // Исследования по математической популяционной биологии. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 3–22.
172. Шапиро, А. П. Дискретные модели динамики численности локальной популяции / А. П. Шапиро, Е. И. Скалецкая, Е. Я. Фрисман // Математические модели популяций. – Владивосток, 1979. – С. 3–28.
173. Шапиро, А. П. Математические модели конкуренции // Управление и информация. – Владивосток, 1974. – Вып. 10. – С. 5–75.
174. Шапиро, А. П. О некоторых результатах исследований дискретных моделей динамики численности / А. П. Шапиро, Е. Я. Фрисман, С. П. Луппов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – Т. 6. – С. 227–243.

175. Шапиро, А. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии / А. П. Шапиро, С. П. Луппов. – М. : Наука, 1983. – 133 с.
176. Шарковский, А. Н. Разностные уравнения и их приложения / А. Н. Шарковский, Ю. А. Майстренко. – Киев : Наукова думка, 1986. – 279 с.
177. Шарковский, А. Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // Укр. мат. журн. – 1964. – Т. 16, № 1. – С. 61–71.
178. Шаров, А. А. Моделирование динамики популяций насекомых. Энтомология / ВИНТИ. – 1986. – Т. 6. – С. 1–115.
179. Шустер, Г. Детерминированный хаос. – М. : Мир, 1988. – 240 с.
180. Яновский, В. М. Группировки насекомых-ксилофагов в очагах массового размножения большого черного усача / В. М. Яновский, В. П. Ветрова // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 205–207.
181. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects / J. Esper, U. Büntgen, D. C. Frank [et al.] // Proc. R. Soc. B. – 2007. – Vol. 274. – P. 671–679.
182. A chaotic attractor in ecology: theory and experimental data / J. M. Cushing, S. M. Henson, R. A. Desharnais [et al.] // Chaos, Solitons and Fractals. – 2001. – Vol. 12. – P. 219–234.
183. Aagard-Hansen, H. A stochastic discrete generation birth, continuous death population growth model and its approximate solution / H. Aagard-Hansen, G. F. Yeo // J. Math. Biol. – 1984. – Vol. 20. – P. 69–90.
184. Aggregation of parasitoids and the detection of density dependence in field populations / W. W. Murdoch, M. P. Hassell, J. P. Dempster, E. Pollard // Oikos. – 1987. – Vol. 50. – P. 137–141.
185. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly / M. Kuussaari, I. Saccheri, M. Camara, I. Hanski // Oikos. – 1998. – Vol. 82. – P. 384–392.
186. Ammar, A. Oscillation and global attractivity in delay differential equations of population dynamics / A. Ammar, M. M. A. El-Sheikh, A. Zaghrouh // Appl. Math. Comput. – 1996. – N 2–3. – P. 175–204.
187. An interdisciplinary approach to understanding nonlinear ecological dynamics / J. M. Cushing, B. Dennis, R. A. Desharnais, R. F. Costantino // Ecol. Modelling. – 1996. – Vol. 92. – P. 111–119.
188. Assessing the impact of biological control of *Plutella xylostella* through the application of Lotka-Volterra model / H. Tonnang, L. V. Nedorezov, H. Ochanda [et al.] // Ecological Modelling. – 2009. – Vol. 220. – P. 60–70.
189. Auer, C. Dynamik von Larchenwicklerpopulationen langs des Alpenbogens // Mitteilungen der Eidgenössischen Anstalt für forstliches Versuchswesen. – 1977. – Bd 53. – S. 71–105.
190. Bainov, D. D. Oscillation of the solutions of nonlinear impulsive differential equations of the first order with advanced argument / D. D. Bainov, M. B. Dimitrova, A. B. Dishliev // J. Appl. Anal. – 1999. – N 2. – P. 261–275.
191. Baker, C. T. H. Retarded Differential Equations // J. Comput. Appl. Math. – 2000. – Vol. 125. – P. 309–335.
192. Baltensweiler, W. The larch bud moth in the Alps // W. Baltensweiler, A. Fischlin // A. A. Berryman (ed.), Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. – Plenum Press, 1988. – P. 331–351.
193. Baltensweiler, W. The relevance of changes in the composition of larch bud moth populations for the dynamics of its numbers // Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Number Popul. – Oosterbeek, 1970. – P. 208–219.
194. Baltensweiler, W. Ursache oder Wirkung? Huhn oder Ei? // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. – 1978. – Bd 51. – S. 261–267.

195. Baltensweiler, W. *Zeiraphera griceana* Hubner (Lepidoptera, Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles // *Can. Entomol.* – 1964. – Vol. 96, N 5. – P. 792–800.
196. Basins of attraction: population dynamics with two stable 4-cycles / S. M. Henson, R. F. Costantino, R. A. Desharnais [et al.] // *Oikos.* – 2002. – Vol. 98. – P. 17–24.
197. Beddington, J. R. Dynamic and complexity in predator-prey models framed in difference equations / J. R. Beddington, C. A. Free, J. H. Lawton // *Nature.* – 1975. – Vol. 255. – P. 58–60.
198. Beddington, J. R. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // *J. Anim. Ecol.* – 1975. – Vol. 44. – P. 331–340.
199. Bellows, T. S. Jr. The descriptive properties of some models for density dependence // *J. Anim. Ecol.* – 1981. – Vol. 50. – P. 139–156.
200. Benz, G. Negative rückkoppelung durch raum- und nahrungskonkurrenz sowie zyklische veränderung der nahrungsgrundlage als regelsprinzip in der populationsdynamik des grauen lärchenwicklers, *zeiraphera diniana* (Guenee) (Lepidoptera, Tortricidae) // *Zeitschrift für angewandte Entomologie.* – 1974. – Bd 76. – S. 196–228.
201. Berezansky, L. On oscillation of a delay differential equation with positive and negative coefficients / L. Berezansky, Y. Domshlak, E. Braverman // *J. Math. Anal.* – 2002. – V. 274. – P. 81–101.
202. Berezovskaya F. Modeling the dynamics of natural rotifer populations: phase-parametric analysis [Электронный ресурс] / F. Berezovskaya, G. Karev, T. W. Snell. – Режим доступа: <http://arxiv.org/ftp/q-bio/papers/0505/0505045.pdf>
203. Berryman, A. A. Assessing the risk of the forest insect outbreaks / A. A. Berryman, R. W. Stark // *Z. angew. Entomol.* – 1985. – Vol. 99, N 2. – P. 199–208.
204. Berryman, A. A. Biological control, thresholds and pest outbreaks // *Environ. Entomol.* – 1982. – Vol. 11, N 3. – P. 544–549.
205. Berryman, A. A. Do trophic interactions cause population cycles? // *Population cycles, The case for trophic interactions* (ed. A. A. Berryman). – Oxford : University Press, 2002. – P. 177–188.
206. Berryman, A. A. On principles, laws and theory in population ecology // *Oikos.* – 2003. – Vol. 103, N 3. – P. 695–701.
207. Berryman, A. A. Population cycles: a critique of maternal effects and allometric hypotheses // *J. Anim. Ecology.* – 1995. – Vol. 64. – P. 290–293.
208. Berryman, A. A. Population cycles: causes and analysis // *Population cycles, The case for trophic interactions* (ed. A. A. Berryman). – Oxford : University Press, 2002. – P. 3–29.
209. Berryman, A. A. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence // *Oikos.* – 2002. – Vol. 99, N 3. – P. 600–606.
210. Berryman, A. A. *Population systems: a general introduction.* – N. Y. : Plenum Press, 1981. – 222 p.
211. Berryman, A. A. Population theory: an essential ingredient in pest prediction, management and policy making // *Am. Ent.* – 1991. – Vol. 37. – P. 138–142.
212. Berryman, A. A. On choosing models for describing and analyzing ecological time series // *Ecology.* – 1992. – Vol. 73. – P. 694–698.
213. Bertalanffy, L. von. An outline of general systems theory // *Brit. J. Philos. Sci.* – 1950. – Vol. 1. – P. 139–164.
214. Bertalanffy, L. von. Quantitative laws in metabolism and growth // *Quart. Rev. Biol.* – 1957. – Vol. 32. – P. 217–231.

215. Beverton, R. J. On the dynamics of the exploited fish populations / R. J. Beverton, S. J. Holt ; U. K. Min. Agric. Fish. – [S. l.], 1957. – 533 p. – (Ser. 2. Fishery Investigation ; vol. 19).
216. Blythe, S. P. Instability and complex dynamic behaviour in population models with long time delays / S. P. Blythe, R. M. Nisbet, W. S. C. Gurney // *Theor. Pop. Biol.* – 1982. – Vol. 22, N 2. – P. 147–176.
217. Bocharov, G. Structured population models, conservation laws, and delay equations / G. Bocharov, K. P. Hadeler // *J. Differential Equations.* – 2000. – Vol. 168. – P. 212–237.
218. Brauer, F. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology* / F. Brauer, C. Castillo-Chavez. – N. Y. : Springer-Verlag, 2001. – 417 pp.
219. Brauer, F. Stability of some population models with delay // *Math. Biosci.* – 1977. – Vol. 33. – P. 345–358.
220. Campbell, R. W. Natural maintenance and decline of gypsy moth outbreaks / R. W. Campbell, R. J. Sloan // *Environ. Entomol.* – 1978. – Vol. 7, N 3. – P. 389–395.
221. Campbell, R. W. Numerical bimodality among North American gypsy moth populations / R. W. Campbell, R. J. Sloan // *Environ. Entomol.* – 1978. – Vol. 7, N 5. – P. 641–646.
222. Caswell, H. *Matrix population models.* – Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1989. – 328 p.
223. Chaos and population control of insect outbreaks / R. A. Desharnais, R. F. Costantino, J. M. Cushing [et al.] // *Ecol. Letters.* – 2001. – Vol. 4. – P. 229–235.
224. Chaotic dynamics in an insect population / R. F. Costantino, R. A. Desharnais, J. M. Cushing, B. Dennis // *Science.* – 1997. – Vol. 275. – P. 389–391.
225. Chavarria, H. N. Population growth kinetics of the nematode *Steinernema feltiae* in submerged monoxenic culture / H. N. Chavarria, M. de la Torre // *Biotechnol. Lett.* – 2001. – Vol. 23. – P. 311–315.
226. Chow, S. N. Existence of periodic solutions of autonomous functional differential equations // *J. Differential Equations.* – 1974. – Vol. 15. – P. 350–378.
227. Cooke, K. Interaction of maturation delay and nonlinear birth in population and epidemic models / K. Cooke, P. van der Driessche, X. Zou // *J. Math. Biology.* – 1999. – Vol. 39. – P. 332–352.
228. Creel, S. Communal hunting and pack size in African wild dogs *Lycan pictus* / S. Creel, N. M. Creel // *Animal Behaviour.* – 1995. – Vol. 50. – P. 1325–1339.
229. Csetenyi, A. I. Leslie model revisited: some generalizations for block structures / A. I. Csetenyi, D. O. Logofet // *Ecol. Modell.* – 1989. – Vol. 48. – P. 277–290.
230. Cushing, J. M. Bifurcation of periodic solutions due to delays in single species growth models // *J. Math. Biol.* – 1978. – Vol. 6, N 2. – P. 145–161.
231. Cushing, J. M. Periodic solutions of Volterra's population equation with hereditary effects // *SIAM J. Appl. Math.* – 1976. – Vol. 31, N 2. – P. 251–261.
232. Cushing, J. M. Time delays in single species growth models // *J. Math. Biol.* – 1977. – Vol. 4, N 3. – P. 257–264.
233. Cycles and trends in cod populations / O. N. Bjornstad, J.-M. Fromentin, N. Chr. Stenseth, J. Gjosaeter // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1999. – Vol. 96. – P. 5066–5071.
234. Density dependence in host-parasitoid models / R. M. May, M. P. Hassel, R. M. Anderson, D. W. Tonkyn // *J. Anim. Ecol.* – 1981. – Vol. 50. – P. 855–865.
235. Diamond, P. Chaotic behaviour of systems of difference // *Int. J. Syst. Sci.* – 1976. – Vol. 7, N 8. – P. 953–956.

236. Dynamic of larch bud moth population / W. Baltensweiler, G. Benz, P. Boney, V. Delucci // *Ann. Rev. Entomol.* – 1977. – Vol. 22. – P. 79–100.
237. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth / P. Turchin, S. N. Wood, S. P. Ellner [et al.] // *Ecology.* – 2003. – Vol. 84, N 5. – P. 1207–1214.
238. Dynamics of coastal cod populations: intra- and intercohort density dependence and stochastic processes / N.C. Stenseth, O. N. Bjornstad, W. Falck [et al.] // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1999. – Vol. 266. – P. 1645–1654.
239. Effect of movement frequency on global host-parasitoid spatial dynamics with unstable local dynamics / T. Nguyen-Huu, C. Lett, J. C. Poggiale, P. Auger // *Ecol. Model.* – 2006. – Vol. 197. – P. 290–295.
240. Effects of density-dependence and stochastic processes on the regulation of cod populations / J.-M. Fromentin, R. A. Myers, O. N. Bjornstad [et al.] // *Ecology.* – 2001. – Vol. 82, N 2. – P. 567–579.
241. Elton, Ch. S. *Animal ecology.* – L. : Sidgwich and Jackson, 1927. – 207 p.
242. Errington P.L. Natural restocking of muskrat-vacant habitats // *J. of Wildlife Manag.* – 1940. – Vol. 4. – P.173–185.
243. Estimating chaos and complex dynamics in an insect population / B. Dennis, R. A. Desharnais, J. M. Cushing [et al.] // *Ecol. Monographs.* – 2001. – Vol. 71(2). – P. 277–303.
244. Falck, W. Bootstrap estimated uncertainty of the dominant Lyapunov exponent for Holarctic microtine rodents / W. Falck, O. N. Bjornstad, N. C. Stenseth // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1995. – Vol. 261. – P. 159–165.
245. Falck, W. Voles and lemmings: chaos and uncertainty in fluctuating populations / W. Falck, O. N. Bjornstad, N. C. Stenseth // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1995. – Vol. 262. – P. 363–370.
246. Fischlin, A. Systems analysis of the larch bud moth system. Part 1: the larch – larch bud moth relationship / A. Fischlin, W. Baltensweiler // *Bull. de la Societe Entomol. Suisse.* – 1979. – Bd 52. – S. 273–289.
247. Foerster, H. von. Some remarks on changing populations // *The kinetics of cellular proliferation.* – N. Y. : Grune and Stratton, 1959. – P. 382–407.
248. Frisman, E. Ya. Differences in densities of individuals in populations with uniform ranges // *Ecol. Modell.* – 1980. – Vol. 8. – P. 345–354.
249. Frisman, E. Ya. A mathematical model of the population dynamics of a local Northern fur-seal herd / E. Ya. Frisman, E. I. Skaletskaya, A. E. Kuzin // *Ecol. Modell.* – 1982. – Vol. 16, N 2–4. – P. 151–172.
250. Frisman, E.Ya. Population dynamics of harvested species with complex age structure (for Pacific salmon fish stocks as an example) / E. Ya. Frisman, E. V. Last, E. I. Skaletskaya // *Ecol. Modell.* – 2006. – Vol. 198, N 3–4. – P. 463–472.
251. Gause, G. F. *The Struggle for existence.* – Baltimore : Williams and Wilkins, 1934. – 163 p.
252. Geritz, S. A. H. On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with complex dynamics / S. A. H. Geritz, E. Kisdi // *J. Theor. Biol.* – 2004. – Vol. 228. – P. 261–269.
253. Gertsev, V. I. Classification of mathematical models in ecology / V. I. Gertsev, V. V. Gertseva // *Ecol. Model.* – 2004. – Vol. 178. – P. 329–334.
254. Getz, W. M. Host-Parasitoid Coexistence and egg-limited encounter rates / W. M. Getz, N. J. Mills // *Am. Nat.* – 1997. – Vol. 148. – P. 333–347.
255. Gilpin, M. E. A model of the predator-prey relationship // *Theor. Pop. Biol.* – 1974. – N 5. – P. 333–344.



256. Gilpin, M. E. Do hares eat lynx? // *Amer. Natur.* – 1973. – Vol. 107, N 957. – P. 727–730.
257. Glass, L. Pathological condition resulting from instabilities in physiological control systems / L. Glass, M. C. Mackey // *Annals of the N. Y. Acad. of Sci.* – 1979. – Vol. 316. – P. 214–235.
258. Gompertz, B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new model of determining life contingencies // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* – 1825. – Vol. 115. – P. 513–585.
259. Gonzales-Andujar, J. L. Complex dynamics in weed populations / J. L. Gonzales-Andujar, G. Hughes // *Functional Ecology.* – 2000. – Vol. 14. – P. 524–526.
260. Guckenheimer, J. The dynamics of density dependent population models / J. Guckenheimer, G. Oster, A. Ipaktchi // *J. Math. Biol.* – 1977. – Vol. 4, N 1. – P. 101–147.
261. Haderler, K. P. Delay equations in biology // *Springer Lecture Notes in Mathematics.* – 1979. – Vol. 730. – P. 136–156.
262. Haderler, K. P. Models for pair formation in bisexual populations / K. P. Haderler, R. Waldstatter, A. Worz-Busekros // *J. Math. Biol.* – 1988. – Vol. 26, N 6. – P. 635–639.
- 262a. Haderler K.P. On the stability of the stationary state of a population growth equation with time lag // *J. Math. Biol.* – 1976. – Vol. 3, N 1. – P. 197–201.
263. Haderler, K. P. The Discrete Rosenzweig Model / K. P. Haderler, I. Gerstmann // *Math. Biosci.* – 1990. – Vol. 98. – P. 49–72.
264. Hassell, M. P. Aggregation of predators and insect parasites and its effects on stability / M. P. Hassell, R. M. May // *J. Anim. Ecol.* – 1974. – Vol. 43. – P. 567–594.
265. Hassell, M. P. Density-dependence in single-species populations // *J. Anim. Ecol.* – 1975. – Vol. 44. – P. 283–295.
266. Hassell, M. P. Pattern on dynamical behaviour in single-species populations / M. P. Hassell, J. H. Lawton, R. M. May // *J. Anim. Ecol.* – 1976. – Vol. 45, N 4. – P. 471–486.
267. Hassell, M. P. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoid dynamics / M. P. Hassell, J. H. Lawton, J. R. Beddington // *J. Anim. Ecol.* – 1976. – Vol. 46. – P. 889–904.
268. Hassell, M. P. Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics // *Oikos.* – 1980. – Vol. 35, N 2. – P. 150–160.
269. Hassell, M. P. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems.* – Princeton, New Jersey : Princeton University Press, 1978. – 238 p.
270. Heiden, U. The dynamic of production and destruction: analitic insight into complex behavior / U. Heiden, M. C. Mackey // *J. Math. Biology.* – 1982. – Vol. 16, N 1. – P. 75–101.
271. Hilborn, R. *The ecological detective / R. Hilborn, M. Mangel.* – Princeton, New Jersey : Princeton University Press, 1997. – 330 p.
272. Hornfeldt, B. Delayed density dependence as a determinant of vole cycles // *Ecology.* – 1994. – Vol. 75, N 3. – P. 791–808.
273. Hunter M.D., Varley G.C., Gradwell G.R. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited / M. D. Hunter, G. C. Varley, G. R. Gradwell // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. – Vol. 94. – P. 9176–9181.
274. Hutchinson, G. E. Circular causal systems in ecology // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1948. – Vol. 50. – P. 221–246.
275. Hutchinson, G. E. Theory of Competition Between two social species // *Ecology.* – 1947. – Vol. 28. – P. 319–321.

276. Il'ichev, V. G. Evolution-stable parameters in a periodically changing environment // *Automation and Remote Control*. – 2004. – Vol. 65, N 4. – P. 612–624.
277. Karev, G. P. Dynamics of Heterogeneous Populations and Communities and Evolution of Distributions [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://arxiv.org/ftp/q-bio/papers/0507/0507028.pdf>
278. Karev, G. P. Modeling the dynamics of inhomogeneous natural rotifer populations under toxicant exposure [Электронный ресурс] / G. P. Karev, A. S. Novozhilov, F. S. Berezovskaya. – Режим доступа: <http://arxiv.org/ftp/q-bio/papers/0509/0509009.pdf>
279. Karlin, S. Temporal fluctuations in selection intensities / S. Karlin, B. Levikson // *Theoret. Population Biology*. – 1974. – Vol. 6. – P. 383–412.
280. Kipnis, M.M. Stability of some difference equations with two delays / M. M. Kipnis, R. M. Nigmatulin // *Automation and Remote Control*. – 2003. – Vol. 64, N 5. – P. 782–790.
281. Kolmogoroff, A. N. Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza // *Giornale dell'Inst Italiano degli attuary*. – 1936. – Vol. 7. – P. 74–80.
282. Kostitzin, V. A. *La Biologie Mathematique*. – Paris : A. Colin, 1937. – 236 p.
283. Kot, M. Discrete-time growth-dispersal models / M. Kot, W. M. Schaffer // *Math. Biosci.* – 1986. – Vol. 80. – P. 109–136.
284. Kot, M. *Elements of Mathematical Ecology*. – Cambridge : Cambridge University Press, 2001. – 453 p.
285. Kot, M. The effects of seasonality on discrete models of population growth / M. Kot, W. M. Schaffer // *Theor. Popul. Biol.* – 1984. – Vol. 26. – P. 340–360.
286. Kuruklis, S. A. The Asymptotic Stability of  $x(n+1)-ax(n)+bx(n-k) = 0$  // *J. Math. Anal. Appl.* – 1994. – Vol. 188. – P. 710–731.
287. Landeau, L. Oddity and the 'confusion effect' in predation / L. Landeau, J. Terborgh // *Animal Behaviour*. – 1986. – Vol. 34. – P. 1372–1380.
288. Law, R. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size // *Ecology*. – 1983. – Vol. 64. – P. 224–230.
289. Lay, J. Y. Developments of bacterial population and methanogenic activity in a laboratory-scale landfill bioreactor / J. Y. Lay, Y. Y. Li, T. Noike // *Water Res.* – 1998. – Vol. 32. – P. 3673–3697.
290. Lefkovich, L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*. – 1965. – Vol. 21. – P. 1–18.
291. Leslie, P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // *Biometrika*. – 1948. – Vol. 35. – P. 213–245.
292. Leslie, P. H. The use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika*. – 1945. – Vol. 33. – P. 183–212.
293. Levin, J. J. Boundedness and oscillation of some Volterra and delay equations // *J. Different. Equat.* – 1969. – Vol. 5, N 2. – P. 369–398.
294. Levin, J. J. The qualitative behavior of a nonlinear Volterra equation // *Proc. Amer. Math. Soc.* – 1965. – Vol. 16, N 4. – P. 711–718.
295. Levin, S. A. A Note on Difference-Delay Equations / S. A. Levin, R. May // *Theor. Pop. Biol.* – 1976. – Vol. 9. – P. 178–187.
296. Levin, S.A. Analysis of an age-structured fishery model / S. A. Levin, C. P. Goodycar // *J. Math. Biol.* – 1980. – Vol. 9, N 2. – P. 245–274.
297. Liermann, M. Depensation: evidence, models and implications / M. Liermann, R. Hilborn // *Fish and Fisheries*. – 2001. – Vol. 2. – P. 33–58.
298. Limit cycles of Norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence / E. Framstad, N. C. Stenseth, O. N. Bjornstad, W. Falck // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* – 1997. – Vol. 264. – P. 31–38.

299. Logofet, D. O. *Matrices and Graphs*. – Boca Raton, FL : CRC Press, 1993. – 308 p.
300. Lotka, A. I. *Elements of physical biology*. – Baltimore : Williams a. Wilkins, 1925. – 460 p.
301. Lotka, A. I. Undamped oscillations derived from the law mass action // *J. Amer. Chem. Soc.* – 1920. – Vol. 42, N 8. – P. 1595–1599.
302. MacDonald, N. Time delay in predator-prey models // *Math. Biosc.* – 1976. – Vol. 28, N 3–4. – P. 321–330.
303. Mackey, M. C. Periodic auto-immune hemolytic anemia: An induced dynamical disease // *Bull. Math. Biol.* – 1979. – Vol. 47. – P. 829–834.
304. Mackey, M.C. Oscillation and chaos in physiological control system / M. C. Mackey, L. Glass // *Science*. – 1977. – Vol. 197. – P. 287–289.
305. Malthus, T. R. *An essay on the principle of population*. – London: Johnson, 1798. – 396 p.
306. Manfradi, P. About an interactive model doe sexual populations / P. Manfradi, E. Salinelli // *Riv. Mat. Sci. Econ. E. Soc.* – 1991. – Vol. 2. – P. 15–30.
307. Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments / T. G. Benton, E. Ranta, V. Kaitala, A. P. Beckerman // *J. of Anim. Ecol.* – 2001. – Vol. 70. – P. 590–599.
308. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of Manchurian squirrels / E. V. Ashikhmina, E. Y. Frisman, E. Skaletskaya, A. N. Kulikov // *Ecol. Mod.* – 1985. – Vol. 30. – P. 145–156.
309. May, R. M. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models / R. M. May, G. F. Oster // *Amer. Natur.* – 1976. – Vol. 110, N 974. – P. 573–599.
310. May, R. M. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos // *J. Theor. Biol.* – 1975. – Vol. 51, N 2. – P. 511–524.
311. May, R. M. Host-parasitoid systems in patchy environment: a phonological model // *J. Anim. Ecol.* – 1978. – Vol. 47. – P. 833–843.
312. May, R. M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. – Princeton : Princeton University Press, 1974. – 261 p.
313. May, R. M. Stability in multispecies community models // *Math. Biosc.* – 1971. – Vol. 12. – P. 59–79.
314. May, R. M. Stability in random fluctuating versus deterministic environments // *Amer. Naturalist*. – 1973. – Vol. 107. – P. 621–650.
315. Maynard Smith, J. The stability of predator-prey systems / J. Maynard Smith, M. Slatkin // *Ecology*. – 1973. – Vol. 54. – P. 384–391.
316. McCallum, H. *Population parameters estimation for ecological models*. – Brisbane : Blackwell Sciences Ltd, 2000. – 224 p.
317. Milne, A. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. // *Parasitology*. – 1950. – Vol. 40. – P.35–45.
318. Mischaikow, K. A predator-prey system involving group defense: a connection matrix approach / K. Mischaikow, G. Wolkovicz // *Nonlinear analysis, Theory, Methods & Applications*. – 1990. – Vol. 14, N 11. – P. 955–969.
319. Moran, P. A. P. Some remarks on animal population dynamics // *Biometrika*. – 1950. – Vol. 6, N 3. – P. 250–258.
320. Nedorezov, L. V. About some models of population dynamics with nonoverlapping generations / L. V. Nedorezov, I. N. Nazarov // *Advances in modeling and analysis*. – 1997. – Vol. 32, N 1–2. – P. 16–24.
321. Nedorezov, L. V. Correlation between models of population dynamics in continuous and discrete time / L. V. Nedorezov, B. N. Nedorezova // *Ecological Modelling*. – 1995. – Vol. 82. – P. 93–97.

322. Nedorezov, L. V. Restoration of phase portrait structure for the dynamics of a forest pest, the pine moth (*Dendrolimus pini* L.) // Ecol. Modell. – 1999. – Vol. 115. – P. 35–44.
323. Nedorezov, L. V. The continuous-discrete models for competition of two species / L. V. Nedorezov, I. N. Nazarov, O. N. Nazarov // Int. J. Chaos Theory Applications. – 1998. – Vol. 3, N 1–2. – P. 39–51.
324. Nicholson, A. J. Dynamics of insect populations // Ann. Rev. Entomol. – 1958. – Vol. 3. – P. 107–136.
325. Nicholson, A. J. The balance of animal populations / A. J. Nicholson, V. A. Bailey // Proc. Zool. Soc. London. – 1935. – P. 551–598.
326. Pennycuik, C. J. A computer model for simulating the growth of a population or of two interacting populations / C. J. Pennycuik, R. M. Compton, L. Beckingham // J. Theor. Biol. – 1968. – Vol. 18. – P. 316–324.
327. Pielou, E. C. Mathematical Ecology. – N. Y. : John Wiley and Sons, 1977. – 385 pp.
328. Poulsen, E. T. A model for population regulation with density- and frequency-dependent selection // J. Math. Biol. – 1979. – Vol. 8. – P. 325–348.
329. Pradhan, T. Bioeconomic modeling of a single-species fishery with Gompertz law of growth / T. Pradhan, K. S. Chaudhuri // J. Biol. Syst. – 1998. – Vol. 6. – P. 393–409.
330. Principles of Animal Ecology / W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park [et al.]. – Philadelphia : W.B. Saunders Co., 1949. – 837 p.
331. Rescigno, A. The struggle for life: 1. Two species / A. Rescigno, J. Richardson // Bull. Math. Bioph. – 1967. – Vol. 29, N 2. – P. 377–388.
332. Ricker, W. E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. board of Canada. – 1954. – Vol. 11, N 5. – P. 559–623.
333. Rinaldi, S. Evidence of peak-to-peak dynamics in ecology / S. Rinaldi, M. Candaten, R. Casagrandi // Ecol. Letters. – 2001. – Vol. 4, – P. 610–617.
334. Rood, J. P. Group size, survival, reproduction and routes to breeding in dwarf mongooses // Animal Behaviour. – 1990. – Vol. 39. – P. 566–572.
335. Rosenzweig, M. L. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions / M. L. Rosenzweig, R. H. MacArthur // Amer. Natur. – 1963. – Vol. 97. – P. 209–223.
336. Rosenzweig, M. L. Why the prey curve has a hump // Amer. Natur. – 1969. – Vol. 103. – P. 81–87.
337. Rost, M. Patterns of 2-year population cycles in spatially extended host-parasitoid systems / M. Rost, G. Varkonyi, I. Hanski // Theor. Popul. Biol. – 2001. – Vol. 59. – P. 223–233.
338. Royama, T. Comparative study of models for predation and parasitism // Res. Pop. Ecol. – 1971. – Vol. 1. – P. 1–91.
339. Rubtsov, V. V. Mathematical model for development of leaf-eating insects (oak leaf roller taken as an example) // Ecological Modelling. – 1983. – N 18. – P. 269–289.
340. Rubtsov, V.V. Model of the dynamics of the density of forest leaf-eating insects / V. V. Rubtsov, I. A. Shvytov // Ecological Modelling. – 1980. – N 8. – P. 39–47.
341. Saitoh, T. Density dependence in voles and mice: a comparative study / T. Saitoh, O. N. Bjornstad, N. C. Stenseth // Ecology. – 1999. – Vol. 80, N 2. – P. 638–650.
342. Schaffer, W. M. Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot / W. M. Schaffer, M. Kot // Trends in Ecology and Evolution. – 1986. – Vol. 1. – P. 58–63.
343. Schaffer, W. M. Do strange attractors govern ecological systems? / W. M. Schaffer, M. Kot // Bioscience. – 1985. – Vol. 35. – P. 342–350/

344. Schaffer, W. M. Effects of noise on some dynamical models in ecology / W. M. Schaffer, S. Ellner, M. Kot // *J. Math. Biol.* – 1986. – Vol. 24. – P. 479–523.
345. Schwerdtfeger, F. Die Waldkrankheiten. – Berlin : Verlag Paul Parey, 1944. – 479 s.
346. Schwerdtfeger, F. Forstinsekten im Ur- und Nutzwald // *Allgemeine Forstzeitschrift* – 1957. – 485 s.
347. Schwerdtfeger, F. Ökologie der Tiere. 2. Demökologie. – Hamburg, Berlin : Verl. Paul Parey, 1968. – 448 p.
348. Schwerdtfeger, F. Über die Ursachen des Massenwechsels der Insecten // *Z. Angev. Entom.* – 1941. – Bd 28. – S. 254–303.
349. Schwerdtfeger, F. Zum Begriff der Populationsdynamik // *Beitr. Entomol.* – 1956. – Bd 6, N 5–6. – S. 461–464.
350. Shapiro, A.P. Modelling dynamics and optimal exploitation of the population of the deer *Cervus Nippon* / A. P. Shapiro, E. Ya. Frisman, E. I. Skaletskaya // *Ecol. Modell.* – 1984. – Vol. 26, N 1–2. – P. 41–44.
351. Shapiro, S.S. A comparative study of various tests of normality / S. S. Shapiro, M. B. Wilk, H. J. Chen // *J. American Statistical Association.* – 1968. – Vol. 63. – P. 1343–1372.
352. Sharov, A. A. Methods for Monitoring the Spread of Gypsy Moth (Lepidoptera: Limantriidae) Populations in Appalachian Mountains / A. A. Sharov, A. M. Liebhold, A. E. Roberts // *J. Economic Entomology.* – 1997. – Vol. 90, N 5. – P. 1259–1266.
353. Sharov, A. A. Spread of Gypsy Moth (Lepidoptera: Limantriidae) in the Central Appalachians: Comparison of Population Boundaries Obtained from Male Moth Capture, Egg Mass Counts, and Defoliation Records / A. A. Sharov, A. M. Liebhold, A. E. Roberts // *Environ. Entomol.* – 1996. – Vol. 25, N 4. – P. 783–792.
354. Sharov, A.A. Model of Slowing the Spread of Gypsy Moth (Lepidoptera: Limantriidae) with a Barrier Zone / A. A. Sharov, A. M. Liebhold // *Ecological Applications.* – 1998. – Vol. 8, N 4. – P. 1170–1179.
355. Sharov, A.A. Optimizing the Use of Barrier Zones to Slow Spread of Gypsy Moth (Lepidoptera: Limantriidae) in North America / A. A. Sharov, A. M. Liebhold, A. E. Roberts // *J. Economic Entomology.* – 1998. – Vol. 91, N 1. – P. 165–174.
356. Sheehan, W. Parasitoid response to concentration of herbivore food plants: finding and leaving plants / W. Sheehan, A. M. Shelton // *Ecology.* – 1989. – Vol. 70. – P. 993–998.
357. Skellam, J. G. Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika.* – 1951. – Vol. 38. – P. 196–218.
358. Snell, T. W. Dynamics of natural rotifer populations / T. W. Snell, M. Serra // *Hydrobiologia.* – 1998. – Vol. 368. – P. 29–35.
359. Spatial synchrony in host-parasitoid populations / G. Meng, L. Wenlong, L. Zizhen [et al.] // *Ecol. Model.* – 2007. – Vol. 204. – P. 29–39.
360. Stenseth, N.C. Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: modeling geographic gradients in population dynamics / N. C. Stenseth, O. N. Bjornstad, T. Saitoh // *Res. Popul. Ecol.* – 1998. – Vol. 40, N 1. – P. 85–95.
361. Stirzacker, D. On a population model // *Math. Biosci.* – 1975. – Vol. 23. – P. 329–336.
362. The dynamics of two interacting populations / F. Albrecht, H. Gatzke, A. Haddad, N. Wax // *J. of Math. Anal. and Appl.* – 1974. – Vol. 46. – P. 658–670.
363. The impact of specialized enemies on the dimensionality of host dynamics / O. N. Bjornstad, S. M. Sait, N. Chr. Stenseth [et al.] // *Nature.* – 2001. – Vol. 409. – P. 1001–1006.

364. Top-down versus bottom-up and Ruritanian bean bug / M. P. Hassell, M. J. Crawley, H. C. J. Godfray, J. H. Lawton // *Proc. Nat. Acad. Sci USA*. – 1998. – Vol. 95. – P. 10661–10664.
365. Toth, D. Limit cycles in a chemostat model for a single species with age structure / D. Toth, M. Kot // *Mathematical Biosci.* – 2006. – Vol. 202. – P. 194–217.
366. Tuckwell, H. C. A study of some diffusion models of population growth // *Theoret. Population Biology*. – 1974. – Vol. 12. – P. 345–357.
367. Turchin, P. *Complex Population Dynamics: A Theoretical / Empirical Synthesis*. – Princeton : Princeton University Press, 2003. – 536 p.
368. Turchin, P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? // *Nature*. – 1990. – Vol. 344. – P. 660–663.
369. Turelli, M. Random environments and stochastic calculus // *Theoret. Population Biology*. – 1977. – Vol. 12. – P. 140–178.
370. Ugarcovici I., Weiss H. Chaotic dynamics of a nonlinear density dependent population model / I. Ugarcovici, H. Weiss // *Nonlinearity*. – 2004. – Vol. 17. – P. 1689–1711.
371. Ulllyett, G. C. Competition for food and allied phenomena in sheep blowfly populations // *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B*. – 1950. – Vol. 234. – P. 77–174.
372. Usher, M. B. Developments in the Leslie matrix model // *Mathematical models in ecology* (ed. J. N. R. Jeffers). – Oxford : Blackwell, 1972. – P. 29–60.
373. Varley, G. C. Key factors in population studies / G. C. Varley, G. R. Gradwell // *J. Anim. Ecol.* – 1960. – Vol. 29. – P. 399–401.
374. Varley, G. S. *Insect Population Ecology. An analytical approach* / G. S. Varley, G. R. Gradwell, M. P. Hassell. – London : Blackwell Scientific Publications, 1975. – 212 p.
375. Verhulst, P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // *Corresp. Math. et Phys.* – 1838. – Vol. 10. – P. 113–121.
376. Volterra, V. *Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*. – Paris : Gauthiers-Villars, 1931. – 214 p.
377. von Voerster, H. Some remarks on changing populations // *The kinetics of Cellular Proliferation* (ed. F. Stohlman). – N. Y. : Grune and Stratton, 1959. – P. 382–407.
378. Wangersky, P. G. Time lag in prey-predator models / P. G. Wangersky, W. J. Canningham // *Ecology*. – 1957. – Vol. 38. – P. 136–139.
379. Weber, R. O. Females and males as mutualistic interacting populations / R. O. Weber, G. R. Fulford // *Austral. Math. Soc. Gaz.* – 1998. – Vol. 2. – P. 62–67.
380. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches / B. E. Kendall, C. J. Briggs, W. W. Murdoch [et al.] // *Ecology*. – 1999. – Vol. 80, N 6. – P. 1789–1805.
381. Wolkovicz, G. Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defense // *SIAM J. Appl. Math.* – 1988. – Vol. 48, N 3. – P. 592–605.
382. Wood, S. N. Minimizing model fitting objectives that contain spurious local minima by bootstrap restarting // *Biometrics*. – 2001. – Vol. 57. – P. 240–244.
383. Wood, S. N. Partially specified ecological models // *Ecological Monographs*. – 2001. – Vol. 71. – P. 1–25.
384. Zhu, H. Bifurcation analysis of a predator-prey system with nonmonotonic functional response / H. Zhu, S. A. Campbell, G. S. K. Wolkowicz // *SIAM J. Appl. Math.* – 2002. – Vol. 63, N 2. – P. 636–682.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

- Недорезов Лев Владимирович – главный научный сотрудник Центра междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН,  
тел. 8-911-849-2759,  
e-mail: l.v.nedorezov@gmail.com
- Утюпин Юрий Валерьевич – старший научный сотрудник Сибирского научно-исследовательского института геологии, геофизики и минерального сырья,  
тел. 8-913-751-5560,  
e-mail: yuraut@yandex.ru

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
ВВЕДЕНИЕ .....	6
Глава 1. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ .....	13
1.1. Некоторые модели с непрерывным временем .....	13
1.2. Классические модели с дискретным временем .....	19
1.3. Простейшая непрерывно-дискретная модель .....	31
1.4. Влияние зимних погодных условий на динамику популяции .....	44
1.5. Эффект Олли .....	59
Глава 2. МОДЕЛИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ .....	67
2.1. Что такое «запаздывание»? .....	67
2.2. Запаздывание в коэффициенте размножения .....	73
2.3. Обобщенная модель Хасселла .....	78
2.4. Запаздывание в действии саморегуляторных механизмов .....	82
Глава 3. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ СО СТРУКТУРОЙ .....	87
3.1. Дискретные модели динамики популяции с возрастной и фазовой структурами .....	87
3.2. Динамика популяции с двухвозрастной структурой .....	96
3.3. Динамика популяции с половой структурой .....	99
3.4. Динамика популяции с генетической структурой .....	115
Глава 4. МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ ДВУХ ВИДОВ .....	121
4.1. Конкуренция в природе .....	121
4.2. Непрерывно-дискретная модель конкуренции двух видов .....	129
4.3. О быстрых и медленных переменных в популяционной динамике .....	131
4.4. Обсуждение .....	137
Глава 5. ДИНАМИКА СИСТЕМЫ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА» .....	140
5.1. Некоторые модели с непрерывным временем динамики системы «хищник-жертва» .....	140
5.1.1. Простейшая модель Лотки-Вольтерра .....	140
5.1.2. Модель Лотки-Вольтерра системы «хищник-жертва» с саморегуляцией .....	143
5.1.3. Модель Лесли .....	144



5.1.4. Эффект насыщения .....	145
5.1.5. Модели И. А. Полетаева .....	150
5.1.6. Эффект коллективной защиты .....	153
5.1.7. Модель А. Н. Колмогорова .....	160
5.1.8. Модель Ресциньо-Ричардсона .....	164
5.1.9. Модель Розенцвейга-МакАртура .....	165
5.2. Классические дискретные модели динамики системы «паразит-хозяин» .....	167
5.3. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «хищник-жертва» .....	172
5.4. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «паразит- хозяин» .....	185
5.5. Непрерывно-дискретная модель динамики системы «ресурс- потребитель» .....	196
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	210
ЛИТЕРАТУРА .....	212
СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ .....	231

Недорезов Лев Владимирович  
Утюпин Юрий Валерьевич

НЕПРЕРЫВНО-ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ  
ПОПУЛЯЦИЙ

Аналитический обзор

Компьютерная верстка выполнена Л. Б. Шевченко

Лицензия ИД № 04108 от 27.02.01

Подписано в печать 4.02.2011. Формат 60x84/16.  
Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 13,9. Уч.-изд. л. 11,7. Тираж 140 экз.  
Заказ № 7.

ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, ул. Восход, 15, комн. 407, ЛИСА.  
Полиграфический участок ГПНТБ СО РАН. 630200, Новосибирск,  
ул. Восход, 15.

## СЕРИЯ АНАЛИТИЧЕСКИХ ОБЗОРОВ МИРОВОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ЭКОЛОГИЯ

издается ГПНТБ СО РАН с 1989 г. и ориентирована на исследователей, технологов и руководящих работников, занимающихся фундаментальными, прикладными и социальными проблемами экологии. Среди таких проблем: токсичные химические вещества; воздействие промышленных производств, энергетики и транспорта на окружающую среду и человека; экологически чистые технологии; утилизация промышленных и бытовых отходов; токсичные вещества в пищевых продуктах; экологическая экспертиза; природоохранное законодательство и др.

Обзоры готовятся ведущими учеными и специалистами Сибирского отделения РАН и других академических и отраслевых НИИ и промышленных предприятий.

### ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ:

Василенко, В. А. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ РЕШЕНИЙ : аналит. обзор / В. А. Василенко ; ГПНТБ СО РАН, ИЭиОПП ; науч. ред. д.э.н. Г. М. Мкртчян. – Новосибирск, 2001. – 138 с.

В аналитическом обзоре обобщен отечественный и зарубежный опыт по оценке соответствия хозяйственной деятельности требованиям охраны окружающей среды. Рассмотрены процедуры, исходные принципы, критерии и методы экологического обоснования инвестиционных проектов и хозяйственных начинаний. Показаны пути разрешения конфликтов, обусловленных воздействием объектов экологического развития на природные комплексы. Обозначены узловые проблемы, решение которых будет способствовать повышению надежности экологических обоснований хозяйственных решений и устойчивому развитию.

Аналитический обзор предназначен специалистам в области экологической экономики и управления. Он может быть полезен преподавателям, аспирантам и студентам, а также членам общественных организаций экологической ориентации.

Марков, Ю. Г. УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ: ЭКОЛОГО-ПОЛИТОЛОГИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНО-ПРАВОВЫЕ АСПЕКТЫ : аналит. обзор / Ю. Г. Марков ; СО РАН. ГПНТБ, ИВЭП. – Новосибирск, 2005. – 103 с.

Наступивший XXI век обещает быть наиболее сложным и трудным за всю историю человечества. Более того, уже в середине XXI в. может наступить полный и окончательный закат человеческой цивилизации. Именно в этой связи в мире возникло и нарастает движение в интересах так называемого устойчивого развития как попытка предотвратить или хотя бы смягчить надвигающуюся экологическую и социальную катастрофу.

В обзоре рассмотрены основные итоги этого движения и дается их эколого-политологическая и социально-правовая оценка. Анализируются трудности перехода к устойчивому развитию в глобальном и региональном аспектах. Особое внимание уделяется ситуации, сложившейся в России в ходе реформ, дается характеристика ее геополитического и экономического положения в современном мире, обсуждаются перспективы развития. В обзоре дается анализ существующих концепций устойчивого развития, а также основных положений стратегии устойчивого развития России, разрабатываемых под эгидой Госдумы в рамках комиссии по проблемам устойчивого развития. Обсуждаются вопросы законодательного обес-

печения реализации указанной стратегии и формировании системы государственного управления переходом к устойчивому развитию.

Обзор рассчитан на широкий круг читателей.

Тулохонов, А. К. КИОТСКИЙ ПРОТОКОЛ: ПРОБЛЕМЫ И РЕШЕНИЯ : аналит. обзор / А. К. Тулохонов, С. Д. Пунцукова, Э. М. Зоимова ; Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук, Байкал. ин-т природопользования СО РАН. – Новосибирск, 2006. – 117 с.

В настоящем обзоре излагаются различные точки зрения на проблемы глобального изменения климата и связанные с ними экономические аспекты в мире, у нас в стране.

Кроме того, в работе рассматриваются особенности реализации Киотского протокола в Республике Бурятия, приведены результаты расчетов по эмиссии парниковых газов, предложены некоторые меры по снижению выбросов и увеличению стоков CO<sub>2</sub>.

Данную работу можно рассматривать в качестве учебного пособия для студентов природоохранных специальностей, сотрудников экологических организаций, специалистов в области охраны окружающей среды и всех тех, кто интересуется проблемой изменения климата и Киотским протоколом.

Безматерных, Д. М. ЗООБЕНТОС КАК ИНДИКАТОР ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ : аналит. обзор / Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук, Ин-т вод. и экол. проблем. – Новосибирск, 2007. – 87 с.

Донные беспозвоночные и их сообщества являются чувствительными индикаторами экологического состояния водных объектов. Обзор посвящен анализу возможностей использования зообентоса для оценки экологического состояния водных объектов Западной Сибири. Выявлены особенности зообентоса как объекта экологического мониторинга. Определены основные черты зообентоса этого региона как сообщества-биоиндикатора. Дан обзор основных известных к настоящему времени методов биоиндикации состояния водных экосистем по структурным и функциональным характеристикам зообентоса. Изложенные методы проиллюстрированы конкретными примерами их применения, в том числе оригинальными данными автора.

Обзор предназначен для биологов, экологов, гидробиологов, специалистов по охране окружающей среды, преподавателей и студентов вузов; может быть использован в качестве учебного пособия по специальностям «гидробиология» и «экология».

Шевченко, Л. Б. ИНФОРМАЦИОННЫЕ РЕСУРСЫ ПО ЭКОЛОГИИ : аналит. обзор / Л. Б. Шевченко, О. Л. Лаврик, Т. А. Калужная ; Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2007. – 271 с.

В обзоре описывается современная структура документально-информационного потока по экологии и охране окружающей среды, как первичной, так и вторичной информации, представленной в традиционной и электронной среде, а также возможности доступа к этой информации.

Обзор предназначен для информационных работников, занимающихся информационным обеспечением природоохранных научных исследований, а также специалистам, работающим в данной области.

Марков, Ю. Г. ЭКОЛОГИЯ И ИНФОРМАЦИЯ: НОВЫЕ ИДЕИ : аналит. обзор / Ю. Г. Марков ; Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2008. – 163 с.

Данный аналитический обзор новых идей, касающихся экологической парадигмы, затрагивает целый ряд различных дисциплин – физику, биологию, синергетику, философию. Главный фактор междисциплинарности обзора заключается в том, что в современной науке в различных ее разделах происходит интенсивный процесс формирования экологической парадигмы – особого взгляда на мир, в котором мы обязаны учитывать органическое единство объектов и окружающей их среды. Показывается, в частности, что в физике экологическая парадигма находит отражение в принципе Маха и особенностях квантовой механики. Показана связь экологии и информации, во многих отношениях аналогичная единству пространства и времени. Изучена проблема механизмов эволюции, происходящей в живой природе и Вселенной в целом. В этой связи показана фундаментальная роль экологической парадигмы.

Обзор рассчитан на научных сотрудников, аспирантов, студентов, всех интересующихся перспективами развития современной науки.

Путилина, В. С. АДСОРБЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ПОЧВАМИ И ГОРНЫМИ ПОРОДАМИ. ХАРАКТЕРИСТИКИ СОРБЕНТА, УСЛОВИЯ, ПАРАМЕТРЫ И МЕХАНИЗМЫ АДСОРБЦИИ : аналит. обзор / В. С. Путилина, И. В. Галицкая, Т. И. Юганова ; Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН, Учреждение Рос. акад. наук Ин-т геоэкологии им. Е. М. Сергеева РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2009. – 155 с.

Данная работа – первый в России аналитический обзор, посвященный изучению поведения металлов в системе вода-порода. Рассматриваются механизмы и условия поглощения металлов (Cd, Zn, Cu, Pb, Ni, Co, Cr, As, Hg, Se, Ag), их десорбция и миграция с инфильтрующимися атмосферными осадками, что создает опасность загрязнения подземных вод. Изучены состав и характеристика твердой фазы природных сорбентов (почвенных и минеральных) в системе вода-порода, сорбционная способность различных гранулометрических фракций, литологические свойства почв и пород. Представлены корреляции параметров адсорбции с указанными свойствами природных сорбентов и относительная подвижность металлов.

Значительное влияние на сорбцию металлов оказывает состав жидкой фазы: pH, ионная сила, природа катионов и анионов. Представлены коэффициенты распределения металлов, уравнения регрессии и коэффициенты корреляции при адсорбции в различных условиях. Особое внимание обращено на растворенное органическое вещество в местах складирования отходов и его влияние на подвижность металлов. Предлагаемый аналитический обзор существенно пополняет знания о закономерностях сорбции (десорбции) тяжелых металлов в различных условиях и о факторах, влияющих на величину сорбционных (десорбционных) параметров. Представленная информация будет полезна для выявления условий адсорбции металлов при обосновании выбора параметров моделирования их поведения в различных условиях в подземной гидросфере и сопредельных средах.

Обзор рассчитан на специалистов, занимающихся изучением загрязнения зоны аэрации и подземных вод тяжелыми металлами.

Марков, Ю. Г. ПРОБЛЕМЫ ЭКОРАЗВИТИЯ СОВРЕМЕННОГО ОБЩЕСТВА : аналит. обзор / Ю. Г. Марков ; Учреждение Рос. академии наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2009. – 163 с.

Данный аналитический обзор затрагивает важную часть социально-экологической проблематики, определяющей перспективы общественного развития, в том числе будущее России, ее хозяйственной, правовой и ценностной составляющих. Современное общество оказалось в сложном переплетении различных противоречий, чреватых социально-политическими и эколого-экономическими потрясениями. Обзор ставит задачу отследить существующую в литературе тенденцию и найти выход из создавшегося положения с тем, чтобы достичь гармонии, как в самом обществе, так и в его отношении с окружающей средой. Соответствующая стратегия понимается как стратегия экоразвития.

Обзор рассчитан на научных сотрудников, аспирантов, студентов и всех, кто интересуется проблемами выживания и экологически устойчивого развития в XXI столетии.

Бажин, Н. М. МЕТАН В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ : аналит. обзор / Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2010. – 56 с.

Метан играет важную роль в экологических процессах на Земле. В атмосфере он является эффективным парниковым газом. Рост его концентрации приводит к гораздо более сильному парниковому эффекту по сравнению с аналогичным приростом (в процентах) в случае CO<sub>2</sub>. В работе рассмотрена история обнаружения метана в атмосфере, изменение его концентрации за 800 тыс. лет и за последнее столетие. Показано, что поведение концентраций метана в атмосфере в последнее время существенно определяется антропогенным воздействием. Метан присутствует на Земле в самых разнообразных резервуарах: почве, болотах, рисовых полях, озерах и океанах, в шахтах и т. д. Рассмотрены механизмы поступления метана в атмосферу из этих резервуаров. Показано, что имеется три основных источника метана: болота, крупный рогатый скот и рисовые поля. Большое внимание уделено влиянию метана на климат. Сделан вывод, что представления о катастрофических выделениях метана из почвы в зоне многолетней мерзлоты преждевременны. Обсуждена проблема промышленного использования метана, поступающего из различных источников.

Обзор рассчитан на специалистов в области охраны окружающей среды.

Мазуркин, П. М. БИОЛОГИЧЕСКИЙ СПОСОБ ОЦЕНКИ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАВНОВЕСИЯ : аналит. обзор / П. М. Мазуркин, С. И. Михайлова ; Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2010. – 379 с.

Изложены научные основы формирования геотриады «ландшафт + население + хозяйство». На практических примерах показаны статистические модели изменения показателей экологической оценки по административным образованиям и экосистемам в границах водосборных бассейнов рек и их притоков. Обоснованы научно-практические подходы к измерениям критериев территориального экологического равновесия по Н.Ф. Реймерсу.

Приведены примеры анализа экологического состояния по динамике площади и продуктивности растительного покрова. Особое внимание уделено земельному кадастру и первой категории земель сельскохозяйственного назначения. Предложены способы использования залежей, измерения продуктивности травяного покрова по динамике массы травы в ходе ее естественной сушки. Для расчета кадастровой стоимости сельхозугодий показаны способы измерения продуктивности

земель по динамике урожайности зерновых культур, озимой пшеницы и картофеля по статистическим рядам данных с 1913 г.

Для работников сельского и лесного хозяйства, занимающихся учетом и анализом земельных участков, а также для студентов специальностей и направлений инженерной экологии, защиты окружающей среды, природообустройства, отраслевого и территориального природопользования.

## ВЫХОДЯТ ИЗ ПЕЧАТИ:

Путилина, В. С. ПОВЕДЕНИЕ МЫШЬЯКА В ПОЧВАХ, ГОРНЫХ ПОРОДАХ И ПОДЗЕМНЫХ ВОДАХ. ТРАНСФОРМАЦИЯ, АДСОРБЦИЯ / ДЕСОРБЦИЯ, МИГРАЦИЯ : аналит. обзор / В. С. Путилина, И. В. Галицкая, Т. И. Юганова ; Учреждение Рос. акад. наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН, Учреждение Рос. акад. наук Ин-т геоэкологии им. Е. М. Сергеева РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2011. – 10,7 а. л.

Широкое распространение загрязнения окружающей среды мышьяком привело к интенсивному изучению его поведения и, особенно, миграции в природных средах. Повышенные концентрации мышьяка в подземных водах, используемых для питьевого водоснабжения, вызывают хронические заболевания людей и обусловлены как антропогенным загрязнением почв и пород, так и высоким природным содержанием мышьяка в водовмещающих породах.

При изменении условий окружающей среды миграция мышьяка в подземные воды может резко возрасти. Для прогнозирования таких процессов необходимо рассматривать формы нахождения мышьяка и особенности его поведения, учитывать характер, последовательность и зональность химических и микробиологических процессов.

Данный аналитический обзор наиболее полно отражает результаты исследований поведения мышьяка в окружающей среде (почвах, горных породах, донных отложениях, поверхностных и подземных водах). Подробно рассмотрены содержание, химические формы и трансформации мышьяка, а также процессы адсорбции и десорбции, которые контролируют подвижность и биодоступность мышьяка в системе «вода – порода». Изучены влияние состава твердой и жидкой фаз на процессы адсорбции и десорбции, условия и механизмы поглощения мышьяка. Отдельно рассмотрено состояние и поведение мышьяка в горнорудных отвалах. Представлены значения коэффициента распределения ( $K_d$ ) в различных почвах и породах, а также для отдельных минералов. Приведены примеры моделирования адсорбции и миграции мышьяка.

Обзор рассчитан на специалистов, занимающихся изучением и моделированием процессов загрязнения зоны аэрации и подземных вод.

При составлении обзора использованы 277 работ отечественных (9) и зарубежных (268) авторов за последние 40 лет, представлены 51 таблица и 107 рисунков.

Марков, Ю. Г. ЭКОЛОГИЯ И ЭТИКА: ОРИЕНТИРЫ ЦИВИЛИЗАЦИОННЫХ ПЕРЕМЕН : аналит. обзор / Учреждение Рос. академии наук Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния РАН. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2011. – 14 а. л.

Данный аналитический обзор посвящен выявлению глубинных связей между экологией и этикой общества. В современной литературе отмечается, что назревает серьезная подвижка общественного сознания в рамках экологической парадигмы с учетом этической системы ценностей. Более того, обнаруживается, что особенно

сти этой системы во многом определяют характер цивилизационных перемен в обществе. Между разумом и нравственностью уже давно образовался опасный провал. Разум скрытым способом пытается установить господство над природой. И не только над природой, но и над самим человеком, что обнаруживается в привычном понятии наемного труда. В аналитическом обзоре прослеживаются новые ориентиры цивилизационных перемен, учитывающих базисный характер законов этики. При этом не только выявляются экологические основания нравственности, но и дается общее описание новой философии хозяйства, сохраняющего как природу, так и само общество.

Обзор рассчитан на широкий круг читателей, интересующихся причинами экологического кризиса, способами преодоления серьезных негативных явлений в современном обществе.

Для получения обзоров серии «Экология» Вам необходимо сделать **заказ** на интересующие Вас обзоры по обычной или электронной почте, телефону или факсу. Организациям обязательно указать свои банковские реквизиты для заключения договора с ГПНТБ СО РАН. Обзоры распространяются **по предоплате**.

Вам будет выставлен счет, включающий стоимость обзоров и пересылки, и после его оплаты издания будут высланы заказной бандеролью.

**Частным лицам** будет сообщена стоимость заказанных обзоров с учетом почтовых расходов и реквизиты библиотеки. Обзоры будут высланы после поступления указанной суммы на расчетный счет библиотеки.

**Наш адрес:** 630200, Новосибирск, 200, ул. Восход 15, ГПНТБ СО РАН, Лаборатория информационно-системного анализа (ЛИСА), комн. 407.

**E-mail:** obzor@spsl.nsc.ru; **Тел.:** (383) 266-15-36; **Факс:** (383) 266-15-36.

Подробная информация о серии на **веб-сайте:** <http://www.spsl.nsc.ru/win/ecol/index.html>

**Новосибирские заказчики** могут приобрести книги непосредственно в ГПНТБ СО РАН, комн. 407.