

## БИФУРКАЦИИ В ОБОБЩЁННОЙ МОДЕЛИ ВОЛЬТЕРРА ЭКОСИСТЕМЫ ДВУХ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

Апонин Ю. М., Апонина Е. А.

(Россия, Пущино)

*Рассматривается математическая модель малой экосистемы типа хищник – жертва с нижним порогом численности жертвы. Предполагается, что экосистема находится под воздействием промысла. Изменение интенсивности промысла ведёт к изменению двух параметров модели, которые рассматриваются как управляемые. Построена бифуркационная диаграмма в плоскости управляемых параметров и приведены соответствующие фазовые портреты.*

**Введение.** В последние годы, несмотря на новые возможности использования в экологических исследованиях современных ЭВМ и суперкомпьютеров, углублённое понимание функционирования экосистем, создание адекватного и строгого понятийного аппарата теоретической экологии по-прежнему связаны с разработкой сравнительно простых аналитических моделей [1, 2]. Аналитические модели с небольшим числом переменных и параметров успешно применяются в задачах управления динамикой малых экосистем, например, микробных сообществ в контролируемых условиях лабораторного или промышленного культивирования [3]. С другой стороны, многие модели такого рода допускают достаточно полное исследование с использованием как аналитических, так и численных методов качественной теории дифференциальных уравнений, теории устойчивости и бифуркаций. Соответствующие вычислительные алгоритмы сегодня хорошо известны. Например, алгоритмы слежения за предельным циклом и сепаратрисами при изменении параметра, вычисления критичес-

ких значений параметра, при которых происходит вырождение предельного цикла в сепаратрисный контур, были описаны и реализованы в виде компьютерных программ ещё в 1974–76 гг. [4, 5]. Однако в последнее время, в связи с проблемой создания иерархии моделей увеличивающейся сложности, особый интерес представляют базовые модели, допускающие полное исследование чисто аналитическими средствами. В настоящей статье приводятся результаты исследования одного обобщения базовой модели, предложенной в работе [1].

**Простейшая модель динамики популяции с нижним порогом численности.** Ряд известных аналитических моделей отдельной популяции с перекрывающимися поколениями получается в результате конкретизации следующего общего уравнения:

$$\dot{x} = x f(x) - x g(x), \quad (1)$$

где  $x$  — численность популяции,  $f$  и  $g$  — функции рождаемости и смертности. Здесь и далее точкой над переменной обозначается её дифференцирование по времени  $t$ . Как отмечается в работе [6], для многих популяций, допускающих описание вида (1), выполнены следующие условия:

- графики функций  $f(x)$ ,  $g(x)$  пересекаются в двух точках с абсциссами  $x = L$  и  $x = K$ , причём  $0 < L < K$ ;
- для любого  $x \geq 0$  неравенство  $f(x) > g(x)$  истинно только при  $x \in (L, K)$ .

Предположим, что эти условия выполнены. Тогда, после подходящей аппроксимации функций  $f$  и  $g$  полиномами второй степени, уравнение (1) приводится к следующей канонической форме:

$$\dot{x} = a x \left(1 - \frac{x}{K}\right) \left(\frac{x}{L} - 1\right). \quad (2)$$

Уравнение вида (2) рассматривалось в работах [1, 2] как эталонное уравнение динамики популяции с нижним порогом численности  $L$  и ёмкостью среды  $K$ . Однако там используется другая параметризация этого уравнения с иным вхождением параметра  $a$ ,

который там имеет другой смысл.

**Толкование параметра  $a$  и биотический потенциал популяции.** Согласно уравнению (2) параметр  $a$  равен показателю экспоненциального убывания численности популяции в области малых её значений. Поэтому параметр  $a$  можно было бы истолковать как коэффициент естественной смертности особей популяции, подчиняющейся уравнению (2). Однако возможна и другая интерпретация, которую мы сейчас рассмотрим.

Заметим, что фазовый портрет уравнения (2) на оси  $x$  не зависит от положительного параметра  $a$ . Однако изменение параметра  $a$  существенно влияет на характерные времена переходных процессов, протекающих согласно уравнению (2). Чем больше  $a$ , тем быстрее переменная  $x(t)$  стремится к устойчивому равновесию  $x = 0$  или  $x = K$  при заданной начальной численности  $x(0) \neq L$ . Поэтому параметр  $a$  можно интерпретировать как меру быстроты реагирования популяции, подчиняющейся уравнению (2), на резкие изменения численности, вызванные однократными внешними воздействиями. В этом смысле параметр  $a$  было бы естественно называть мобильностью популяции.

В пользу такой интерпретации говорит и существующая связь между параметром  $a$  и биотическим потенциалом  $r$ , который определяется как максимальная удельная скорость роста популяции. Легко показать, что для популяций, подчиняющихся уравнению (2), имеет место следующая линейная зависимость между  $r$  и  $a$ :

$$r = \frac{a}{4} \left( \sqrt{\frac{K}{L}} - \sqrt{\frac{L}{K}} \right)^2. \quad (3)$$

**Модель системы хищник – жертва с нижним порогом численности жертвы.** Рассмотрим популяцию, подчиняющуюся уравнению (2), в качестве компонента двухвидового сообщества хищник – жертва. Тогда, предполагая взаимодействие видов вольтерровским, приходим к следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{x} = (a/KL) x(K-x)(x-L) - cxy - Ix \\ \dot{y} = bxy - dy, \end{cases} \quad (4)$$

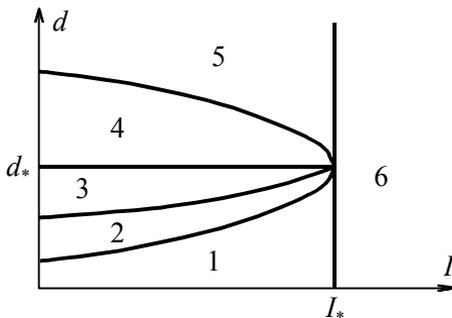
где  $y$  — численность хищника. Здесь предполагается также, что популяция жертвы подвержена промыслу с интенсивностью  $I$ . При этом истребляется и некоторая доля популяции хищника, т.е.  $d = d_0 + d_n$ , где  $d_0$  и  $d_n$  — коэффициенты естественной и промысловой смертности хищника. Предположим, наконец, что  $d_n$  линейно зависит от  $I$ . Тогда

$$d = d_0 + kI, \quad (5)$$

где  $k$  — безразмерный параметр, зависящий от способа промысла.

Система (4) в отсутствие промысла (при  $I = 0$ ) рассматривалась в работе [1], где построен её структурный портрет в одной из плоскостей безразмерных внутренних параметров. Мы исследовали бифуркации, происходящие в системе (4) при изменении параметров внешнего воздействия, т.е. управляемых параметров  $I$  и  $d$ .

В плоскости управляемых параметров  $(I, d)$  параметрический портрет системы (4) распадается на шесть областей (рис. 1), каждой из них соответствует свой фазовый портрет (рис.2). В точке  $(I_*, d_*)$ , при подходе к ней из области 2, 3 или 4, происходит слияние равновесий  $A_1, A_2$  и  $A_3$ .



**Рис. 1.** Параметрический портрет системы (4) в плоскости  $(I, d)$ ;  $(I_*, d_*)$  — точка максимального вырождения;  $I_* = r, d_* = b(K + L)/2$

Обозначим через  $\Gamma_{34}$  прямую линию, разделяющую на рис. 1 области 3 и 4. При переходе из области 4 в область 3 через линию  $\Gamma_{34}$  равновесие  $A_3$  теряет устойчивость и из него рождается устойчивый предельный цикл. На линии  $\Gamma_{23}$ , разделяющей области 2 и 3, устойчивый предельный цикл системы (4) вырождается в сепаратрисный контур, составленный из седел  $A_1$ ,  $A_2$  и двух при-мыкающих к ним сепаратрис.

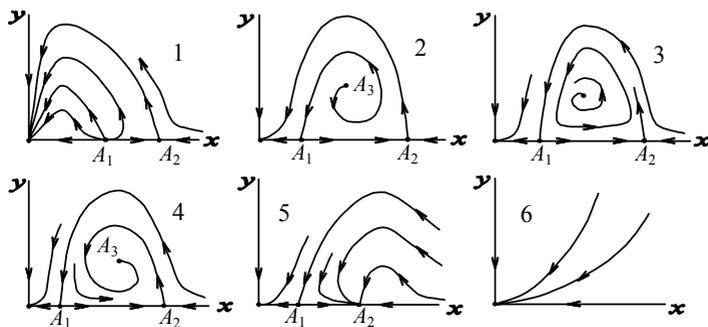


Рис. 2. Фазовые портреты системы (4)

**Критические значения интенсивности промысла.** Сначала заметим, что рассматриваемое сообщество хищник – жертва не может противостоять промыслу с интенсивностью  $I > I_* = r$ , т. е. биотический потенциал  $r$  играет роль верхнего критического порога нагрузки  $I$ , превышение которого ведёт к вымиранию и хищника, и жертвы (см. рис. 2, портрет 6). Этот результат математического исследования модели (4) представляется естественным с биологической точки зрения. Совсем не очевидным является другой результат.

Оказывается, и снижение интенсивности промысла  $I$  может стать катастрофическим для рассматриваемой экосистемы. Можно указать целую область значений параметров  $d_0$  и  $k$ , обеспечивающих существование нижнего порога  $I_0 \in (0, r)$  нагрузки  $I$ . С уменьшением интенсивности промысла  $I$  при переходе через критическое значение  $I = I_0$  существование целостного сообщества

хищник – жертва оказывается невозможным, причём, как и в случае  $I > r$ , обречены на вымирание и хищники, и жертвы. Рассмотрим этот вопрос подробнее.

Обозначим через  $\Gamma_{45}$  линию, разделяющую на рис.1 области 4 и 5. Выберем параметры  $d_0$  и  $k$  так, чтобы прямая в плоскости  $(I, d)$ , соответствующая уравнению (5), пересекалась с линиями  $\Gamma_{23}, \Gamma_{34}, \Gamma_{45}$  в точках со значениями  $I$  соответственно  $I_0, I_1, I_2$ . Тогда при  $I \in (I_1, I_2)$  точка  $(I, d)$  будет лежать в области 4, в которой равновесие  $A_3$  устойчиво. Поэтому при интенсивностях промысла  $I \in (I_1, I_2)$  возможно сосуществование хищника и жертвы в режиме устойчивого равновесия  $A_3$ .

При  $I \in (I_0, I_1)$  точка  $(I, d)$  лежит в области 3 и сосуществование хищника и жертвы возможно только в колебательном режиме устойчивого предельного цикла. Однако с уменьшением  $I$  при приближении к критическому значению  $I = I_0$  амплитуда предельного цикла растёт, на нём появляются участки, проходящие вблизи седловых равновесий  $A_1$  и  $A_2$ , предельный цикл становится угловатым. Наконец, при переходе через критическое значение  $I_0$  точка  $(I, d)$  попадает в область 2 и почти все траектории системы (4) стремятся к тривиальному равновесию  $(x = 0, y = 0)$ , см. рис. 2, фазовый портрет 2.

**Критерии приближения к опасной границе.** Линия сепаратрисного контура  $\Gamma_{23}$  является, очевидно, опасной границей параметрических воздействий на сообщество двух видов. Предвестниками приближения к этой границе являются следующие особенности динамического поведения системы хищник – жертва.

Первым сигналом является возникновение незатухающих колебаний переменных  $x$  и  $y$ . Но этот эффект, обусловленный рождением предельного цикла, может проявляться и на дальних подступах к опасной границе  $\Gamma_{23}$ . Однако при приближении к границе  $\Gamma_{23}$  колебания постепенно становятся релаксационными.

Во-первых, наблюдаются сравнительно короткие вспышки численности хищника, между которыми длительное время его численность практически не изменяется и остаётся на очень низком уровне. Во-вторых, на временном профиле численности жертв

вы  $x = x(t)$  всё более чётко формируются два метастабильных уровня, между которыми периодически происходят сравнительно быстрые переходы. Каждая вспышка численности хищника сопровождается переходом численности жертвы с верхнего уровня на нижний. Обратный переход, с нижнего уровня на верхний, происходит без заметных изменений численности хищника, которая при этом остаётся на очень низком уровне.

**Верхний порог численности жертвы.** Область притяжения нетривиального аттрактора системы (4) ограничена сверху сепаратрисой  $S$ , входящей в седло  $A_1$  (см. рис.2, фазовый портрет 3 или 4). Эта сепаратриса имеет характерную колокообразную форму, причём она входит в седло  $A_1$  с положительным наклоном. Отсюда следует, что в присутствии хищника нижний порог численности жертвы повышается, но при этом возникает и верхний порог её численности. Разовые однократные воздействия, существенно повышающие численность жертвы, также катастрофичны для экосистемы. Такие воздействия могут выводить систему за пределы колокообразной области, лежащей под сепаратрисой  $S$ . В результате состояние системы попадает в зону притяжения тривиального аттрактора ( $x = 0, y = 0$ ) и обе популяции оказываются обречёнными на вымирание.

**Заключение.** Несмотря на детальное аналитическое исследование системы (4), оно пока не является полным в следующем отношении. Мы доказали, что переход в область 3 через её границу  $\Gamma_{34}$  или  $\Gamma_{23}$  сопровождается рождением предельного цикла из равновесия  $A_3$  или из сепаратрисного контура. Однако пока мы не знаем могут ли в области 3 родиться другие предельные циклы в результате распада кратных циклов, возникающих из уплотнения траекторий.

Если истинно утверждение о единственности предельного цикла в системе (4), то оно может быть доказано только аналитически. Численные методы здесь бессильны. Однако если система допускает существование более одного предельного цикла, то, при некотором везении, это можно обнаружить численными методами с использованием аналитического понятия производной предельного цикла по параметру [4].

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник – жертва //Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосис-тем. 1979, Т.2, С. 161 – 175.
2. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — Москва – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. – 368 с.
3. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукцион-ных процессов. — Москва – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. – 464 с.
4. Апонина Е.А., Апонин Ю.М., Крейцер Г.П., Шноль Э.Э. Предельные циклы системы двух дифференциальных уравнений. — Пушкино: ОНТИ, 1974. – 45 с.
5. Апонин Ю.М., Апонина Е.А. Сепаратрисы системы двух дифференциальных уравнений. — Пушкино: ОНТИ, 1976. – 36 с.
6. Фрисман Е.Я. Об одной модели динамики численности // Модели биологических сообществ: сб. науч. тр. /ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1979. С.23 – 27.

#### **BIFURCATIONS IN GENERALIZED VOLTERRA MODEL OF TWO TROPHIC LEVELS ECOSYSTEM**

**Aponin Yu. M., Aponina E. A.**

(Russia, Pushchino)

*A mathematical model of predator – prey microecosystem with lower critical population number of prey is considered. The predator – prey system is assumed under harvesting. Harvesting intensity variations generate changes in two model parameters which are considered as controllable. Bifurcation diagram in controllable parameters plane is constructed and corresponding phase portraits are represented.*