

## ОБ ОДНОЙ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

**Л.В. Недорезов, Е.В. Волкова**

At present paper there is the analysis of continuous-discrete model of isolated population dynamics. It's assumed that population has nonoverlapping generations and appearance of individuals of new generation correlates with the death of previous. Also it's assumed that during the winter period there isn't the activity of individuals in population (for example, it's typical for insects in boreal forests), and part of individuals eliminates. Productivity of individuals is constant and death rate during the winter period depends on the food conditions (i.e. the respective function in model depends on the values of integral on any time intervals). For model there is the analysis of dynamic regimes and, in particular, determination of conditions of stability of origin and existance of nontrivial equilibrium. For one partial case of model it was shown that the chaotic regimes can be realized under certain values of parameters.

Работа посвящена анализу непрерывно-дискретной модели динамики численности изолированной популяции. Предполагается, что поколения в популяции не перекрываются и появление особей новой генерации сопровождается гибелью предыдущего. Также предполагается, что в течение всего зимнего периода никакой жизнедеятельности особей не происходит (что характерно, например, для насекомых в лесах бореальной зоны) и часть особей погибает. При этом плодовитость особей считается постоянной величиной, а гибель особей в течение зимы зависит от условий питания (т. е. соответствующая функция в модели зависит от значений интеграла на определенных интервалах времени). Для модели изучаются динамические режимы и, в частности, выявляются условия устойчивости начала координат и существования нетривиального равновесия. Для одного частного случая модели с помощью численных методов показано, что при определенных значениях параметров в модели реализуются хаотические режимы.

### Введение

Видимо, первой моделью, предназначенной для описания динамики численности изолированной популяции и базирующейся на обыкновенных дифференциальных уравнениях с импульсами, является модель В.А. Костицына [1]. В рамках модели предполагается, что существуют фиксированные моменты времени  $\tau_k$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$ , когда происходит разрыв траектории, что соответствует

---

© 2002 Л.В. Недорезов, Е.В. Волкова

E-mail: leo@nsu.ru

Новосибирский государственный университет

моменту появления особей новой генерации. Между этими моментами времени численность популяции монотонно снижается (процесс гибели особей), что описывается обыкновенным дифференциальным уравнением.

Дальнейшее развитие данного подхода в моделировании динамики популяций представлено в работах [2–6], где, в частности, показано, что дискретным аналогом модели Ферхюльста [7] является модель Скеллама [8], а не дискретная логистическая модель [8], как это обычно указывается в литературе. Также было показано, что при постоянной плодовитости и смертности, зависящей от текущего значения численности популяции (и удовлетворяющей лишь общепринятым ограничениям), в модели нет осцилляторных режимов и существует не более одной глобальной устойчивой точки равновесия.

Настоящая работа является продолжением этих исследований, и в ней также рассматривается математическая модель динамики численности изолированной популяции. Предполагается, что плодовитость особей постоянна, а доля погибающих особей за зимний период зависит от условий их питания в течение некоторого интервала времени. Считается, что поколения в популяции не перекрываются и появление особей новой генерации сопровождается гибелью предыдущего. Исследуются общие свойства модели, определяются частные случаи модели при различных видах зависимости скорости гибели от численности популяции. Для одного частного случая определяются условия вырождения популяции, стабилизации численности на нетривиальном уровне, а также показывается, что в пространстве параметров существуют области, соответствующие хаотическому изменению численности.

## 1. Описание модели

Будем предполагать, что динамику численности популяции на каждом отрезке времени  $[t_k, t_{k+1})$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$  – между моментами наступления зимних погодных условий, в течение которых часть особей погибает, – можно описать с помощью следующего обыкновенного дифференциального уравнения:

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

где интенсивность гибели особей  $R(x)$  удовлетворяет следующим ограничениям, которые считаются общепринятыми [9–12]:

$$R(0) > 0, \quad \frac{dR}{dx} > 0, \quad R(+\infty) = +\infty. \quad (2)$$

Величина  $R(0)$  является интенсивностью естественной смертности особей (мальтузианский параметр), а увеличение значений функции  $R(x)$  обусловлено усилением действия внутрипопуляционных саморегуляторных механизмов с ростом численности популяции.

Обозначим через  $x(\tau_k - 0)$  количество особей, которые выжили к моменту времени  $\tau_k$  и которые могут дать потомство (будем считать, что  $\tau_k$  лежит в интервале  $(t_k, t_{k+1})$ ,  $\tau_k \in (t_k, t_{k+1})$ ), через  $Y = \text{const}$  – коэффициент плодовитости,

т. е. среднее число потомков, которое порождается каждой выжившей особью. Тогда численность особей новой генерации определяется выражением

$$x(\tau_k) = Yx(\tau_k - 0), \quad Y > 1. \quad (3)$$

Для многих природных популяций и, в частности, для насекомых, 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 др. – либо выживает, либо гибнет. Поэтому можно считать, что в моменты времени  $t_k$ ,  $t_{k+1} - t_k = h > 0$  происходит скачкообразное уменьшение значений численности популяции:

$$x(t_{k+1}) = Qx(t_{k+1} - 0), \quad (4)$$

где через  $x(t_{k+1} - 0)$  обозначена численность особей, доживших до момента времени  $t_{k+1}$ , через  $Q$  – доля выживших особей за зимний период  $(k + 1)$ -го года.

Как уже отмечалось, выживаемость особей за зимний период зависит от многих факторов, но в первую очередь от условий питания особей в течение всего периода жизнедеятельности  $[t_k, t_{k+1})$ . Поэтому целесообразно считать, что величина  $Q = Q(u)$ , где

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

Функция  $Q(u)$  монотонно убывает, и чем выше средняя численность популяции, тем хуже условия питания особей (в результате усиления внутривидовой конкуренции особей):

$$Q(u) \in [0, 1], \quad \frac{dQ}{du} < 0. \quad (5)$$

Объединяя вместе соотношения (1) – (5), получаем требуемую модель динамики численности изолированной популяции. Необходимо отметить, что если в (3)  $Y < 1$ , то тогда последовательность  $x(t_k)$  в модели (1) – (5) монотонно убывает при любых начальных значениях и, следовательно, стационарное состояние 0 является глобально устойчивым равновесием.

## 2. Сведение модели к рекуррентному уравнению

Пусть функция

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

Из ограничений (2) следует, что функция  $\Psi(x)$  монотонно возрастает, неотрицательна и «выпукла вверх»:  $\Psi'(x) > 0$ ,  $\Psi''(x) < 0$ . Таким образом, существует обратная функция  $\Psi^{-1}$ , которая монотонно возрастает, неотрицательна и «выпукла вниз».

Из (1) получаем:

$$x(t) = \Psi^{-1}(-t + c_1), \quad (6)$$

где константа интегрирования  $c_1 = t_k + \Psi(x_k)$ . Таким образом, выражение (6) приобретает вид:  $x(t) = \Psi^{-1}(t_k - t + \Psi(x_k)) \quad \forall t \in [t_k, \tau_k)$ . В момент  $\tau_k$  происходит разрыв траектории уравнения (1) (появление особой новой генерации), и, следовательно,

$$x(\tau_k) = Yx(\tau_k - 0) = Y\Psi^{-1}(\Psi(x_k) - h_1), \quad (7)$$

где  $h_1 = \tau_k - t_k$ .

Решая (1) на интервале  $[\tau_k, t_{k+1})$  с начальным условием (7), окончательно получаем:

$$x(t_{k+1}) = Q\left(\frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt\right) \Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}), \quad (8)$$

где  $c_2 = \tau_k + \Psi(x(\tau_k))$ . Обозначим правую часть рекуррентного уравнения (8) через  $F(x_k)$ .

### 3. Достаточные условия монотонного роста функции $F(x)$

Если функция  $F$  в (8) монотонно возрастает, то тогда в модели реализуются режимы только с монотонным изменением численности популяции. Производная функции  $F(x)$  определяется выражением:

$$\begin{aligned} \frac{dF}{dx_k} &= \frac{d}{dx_k} \left( Q\left(\frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt\right) \right) \Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}) + \\ & Q\left(\frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt\right) \frac{d}{dx_k} (\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1})). \end{aligned} \quad (9)$$

Оценим знак каждого слагаемого в (9) по отдельности. Рассмотрим

$$\frac{d}{dx_k} (\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1})) = (\Psi^{-1})'(c_2)'$$

Функция  $c_2 = c_2(x_k)$  представима в виде:

$$c_2 = \tau_k + \Psi(Y\Psi^{-1}(\Psi(x_k) - h_1)),$$

и, следовательно, ее производная имеет вид:

$$(c_2)' = \Psi'Y(\Psi^{-1})'\Psi'$$

С учетом последнего получаем неравенство

$$\frac{d}{dx_k} (\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1})) = Y(\Psi')^2((\Psi^{-1})')^2 > 0. \quad (10)$$

Далее

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dx_k} \left( Q\left(\frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt\right) \right) = \\ & Q' \frac{1}{h} \left\{ \int_{t_k}^{\tau_k} \frac{d\Psi^{-1}(c_1 - t)}{dx_k} dt + \int_{\tau_k}^{t_{k+1}} \frac{d\Psi^{-1}(c_2 - t)}{dx_k} dt \right\}. \end{aligned}$$

Очевидно, справедливо неравенство

$$\frac{d}{dx_k}(\Psi^{-1}(c_1 - t_{k+1})) = (\Psi^{-1})'\Psi' > 0.$$

В силу ограничений модели  $Q' < 0$ . Следовательно, с учетом (10) получаем неравенство

$$\frac{d}{dx_k} \left( Q \left( \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt \right) \right) < 0.$$

Оценим знак выражения  $\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1})$ . Как уже было отмечено,  $\Psi^{-1}(x) \geq 0 \quad \forall x \geq 0$ , или, иначе,  $\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}) \geq 0$ , если  $c_2 - t_{k+1} \geq 0$ . При  $c_2 - t_{k+1} \geq 0$  имеем  $\tau_k + \Psi(x(\tau_k)) \geq t_{k+1}$ ,  $x(\tau_k) \geq \Psi^{-1}(h_2)$ , где  $h_2 = t_{k+1} - \tau_k$ . Преобразуя это выражение, получаем неравенство  $x(\tau_k) = Y\Psi^{-1}(\Psi(x_k) - h_1) \geq \Psi^{-1}(h_2)$  - и окончательно

$$x_k \geq \Psi^{-1} \left( \Psi \left( \frac{\Psi^{-1}(h_2)}{Y} \right) + h_1 \right) = M.$$

Очевидно, константа  $M$  положительна.

Таким образом,  $\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}) \geq 0 \quad \forall x \geq M$  и  $\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}) \leq 0$  при  $x < M$ . Следовательно, справедливо следующее утверждение:

**Утверждение 1.** 1. На интервале  $0 \leq x_k < \Psi^{-1}(\Psi(\frac{\Psi^{-1}(h_2)}{Y}) + h_1)$  функция  $F(x)$  монотонно возрастает.

2. Если  $x_k \geq \Psi^{-1}(\Psi(\frac{\Psi^{-1}(h_2)}{Y}) + h_1)$ , то для монотонного роста функции  $F(x)$  дополнительно требуется выполнение неравенства

$$Q \left( \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt \right) \frac{d}{dx_k}(\Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1})) \geq -\frac{d}{dx_k} \left( Q \left( \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(t) dt \right) \right) \Psi^{-1}(c_2 - t_{k+1}).$$

■

#### 4. Частные случаи

В математической экологии при построении моделей динамики численности популяции используются различные типы зависимостей популяционных параметров от показателей условий питания особей [1–10]. Наиболее часто встречаются экспоненциальная и гиперболическая зависимости. Поэтому представляет определенный интерес выявление возможных частных случаев модели (1) – (5) при различных видах функций  $R$  и  $Q$ .

**Утверждение 2.** При  $R(x) = b$  и  $Q(x) = e^{-x}$  отображение (8) принимает вид:

$$x_{k+1} = \alpha x_k e^{-\beta x_k}, \quad (11)$$

где  $\alpha, \beta$  - некоторые положительные константы. ■

Заметим, что уравнение (11) – известная модель Морана-Риккера, анализу которой посвящено достаточно большое число работ (см., например, [13–16]). Таким образом, модель Морана-Риккера «выводима» в рамках модели (1) – (5), однако в условиях, когда в популяции не действуют саморегуляторные механизмы ( $R = const$ ), плодовитость особей постоянна и единственным регулятором численности выступают зимние погодные условия. Здесь необходимо отметить, что, по мнению некоторых авторов [10,17,18], именно зимние условия являются главными регуляторами отдельных массовых видов лесных насекомых.

**Утверждение 3.** При  $R(x) = b$ ,  $Q(x) = \frac{1}{x+1}$  отображение  $x_{k+1} = F(x_k)$  является моделью Скеллама [8]

$$x_{k+1} = \frac{\alpha x_k}{\beta x_k + \gamma}. \quad (12)$$

■

Таким образом, модель Скеллама (12) также «выводима» в рамках модели (1) – (5), как и модель Морана-Риккера (11). В отличие от последней, модель Скеллама «выводима» при условии, что доля выживающих за зимний период особей подчиняется гиперболическому закону. Заметим, что данная модель «выводима» и при некоторых других законах динамики популяций, и, в частности, когда саморегуляторные механизмы в популяции подчиняются закону Ферхюльста [7]. Как и предыдущая модель, модель Скеллама (12) широко используется для описания динамики численности различных популяций [2,8,10,11].

**Утверждение 4.** При  $R(x) = ax+b$ ,  $Q(x) = e^{-xp}$ ,  $p = const \geq 0$  отображение  $x_{k+1} = F(x_k)$  принимает вид:

$$x_{k+1} = \frac{K_1 x_k}{K_2 x_k + K_3} \left( \frac{K_4 x_k + K_5}{K_6 x_k^2 + K_7 x_k + K_5} \right)^{\frac{p}{ha}}, \quad K_i \geq 0 \quad i = 1, \dots, 7. \quad (13)$$

■

В отличие от моделей (11) и (12) уравнение (13) получено в предположении, что действие саморегуляторных внутривидовых механизмов подчиняется закону Ферхюльста [7] ( $R$  - линейная функция), что является более реалистичным. Заметим, что модель (13) в литературе не встречается и ее построение на основе общебиологических предположений о функционировании подобных систем представляется весьма проблематичным.

**Утверждение 5.** При  $R(x) = ax + b$ ,  $Q(x) = \frac{1}{x+1}$ ,  $Y = \text{const}$  отображение принимает вид

$$x_{k+1} = \frac{K_1 x_k}{K_2 x_k + K_3} \left( \frac{ha}{ha + \ln(K_6 x_k^2 + K_7 x_k + K_5) - \ln(K_4 x_k + K_5)} \right), \quad (14)$$

причем  $K_i$ ,  $i = 1, \dots, 7$  определяются так же, как и в утверждении 4. ■

Как и предыдущая, модель (14) также не встречается в литературе и ее построение в том виде, в котором она была получена в рамках модели (1) – (5), проблематично.

**Замечание 1.** Если рассмотреть случаи функций  $R(x) = a \ln(x+1) + b$  (модель Гоматама [19]) и  $R(x) = ax^\gamma + b$  (модель Розенцвейга [20,21]), то отображение  $F(x)$  не имеет представления в элементарных функциях.

## 5. Анализ модели (13)

Рассмотрим отображение (13). Стационарные точки находятся из уравнения  $F(x) = x$ :

$$x = \frac{K_1 x}{K_2 x + K_3} \left( \frac{K_4 x + K_5}{K_6 x^2 + K_7 x + K_5} \right)^{\frac{p}{ha}}, \quad (15)$$

и, очевидно, точка  $x_0 = 0$  удовлетворяет этому уравнению. Для поиска нетривиального равновесия представим (15) в следующем виде:

$$\frac{K_2 x + K_3}{K_1} = \left( \frac{K_4 x + K_5}{K_6 x^2 + K_7 x + K_5} \right)^{\frac{p}{ha}}. \quad (16)$$

Заметим, что у функции

$$\Phi(x) = \left( \frac{K_4 x + K_5}{K_6 x^2 + K_7 x + K_5} \right)^{\frac{p}{ha}}$$

все особые точки расположены на отрицательной полуоси  $OX$ ;  $\Phi(x)$  пересекает ось  $OY$  в единице, ось  $OX$  при  $x = -\frac{K_5}{K_4} < 0$  и при  $x \geq 0$   $\Phi(x)$  положительна и монотонно убывает. Следовательно, учитывая (16), существование нетривиальной стационарной точки возможно лишь при условии  $\frac{K_3}{K_1} < 1$ . При этом соотношение  $\frac{K_3}{K_1} = 1$  является уравнением бифуркационной поверхности. Таким образом, справедливо следующее утверждение:

**Утверждение 6.**

1. Если  $\frac{K_3}{K_1} > 1$ , т. е.  $e^{b(h_1+h_2)} > Y$ , то начало координат является единственной глобально устойчивой стационарной точкой отображения (13).

2. Если  $e^{b(h_1+h_2)} \leq Y$ , то помимо нулевой стационарной точки существует нетривиальное равновесие  $x'$ , удовлетворяющее соотношению (16). ■

Анализ поведения бифуркационной диаграммы показывает, что в рамках модели (13) кроме режимов стабилизации реализуются циклические режимы с циклами различной длины (пример бифуркационной диаграммы представлен на рис. 1; соответствующее изменение показателя Ляпунова  $\lambda$  [22] показано на

рис. 2). Как видно из представленных рис. 1 и рис. 2 результатов, при определенных значениях параметров модели показатель Ляпунова достаточно высок (наблюдается экспоненциальное разбегание траекторий). Численная проверка выполнения условий теоремы Даймонда [23] показывает, что в пространстве параметров имеются области, соответствующие хаотическому поведению траекторий модели (сечение пространства параметров при  $Y = 224$  представлено на рис. 3).

## Заключение

При построении моделей с дискретным временем исследователи исходят из предположения, что коэффициент размножения (отношение численностей двух смежных генераций) является монотонно убывающей функцией от численности популяции. При этом, естественно, пытаются выбрать наиболее простую функцию, параметры которой достаточно просто интерпретируются с «биологических позиций». Именно так построены модель Скеллама (коэффициент размножения – гиперболическая функция), модель Морана-Риккера (коэффициент размножения представлен в виде монотонно убывающей экспоненциальной функции) и многие другие.

Однако при биологической интерпретации параметров модели нередко встречаются серьезные проблемы. В частности, в модели Морана-Риккера (11) параметр  $\beta$  обычно интерпретируется как «показатель действия саморегуляторных внутрипопуляционных механизмов». Увеличение значения этого показателя соответствует усилению действия саморегуляторных механизмов – при той же численности популяции коэффициент размножения меньше. Но при этом возникает естественный вопрос: благодаря какому именно внутрипопуляционному механизму произошло увеличение значения этого параметра? Это может произойти за счет снижения плодовитости особей, снижения выживаемости особей в течение зимнего периода или усиления действия саморегуляторных механизмов. В рамках дискретных моделей дать ответ на этот вопрос принципиально нельзя.

В то же время использование непрерывно-дискретных моделей типа (1)–(5) позволяет дифференцировать все регуляторные механизмы и дать однозначный ответ на поставленный вопрос. Более того, в рамках модели (1)–(5), каждый параметр которой имеет вполне определенную биологическую интерпретацию, можно получить такие дискретные модели, параметры которых практически не допускают соответствующей интерпретации (и включают в себя показатели самых разных механизмов) и построение которых непосредственно в виде рекуррентных уравнений (без использования модели (1)–(5)) представляется маловероятным.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Kostitzin V.A. *La Biologie Mathematique*. Paris: A.Colin, 1937. 236 p.
2. Недорезов Л.В. *Моделирование массовых размножений лесных насекомых*. Новосибирск: Наука, 1986. 125 с.

3. Недорезов Л.В., Недорезова Б.Н. *Модификация моделей Морана-Риккера динамики численности изолированной популяции* // Журнал общей биологии. 1984. N.4-5. С.514–517.
4. Недорезов Л.В., Неклюдова В.Л. *Непрерывно-дискретная модель динамики численности двухвозрастной популяции* // Сибирский экологический журнал. 1999. N.4. С.371–375.
5. Nedorezov L.V., Nazarov I.N. *About some models of population dynamics with nonoverlapping generations* // Advances in modeling and analysis. 1997. V.32, N.1,2. P.16–24.
6. 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.
7. Verhulst P.F. *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement* // Corresp. Math. et Phys. 1838. V.10. P.113–121.
8. Шаров А.А. *Моделирование динамики популяций насекомых*. ВИНТИ, Энтомология. 1986. Т.6. С.1–115.
9. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М.:Наука, 1976. 288 с.
10. *Динамика численности лесных насекомых* / Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
11. Berrymann A.A. *Population systems: a general introduction*. New York, Plenum Press, 1981. 222 p.
12. Смит Дж.М. *Модели в экологии*. М.: Мир, 1976. 184 с.
13. Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Избранные математические модели дивергентной эволюции популяций*. М.: Наука, 1977. 150 с.
14. Шапиро А.П. *Математические модели конкуренции* // Управление и информация. Владивосток. 1974. Вып.10. С.5–75.
15. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М.: Наука, 1983. 133 с.
16. Якобсон М.В. *О свойствах однопараметрического семейства динамических систем  $x \rightarrow Ax \exp(-x)$*  // УМН. 1976. Т.31, N.2. С.239–240.
17. Воронцов А.И. *Патология леса*. М.: Лесная промышленность, 1978. 272 с.
18. Голубев А.В., Инсаров Г.Э., Страхов В.В. *Математические методы в лесозащите*. М.: Лесная промышленность, 1980. 104 с.
19. Gomati J. *A new model for interacting populations: I. Two species systems* // Bull. Math. Biol. 1974. V.36 P.347–353.
20. Rosenzweig M.L. *Why the prey curve has a hump* // Amer. Natur. 1969. V.103. P.81–87.
21. Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. *Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions* // Amer. Natur. 1963. V.97. P.209–223.
22. Шустер Г. *Детерминированный хаос*. М.: Мир, 1988. 240 с.
23. Пых Ю.А. *Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики*. М.: Наука, 1983. 182 с.