

Непрерывно-дискретная модель динамики численности двухвозрастной популяции

Л. В. НЕДОРЕЗОВ, В. Л. НЕКЛЮДОВА

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

АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается математическая модель динамики численности популяции, особи в которой разделены на две возрастные группы. Предполагается, что гибель особей носит непрерывный характер, а появление особей новых генераций осуществляется в некоторые фиксированные моменты времени. Изучаются динамические режимы модели и, в частности, показывается, что при постоянной плодовитости особей осцилляторные режимы изменения численности популяции отсутствуют.

Работа поддержана грантом РФФИ 93-04-49583.

ВВЕДЕНИЕ

Проблемам моделирования динамики численности популяции, соответствия математических моделей различной природы имеющимся экспериментальным данным, обоснования выбора вида тех или иных зависимостей между скоростями протекания различных популяционных процессов посвящено множество работ [1–25 и др.]. Некоторые авторы полагают, что для описания динамики численности популяции, у которой появление особей новых генераций осуществляется синхронно, например раз в год, целесообразно использовать рекуррентные уравнения [10, 11, 13–15, 17, 18]. Другие считают, что для описания локальной динамики популяции более приемлемы системы обыкновенных дифференциальных уравнений [1–9, 12, 20, 24, 25], а дискретные модели должны из них "выводиться".

При выведении дискретных моделей из непрерывных нередко возникают парадоксальные результаты. В частности, при получении дискретного аналога известной непрерывной модели Ферхюльста [24] используют разностную схему Эйлера, что приводит к "дискретной

логистической модели". Однако дискретная логистическая модель имеет качественно иные динамические режимы, чем модель Ферхюльста. Если использовать разностные схемы более высокого порядка, то с помощью формулы Адамса можно получить счетное количество "дискретных аналогов" модели Ферхюльста, имеющих различные наборы динамических режимов.

В наших работах [3, 4, 21–23] рассматривался иной подход к моделированию динамики популяции, у которой появление особей новых генераций осуществляется синхронно, в некоторые определенные моменты времени. Предполагалось, что существуют выделенные моменты времени t_k , $k = 1, 2, \dots$, $t_{k+1} - t_k = \tau = \text{const} > 0$, в которые происходит увеличение численности популяции, а между этими моментами времени происходит монотонное снижение численности, которое описывается обыкновенными дифференциальными уравнениями.

Анализ таких моделей динамики численности изолированной популяции показал, что дискретным аналогом модели Ферхюльста следует считать не дискретную логистическую модель,

а известную модель Скеллама. Последняя обладает сходным с моделью Ферхюльста набором динамических режимов: численность популяции изменяется монотонно и в асимптотике популяция либо вырождается, либо ее численность стабилизируется на единственном ненулевом уровне.

Более того, было показано, что возникновение циклических и хаотических режимов в дискретных моделях динамики изолированной популяции (например, в моделях Морана – Рикера, Хасселла и других [6, 11, 16]) обусловлена зависимостью плодовитости особей от значений численности в предыдущие моменты времени. Если же плодовитость особей постоянна, то при любом коэффициенте смертности, зависящем от численности популяции, осцилляторные режимы в рамках модели отсутствуют.

Настоящая работа является продолжением исследований [3, 4, 21–23] и посвящена анализу непрерывно-дискретной модели динамики численности популяции с возрастной структурой. Во многих дискретных моделях динамики популяции с возрастной структурой, построенных на основе модели Лесли, наблюдаются осцилляторные режимы изменения численности и хаос. Однако вопрос о том, чем же обусловлена реализация данных режимов – характером зависимости смертности особей от численности популяции или же их плодовитости от состояний популяции в предыдущие моменты времени, – остается открытым. Решению именно этого вопроса посвящена настоящая работа.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Пусть $x(t)$ и $y(t)$ – численности особей, находящихся соответственно на первом и втором году жизни в момент времени t . Будем считать, что изменение состояния популяции – гибель "старых" особей и переход "молодых" в другой возрастной класс – осуществляется в фиксированные моменты времени $t_k = \tau k$, $t_0 = 0$, $k = 1, 2, \dots$. В эти же моменты времени происходит увеличение численности популяции, причем численность особей новой генерации зависит как от числа "старых", так и от числа "молодых", развивающихся по однолетней генерации. Обозначим долю особей в популяции, развивающихся по однолетней генерации, через p :

$0 < p < 1$. Будем считать, что $p \equiv \text{const}$. В общем случае эта величина не является постоянной и может зависеть от многих факторов и, в частности, от условий питания особей [2]. Подобный эффект отмечен, в частности, при анализе динамики численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.: рост численности популяции и вызываемая этим нехватка кормовых ресурсов вызывает увеличение скорости окукливания гусениц. Доля особей, развивающихся по двухлетней генерации, при этом, естественно, снижается [2].

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

$$\begin{aligned} x_k &= x(t_k) = Y_1 p x(t_k - 0) + Y_2 y(t_k - 0), \\ y_k &= y(t_k) = (1 - p) x(t_k - 0). \end{aligned} \quad (1)$$

Предположим, что между выделенными моментами времени, $t \in [t_k, t_{k+1}) = [\tau k, \tau(k+1))$, происходит монотонное снижение численностей особей обеих возрастных групп в соответствии с законом Ферхюльста [24]:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + \gamma y), \\ \frac{dy}{dt} &= -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + \gamma y), \end{aligned} \quad (2)$$

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

Объединяя вместе систему уравнений (2), описывающую уменьшение численностей особей между моментами времени t_k , и соотношения (1), которые показывают, как именно изменяются численности возрастных классов, получаем модель динамики численности популяции с двухвозрастной структурой. Предполага-

ется также, что заданы начальные значения переменных $x(0) = x_0$, $y(0) = y_0$, которые являются неотрицательными величинами.

СВОЙСТВА МОДЕЛИ

1. При неотрицательных начальных значениях x_0 , y_0 траектории модели (1)–(2) 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 Δ в R_+^2 , за пределы которого траектории системы (1)–(2) не выходят. Пусть

$$\hat{x} = \frac{\alpha_1 e^{-\alpha_1 \tau}}{\beta_1 - \beta_1 e^{-\alpha_1 \tau}},$$

$$\hat{y} = \frac{\alpha_2 e^{-\alpha_2 \tau}}{\beta_2 \gamma - \beta_2 \gamma e^{-\alpha_2 \tau}}.$$

Компакт Δ имеет следующий вид:

$$\Delta [0, Y_1 \hat{p}x + Y_2 \hat{y}] \times [0, (1 - p)\hat{x}].$$

Если же начальные значения переменных лежат вне компакта, то асимптотически траектории "входят" в него. Таким образом, в рамках модели (1)–(2) численность популяции всегда ограничена.

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

$$q_1 = Y_1 p e^{-\alpha_1 \tau},$$

$$q_2 = Y_2 e^{-\alpha_2 \tau},$$

$$q_3 = (1 - p) e^{-\alpha_1 \tau}.$$

Если выполняется условие $q_1 > 2$ или следующие неравенства

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

то тогда точка $(0, 0)$ является неустойчивой. Иными словами, при ненулевых начальных значениях численностей обеих возрастных групп, т. е. при $x(0) + y(0) > 0$, популяция не вырождается.

4. При выполнении неравенства $q_1 + q_2 q_3 < 1$ в модели (1)–(2) нет нетривиальных стационарных состояний и точка $(0, 0)$ является глобально устойчивым равновесием:

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

Численность популяции асимптотически стремится к нулю при любых начальных значениях из Δ . Кроме точки $(0, 0)$, других стационарных состояний, лежащих на координатных осях, у модели (1)–(2) нет.

Заметим, что, если бы существовала конечная стационарная точка, лежащая на какой-либо координатной оси и отличная от начала координат, то это бы означало, что модель непригодна для описания динамики популяции с двухвозрастной структурой (как модель была бы непригодной, если бы численности особей могли принимать неограниченные значения при каких-либо условиях или становиться отрицательными). Существование подобной стационарной точки означало бы, что либо все особи развиваются по однолетней генерации (т. е. возрастная структура отсутствует), если точка лежит на оси x , либо особи в своем развитии не проходят первый возрастной класс и сразу же попадают во второй (если точка лежит на оси y).

5. Система (1)–(2) может иметь не более одной ненулевой стационарной точки и, таким образом, если численности особей асимптотически стабилизируются на ненулевых значениях, то эти значения единственны. В частном случае, когда выполняются соотношения $\beta_1 = \beta_2 = \beta$, эта стационарная точка является глобально устойчивой.

Доказательство единственности стационарной точки базируется на том, что изменения численностей особей на временном интервале между моментами появления особей новых генераций (t_k, t_{k+1}) связаны следующим соотношением:

$$y(t) = x(t) \frac{\beta_2}{\beta_1} \frac{y_k}{x_k \beta_1} \exp \left[\left(\alpha_1 \frac{\beta_2}{\beta_1} - \alpha_2 \right) (t - \tau k) \right] \quad (3)$$

Соотношение (3) позволяет свести систему уравнений (2) к одному неавтономному обыкновенному дифференциальному уравнению. Анализ решений этого уравнения показывает, что в асимптотике численность популяции

может стабилизироваться только на одном ненулевом уровне (если таковой существует).

6. Численный анализ решений модели (1)–(2) при различных значениях параметров показывает, что осцилляторные режимы в модели отсутствуют и значения переменных стабилизируются на единственном ненулевом уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе рассмотрена математическая модель динамики численности изолированной популяции, имеющей двухвозрастную структуру. Предполагалось, что процесс гибели особей носит непрерывный характер и подчиняется закону Ферхюльста, а рождаемость – дискретный: появление особей новых генераций осуществляется в некоторые фиксированные моменты времени. Заметим, что подобное описание динамики численности более приемлемо для популяций, чем традиционно используемые рекуррентные или обыкновенные дифференциальные уравнения.

Для рассмотренной модели показано, что в положительной части фазовой плоскости имеется не более одного нетривиального положения равновесия, существующего при достаточно низкой смертности и высокой рождаемости. Если плодовитости особей обоих возрастных классов постоянны, не зависят от численностей особей, а действие внутривидовых регуляторных механизмов оказывает одинаковое влияние на смертность особей того и другого классов, то тогда нетривиальное равновесие является глобально устойчивым. При ненулевых начальных значениях численности особей асимптотически стабилизируются на единственном ненулевом уровне. Подобные результаты наблюдались также при численном интегрировании системы уравнений с разными коэффициентами саморегуляции.

Если нетривиального равновесия не существует, то глобально устойчивым становится начало координат. В этом случае наблюдается режим вырождения популяции при любых начальных значениях численностей особей. Как показывают численные эксперименты, если плодовитость особей зависит от численности популяции (что косвенно отражает условия питания особей между моментами появ-

ления особей новых генераций) и является монотонно убывающей функцией, то тогда нетривиальное равновесие может быть неустойчивым. В этом случае в рамках модели наблюдаются циклические (периодические) режимы изменения численности популяции. Циклические режимы также наблюдались и в случае, когда коэффициент p , равный доле особей, развивающихся по однолетней генерации, функционально зависит от численности популяции в предыдущие моменты времени.

Таким образом, можно утверждать, что реализация сложных динамических режимов изменения численности популяции – циклических режимов и хаоса, которые реализуются в различных моделях динамики популяции с возрастной структурой, – обусловлены или зависимостью коэффициента плодовитости от численности популяции, или же зависимостью от численности коэффициента p . Однако не исключено, что в более общих случаях, когда модель имеет непараметрический вид или в рамках модели учитывается более сложная возрастная структура, реализация циклических режимов будет обусловлена именно наличием данной структуры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Динамическая теория биологических популяций, А. А. Гимельфарб и др., М., Наука, 1974.
2. Динамика численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др., Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
3. Л. В. Недорезов, Моделирование массовых размножений лесных насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
4. Л. В. Недорезов, Курс лекций по математической экологии, Новосибирск, Сибирский хронограф, 1997.
5. Ю. Одум, Основы экологии, М., Мир, 1975.
6. Р. А. Полуэктов, Ю. А. Пых, И. А. Швытов, Динамические модели экологических систем, Л., Гидрометеоиздат, 1980.
7. А. Б. Рубин, Г. Ю. Ризниченко, *Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Математическая биология и медицина*, 1982, 2, 113–172.
8. Ю. М. Свиричев, Д. О. Логофет, Устойчивость биологических сообществ, М., Наука, 1978.
9. Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов, Математическое моделирование экологических процессов, Л., Гидрометеоиздат, 1982.
10. Дж. М. Смит, Математические идеи в биологии, М., Мир, 1970.
11. Дж. М. Смит, Модели в экологии, М., Мир, 1976.
12. М. Уильямсон, Анализ биологических популяций, М., Мир, 1975.

13. Е. Я. Фрисман, А. П. Шапиро, Избранные математические модели дивергентной эволюции популяций, М., Наука, 1977.
14. А. П. Шапиро, *Управление и информация*, Владивосток, 1974, Вып.10, 5–75.
15. А. П. Шапиро, С. П. Луппов, Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии, М., Наука, 1983.
16. А. А. Шаров, *ВИНИТИ, Энтомология*, 1986, 6, 1–115.
17. А. А. Berryman, *Population Systems: a General Introduction*, New York, Plenum Press, 1981.
18. А. А. Berryman, *Environ. Entomol.*, 1982, **11**: 3, 544–549.
19. *Biomathematics*, vol.17, *Mathematical Ecology* / Ed. by T. G. Hallam, S. A. Levin, Berlin, Springer-Verlag, 1986, 61–94.
20. V. A. Kostitzin, *La Biologie Mathematique*, Paris, A. Colin, 1937.
21. L. V. Nedorezov, I. N. Nazarov, *Advances in Modelling and Analysis*, 1997, A, **32**: 1–2, 16–24.
22. L. V. Nedorezov, B. N. Nedorezova, *Ecological Modelling*, 1995, 82, 93–97.
23. L. V. Nedorezov, V. L. Nekljudova, *Advances in Modelling and Analysis*, 1997, A, 32: 1–2, 26–41.
24. P. F. Verhulst, *Corresp. Math. et Phys.*, 1838, 10, 113–121.
25. V. Volterra, *Lecons Sur la Theorie Mathematique de la Lutte Pour la Vie*, Paris, Gauthiers-Villars, 1931.

A Continuous-Discrete Model of the Time Course of the Numbers of a Two-Age Population

L. V. NEDOREZOV, V. L. NEKLUDOVA

Institute of Molecular Biology and Biophysics, Siberian Branch of the Russian Acad. Med. Sci.

A mathematical model of the time course of the numbers of a population in which the individuals are divided into two age groups is considered. It is assumed that the death of individuals has a continuous character, and emergence of individuals of new generations occurs at certain fixed moments of time. Dynamic regimes of the model are studied and it is demonstrated that at a constant fertility of individuals oscillatory regimes of change of the population numbers are absent. The work was supported by an REBR grant 93-04-49583.