

## Влияние эффекта группы на динамику численности изолированной популяции

Л. В. НЕДОРЕЗОВ

Институт молекулярной биологии и биофизики СО РАН  
630117 Новосибирск, ул. Тимакова, 2

### АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается непараметрическая модель динамики численности изолированной популяции, особи в которой разделены на две группы с различными значениями скоростей рождаемости и гибели. В рамках модели изучаются вопросы влияния подобного разделения особей на характер изменения численности популяции и, в частности, показывается, что подобное разделение популяции на группы может привести к реализации триггерного режима (когда в фазовом пространстве системы имеется несколько устойчивых стационарных состояний). Также показано, что в некоторых ситуациях не исключается возможность реализации осцилляторных режимов изменения численности.

### ВВЕДЕНИЕ

Объединение особей в группы играет важную роль в динамике популяции [1–13]. Это объединение может способствовать, например, тому, что мальтузианский параметр (разность между интенсивностью рождаемости и смертности особей в популяции) увеличивается либо вследствие более быстрого развития особей [5], либо в результате возникновения "коллективной защиты" [3, 5, 6, 10]. Иными словами, увеличивается выживаемость особей, что в итоге может вызвать эффект "ускользания" популяции из-под контроля врагов [6–9]. Некоторые авторы не исключают [13], что подобное воздействие эффекта группы может привести к реализации триггерного режима, когда численность популяции может быть зафиксирована (в зависимости от начальных значений численности) на двух различных устойчивых уровнях.

Анализ взаимодействия популяции насекомых с кормовым растением, при котором популяция способна увеличивать свою кормовую базу (например, в результате "коллективной атаки" растения, при которой происходит его

ослабление и соответствующее изменение статуса – оно становится пригодным для заселения и питания насекомыми [2, 3, 6, 7, 12]), показывает, что подобное проявление эффекта группы может привести к реализации режима массового размножения – фиксированной вспышки [8, 9]. Анализ экспериментальных данных обнаруживает [6, 8], что различные варианты фиксированной вспышки, обусловленные именно взаимодействием популяции с кормовым растением, наблюдаются у алтайского листовичного дровосека (*Xylotrechus altaicus* Gebl.) и у большого черного пихтового усача (*Monogamus urussovi* F.).

Несмотря на то что данный эффект нередко оказывает значительное влияние на популяционную динамику, работ, посвященных анализу математических моделей динамики численности изолированных популяций, в рамках которых учитывалось бы влияние этого эффекта, крайне мало [1, 9, 11, 13]. И, следовательно, до сих пор не решен принципиальный вопрос – какие именно качественно различные динамические режимы изменения численности могут

реализоваться для популяции под воздействием этого эффекта.

В настоящей работе для анализа возможных последствий влияния эффекта группы на динамику численности изолированной популяции рассматривается непараметрическая модель, в которой вся популяция разделена на две группы - "изолированных" особей и особей, входящих в какие-либо группы. Предполагается, что подобное разделение особей влияет на значения основных популяционных показателей - скорости размножения и гибели особей, а также на характер действия саморегуляторных механизмов. При этом в модели рассматриваются различные законы формирования данных групп особей. Необходимо отметить, что модель не охватывает всех возможных вариантов воздействия эффекта группы и, в частности, эффект возникновения "коллективной защиты" требует построения и анализа иной модели.

Модель. Обозначим через  $x(t)$  общую численность популяции в момент времени  $t$ , через  $V(t)$  - численность особей, входящих в какие-либо группы. Очевидно, что для любого  $t > 0$ ,  $V(t) \leq x(t)$ . Соответственно, в каждый фиксированный момент времени  $t$  в популяции имеется  $\theta = x - V$  "изолированных" особей (т. е. не входящих ни в какую группу). Предположим, что динамику величины  $x(t)$  можно описать с помощью модели Ферхюльста [1, 4, 11, 13]:

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha_1 - \alpha_2 - \beta x), \quad (1)$$

где  $\alpha_1$  - интенсивность размножения особей,  $\alpha_2$  - интенсивность их гибели,  $\beta$  - коэффициент саморегуляции. Естественно предположить, что значения данных коэффициентов определяются не абсолютными величинами  $x$  и  $V$ , а их разностью (т. е.  $\theta$ ):  $\alpha_1 = \alpha_1(\theta)$ ,  $\alpha_2 = \alpha_2(\theta)$ ,  $\beta = \beta(\theta)$ .

В соответствии с общими представлениями о воздействии эффекта группы на динамику популяции [2, 3, 5, 10], будем предполагать, что выполнены следующие ограничения:

$$"x \ \varepsilon(0) \geq \varepsilon(\theta), \ \varepsilon(0) > 0, \ \varepsilon'_V > 0, \ \varepsilon'_x < 0, \quad (2)$$

$\varepsilon = \alpha_1 - \alpha_2$  - мальтузианский параметр.

Первое соотношение в (2) означает, что мальтузианский параметр достигает своего максимального значения лишь в том случае, когда

все особи в популяции входят в группы. Также предполагается в (2), что  $\varepsilon$  растет с ростом величины  $V$  (что может быть вызвано более быстрым развитием особей в группе или в результате возникновения "коллективной защиты" и соответствующего снижения интенсивности гибели особей  $\alpha_2$ ) и снижается с ростом величины  $x$ .

Будем также считать, что возникновение групп особей способствует снижению внутривидовой конкуренции и эта конкуренция тем слабее, чем меньше величина  $\theta$ :

$$\beta = \beta(\theta), \ \forall \theta \ \beta(\theta) \geq \beta(0) > 0, \ \frac{d\beta}{d\theta} > 0. \quad (3)$$

Относительно изменения значений  $V(t)$  будем предполагать, что скорость ее изменения прямо пропорциональна величине  $V$  и некоторой функции  $G = G(\theta)$ :

$$\frac{dV}{dt} = VG(\theta). \quad (4)$$

Из уравнения (4) следует, что для того, чтобы эффект группы оказал влияние на динамику популяции, необходимо, чтобы в начальный момент времени существовала хоть небольшая группа особей, т. е.  $V(0) > 0$ . Заметим, что данное предположение не является достаточно общим и не соответствует некоторым вариантам реализации эффекта группы. Относительно характера изменения значений функции  $G$  естественно предположить, что  $G(0) = 0$  (т. к. всегда должно выполняться ограничение  $V < x$ ).

Возможна реализация следующих типов поведения функции  $G$  (рис. 1):

1. Объединение особей в группы выгодно во всех ситуациях, и тогда  $\forall \theta < x \ G(\theta) > 0$ .

2. Объединение особей в группы невыгодно несмотря на условия (2)–(3), появление групп не приводит к росту величины  $V(t)$  и  $G(\theta) < 0$  для всех значений  $\theta$ .

3. Объединение в группы выгодно, но в популяции при каждом фиксированном значении  $x$  существует  $x^* = x^*(x)$  особей, которые не могут (по каким-либо причинам) входить в группы; соответственно превышение переменной  $V$  порога  $x - x^*$  приводит к отрицательным значениям функции  $G(\theta)$ , т. е.  $G(\theta) < 0$  при  $0 < \theta < x^*$ ,  $G(x^*) = 0$  и  $G(\theta) > 0$  при  $\theta > x^*$ .

4. До определенного порога  $x^{**} = x^{**}(x)$  объединение в группы не приводит к росту зна-

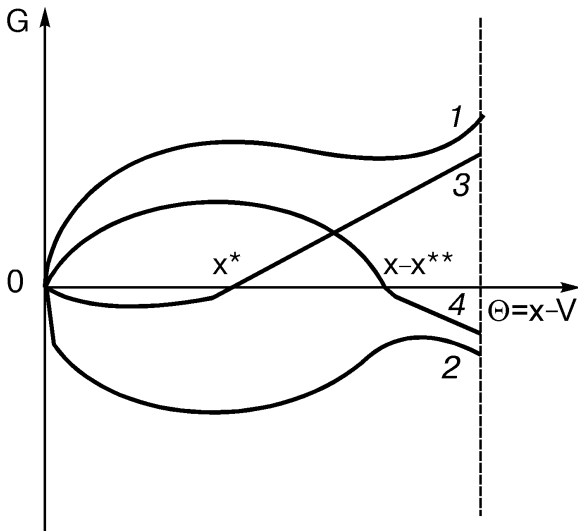


Рис. 1. Варианты поведения функции  $G$  (обозначения см. в тексте).

чений  $V$ ,  $G(\theta) < 0$  при  $V \leq x^{**}$ ,  $\theta \geq x - x^{**}$ ; при превышении этого порога, когда  $V \geq x^{**}$ ,  $\theta \leq x - x^{**}$ , функция  $G(\theta) > 0$  (рис. 1, кривая 4), начинается процесс объединения особей в группы.

Свойства модели. Модель (1)–(4) при указанных ограничениях обладает следующими свойствами:

1. При начальных значениях  $(x_0, 0)$ , где  $x_0 > 0$ , численность популяции монотонно стремится к единственному пределу  $\tilde{x}$ , где  $\tilde{x}$  является решением уравнения  $\epsilon(x) = x\beta(x)$ .

Действительно, если  $V(0) = 0$ , то тогда  $\forall t$   $V(t) \equiv 0$  и динамика системы (1)–(4) определяется только одним уравнением (1). В этом случае имеется два различных стационарных состояния  $x = 0$  и  $\tilde{x}$ . Координата второго стационарного состояния является решением алгебраического уравнения  $\epsilon(x) = x\beta(x)$ . Из ограничений (2) и (3) следует, что это уравнение имеет единственное решение, так как функция  $\epsilon(x)$  монотонно убывает с ростом величины  $x$ , а функция  $\beta(x)$  монотонно растет.

2. Изоклина вертикальных наклонов  $x(\alpha_1 - \alpha_2 - \beta x) = 0$  (штриховая линия  $F$  на рис. 2) монотонно возрастает в области  $\omega = \{(x, V) : V \leq x\}$  и пересекает биссектрису  $V = x$  в единственной точке  $L : x = V = \epsilon(0)/\beta(0)$ ; изоклина горизонтальных наклонов траекторий включает ось  $x$ , биссектрису  $V = x$ , а в третьем и четвертом вариантах (см. рис. 1) появляется еще одна ветвь, определяемая пороговыми значениями  $x^*$  или  $x^{**}$  и

задаваемая уравнениями  $G(x^*(x) - \theta) = 0$  и  $G(x - x^{**} - \theta) = 0$ ; будем считать, что при  $x \rightarrow 0$  функции  $x^* \rightarrow 0$  и  $x - x^{**} \rightarrow 0$ , хотя вполне реальными представляются также ситуации, когда эти пороги  $x^*$  и  $x^{**}$  возникают лишь при достижении  $x$  определенной величины.

3. Решения системы уравнений ограничены и продолжаемы по времени. Действительно, из условий (2)–(3) получаем, что если выполнено неравенство  $x(0) > \epsilon(0)/\beta(0)$ , то численность популяции  $x(t)$  монотонно снижается (так как скорость изменения численности  $dx(t)/dt$  меньше нуля). Это означает, что при выполнении неравенства  $x(0) < \epsilon(0)/\beta(0)$  для всех  $t > 0$  справедливо соотношение  $x(t) < \epsilon(0)/\beta(0)$ .

Режимы динамики численности. Рассмотрим случай, когда кривая  $G = 0$  имеет вид 1 (см. рис. 1). В модели (1)–(4) при таком поведении кривой  $G = 0$  реализуется режим, представленный на рис. 2, а. Точка  $L$  является устойчивым узлом и при ненулевых начальных данных из  $\omega$  в асимптотике  $x(t) \rightarrow \epsilon(0)/\beta(0)$  и  $V(t) \rightarrow \epsilon(0)/\beta(0)$ . Иными словами, при этих предположениях все особи асимптотически будут входить в группы, что позволит популяции увеличить свою численность. Здесь наблюдается интересный эффект, когда  $x(0) = V(0) < \epsilon(0)/\beta(0)$ : первоначально снижается процент особей, входящих в группы (траектории  $R_1$  и  $R_2$ ), т. е. процесс образования групп начинает как бы отставать от роста численности популяции и лишь асимптотически все особи снова объединяются в группы.

В этом же случае существует единственная траектория  $R_3$ , разделяющая область  $\omega$  на две части:  $\omega_1$  и  $\omega_2$  – и при начальных данных из  $\omega_2$  (рис. 2, а)  $x(t)$  и  $V(t)$  монотонно убывают вплоть до пересечения траекторией биссектрисы  $V = x$ . Поскольку соотношение  $V > x$  лишено смысла, то будем считать (и во всех остальных случаях тоже), что в  $\omega_2$  выполнение соотношения  $V(t_1) = x(t_1)$  влечет равенство  $V(t) = x(t)$  для  $t > t_1$ . Таким образом, в данном случае эффект группы приводит к тому, что повышается значение стабильной численности, достигаемой в асимптотике популяцией.

Если при всех значениях  $\theta$  функция  $G(\theta) \leq 0$  (см. рис. 2, в и рис. 1, кривая 2), то ре-

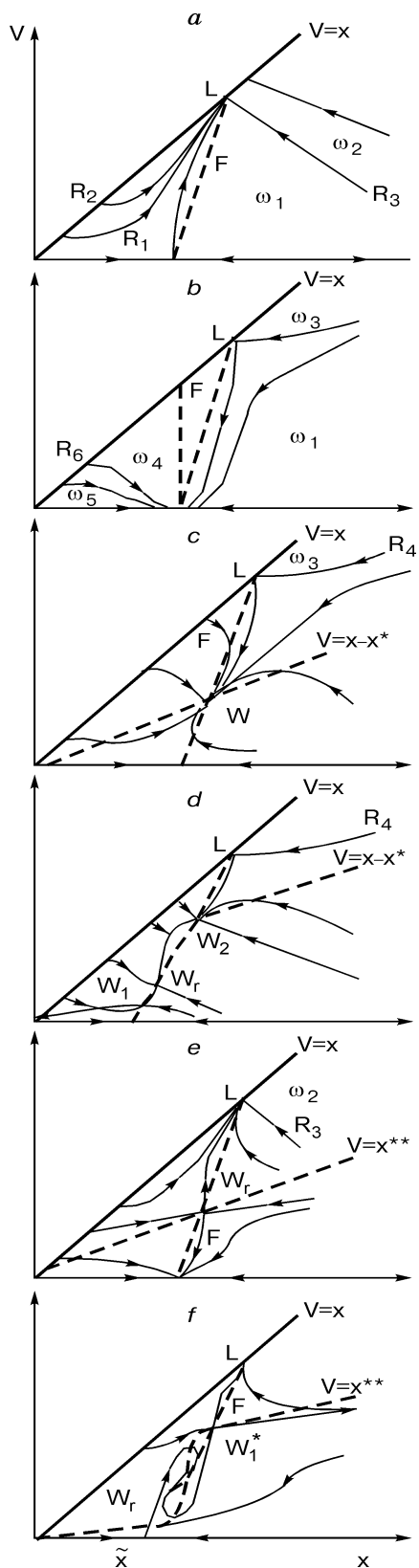


Рис. 2. Динамические режимы модели (обозначения см. в тексте).

ализуется режим, у которого стационарная точка  $(\tilde{x}, 0)$  – устойчивый узел, а траектория  $R_4$  является границей множества траекторий, входящих в точку  $L$ . Необходимо иметь в виду, что стабилизация системы в точке  $L$  фактически не происходит: малейшие флуктуации численности, которые всегда имеются в реальных условиях, могут вывести систему в область  $\omega \setminus \omega_3$ , что приведет к стабилизации в точке  $(\tilde{x}, 0)$ .

Если система находится в стабильном состоянии  $(\tilde{x}, 0)$ , то переход в область  $\omega_4 \subset \omega \setminus \omega_3$ , ограниченную прямой  $\Gamma(x = \tilde{x})$ , биссектрисой  $V = x$  и кривой  $R_5$  (единственная траектория, входящая в узел  $(\tilde{x}, 0)$  с ненулевым коэффициентом углового наклона), вызванный воздействием, например, модифицирующих факторов [6, 7], приводит к реализации бумеранг-эффекта [8, 9], поскольку численность популяции через некоторое время будет превосходить величину  $\tilde{x}$ . Переход системы в область, ограниченную кривой  $R_5$ , осью  $x$  и биссектрисой  $V = x$ , к бумеранг-эффекту не приводит.

В третьем варианте (см. рис. 1, кривая 3) реализуется режим, представленный на рис. 2, с, если изоклина вертикальных наклонов ровно один раз пересекается с ветвью  $V = x - x^*$  изоклины горизонтальных наклонов. Характер точки  $L$  такой же, как и во втором варианте; существует область  $\omega_3$ , ограниченная кривой, состоящая из траекторий, входящих в  $L$ . Точка  $(\tilde{x}, 0)$  является седлом, выходящая сепаратриса которого входит в устойчивую стационарную точку  $W$ . Точка  $W$  устойчива всегда, но при этом, если в силу каких-либо причин рост величины  $x(t)$  вызывает не пропорциональный рост числа особей  $x^*$ , которые не входят в группы ни при каких условиях, и реализуется неравенство  $d(x - x^*)/dx < 0$ , то в модели не исключена возможность реализации осцилляторных режимов.

При многократном пересечении изоклин, когда  $d(x - x^*)/dx > 0$  (рис. 2, d), реализуется режим, аналогичный рассмотренному в работе [13] при анализе эффекта группы: устойчивые стационарные точки  $W_1$  и  $W_2$  и седло  $W_r$ , сепаратрисы которого разделяют области притяжения устойчивых точек. Отличия режи-

ма на рис. 2, *d* от предыдущего заключаются в наличии стационарной точки  $L$  и в возможности перехода из стационарной точки  $W_2$  в  $W_1$  при изменении только значения  $V$  (а не только  $x$ , как в [13]).

В четвертом варианте (см. рис. 2, *e* и рис. 1, кривая 4) изоклина горизонтальных наклонов также состоит из трех ветвей. Если в *int*  $\omega$  имеется только одна стационарная точка  $W_r$ , то она является седлом, входящие сепаратрисы которого разделяют области притяжения устойчивых состояний  $L$  и  $(\tilde{x}, 0)$  (см. рис. 2, *e*). Данный триггерный режим также можно считать аналогом режима, рассмотренного в [13], с тем отличием, что переход из одного устойчивого состояния в другое может быть обеспечен в результате объединения особей в группы или же, наоборот, в результате рассеивания групп особей в популяции.

При многократном пересечении (см. рис. 2, *f*) возникает еще одна ("средняя") область, границами которой являются входящие в седла  $W_1^*$  и  $W_2^*$  сепаратрисы. Стационарная точка  $W$  может быть неустойчивым узлом или фокусом, что приводит к возникновению осцилляционного режима. Если  $W$  – устойчивая стационарная точка, то реализуется режим с тремя устойчивыми уровнями по численности популяции.

Обсуждение. Таким образом, анализ модели (1)–(4) показал, что действие эффекта группы в изолированной популяции, динамика которой описывается моделью Ферхюльста, может привести в некоторых случаях к возникновению осцилляторных режимов, а также к появлению триггерных режимов с несколькими устойчивыми стационарными состояниями. Это означает, что эффект группы может вполне привести к неустойчивому поведению численности популяции в границах зоны стабильности [6] и служить своеобразным "пусковым" механизмом для начала массовых размножений. Заметим, что триггерные режимы можно рассматривать как аналоги режима "фиксированной вспышки" [6, 9], которые наблюдаются у некоторых видов лесных насекомых.

Рассмотрим режимы на рис. 2 с той точки зрения, как если бы мы имели дело со вспыхивающими режимами [6], а не с флуктуациями численности в зоне стабильности. Реализация режима на рис. 2, *d* обусловлена тем, что в определенных условиях возрастает производная изоклины  $V = x - x^*$ , что соответствует снижению уровня для численности особей в популяции, которые не могут входить в группы; т. е. в этом случае эффект группы выступает исключительно как фактор с положительной обратной связью, способствующий развитию массового размножения.

Реализация режима на рис. 2, *f* обусловлена возрастанием значений порога, до которого объединение особей в группы невыгодно; т. е. в этой ситуации эффект группы выступает как фактор с отрицательной обратной связью, препятствующий развитию массового размножения.

Работа поддержана грантом РФФИ 93-04-49583.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. Д. Базыкин, Математическая биофизика взаимодействующих популяций, М., Наука, 1985.
2. Г. А. Викторов, *Журн. общ. биологии*, 1965, **26**: 1, 43–55.
3. Г. А. Викторов, Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки, М., Наука, 1967.
4. В. Вольтерра, Математическая теория борьбы за существование, М., Наука, 1976.
5. А. И. Воронцов, Патология леса, М., Лесн. пром-сть, 1978.
6. Динамика численности лесных насекомых. А. С. Исаев, Л. В. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др., Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
7. А. С. Исаев, Г. И. Гирс, Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1975.
8. А. С. Исаев, Л. В. Недорезов, Р. Г. Хлебопрос, Консортивные связи дерева и дендрофильных насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1982, 67–75.
9. Л. В. Недорезов, Моделирование массовых размножений лесных насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
10. Ю. Одум, Основы экологии, М., Мир, 1975.
11. Р. А. Полуэктов, Ю. А. Пых, И. А. Швытов, Динамические модели экологических систем, Л., Гидрометеоиздат, 1980.
12. А. С. Рожков, Дерево и насекомое, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1982.
13. Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет, Устойчивость биологических сообществ, М., Наука, 1978.

## **Influence of the Group Effect on the Time Course of Numbers of an Isolated Population**

L. V. NEDOREZOV

*Institute of Molecular Biology and Biophysics of the Russian Acad. Med. Sci.*

In the present paper there an analysis of a mathematical model of the influence of the group-effect on the dynamics of isolated population is performed. It is assumed that the population is divided into two various groups individuals which have different rates of birth and death processes. For estimation of the model an analysis of possible dynamic regimes of population fluctuations and analysis of the influence of group-effect on the beginning and development of population outbreak is made.