

## ОБ ОДНОЙ НЕПРЕРЫВНО-ДИСКРЕТНОЙ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ДВУПОЛОЙ ПОПУЛЯЦИИ

**Л.В. Недорезов, Ю.В. Утюпин**

In present paper there is the consideration of parametric model of isolated population dynamics with sex structure. It's assumed that appearance of individuals of new generations is realized at any fixed time moments  $t_k$  and death rate has a continuous nature. The dynamic regimes of model are analyzed. In particular, it was obtained that cyclic and chaotic regimes can be realized in model under certain values of it's parameters.

### Введение

Анализ динамики численности двуполой популяции представляется крайне важной задачей не только с теоретических позиций, но и с практических. Различные методы управления численностью вредных видов насекомых (метод выпуска стерильных самцов, феромонные ловушки и др. [1–12]) ориентированы именно на создание определенного дисбаланса в половой структуре популяции, что способствует снижению скорости ее размножения и нередко приводит к вырождению. Разработка моделей данного типа представляется также весьма актуальной и для решения отдельных задач эпидемиологии.

Модели динамики численности двуполой популяции разрабатывались в основном для случаев непрерывного размножения [1,3,4,11]. Однако модели данного типа, построенные преимущественно как системы обыкновенных дифференциальных уравнений, представляются малоприспособными для описания динамики большинства видов, для которых характерна сезонная приуроченность (дискретность процессов размножения). Для таких видов более приемлемыми являются математические модели, построенные на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений с импульсами [5,13–15]. Рассматриваемая в настоящей работе модель построена именно в таком виде. В рамках модели предполагается, что поколения не перекрываются и появление особей новой генерации сопровождается гибелью предыдущих.

---

© 2002 Л.В. Недорезов, Ю.В. Утюпин

E-mail: leo@nsu.ru, adm.cnigri@alrosa-mir.ru

Институт молекулярной биологии и биофизики СО РАН

Мирнинский политехнический институт Якутского государственного университета

## 1. Описание модели

Пусть  $t_k$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$ , моменты времени появления особей нового поколения,  $t_{k+1} - t_k \equiv \text{const} = h > 0$ . Будем предполагать, что между этими моментами времени (на интервалах  $[t_k, t_{k+1})$ ) происходит монотонное снижение численностей особей обоих полов (в результате естественной смертности и действия внутрипопуляционных саморегуляторных механизмов), что описывается следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + \gamma y), \\ \frac{dy}{dt} &= -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + \gamma y),\end{aligned}\tag{1}$$

где  $x(t)$  – численность мужских,  $y(t)$  – численность женских особей в популяции в момент времени  $t$ ,  $\alpha_j$  – коэффициенты естественной гибели особей,  $\beta_j$  – коэффициенты саморегуляции. Коэффициент  $\gamma$  отражает неравнозначность «вклада» особей различных полов в процесс саморегуляции численностей,  $\alpha_j, \beta_j, \gamma > 0$ . Заметим, что (1) – это аналог известной модели Ферхюльста, учитывающий наличие в популяции соответствующей структуры.

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 соотношением:

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

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

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:

$$\begin{aligned}x(t_k) &= m_1 f, \\ y(t_k) &= m_2 f.\end{aligned}\tag{2}$$

Будем считать, что в начальный момент времени численности обоих полов в популяции положительны,  $x(t_0) = x_0 > 0$ ,  $y(t_0) = y_0 > 0$ . Очевидно, если  $x_0 = 0$  или  $y_0 = 0$ , за время  $h$  траектории модели (1)–(2) «падают» в стационарное состояние  $(0, 0)$  (популяция вырождается). Также заметим, что, не уменьшая общности, можно считать  $\varepsilon = 1$  и  $h = 1$ .

## 2. Свойства модели (1)–(2)

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 (1)–(2) неотрицательны.

2. Заметим, что решения уравнения

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta_1 x^2 \quad (3)$$

со следующими условиями в точках разрыва траекторий

$$x(t_k) = m_1 x(t_k - 0) \quad (4)$$

и начальными данными  $x(t_0) = x_0 > 0$  ограничивают решения первого уравнения системы (1) – (2). Для решения уравнения (3) – (4) существует притягивающее множество

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

и, следовательно, переменная  $x$  системы (1) – (2) также будет «притягиваться» полосой  $\Delta_1$ . Аналогично можно показать, что переменная  $y$  системы (1) – (2) 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 (1) – (2) при любых конечных начальных значениях переменных 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.

Заметим, что прямоугольник  $\Delta$  существует только тогда, когда выполняются условия

$$m_1 > e^{\alpha_1}, m_2 > e^{\alpha_2}. \quad (5)$$

Если хотя бы одно из условий (5) не выполняется, то  $x \rightarrow 0, y \rightarrow 0$  при  $t \rightarrow \infty$  (популяция вырождается при любых начальных значениях численностей).

3. Начало координат является стационарной точкой системы (1)–(2). Если условия (5) выполняются, то она неустойчива, иначе – асимптотически устойчива.

4. Из условий (2) следует, что в моменты времени  $t_k$  выполняется соотношение

$$x(t_k) = \frac{m_1}{m_2} y(t_k). \quad (6)$$

Кроме этого, для системы (1) существует первый интеграл

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} e^{(\alpha_1 \beta_2 - \alpha_2 \beta_1)t} = C, \quad (7)$$

где  $C$  – константа интегрирования. Подставляя в (7) начальные данные, получаем следующее соотношение:

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} = e^{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)(t-t_k)} \frac{x^{\beta_2}(t_k)}{y^{\beta_1}(t_k)}. \quad (8)$$

С учетом соотношения (6) получаем, что на отрезках  $[t_k, t_{k+1})$  выполняется равенство

$$x = y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}(t-t_k)} \frac{m_1}{m_2} y^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}}(t_k). \quad (9)$$

С помощью соотношений (6) и (9) из системы (1)–(2) можно исключить переменную  $x$ :

$$\frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y \left( y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} \frac{m_1}{m_2} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}(t-t_k)} y^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}}(t_k) + \gamma y \right), \quad (10)$$

$$y(t_{k+1}) = m_2 \min \left\{ y(t_{k+1} - 0), y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}}(t_{k+1} - 0) e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}(t_{k+1} - t_k)} \frac{m_1}{m_2} y^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}}(t_k) \right\}. \quad (11)$$

Далее будем предполагать, что  $\frac{\beta_1}{\beta_2} < 1$ . Если выполняется обратное неравенство, то, замечая, что  $x$  и  $y$  входят в систему (1)–(2) симметрично, можно привести ее к виду (10)–(11) относительно переменной  $x$ . Пусть

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

С учетом сделанных предположений система (10)–(11) примет вид:

$$\frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y (y^B M e^{D(t-t_k)} y^{1-B}(t_k) + \gamma y), \quad (12)$$

$$y(t_{k+1}) = m_2 \min \{ y(t_{k+1} - 0), y^B(t_{k+1} - 0) e^D M y^{1-B}(t_k) \}. \quad (13)$$

Система (12)–(13) представляет собой одно неавтономное уравнение, траектории которого имеют периодические разрывы.

Рассмотрим отдельно уравнение (12). На каждом временном интервале  $[t_k, t_{k+1})$  решается следующая задача Коши:

$$\frac{dy}{dt} = -\alpha_2 y - \beta_2 y (y^B M e^{D(t-t_k)} \mu^{1-B} + \gamma y), \quad y(t_k) = \mu. \quad (14)$$

Сделав в (14) замену переменных  $y = \mu u$ , получаем задачу

$$\frac{du}{dt} = -\alpha_2 u - \beta_2 \mu (u^{1+B} M e^{D(t-t_k)} + \gamma u^2), \quad u(t_k) = 1. \quad (15)$$

В соответствии со сделанными предположениями  $0 \leq t - t_k \leq 1$  величину  $M e^{D(t-t_k)}$  можно ограничить снизу и сверху некоторыми положительными константами  $N_1$  и  $N_2$ . Соответственно, рассмотрим две задачи Коши:

$$1) \quad \frac{dv}{dt} = -\alpha_2 v - \beta_2 \mu N_1 v^{1+B}, \quad v(t_k) = 1, \quad (16)$$

$$2) \quad \frac{dw}{dt} = -\alpha_2 w - \beta_2 \mu (N_2 + \gamma) w^{1+B}, \quad w(t_k) = 1. \quad (17)$$

Очевидно, решение задачи Коши (15) лежит между решениями задач Коши (16) и (17), т. е.  $\forall t \in (t_k, t_{k+1}) \quad w < u < v$ . Решая задачи (16) и (17), получаем

$$v(t) = \left( \frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1) \beta_2 \mu N_1} \right)^{\frac{1}{B}}, \quad (18)$$

$$w(t) = \left( \frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1) \beta_2 \mu (N_2 + \gamma)} \right)^{\frac{1}{B}}. \quad (19)$$

Таким образом, из (18) и (19) следует, что для модели (1)–(2) выполняются неравенства:

$$y(t_k) \left( \frac{a}{C_1 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < y(t_{k+1} - 0) < y(t_k) \left( \frac{a}{C_2 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \quad (20)$$

где параметры имеют вид:

$$a = e^{-B\alpha_2}, \quad C_1 = \frac{\beta_2}{\alpha_2} (N_2 + \gamma) (1 - e^{-B\alpha_2}), \quad C_2 = \frac{\beta_2}{\alpha_2} N_1 (1 - e^{-B\alpha_2}).$$

Рассмотрим сначала соотношения (12)–(13) при выполнении условия

$$e^D M \geq 1. \quad (21)$$

При выполнении неравенства (21) выражение (13) преобразуется к виду

$$y(t_{k+1}) = m_2 y(t_{k+1} - 0). \quad (22)$$

Пусть  $y_k = y(t_k)$ . Уравнения (12), (22) определяют рекурсивную зависимость  $y_{k+1} = g(y_k)$ . Пользуясь теоремой о непрерывной зависимости от начальных данных и непрерывностью функции, определяющей уравнения разрыва, можно показать непрерывность функции  $g(y)$ .

Неравенства (20) в данном случае принимают вид:

$$m_2 y_k \left( \frac{a}{C_1 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < g(y_k) < m_2 y_k \left( \frac{a}{C_2 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}}. \quad (23)$$

Уравнения

$$y_{k+1} = \frac{m_2 a^{\frac{1}{B}} y_k}{(C_i y_k + 1)^{\frac{1}{B}}} \quad (24)$$

представляют собой известные дискретные уравнения Хасселла, используемые для моделирования динамики численности изолированных популяций [2,3,13,16]. Приведем некоторые свойства уравнения (24).

i). При выполнении условия

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} \leq 1 \quad (25)$$

уравнение (24) имеет в неотрицательной части прямой единственное глобально устойчивое равновесие  $y = 0$ .

ii). Если выполняется условие

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} > 1,$$

то  $y = 0$  – неустойчивая стационарная точка; кроме нее появляется нетривиальное состояние равновесия уравнения (24)

$$\bar{y}_i = \frac{am_2^B - 1}{C_i}.$$

iii). При выполнении неравенства

$$\frac{1}{B} \leq 2 \quad (26)$$

$\bar{y}_i$  – глобально устойчивое состояние равновесия.

iv). Если справедливо неравенство

$$\frac{1}{B} > 2, \quad (27)$$

то с увеличением значения параметра  $m_2$  в модели (24) возникает бесконечная серия бифуркаций удвоения периода с рождением хаотических режимов.

Заметим, что условие (25) совпадает с условием вырождения популяции, когда  $m_2 \leq e^{\alpha_2}$ . Покажем, что для уравнения (12), (22) эти свойства также будут верны.

**Предложение 1.** *Если выполняются условия (5), то (12), (22) имеет единственное нетривиальное состояние равновесия.*

**Доказательство.** Пусть  $g(y)$ , как и прежде, определяет рекурсивную зависимость  $y_{k+1} = g(y_k)$ , определяемую уравнением (12), (22). Тогда из неравенств (23) следует, что для любого  $y$  справедливы соотношения

$$m_2 y \left( \frac{a}{C_1 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}} - y < g(y) - y < m_2 y \left( \frac{a}{C_2 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}} - y,$$

откуда следует, что  $g(\bar{y}_1) - \bar{y}_1 > 0$  и  $g(\bar{y}_2) - \bar{y}_2 < 0$ , где  $\bar{y}_i$  – неподвижные точки уравнений (24) ( $i = 1, 2$ ). Отсюда следует, что между  $\bar{y}_1$  и  $\bar{y}_2$  существует  $\bar{y}$  такой, что  $g(\bar{y}) - \bar{y} = 0$ . Последнее означает, что  $\bar{y}$  – состояние равновесия уравнения (12), (22).

Для доказательства единственности этого состояния равновесия воспользуемся тем, что решение уравнения (15) является непрерывной, монотонно убывающей функцией от  $\mu$ . Отсюда следует, что  $\frac{g(y)}{y}$  также монотонно убывающая функция. Поэтому уравнение  $\frac{g(y)}{y} = 1$  может также иметь одно решение, что и требовалось доказать. ■

**Предложение 2.** Если выполняются условия (5), (21), (26), то  $\bar{y}$  – глобально устойчивый аттрактор уравнения (12), (22).

**Доказательство.** Сначала докажем, что при выполнении условий утверждения будет верно неравенство

$$-1 < g'(\bar{y}) < 1.$$

Для этого в (12), (22) сделаем замену переменных  $y = e^p$ . Тогда данные выражения примут вид:

$$\frac{dp}{dt} = -\alpha_2 - \beta_2 (e^{Bp} M e^{D(t-t_k)} e^{(1-B)p(t_k)} + \gamma e^p), \quad (28)$$

$$p(t_{k+1}) = \ln m_2 + p(t_{k+1} - 0). \quad (29)$$

При этом стационарные точки и периодические траектории уравнения (12), (22) при такой замене переменных переходят в стационарные точки и периодические траектории уравнения (28), (29) соответственно.

Соотношения (28), (29) определяют рекурсивную функцию  $p_{k+1} = q(p_k)$ , где  $p_k = p(t_k)$ ,  $q(p)$  – непрерывная функция. Очевидно,  $q'(e^p) = g'(y)$ . Необходимо показать, что если  $\bar{p}$  – стационарная точка отображения (28), (29), то тогда  $-1 < q'(\bar{p}) < 1$ . Для доказательства этого рассмотрим следующую задачу Коши:

$$\frac{dp}{dt} = -\alpha_2 - \beta_2 (e^{Bp} M e^{Dt} e^{(1-B)\lambda} + \gamma e^p), \quad (30)$$

$$p(0) = \lambda. \quad (31)$$

Пусть  $\rho(\lambda) = p(1)$ . Тогда  $q(p) = \ln m_2 + \rho(p)$ ,  $q'(p) = \rho'(p)$ . В (30), (31) сделаем еще одну замену переменных  $p = \lambda + r$ :

$$\frac{dr}{dt} = -\alpha_2 - \beta_2 e^\lambda (e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r), \quad (32)$$

$$r(0) = 0. \quad (33)$$

Для  $\frac{\partial r}{\partial \lambda}$ , очевидно, выполняются соотношения:

$$\dot{\frac{\partial r}{\partial \lambda}} = -\beta_2 e^\lambda (e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) - \beta_2 e^\lambda (B e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) \frac{\partial r}{\partial \lambda}, \quad (34)$$

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda}(0) = 0. \quad (35)$$

Из вида выражений (34), (35) получаем, что

$$-\frac{1}{B} < \frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \leq 0. \quad (36)$$

Кроме этого, при  $\lambda \rightarrow -\infty$  имеем

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \rightarrow 0.$$

Рассмотрим систему

$$\begin{aligned} \dot{r}_m &= -\beta_2 e^\lambda e^{Br_m} M e^{Dt}, \\ \frac{\partial \dot{r}_m}{\partial \lambda} &= -\beta_2 e^\lambda e^{Br_m} M e^{Dt} \left( 1 + B \frac{\partial r_m}{\partial \lambda} \right). \end{aligned}$$

Интегрируя последнюю систему, получаем, что

$$\frac{\partial r_m}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \rightarrow -\frac{1}{B}$$

при  $\lambda \rightarrow \infty$ . Очевидно, что

$$\frac{\partial r_m}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} > \frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1}$$

для любого  $\lambda$ . Следовательно, учитывая неравенство (36), получаем, что

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1} \rightarrow -\frac{1}{B}.$$

Поскольку

$$\rho'(\lambda) = 1 + \frac{\partial r}{\partial \lambda} \Big|_{t=1},$$

величина  $\rho'(\lambda)$  меняется от 1 до  $1 - \frac{1}{B}$ , когда  $\lambda$  меняется от  $-\infty$  до  $\infty$ . По условию утверждения  $\frac{1}{B} \leq 2$ , поэтому  $q'(p) = \rho'(p) \in (-1, 1)$ . Отсюда следует, что  $-1 < g'(\bar{y}) < 1$ . Следовательно,  $\bar{y}$  – глобально устойчивое состояние равновесия. ■

**Замечание 1.** Рассматривая уравнение в вариациях для  $\frac{\partial^2 r}{\partial \lambda^2}$ , можно показать, что

$$\frac{\partial^2 r}{\partial \lambda^2} \Big|_{t=1} < 0,$$

а, следовательно, для  $\forall p \ q''(p) < 0$ .

**Предложение 3.** При выполнении условий (5), (21) и  $\frac{1}{B} > 2$  с увеличением значений параметра  $m_2$  состояние равновесия  $\bar{y}$  теряет устойчивость и происходит бифуркация рождения устойчивого цикла длины два.

**Доказательство.** Из доказательства утверждения 2 при  $m_2 \rightarrow \infty \ g'(\bar{y}) \rightarrow 1 - \frac{1}{B}$ , следовательно, при некотором  $m_2$  производная в стационарной точке становится меньше -1, что и требовалось доказать. ■

Покажем, что если условие (21) не выполняется, то тем не менее все утверждения остаются в силе. Для этого снова рассмотрим задачу Коши (14) и обозначим через  $f(\mu)$  решение этой задачи в точке  $t = 1$ . Тогда функция

$$g(y) = m_2 \min \{ f(y), f(y)^B y^{1-B} M e^D \} \quad (37)$$

определяет рекурсивную зависимость, определяемую (12) – (13). Для функции  $g(y)$  имеем неравенство, аналогичное (23):

$$\begin{aligned} \min \left\{ m_2 y \left( \frac{a}{C_1 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_1 y + 1} \right\} < g(y) < \\ < \min \left\{ m_2 y \left( \frac{a}{C_2 y + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_2 y + 1} \right\}. \end{aligned} \quad (38)$$

Поскольку выполняется соотношение  $m_2 M a e^D = m_1 e^{-\alpha_1}$ , то при выполнении условий (5) ограничивающие  $g(y)$  отображения (38) имеют нетривиальные неподвижные точки. Следовательно,  $g(y)$  также имеет нетривиальную неподвижную точку (это можно показать аналогично доказательству утверждения 1).

Для доказательства утверждений 2 и 3 необходимо сделать в (14) замену  $y = \mu i$  и рассмотреть задачу Коши (15). Пусть  $\phi(\mu) = u|_{t=1}$ , тогда

$$g(y) = m_2 y \min \{ \phi(y), \phi^B(y) M e^D \}.$$

Поскольку  $B < 1$ , а  $\phi(y)$  монотонно убывает и  $\phi(y) \rightarrow 0$  при  $y \rightarrow \infty$ , то при  $e^D M < 1$   $\phi(y) > \phi^B(y) M e^D$  только на некотором интервале  $y \in (0, y^*)$ . Отсюда следует справедливость утверждения 3 (без выполнения условия (21)).

Для доказательства утверждения 2 (также без выполнения условия (21)) можно воспользоваться тем, что доказано в утверждении 2. Поскольку показано, что для  $g(y)$  выполняются неравенства  $-1 < g'(\bar{y}) < 1$ , то для любого  $\bar{y}$ , такого, что  $\phi(\bar{y}) = \frac{1}{m_2}$ , справедливо соотношение:

$$\bar{y} \phi'(\bar{y}) + \phi(\bar{y}) > -\frac{1}{m_2}. \quad (39)$$

Требуется доказать, что для любого  $\bar{y}$ , такого, что

$$\phi(\bar{y}) = \left( \frac{1}{m_2 M e^D} \right)^{\frac{1}{B}},$$

выполняется неравенство  $(m_2 y \phi^B(y) M e^D)' > -1$ . Последнее неравенство следует из  $B < 1$  и  $\phi'(y) < 0$ :

$$\begin{aligned} (m_2 y \phi^B(y) M e^D)' &= m_2 M e^D \phi^{B-1}(y) (\phi(y) + y B \phi'(y)) > \\ &> m_2 M e^D \phi^{B-1}(y) (\phi(y) + y \phi'(y)) > -1, \end{aligned}$$

откуда и вытекает справедливость утверждения 2.

Таким образом, доказана

### Теорема 1.

1. При выполнении условий  $m_1 > e^{\alpha_1}, m_2 > e^{\alpha_2}$  задача (10), (11) имеет единственное нетривиальное состояние равновесия  $\bar{y}$ .

2. Если  $1 \leq \frac{1}{B} \leq 2$ , то  $\bar{y}$  – глобально устойчивое состояние равновесия. Никаких циклов в этом случае не существует.

3. Если  $\frac{1}{B} > 2$ , то с увеличением параметра  $m_2$  (при неизменном значении  $M$ )  $\bar{y}$  теряет устойчивость. ■

Для доказательства существования хаотических режимов при условии  $\frac{1}{B} > 2$  воспользуемся теоремой П. Дيامонда [17]:

**Теорема (Диамад).** 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 выполнении условий а) и б) теоремы Дيامонда в системе возникают хаотические режимы.

Как было показано выше, после замены переменных  $y = e^p$  в системе (12), (13) получается некоторая рекурсивная зависимость

$$p_{k+1} = F(p_k) + A, \tag{40}$$

где  $A$  – параметр, увеличение которого соответствует увеличению параметра  $m_2$  в (12), (13). Для функции  $F(p)$  показано, что при изменении  $p$  от  $-\infty$  до  $\infty$  производная  $F'(p)$  монотонно меняется от 1 до  $1 - \frac{1}{B}$ . 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 (40). Обозначим за  $p_0$  точку, которая лежит левее точки  $p_1$  и которую отображение (40) переводит в точку  $p_1$ . Пусть  $p_0, p_1, p_2, p_3$  – точки траектории уравнения (40) с начальной точкой  $p_0$ .

Учитывая то, что  $\lim_{p \rightarrow -\infty} F'(p) = 1$ , а  $\lim_{p \rightarrow \infty} F'(p) < -1$ , получаем, что при достаточно большом параметре  $A$  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  $[p_1, p_2 - \varepsilon_2]$  отображается в отрезок  $[p_2, p_3 - \varepsilon_3]$ , который при достаточно малом  $\varepsilon_1$  содержит в себе оба предыдущих отрезка. Условия теоремы Дيامонда выполняются. Следовательно, при  $\frac{1}{B} > 2$  с увеличением параметра  $m_2$  в задаче (10), (11) появляются хаотические режимы.

**Теорема 2.** Если  $\frac{1}{B} > 2$ , то с увеличением параметра  $m_2$  (при неизменном значении  $M$ ) в задаче (10), (11) появляются хаотические режимы. ■

Обобщая теоремы 1 и 2 на систему (1), (2), можно сформулировать теорему:

**Теорема 3.**

1. При выполнении условий  $m_1 > e^{\alpha_1}, m_2 > e^{\alpha_2}$  система (1), (2) имеет единственное нетривиальное состояние равновесия  $(\bar{x}, \bar{y})$ .

2. Если  $\frac{1}{2} \leq \frac{1}{B} \leq 2$ , то  $(\bar{x}, \bar{y})$  – глобально устойчивое состояние равновесия. Никаких циклов в этом случае не существует.

3. Если  $\frac{1}{B} > 2$  или  $\frac{1}{B} < \frac{1}{2}$ , то с увеличением параметра  $m_2$  (при неизменном соотношении  $\frac{m_1}{m_2}$ ) точка  $(\bar{x}, \bar{y})$  теряет устойчивость, и с дальнейшим увеличением в системе возникают бифуркации удвоения периода с появлением хаотических режимов. ■

### 3. Заключение

Анализ модели динамики численности изолированной популяции с половой структурой показывает, что даже в наиболее простых случаях, 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.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
2. *Динамика численности лесных насекомых* / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов и др., Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
3. *Популяционная динамика лесных насекомых* / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов и др., М.: Наука, 2001. 374 с.
4. *Динамическая теория биологических популяций* / Гимельфарб и др., М.: Наука, 1974. 456 с.

5. Недорезов Л.В. *Моделирование массовых размножений лесных насекомых*. Новосибирск: Наука, 1986. 125 с.
6. Алексеев В.И., Гинзбург Р.Л. *Регулирование численности популяции биологическими методами* // Журнал общей биологии. 1969. Т.30, N.5. С.616–620.
7. Базыкин А.Д. *О сравнительной эффективности некоторых способов регуляции плотности популяции* // Журнал общей биологии. 1967. Т.26, N.4. С.463–466.
8. Брежнев А.И., Гинзбург Л.Р. *К оценке норм выпуска стерильных насекомых* // Журнал общей биологии. 1974. Т.35, N.6. С.911–916.
9. Доутт Р.Л., Де Бах П. *Некоторые теоретические положения и вопросы биологической борьбы* // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. М.: Колос, 1968. С.96–113.
10. Де Бах П. *Успехи, тенденции и перспективы* // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. М.: Колос, 1968. С.507–536.
11. Гинзбург Л.Р., Юзефович Г.И. *О динамике численности полов в двуполой популяции* // Генетика. 1968. Т.4, N.12. С.116–119.
12. Недорезов Л.В. *Влияние выпуска стерильных особей на динамику популяции* // Известия СО АН СССР, сер. биол. наук. 1983. N.10, вып. 2, С.119–122.
13. Nedorezov L.V., Nedorezova B.N. *Correlation between models of population dynamics in continuous and discrete time* // Ecological Modelling. 1995. V.82. P.93–97.
14. Aagaard-Hansen H., Yeo G.F. *A stochastic discrete generation birth, continuous death population growth model and its approximate solution* // J. of Math. Biology. 1984. V.20. P.69–90.
15. Kostitzin V.A. *La Biologie Mathematique*. Paris: A.Colin, 1937. 236 p.
16. Варли Д.К., Градуэлл Д.Р., Хасселл М.П. *Экология популяций насекомых*. М.: Колос, 1978. 222 с.
17. Diamond P. *Chaotic behaviour of systems of difference* // Int. J. Syst. Sci. 1976. V.7, N.8. P.953–956.