1. КРАТКОЕ ВВЕДЕНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКУЮ ПРОБЛЕМАТИКУ

1.1. Проблема динамики численности в современной популяционной экологии

Поведение численности популяций во времени - одна из основных характеристик биологического вида. Не существует ни одной популяции, численность которой не испытывала бы изменений. Некоторые из этих изменений носят сезонный характер и связаны с колебаниями климатических условий в течение года, другие же изменения затрагивают периоды времени, включающие годы и десятилетия. Колебания численности обладают различной регулярностью и размахом, могут сопровождаться существенными перестройками структуры популяций, приводить к изменениям их экологических параметров, вызывать изменение роли и значимости различных видов в биосистемах. Описанию и анализу динамики численности посвящены тысячи специальных исследований. Написаны десятки монографий, в которых обобщаются материалы этих исследований и предлагаются теории, предназначенные для объяснения механизмов динамики.

Вместе с тем до сих пор нет единой точки зрения о том, какие факторы являются ведущими, определяющими возникновения колебаний численности, ее подъемов и спадов. Подавляющее большинство исследователей склоняются в настоящее время к мысли о том, что изменения численности популяций обуславливаются весьма сложным переплетением большого числа факторов как биотической, так и абиотической природы, однако они весьма по- разному оценивают роль каждого из этих факторов. Анализ публикаций последних лет позволяет провести классификацию представлений экологов и выделить несколько групп гипотез о ведущих механизмах популяционной динамики.

В большинстве ранних работ все значительные изменения, происходящие с численностью популяции, связывали, как правило, со случайными и периодическими воздействиями на популяцию со стороны внешней среды. Авторы этих работ целенаправленно изучали влияние метеорологических, климатических условий (температуры, влажности, кислотности и т.п.) на изменение величин рождаемости и смертности особей и соответственно на поведение численности популяций. Ряд исследователей приводят аргументы в пользу существования связи между циклами динамики численности животных и солнечной активностью.

К климатическим теориям динамики численности примыкает трофо-климатическая, в рамках которой предполагается, что климатические факторы не только и не столько определяют интенсивность размножения и

выживаемость особей популяции растительноядных животных, сколько влияют на состояние их кормовой базы.

Если приверженцы трофоклиматической теории основной механизм колебаний численности растительноядных животных связывали все-таки с климатическими воздействиями, то для авторов трофической теории главным фактором изменения численности служит пища, ее качество, количество и связанное с этим физиологическое состояние растений.

Следующий шаг в развитии динамической теории- формирование представлений, согласно которым популяционные циклы объясняются сложными трофическими взаимоотношениями внутри биоценоза. В рамках этих представлений считается, что количество пищи не только регулирует состояние популяций ее потребителей, но и само контролируется численностью последних. Так взаимодействие популяций растительноядных животных и популяций растений может рассматриваться теперь как частный случай системы "хищник- жертва" или как одно из звеньев сложной трофической цепи. Возможность сохранения колебания в простейших системах "хищник-жертва" и "паразит- хозяин" была показана в теоретических работах А.Лотки и Л.Вольтерры и подтверждена в ставших классическими экспериментальных исследованиях Г.Ф.Гаузе и А.Никольсона. Это явилось основой для создания биоценотических теорий колебаний численности.

Соглашаясь в главном (в том, что популяционные колебания вызваны сложными трофическими взаимоотношениями видов), различные приверженцы этих теорий расходились по вопросам, связанным с оценками необходимого количества взаимодействующих видов, выделением центральных звеньев трофической цепи, определяющих интенсивность и периодичность колебаний, и т.п.

В ходе развития биоценотических концепций колебаний численности постепенно стали накапливаться факты, свидетельствующие о том, что если колебания численности "жертвы" и ведет к цикличности хищников, то роль хищников в поддержании колебаний жертвы оказывается явно преувеличена. На основе этих фактов сложилась достаточно стройная система представлений о существовании внутрипопуляционной авторегуляции уровня численности, связанной с зависимостью популяционных параметров, определяющих скорость роста, от плотности населения популяции. Временное запаздывание механизмов авторегуляции приводит к возникновению колебаний даже в одновидовых системах "жертвы", которые в свою очередь отслеживаются хищниками, если такие существуют на данном местообитании жертвы.

Существует несколько гипотез о конкретных механизмах внутрипопуляционной регуляции уровня численности через изменение плодовитости, смертности, скорости созревания и т.п. Наиболее популярны две из них: гипотеза стресса и гипотеза генетического контроля. Согласно первой,

при излишне высоких плотностях населения в пиках численности у животных появляются признаки стресс- синдрома: увеличиваются надпочечники, крайне усиливается агрессивность и в связи с этим резко падает рождаемость и растет смертность. В рамках второй гипотезы колебания численности популяций связывают с изменением их генетического состава. Предполагается, что поскольку в период депрессий и пиков численности популяция оказывается в разных экологических условиях, то она должна испытывать действие разно направленного естественного отбора. Это в свою очередь может приводить к изменению генетической структуры при каждом переходе от депрессии к максимуму и наоборот. Запаздывание такого перехода и поддерживает колебания.

Заметим, что в рамках первой гипотезы остается непонятен эволюционный механизм, в результате действия которого закрепились закономерные резкие снижения приспособленности в пиках численности. Вторая же гипотеза вызывает сомнение в силу того, что наличие плотностно зависимого отбора (дифференциальных приспособленностей, зависимых от уровня численности) является скорее всего следствием колебания численности, а не их причиной, так как такой отбор может появляться только в флюктуирующих популяциях.

В последние годы среди экологов наибольшее признание получила синтетическая теория динамики численности, рассматривающая процесс колебания численностей как авторегулируемый процесс, управляемый комплексом факторов биотической и абиотической природы. В рамках этой теории было предложено различать два процесса, определяющих динамику популяций: модификацию и регуляцию. Модификация осуществляется факторами не связанными с плотностью популяции, и выражается в случайных отклонениях численностей. Регуляция выполняется факторами, действие которых зависит от численности популяций и которые сглаживают возникающие флюктуации по принципу отрицательной обратной связи. Развитие идей синтетической теории динамики позволило достаточно полно описать широкий круг явлений, связанных с колебаниями численности природных популяций.

1.2. Особенности динамики численности и оптимальное управление популяциями промысловых видов

В настоящее время при анализе механизмов динамики численности многих биологических видов весьма важно специально учитывать роль антропогенных воздействий. Так, для многих интенсивно эксплуатируемых популяций процесс промыслового изъятия стал обычным атрибутом биологического цикла, не менее существенным для популяционной динамики, чем процессы естественной смертности или размножения. Вместе с тем промысловое изъятие

осуществляется по другим закономерностям, нежели снижение численности популяции в ходе естественной смертности. Стратегия промысла, осуществляемая людьми, отличается от "стратегии" воздействия природных факторов, будь то абиогенные воздействия или выедание хищником.

Известно много исследований, где показано, что большинство существующих способов охоты и промысла обеспечивают определенную избирательность добычи: взрослые или молодые особи, самцы или самки, здоровые или биологически неполноценные животные добываются в разных соотношениях. Эта избирательность вносит в состав популяции изменения, которые влияют на естественный ход размножения и воспроизводства численности промысловых видов. Кроме того, интенсивность промысла сама по себе может весьма сложно зависеть от плотности популяции добываемых животных. Так в широко обсуждавшихся примерах колебаний численности взаимодействующих видов заяц- рысь по мнению ряда исследователей определяющую роль играет зависимость отношения охотников к добычи рыси от уровня численности последней. Для мелких пушных зверей, особенно белки, также оказывается характерна сложная зависимость интенсивности охоты (количества промышляющих охотников) от численности животных в данный охотничий сезон. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности. Еще более сильно и сложно зависит от численности (плотности) популяций (стад и скоплений) интенсивность рыбного промысла. Именно это является одной из центральных причин хорошо известных трудностей и неудач при получении прогнозов уловов.

Таким образом, при анализе механизмов динамики численности промысловых видов необходимо явно учитывать особенности и результаты их промысла. С другой стороны, изучение законов динамики должно сопровождаться разработкой определенных стратегий промысла, направленных на поддержание популяций на уровне, обеспечивающем максимально возможный устойчивый "урожай", т.е. объем продукции, получаемый при изъятии особей. Задача оптимального управления численностью опромышляемой популяции может решаться путем установления определенной нормы изъятия (отлова, отстрела, выбраковки) из поголовья, регулированием продолжительности и сроков промысла, разрешением или запрещением отдельных способов добычи и, возможно, дифференцировкой характера промысла для различных половых и возрастных групп животных. Основная цель управления заключается в том, чтобы довести численность популяции до оптимального уровня, определяемого естественной емкостью среды обитания (запасом корма, размером ареала, наличием мест для размножения и подрастания потомства и т.п.), из года в год сохранять ее размер на этом уровне и за счет наиболее рационального соотношения особей разного пола и возраста

добиться наивысшего ежегодного прироста численности опромышляемой части популяции.

Решение этой задачи естественно проводить параллельно с построением и анализом математических моделей динамики численности популяции при сопоставлении везде, где это возможно, результатов моделирования с фактическими данными полевых и экспериментальных исследований.

2. НЕПРЕРЫВНЫЕ ПО ВРЕМЕНИ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Построение моделей неизбежно связано с максимальной схематизацией природных процессов и большим количеством ограничений и допущений. Сам подход к изучению природных явлений при помощи моделей предполагает описание простейших ситуаций и анализ очень небольшого числа факторов, наиболее существенно влияющих на изучаемое явление. Именно возможность вычленения и оценки роли этих факторов в "чистом виде" и есть достоинство метода моделирования. Поэтому математическое моделирование неизбежно связано с сильной идеализацией природных явлений и анализом предельно простых систем с последующей коррекцией, оговорками и обобщениями результатов для реальных систем.

Математическое моделирование роста численности популяции имеет достаточно длительную историю. По-видимому, первые основополагающие результаты как в области моделирования, так и в области понимания действия популяционных факторов принадлежат Томасу Мальтусу. Естественно начать знакомство с подходами и результатами в области математического моделирования популяционной динамики именно с модели Мальтуса, а далее, развивая этот подход, строить более сложные модели, последовательно учитывая влияние различных факторов и их комбинаций.

2.1. Модель Мальтуса

Рассмотрим популяцию организмов, обитающую в условиях неограниченных ресурсов питания. Предположим, что популяция не подавляется никаким другим видом. В силу размножения и смертности число живых особей в популяции будет меняться с течением времени. Найдем закон этого изменения. Пусть $x(t)$ обозначает число живых организмов в момент t, а $x(t+\Delta t)$ - число живых организмов в момент $t+\Delta t$. Тогда разность $x(t+\Delta t)-x(t)=\Delta x$ даст приращение функции $x(t)$ за промежуток времени от t до $t+\Delta t$.

Из чего складывается это приращение? За время Δt все взрослые особи или часть их произведут потомство; часть особей может погибнуть. Таким образом,

$$\Delta x = B - D, \qquad (1)$$

где, B- число родившихся за время от t до $t+\Delta t$, а D- число погибших за это же время.

Величина B, разумеется, зависит от длины промежутка Δt: чем больше Δt, тем, вообще говоря, больше и B. Кроме этого, B зависит еще и от количества "родителей". Чем больше взрослых особей, тем больше потомство. Таким образом,

$$B = \Phi(x, \Delta t), \qquad (2)$$

где функция Φ растет с ростом x или Δt и равна нулю, если равна нулю одна из этих переменных.

Что касается переменной Δt, то самые простые эксперименты показывают, что она должна входить линейно: если промежуток наблюдения Δt увеличить, например, в два раза, то и прирост потомства микроорганизмов увеличится в два раза. Таким образом,

$$\Phi(x, \Delta t) = f(x)\Delta t. \qquad (3)$$

Вопрос о характере функции $f(x)$ сложнее. Пока мы знаем только, что она монотонно растет с ростом x и равна нулю при $x=0$. Но каков этот рост? Он существенно зависит от биологических особенностей исследуемого вида, и для его описания могут понадобиться те или иные положительные степени x, рациональная функция и т.п. Мы ограничимся простейшим случаем, когда численность потомства пропорциональна количеству "родителей": $f(x) = \alpha x$, где α некоторая константа. Этот случай реализуется, например, при делении клеток.

Итак

$$B(x, \Delta t) = \alpha x \Delta t. \qquad (4)$$

Величина α называется коэффициентом рождаемости или мгновенной рождаемостью. Аналогичные соображения применимы и к D. Таким образом, положим

$$D(x, \Delta t) = \beta x \Delta t, \qquad (5)$$

где β - коэффициент смертности или мгновенная смертность. Следовательно,

$$\Delta x = \alpha x \Delta t - \beta x \Delta t, \qquad (6)$$

Разделим обе части равенства (6) на Δt и перейдем к пределу при $\Delta t \to 0$. В результате получим

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x \qquad (7)$$

или

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon x \qquad (8)$$

где $\varepsilon = \alpha - \beta$. Таким образом, мы получили обыкновенное дифференциальное

уравнение первого порядка, которое называется *уравнением нормального размножения* или *уравнением Мальтуса*. Величина e в этом уравнении имеет важный биологический смысл. Она характеризует прирост популяции в единицу времени и называется мальтузианским параметром популяции.

Это уравнение нетрудно проинтегрировать. Можно рассудить, например, таким образом. Пусть *x(t)*- некоторое решение уравнения (8). Подставив это решение в (8), мы получим тождество $x'(t) \equiv \varepsilon x(t)$, или $\frac{x'(t)}{x(t)} \equiv \varepsilon$, или $\frac{d\{\ln(x(t))\}}{d(t)} \equiv \varepsilon$, или, наконец, $\frac{d\{\ln(x(t)) - \varepsilon t\}}{dt} = 0$

Итак, если *x(t)*- решение уравнения (8), то производная функции *ln{x(t)-εt}* равна тождественно нулю. Это означает, как известно, что сама функция равна постоянной:

$$\ln(x(t)) - \varepsilon t = a .$$

Отсюда после потенцирования

$$x(t) = e^{\varepsilon t + a}$$

или, обозначив $e^a = C$, получаем

$$x(t) = Ce^{\varepsilon t} \qquad (9)$$

Заметим на будущее, что, действуя формально, решение (9) можно получить, если "разделить переменные" в уравнении *(8)*, т.е. записать его в виде

$$\frac{dx}{x} = \varepsilon dt ,$$

а затем каждую часть этого уравнения проинтегрировать по своей переменной.

Итак, любое решение уравнения (8) должно быть равно $Ce^{\varepsilon t}$ с некоторым *C*. Зная это, легко найти решение уравнения (8), удовлетворяющее условию $x(t_0)=x_0$. Подставив в (9) начальные данные $x(t_0)=x_0$, найдем *C*, соответствующее этим данным:

$$x_o = Ce^{\varepsilon t_o} , \text{ т.е. } C = x_o e^{-\varepsilon t_o} .$$

Таким образом, искомое решение имеет вид

$$x(t) = x_0 e^{\varepsilon (t - t_0)} \qquad (10)$$

Здесь t_0- момент времени, с которого мы начали наше наблюдение за популяцией, а $x(t_0)$- количество живых организмов в популяции в этот момент. Таким образом, функция (10) дает искомый закон изменения *x(t)* с течением времени (рис. 1).

Полученное нами решение *(10)* уравнения *(8)* имеет ряд важных свойств. Во-первых, непосредственно из вида решения следует, что при $\varepsilon > 0$, т.е. в

случае, когда коэффициент рождаемости (α) больше коэффициента смертности (β), популяция из любого начального состояния, большего нуля, неограниченно возрастает стремясь к бесконечности, а при $\varepsilon<0$, т.е. в случае, когда коэффициент рождаемости меньше коэффициента смертности, популяция из любого начального состояния убывает до нуля. При$\varepsilon=0$ численность популяции не изменяется (рис. 1).

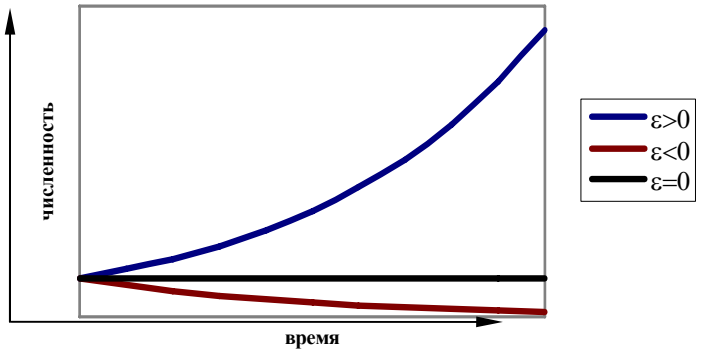

Рис.1. Интегральные кривые уравнения нормального роста при различных значениях мальтузианского параметра

Во-вторых, как бесконечно большое значение численности при $\varepsilon>0$, так и ноль при $\varepsilon<0$ могут быть достигнуты при ограниченном $x_0>0$ только за бесконечно большое время. Наконец, в-третьих, время, требуемое популяции для удвоения при $\varepsilon>0$ или "уполовинивания" при $e<0$, не зависит от текущего состояния популяции. Действительно, обозначим через τ время удвоения популяции при $\varepsilon>0$, тогда на основании (10) имеем:

$$x(t+\tau) = x_0 e^{\varepsilon(t+\tau-t_0)} = 2x(t) = 2x_0 e^{\varepsilon(t-t_0)} = x_0 e^{\varepsilon(t-t_0)+\ln 2},$$ отсюда

$\varepsilon\left(t+\tau-t_0\right) = \varepsilon\left(t-t_0\right)+\ln 2$, поэтому $\varepsilon\tau = \ln 2$ и $\tau = \ln 2 / \varepsilon$.

Найденный нами закон изменения численности популяции, описываемый уравнениями (8) и (10), носит пока предположительный гипотетический характер. Его вывод основывается на нескольких предположениях, одни из которых более близки к реальности, другие- менее. Таковы предположения о неограниченных ресурсах питания, об отсутствии влияния других видов, о структуре функции $\Phi(x,\Delta t)$ и т.д. Совершенно очевидно, что в природе в чистом виде не существуют популяции с такими свойствами. Мы сознательно пошли на упрощения и рассмотрели не реальный процесс, а его упрощенную копию, его модель. Вопрос о том, насколько эта модель соответствует реальности, решает экспериментальная проверка.

Из формулы (10) следует, что при $\varepsilon>0$ численность поголовья растет с ростом t неограниченно как экспонента. Разумеется, ни в одной реально существующей популяции такой рост не наблюдается. Это и понятно. Те предположения, на основе которых мы вывели уравнение (8) (изолированность

популяции, неограниченность ресурсов питания и т.п.), в реальных природных условиях не выполняются. Таким образом, уравнение (8) имеет смысл либо в теоретическом аспекте (оно показывает, как развивалась бы популяция, если бы ей не мешали и неограниченно подкармливали), либо описывает динамику искусственно созданной и поддерживаемой популяции (например, популяции грибков, выделяющих пенициллин) на начальных этапах ее роста.

Уравнение (8) впервые получил и исследовал Томас Мальтус в 1802 г. Заблуждение Мальтуса заключалось в том, что это уравнение, справедливое для очень узкого класса популяций, он считал универсальным законом не только для всей природы, но и для человеческого общества. Вместе с тем не следует забывать, что работа Мальтуса послужила толчком для многих фундаментальных исследований и, в том числе, легла в основу логических построений Чарльза Дарвина при создании им теории естественного отбора.

2.2. Модель популяционного взрыва

При выводе уравнения Мальтуса предполагалось, что коэффициенты рождаемости (α) и смертности (β) постоянны и не зависят от уровня численности. Однако для популяций организмов, размножающихся половым путем (без самооплодотворения), величина рождаемости (***B***) скорее всего пропорциональна не численности популяции, а числу встреч разнополых особей. При постоянном соотношении полов в популяции число встреч разнополых особей пропорционально квадрату численности и поэтому вместо (4) можно записать: $B(x,\Delta t)=ax^2\Delta t$. В свою очередь смертность (D) во многих случаях также зависит от числа встреч особей, особенно если она определяется конкуренцией за какой-либо ресурс жизнедеятельности, поэтому будем считать, что $D(x,\Delta t)=bx^2\Delta t$, и тогда получим для Δx:

$$\Delta x=B-D=ax^2\Delta t-bx^2\Delta t=cx^2\Delta t$$

Отсюда получаем уравнение динамики

$$\frac{dx}{dt}=cx^2. \qquad (11)$$

В этом случае при малых x прирост численности идет гораздо медленнее нормального, а при больших - гораздо быстрее. Уравнение (11) при малых x описывает динамику популяции малочисленного вида. Так, китам некоторых видов в настоящее время весьма трудно найти себе пару для размножения, поэтому динамика их популяций описывается уравнением (11), причем x мало. Другим примером динамики популяции, описываемой уравнением близким к (11) при больших x, является изменение численности народонаселения (т.е. числа людей на Земле). Ферстер с сотрудниками определяли по данным о численности населения земного шара методом наименьших квадратов значения

коэффициентов уравнения динамики $\frac{dx}{dt} = cx^p$ и получили следующую оценку для p: p=2,01.

Покажем, что при $c>0$ и при $x_0>0$ интегральные кривые уравнения взрыва монотонно неограниченно возрастают с увеличением t, но ведут себя принципиально иначе, чем интегральные кривые уравнения Мальтуса.

Разделяя переменные в (11) находим решения уравнения взрыва $\int \frac{dx}{x^2} = \int c dt$, откуда $-\frac{1}{x} = ct + C$.

Подставляя в последнее уравнение начальные условия $x(t_0)=x_0$, находим $C = -ct_0 - \frac{1}{x_0}$. Учитывая это, получаем: $x = \frac{1}{c\left(\frac{1}{cx_0} + t_0 - t\right)}$, или

$x = \frac{1}{c\left(\tau(t_0, x_0) - t\right)}$ при $t<\tau$ где $\tau(t_0, x_0) = t_0 + \frac{1}{cx_0}$. Из этих формул следует, что интегральные кривые уравнения взрыва представляют собой половины гипербол, которые имеют вертикальную асимптоту $t=\tau$ (рис. 2).

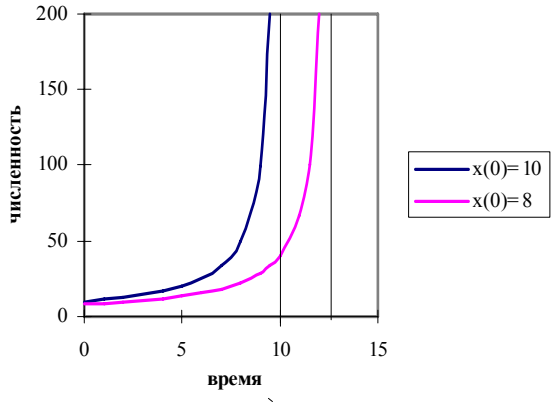

Рис.2. Интегральные кривые уравнения популяционного взрыва при различных начальных условиях

Это означает, что в случае, когда прирост населения пропорционален числу пар, численность популяции становится бесконечно большой за конечное время. Физически такой вывод соответствует взрывообразному характеру процесса (Здесь уместно вспомнить, что для уравнения Мальтуса бесконечный рост популяции происходит за бесконечное время).

Для численности народонаселения земного шара Ферстер с сотрудниками получили следующую оценку для τ: $\tau=2026$ год н.э.! Разумеется при t, близких к τ, идеализация, принятая при описании процесса дифференциальным

уравнением взрыва, неприменима, так что реальное количество населения за конечное время бесконечных значений не достигнет. Более того, скорость прироста реальных популяций не может ни оставаться постоянной при росте численности, как в модели Мальтуса, ни расти неограниченно, как в модели популяционного взрыва. Поэтому были разработаны модели, учитывающие замедление популяционного роста при больших численностях. Рассмотрению таких моделей посвящены следующие параграфы.

2.3.Некоторые сведения об автономных дифференциальных уравнениях

Уравнение нормального роста и уравнение популяционного взрыва (так же, как и уравнения во всех моделях динамики популяций, рассматриваемых далее в этой главе) являются частными случаями автономного дифференциального уравнения на прямой. Поэтому, прежде чем приступить к обсуждению более сложных моделей динамики численности, остановимся кратко на основных сведениях об этих уравнениях.

Дифференциальное уравнение вида

$$\frac{dx}{dt} = f\left(x\right), x \in R \qquad (12)$$

правая часть которого не зависит от t, называется автономным. Дифференцируемая функция $x(t)$ называется решением уравнения (12), если при подстановке в это уравнение $x(t)$ и $x'(t)$ получается истинное тождество, т. е. $x'(t)=f(x(t))$ при всех значениях t. Решение $x(t)$ представляется геометрически графиком функции $x(t)$. Этот график определяет интегральную кривую уравнения (12) на плоскости t, x. Свойства решений $x(t)$ в большой степени определяются видом функции $f(x)$.

Если функция $f(x)$ обращается в ноль при некотором значении x, например при $x=a$, то постоянная функция $x(t)\equiv a$ является решением уравнения (12). Действительно, $x'(t)\equiv 0$ и $f(x(t))\equiv f(a)=0$. Такое решение называется равновесным решением или стационарной точкой (положением равновесия, равновесной точкой, неподвижной точкой, особой точкой) уравнения (12). Процесс, начавшийся в состоянии a, всегда в нем остается. Если функция $f(x)\neq 0$, то решения $x(t)$ либо возрастают ($f(x)>0$), либо убывают ($f(x)<0$) с ростом t.

Эти свойства решений удобнее изображать на оси x, чем на плоскости t, x. Если $f(x)\neq 0$, для $x\in(a, b)$, то на этом интервале рисуется стрелка, показывающая направление изменения x. Если $f(a)=0$, то стационарное решение $x(t)\equiv a$ изображается точкой $x=a$. Такое геометрическое изображение качественного поведения решений уравнения (12) называется *фазовым портретом*. Ось x называется при этом *фазовой прямой*, а точка $x(t)$ - *фазовой точкой*.

Если решение ***x*** нестационарное, то оно должно быть либо возрастающим, либо убывающим; таким образом, если число неподвижных точек конечно, то может существовать только конечное число "различных" фазовых портретов. Под словом "различные" подразумевается "отличающиеся набором областей, в которых ***x*** возрастает или убывает". Рассмотрим случай одной неподвижной точки $x=a$ (рис. 3).

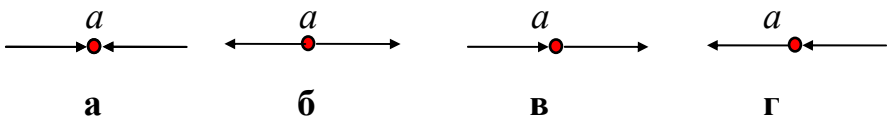

Рис. 3. Четыре возможных фазовых портрета в случае одной изолированной неподвижной точки (пояснения в тексте)

На каждой из получаемых полупрямых ($x<a$, $x>a$) функция f может быть либо положительной, либо отрицательной. Следовательно фазовый портрет должен соответствовать одному из четырех случаев, изображенных на рис. 3. Рассмотрим каждый из этих случаев.

а) Функция $f(x)$ положительна при $x<a$ и отрицательна при $x>a$. Следовательно нестационарное решение $x(t)$ возрастает при $x<a$ и убывает при $x>a$. Неподвижная точка $x=a$ в этом случае является устойчивой (при малом отклонении начального условия от равновесного фазовая точка с течением времени приближается к положению равновесия - неподвижной точке) и называется *аттрактором*.

б) Функция $f(x)$ отрицательна при $x<a$ и положительна при $x>a$. Следовательно нестационарное решение $x(t)$ убывает при $x<a$ и возрастает при $x>a$. Неподвижная точка $x=a$ в этом случае является неустойчивой (при малом отклонении начального условия от равновесного фазовая точка с течением времени удаляется от положения равновесия - неподвижной точки) и называется *репеллером*.

в) Функция $f(x)$ положительна и при $x<a$, и при $x>a$. Следовательно нестационарное решение $x(t)$ возрастает и при $x<a$, и при $x>a$. Неподвижная точка $x=a$ в этом случае является полуустойчивой (при малом отклонении начального условия от равновесного в одну сторону фазовая точка с течением времени приближается к неподвижной точке, а при малом отклонении в другую сторону - удаляется от нее) и называется *шунтом*.

г) Функция $f(x)$ отрицательна и при $x<a$, и при $x>a$. Следовательно нестационарное решение $x(t)$ убывает и при $x<a$, и при $x>a$. Неподвижная точка $x=a$ в этом случае также является полуустойчивой - *шунтом*.

Заметим, что соображения, которые использовались для случая одной неподвижной точки, сохраняют свою силу, если точка $x=a$ - одна из многих неподвижных точек на фазовом портрете. Другими словами, качественное поведение x в окрестности любой неподвижной точки должно быть таким же,

как в одном из случаев, изображенных на рис. 3. Говорят, что это поведение определяет характер (вид, природу) неподвижной точки и для его описания применяют термины, которые были приведены выше.

Из сказанного следует вывод, что фазовый портрет любого автономного уравнения полностью определяется видом его неподвижных точек. Говорят, что два дифференциальных уравнения вида $x= f(x)$ качественно эквивалентны, если они имеют равное число неподвижных точек одинакового характера, расположенных в одинаковом порядке на фазовой прямой."

Для того, чтобы описать качественные свойства решений $x(t)$ (интегральных кривых) автономного уравнения *(12)*, поступают обычно следующим образом. На одном рисунке изображают три различных графика:

1) график функции $f(x)$ (причем за ось x принимают вертикальную прямую, направленную вверх, а за ось $f(x)$ - горизонтальную прямую, направленную справа налево),

2) фазовый портрет, фазовой прямой которого служит ось x,

3) график функции $x(t)$, вид которого (в нормальных координатах) качественно определяется по первым двум графикам.

В качестве примера рассмотрим построение этих графиков для уравнения нормального размножения $x'=\varepsilon x$ (рис. 4).

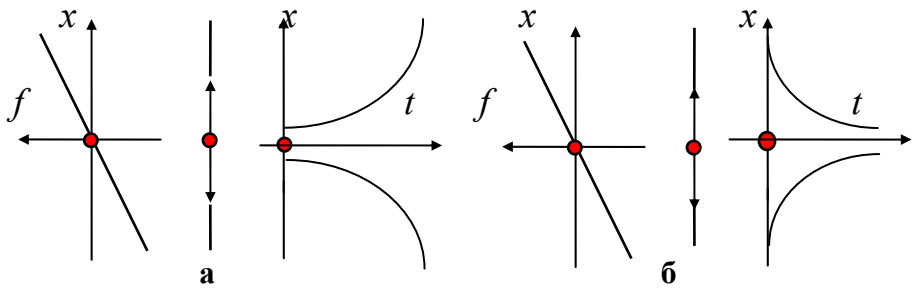

Рис. 4. Графики функции $f(x)$, фазовыепортреты и интегральные кривые уравнения $x'=\varepsilon x$: а) $\varepsilon > 0$ б) $\varepsilon < 0$.

Для любых $\varepsilon \neq 0$ имеется только одна неподвижная точка $x=0$. Если $\varepsilon>0$, то эта точка неустойчива - репеллер; любая интегральная кривая, для которой $x_0 \neq 0$, неограниченно удаляется от прямой $x=0$, причем со скоростью, увеличивающейся пропорционально расстоянию до этой прямой. Если $\varepsilon<0$, то точка $x=0$ устойчива - аттрактор; любая интегральная кривая, для которой $x_0 \neq 0$, стремится к прямой $x=0$, причем со скоростью, уменьшающейся пропорционально расстоянию. Для особого случая $\varepsilon=0$, все точки оси x являются неподвижными и интегральными кривыми оказываются прямые $x(t) \equiv x_0$.

Аналогично можно провести качественное исследование любого автономного уравнения и для нелинейной функции $f(x)$. Для этого надо найти все нули этой функции (т.е. все стационарные решения уравнения $x'=f(x)$),

исследовать к какому из указанных трех типов принадлежит каждое из этих решений, а затем построить фазовый портрет и на его основе исследовать поведение интегральных кривых на плоскости *(t,x(t))* в каждой из полос, ограниченной двумя ближайшими стационарными решениями. Наряду с качественным исследованием, можно попытаться получить и явный вид нестационарных решений по формуле Барроу:

$$t - t_0 = \int_{x_0}^{x(t)} \frac{d\xi}{f(\xi)} \qquad (13)$$

Но даже в том случае, когда явных формул для нестационарных решений получить не удается, качественное исследование позволяет получить весьма полезную информацию о характере динамики системы, описываемой уравнением (12).

2.4. Модель Ферхюльста. Логистическая кривая

Как уже говорилось, в своих рассуждениях Мальтус предполагал, что коэффициенты рождаемости (α) и смертности (β) постоянны и не зависят от уровня численности. Это привело его к утверждению о неограниченности роста численности, которое, очевидно, маловероятно для природных популяций. Следующий шаг был сделан в 1845 г. П.Ф.Ферхюльстом. Отказавшись от требований неограниченности ресурсов, Ферхюльст учел влияние излишней тесноты, излишней плотности организмов. Это влияние в модели Ферхюльста заключается в том, что коэффициенты рождаемости и смертности не были постоянными величинами, а зависели (т.е. являлись функциями) от численности, причем рождаемость $\alpha(x)$ убывала, а смертность $\beta(x)$ росла с ростом x. При конкретизации вида функций $\alpha(x)$ и $\beta(x)$ Ферхюльст фактически ограничился предположением об их линейности (рис. 5) т.е. полагал, что

$$\alpha(x)=\alpha_1-\beta_2 x \quad \text{и} \quad \beta(x)=\alpha_1+\beta_1 x. \qquad (14)$$

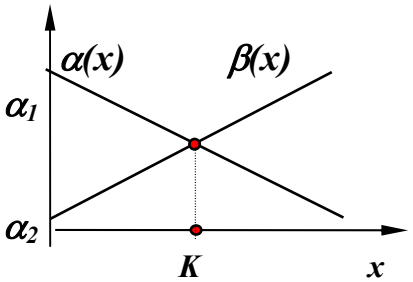

Рис. 5. Графики функций $\alpha(x)$ и $\beta(x)$ в модели Ферхюльста

Подставив значения для $\alpha(x)$ и $\beta(x)$ в уравнение *(6)*, получаем

$$\Delta x = (\alpha_1 - \beta_1 x)x\Delta t - (\alpha_2 + \beta_2 x)x\Delta t$$

$$\Delta x = (\alpha_1 - \alpha_2)x\Delta t - (\beta_1 + \beta_2)x^2\Delta t \qquad (15)$$

или

$$\Delta x = rx\Delta t - sx^2\Delta t \qquad (16)$$

где $r=\alpha_1-\alpha_2$, $s=\beta_1+\beta_1$. Это равенство позволяет обосновать определенную корректность предположения о линейности функций *a(x)* и *b(x)*. Действительно, второе слагаемое (точнее, вычитаемое) в (16) отражает снижение скорости роста популяции из-за внутривидовой конкуренции. Но конкуренция тем выше, чем больше количество встреч между особями, а количество встреч как уже указывалось пропорционально произведению *x*x*, т.е. x^2. Разделив равенство (16) на Δt и переходя к пределу при $\Delta t \to 0$, получим

$$\frac{dx}{dt} = rx - sx^2,\ r>0,\ s>0 \qquad (17)$$

Это и есть уравнение Ферхюльста. Оно отличается от модели Мальтуса тем, что величина мальтузианского параметра ε в этом случае не является постоянной, а есть линейная функция численности: $\varepsilon=r-sx$. Коэффициент *r* в этом уравнении является показателем специфической скорости роста популяции. Он фактически равен максимальной потенциальной скорости роста, которую достигла бы популяция в отсутствии лимитирующих факторов, т.е. при неограниченном запасе ресурсов жизнедеятельности. Коэффициент *s* мы вправе назвать коэффициентом самолимитирования или коэффициентом внутривидовой конкуренции.

Уравнение Ферхюльста часто записывают в ином виде. Вынесем за скобки *rx*. Тогда

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{sx}{r}\right)$$

или

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(\frac{\frac{r}{s} - x}{\frac{r}{s}}\right).$$

Обозначив $\frac{r}{s} = K$, получим окончательно:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(\frac{K-x}{K}\right) \qquad (18)$$

Решение этого уравнения с начальным условием $x(t_0)=x_0$ нетрудно найти. Но многие выводы о свойствах решения можно получить и без интегрирования. Проведем его качественное исследование. Найдем стационарные решения уравнения (18). Для этого, как мы уже говорили, надо приравнять к нулю его

правую часть:

$$rx\left(\frac{K-x}{K}\right)=0.$$

Решая это уравнение, найдем два стационарных решения: $x=0$ и $x=K$. Построим далее график функции

$$f(x)=rx\left(\frac{K-x}{K}\right) \qquad (19)$$

и фазовый портрет уравнения (18) (Рис. 6, слева).

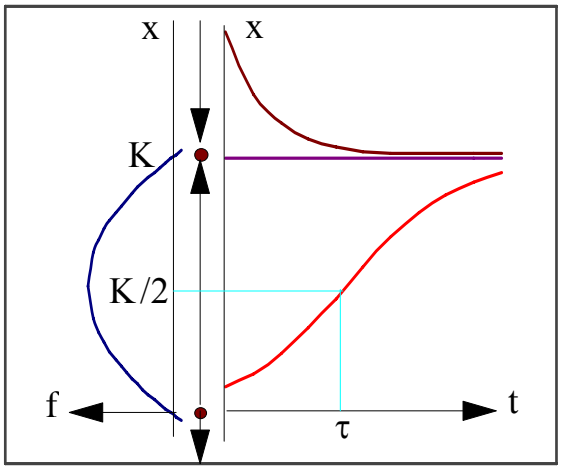

Рис. 6. График функции (19), фазовый портрет и интегральные кривые уравнения (18)

Качественное исследование позволяет заключить, что любое решение (любая интегральная кривая) с начальным условием $0<x_0<K$ с ростом t монотонно возрастает и стремится к величине K, но не превосходит эту величину.

Можно пойти еще дальше и выяснить дополнительные подробности об этом возрастании. Продифференцировав уравнение (точнее говоря, мы дифференцируем тождество, которое получится, если в уравнение подставить его решение $x(t)$), будем иметь

$$\frac{d^2x}{dt^2}=r\frac{dx}{dt}-2r\frac{x}{K}\frac{dx}{dt}=r\left(1-2\frac{x}{K}\right)\frac{dx}{dt} \qquad (20)$$

Так как $x'(t)>0$, то знак правой части определяется знаком разности $1-2\frac{x}{K}$. Отсюда следует, что, пока $x<K/2$, вторая производная $\frac{d^2x}{dt^2}$ положительна и, следовательно, график функции $x(t)$ вогнутый. Если же $x>K/2$, то график функции выпуклый. Действуя подобными методами, можно показать, что при

$t \to \infty$ график функции $x(t)$ прижимается снизу к прямой $x=K$, т.е. $x(t)$ асимптотически стремится к пределу K, никогда не превосходя этой величины.

Совершенно аналогично исследуется случай, когда $x_0=x(t_0)>K$. В этом случае решение $x(t)$ при $t \to \infty$ стремится к K, монотонно уменьшаясь.

Таким образом, мы почти все узнали о решении, не имея его, оперируя только уравнением.

Вместе с тем уравнение (18) не так уж трудно и проинтегрировать. Разделив переменные получим

$$\frac{Kdx}{x(K-x)} = rdt \text{ или } \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right)dx = rdt$$

Считая $x<K$, после интегрирования будем иметь

$$\ln(x) - \ln(K-x) = rt + \ln C$$

или

$$\frac{x}{K-x} = Ce^{rt} \qquad (21)$$

Пусть для простоты $t_0=0$ и $x(0) = x_0 < K$. Подставив значение C в (21), получим

$$\frac{x}{K-x} = \frac{x_0}{K-x_0}e^{rt}$$

Отсюда

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}} \qquad (22)$$

или

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K-x_0)e^{-rt}}$$

Анализируя эту функцию, можно также прийти к тем выводам о ее свойствах, которые мы получали исходя из дифференциального уравнения. Найдем абсциссу точки перегиба интегральной кривой. Подставим в (20) выражение x из (22), получим

$$\frac{d^2x}{dt^2} = r\left(\frac{K - x_0 - x_0e^{rt}}{K - x_0 + e^{rt}}\right)\frac{dx}{dt}.$$

Отсюда видно, что при $K-x_0-x_0e^{rt}>0$ производная $x''(t)>0$, и, следовательно, функция $x(t)$ вогнута; при $K-x_0-x_0e^{rt}<0$ производная $x''(t)<0$, и, следовательно, функция $x(t)$ выпукла. Абсцисса точки перегиба удовлетворяет уравнению

$$K - x_0 - x_0e^{rt} = 0$$

откуда

$$\tau = t = \frac{1}{r}\ln\frac{K - x_0}{x_0}$$

Точка *(τ,K/2)* является точкой перегиба. Так как производная *x'(t)* для всех *t* больше нуля, то это значит, что наша кривая нигде не имеет экстремумов. Наконец, из формулы самого решения (22) видно, что $x(t)\to K$ снизу при $t\to\infty$, а из начальных данных следует, что при $t=0$ $x(0)=x_0$. Всего этого достаточно, чтобы представить себе вид кривой (рис. 6, справа). Из чертежа видно, что если в начальный момент популяция была небольшая ($x<K/2$) то развитие популяции идет по выпуклой кривой до точки *(τ,K/2)*. В этой точке кривая перегибается и асимптотически (т.е. при $t\to\infty$) стремится к прямой $x(t)\equiv K$, никогда не достигая этой прямой. Поэтому величину *K* называют *максимальной численностью популяции*, (теоретически) *возможной в данных условиях*. Величина *K* является мерой *емкости экологической ниши* популяции

График *x(t)* напоминает вытянутую букву *S*. Его называют *логистической кривой роста популяции* (иногда S-образной кривой). Для многих естественных популяций эта кривая хорошо совпадает с экспериментальными данными. Иначе говоря, построенная модель достаточно точно отражает особенности роста популяции в условиях ограниченности ресурсов жизнедеятельности. Пользуясь функцией (22), мы можем не только прогнозировать численность популяции в любой момент времени, но и предсказывать максимальную численность теоретически возможную в данных условиях.

Логистическое уравнение (17) было "переоткрыто" Р.Пирлом и Л.Дж.Ридом в 1920 г. при описании изменения численности населения Соединенных Штатов Америки, а его математический вывод и способы построения логистических кривых для конкретных данных приведены в работах Р.Пирла. Поэтому уравнение Ферхюльста называют еще уравнением Ферхюльста - Пирла или уравнением Ферхюльста - Пирла - Рида.

В дальнейшем различными авторами предложено много модификаций основного логистического уравнения

$$\frac{dx}{dt} = x\varepsilon(x)$$

заключающихся в уточнении вида зависимости коэффициента прироста от численности, т.е. вида мальтузианской функции *ε(x)*. Оказалось, что для многих конкретных популяций в силу каких-либо физических или онтогенетических соображений естественно считать функцию *e(x)* отличной от линейной. В большинстве случаев, однако, эта функция так же, как и в модели Ферхюльста положительна при малых значениях *x*, отрицательна при больших *x*, монотонно убывает с ростом численности для всех значений *x* и пересекает ось *Ox* только в одной точке $x=K$. Ясно, что все эти модели качественно эквивалентны

уравнению (18), т.е. имеют такой же фазовый портрет, как и приведенный на рис. 6. Поэтому все они предсказывают, что из любого начального состояния популяция монотонно стремится к некоторому фиксированному уровню численности. При этом получаются решения уравнений динамики, которые весьма напоминают S-образную логистическую кривую, но значительно лучше соответствуют экспериментальным данным для каждого конкретного случая. Рассмотрим несколько примеров таких моделей, применяемых при описании динамики популяций промысловых видов рыб и беспозвоночных.

2.5. Модели Пелла - Томлинсона и Фокса

Модель Пелла - Томлинсона (1969 г.). Для этой модели можно представить мальтузианский параметр в виде *мальтузианской функции*

$$\varepsilon = r\left(1-\left(\frac{x}{K}\right)^{p}\right)$$

и получить следующее уравнение динамики:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1-\left(\frac{x}{K}\right)^{p}\right) \qquad (24)$$

Очевидно, что при $p=1$ это уравнение совпадает с моделью Ферхюльста. При $p<1$ график функции $\frac{\varepsilon}{r} = 1-\left(\frac{x}{K}\right)^{p}$ - вогнутая кривая, а при $p>1$ - выпуклая (рис. 7, слева).

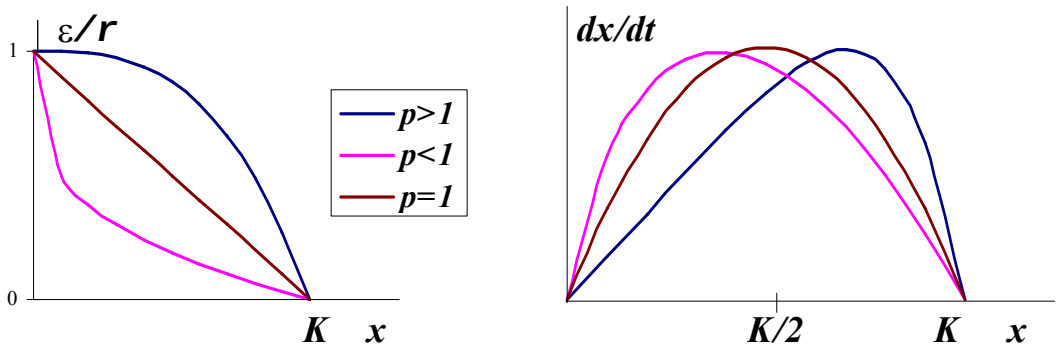

Рис. 7. Графики функций $\frac{\varepsilon}{r} = 1-\left(\frac{x}{K}\right)^{p}$ **и** $\frac{dx}{dt} = rx\left(1-\left(\frac{x}{K}\right)^{p}\right)$

при различных значениях коэффициента p

Это означает, что в первом случае (p<1) плотностная регуляция уровня численности популяции существенно проявляется уже при низких значениях численности, в то время как во втором случае (*p>1)* - при значениях численности близких к емкости экологической ниши *K*.

Функция $f(x) = rx\left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^p\right)$ достигает максимума в точке $x_M = K(1+p)^{-1/p}$, которая лежит левее *K/2* (x_M<*K/2*) при *p<1* и правее *K/2* (x_M>*K/2*) при *p<1* (рис. 7, справа). Следовательно, при *p<1* точка перегиба "квазилогистической" интегральной кривой уравнения *(18)* лежит ниже точки перегиба логистической кривой, изображенной на рис. 5, а при *p>1* - выше этой точки.

Модель Фокса (1970 г.) является по существу аппроксимацией предельного случая предыдущей модели при $p \to 0$. Мальтузианская функция модели Фокса имеет вид:

$$\varepsilon(x) = r\left(1 - \frac{\ln x}{\ln K}\right),$$

т.е. является линейной функцией от *lnx*. Ей соответствует следующее уравнение динамики:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{\ln x}{\ln K}\right) \qquad (24)$$

Решение этого уравнения, удовлетворяющее начальным условиям $x(0)=x_0$, имеет вид:

$$x(t) = K\left(\frac{x_o}{K}\right)^{e^{-\frac{rt}{\ln K}}}, \qquad (25)$$

а его график называется кривой Гомперца. Функция

$$f(x) = rx\left(1 - \frac{\ln x}{\ln K}\right)$$

достигает максимума в точке $x_M=K/e$. Следовательно, точка перегиба кривой Гомперца и соответственно максимум скорости роста популяции, динамика которой описывается моделью Фокса, приходятся именно на это значение численности.

2.6. Принцип Олли. Модель Базыкина

До сих пор мы рассматривали модели динамики численности, в которых мальтузианская функция $\varepsilon(x)$ монотонно убывала с ростом численности при любых ее значениях. Однако для популяций некоторых видов высших организмов $\varepsilon(x)$ убывает с ростом x лишь при больших значениях численности. При малых же значениях численности $\varepsilon(x)$ увеличивается при возрастании x. Такой тип зависимости вызван тем, что в популяциях организмов с ярко выраженным групповым поведением и стремлением к агрегации сказывается эффект группы, заключающийся в существенно большей плодовитости особей в агрегированной группе при некоторых средних значениях численности, нежели в условиях недозаселенности. Описанный групповой эффект носит название принципа Олли.

Построим модель динамики численности популяции особей, обладающих таким групповым поведением. Будем как и прежде считать, что коэффициент смертности $\beta(x)$ является монотонно возрастающей функцией; это подтверждается оценками смертности для подавляющего большинства популяций. Возрастание смертности с ростом $\boldsymbol{x}$ объясняется ростом конкуренции за ограниченный ресурс (пищу, пространство и т.п.). Ограничимся линейным представлением функции $\beta(x)$:

$$\beta(x) = \alpha_2 + \beta_2 x \qquad (26)$$

которое было обосновано при выводе модели Ферхюльста. Что же касается коэффициента рождаемости $\alpha(x)$, то для многих видов животных, могущих мигрировать достаточно свободно и просторно заселяющих свой ареал, т.е. характеризующихся эффектом Олли, предположение о его линейности оказывается не совсем верно. Дело в том, что при малых плотностях численности размножение определяется, скорее, вероятностью встречи брачных партнеров, чем физиологической плодовитостью. Величина рождаемости в популяции таких видов оказывается очень низкой при малых значениях численности и растет с ростом численности. Однако при больших значениях численности достигается физиологический предел рождаемости и рост $\alpha(x)$ прекращается. Моделируя этот эффект, А.Д. Базыкин в 1969 г. предложил следующий вид зависимости $\alpha(x)$:

$$\alpha(x) = \frac{cx}{M + x} \qquad (27)$$

При малых численностях популяции ($x<<M$) величиной x в знаменателе можно пренебречь, и функция $\alpha(x)$ оказывается пропорциональна x, как в модели популяционного взрыва. При больших же численностях ($x>>M$) в знаменателе можно пренебречь уже величиной M, и $\alpha(x)$ оказывается постоянной (равной c - физиологическому пределу коэффициента рождаемости), как в модели

нормального роста. Величине M, используемой в выражении (27), можно дать ясную биологическую интерпретацию: M - это такое значение численности, при котором коэффициент рождаемости в популяции оказывается вдвое меньше возможного физиологического максимума этой величины. Действительно, при $x=M$ имеем: $\alpha(x)=\alpha(M)=c/2$.

Для того, чтобы учесть падение рождаемости, вызванное перенаселением и конкуренцией при слишком больших значениях численности, можно вычесть из правой части выражения (22) величину $\beta_1 x$ аналогично тому, как это сделано при выводе модели Ферхюльста:

$$\alpha(x) = \frac{cx}{M+x} - \beta_1 x \qquad (28)$$

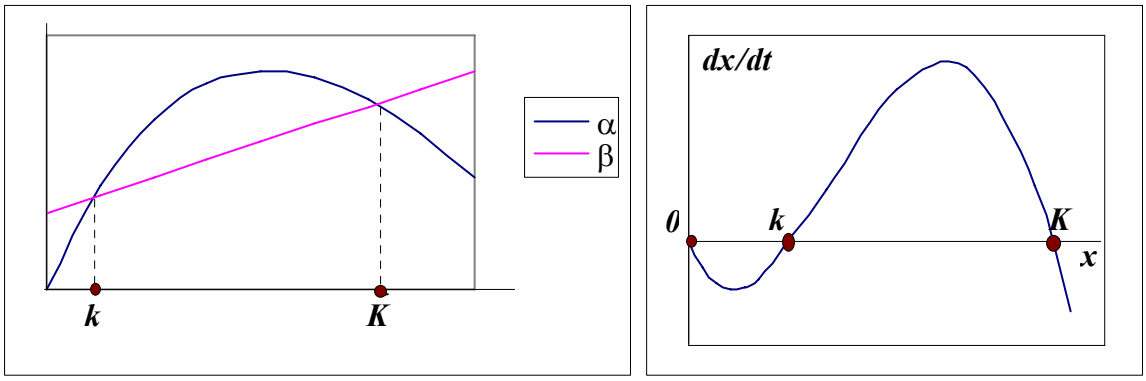

Рис. 8. Графики функций $\alpha(x)$, $\beta(x)$ **и** $\frac{dx}{dt} = \frac{cx^2}{M+x} - ax - bx^2$

Подставляя в уравнение (7) вместо α и β выражения для $\alpha(x)$ и $\beta(x)$ из (28) и (26) получаем, наконец, модель, предложенную Базыкиным для описания динамики численности популяции животных, для которых справедлив принцип Олли:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{cx^2}{M+x} - ax - bx^2 \qquad (29)$$

где $a=\alpha_2$, $b=\beta_1+\beta_2$. Графики функций $\alpha(x)$ и $\beta(x)$ имеют две точки пересечения при $x=k$ и $x=K$ (рис. 8, слева). При этих значениях численности рождаемость оказывается равна смертности.

Таким образом уравнение (29) имеет три стационарные точки: $x=0$, $x=k$ и $x=K$ (рис. 8, справа) и может быть записано в виде

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\mu x(K-x)(x-k)}{M+x} \qquad (30)$$

На основе графика этой функции легко получить фазовый портрет и представить примерное поведение интегральных кривых (рис. 9).

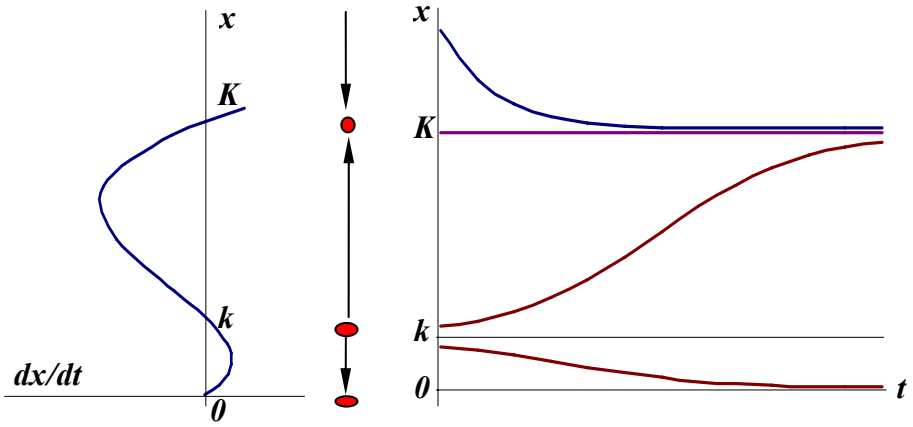

Рис. 9. График функции *dx/dt*, фазовый портрет и интегральные кривые уравнения (30)

Итак, в случае, когда наблюдается эффект Олли, в популяции возможны два ненулевых равновесных значения численности k и K ($k<K$), причем K - устойчивое равновесие, а k - неустойчивое. Это означает, что в популяции существует критический порог уровня численности, равный k. Если начальное значение численности x_0 окажется больше k, то с течением времени численность популяции приближается к равновесному значению K. Если же x_0 меньше k, то численность популяции монотонно убывает до нуля и популяция вымирает. Таким образом, любое (в том числе антропогенное) снижение численности такой популяции ниже критического уровня чревато ее вырождением. По видимому, в состоянии близком к критическому находятся сейчас популяции ряда видов китов, популяции уссурийского тигра, дальневосточного леопарда и ряд других.

Отметим, наконец, одно весьма существенное свойство всех рассмотренных моделей динамики численности одновидовых изолированных популяций, процессы рождения и гибели в которых идут непрерывно во времени, а сами модели являются обыкновенными автономными дифференциальными уравнениями. Во всех этих моделях отсутствуют перио-

дические ("колебательные") режимы динамики. Действительно, все множество начальных значений численности разбивается на области притяжения к устойчивым стационарным точкам. Возможны только два типа динамического поведения: практически неосуществимый случай неустойчивого равновесия, если начальная численность оказывается как раз на границе зон притяжения, и реальный случай, заключающийся в монотонном переходе к соответствующему устойчивому равновесию, если начальная численность лежит внутри какой-либо из таких зон. Конкретный характер перехода к равновесному состоянию (вид зависимости $x(t)$) для каждой из моделей имеет

свои особенности. Тем не менее все одновидовые модели с непрерывным временем, в которых рассматривается динамика только общей численности популяциии не учитывается фактор запаздывания, не дают ничего, кроме монотонного перехода к равновесному состоянию. Поэтому к 30-м годам нынешнего столетия твердо установилась точка зрения о том, что плотностно зависимые факторы регулирования численности непременно должны приводить к устойчивости численности популяции. Однако результаты выполненных за последнии годы исследований одновидовых моделей динамики численности популяций с неперекрывающимися поколениями требуют, по-видимому, пересмотра этой точки зрения. Мы подробно остановимся на этом в следующей части данного пособия.

В заключении этого раздела отметим, что динамические модели с непрерывным временем до сих пор весьма успешно применяются для описания изменения численности взаимодействующих популяций разных видов. Начиная с работ А.Лотки и В.Вольтерры, в которых была показана возможность эндогенных колебаний численности в системе двух популяций, взаимодействующих по принципу хищник - жертва или паразит - хозяин, это направление развилось в стройную эколого-математическую школу, в рамках которой анализируются наиболее фундаментальные проблемы современной теоретической экологии. Рассмотрению этих проблем будет посвящено отдельное методическое пособие.

3. ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

3.1. Необходимость изучения дискретных моделей динамики численности

Жизненные циклы многих биологических видов многоклеточных организмов имеют четко выраженную временную периодичность, как правило, приуроченную к сезонной периодичности климата земли. Подавляющее большинство таких видов имеют четко очерченный (часто весьма небольшой) период размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных, не пересекающихся возрастных классов.

Для многих видов насекомых, некоторых видов членистоногих, моллюсков, рыб, земноводных и пресмыкающихся каждая отдельная популяция представляет собой один возрастной класс (или стадию развития) и смежные поколения не перекрываются. Это обуславливается тем, что за время развития очередного поколения (от яйца до имаго) все предыдущее поколение, представленное в период размножения взрослыми особями, успевает вымереть. Динамика численности популяций таких видов с

неперекрывающимися поколениями описывается особенно просто. Если условия среды от поколения к поколению меняются не очень сильно и можно сделать предположение об их постоянстве, то численность некоторого поколения будет определяться только численностью предыдущего поколения. Выбрав определенные моменты времени для регистрации этих численностей (например, начало какой-либо стадии развития) и обозначив через N_n численность n-го поколения, можно записать следующее детерминистическое уравнение, описывающее динамику численности такой одно возрастной популяции с неперекрывающимися поколениями:

$$N_{n+1} = F(N_n) \qquad (31)$$

По сравнению с дифференциальными уравнениями (12) модели с дискретным временем ("дискретные" модели) типа (31) должны давать более реальное описание динамики численности популяции по крайней мере для тех биологических видов, поколения которых не перекрываются.

В начале 70-х годов появились достаточно глубокие исследования дискретных моделей динамики численности, которые сильно изменили наши представления о роли плотностно зависимых лимитируемых факторов в поддержании устойчивости одновидовых сообществ. В нашей стране эти исследования связаны в первую очередь с именем дальневосточного ученого А.П. Шапиро, а за рубежом с именем американского ученого Р.М. Мэя.

3.2. Модель Мальтуса с дискретным временем

Отдельные попытки описания динамических процессов в популяциях при помощи различных частных видов уравнения (31) имеют достаточно длительную историю. В первой части мы вывели и подробно проанализировали модель нормального роста популяции (модель Мальтуса), используя для описания динамики дифференциальное уравнение. Рассмотрим теперь дискретный аналог этой модели. Предположим что смежные поколения не перекрываются и все ресурсы, необходимые для жизнедеятельности популяции не ограничены, т.е. процессы рождаемости и смертности определяются только генетически, причем генетическая структура популяции постоянна. Пусть N_n численность взрослых половозрелых особей n-го поколения перед началом размножения. Сделанные предположения обеспечивают постоянство (от поколения к поколению) среднего числа потомков, приходящихся на одного родителя, и постоянство коэффициента выживания (долю выживших от общего числа произведенных) потомков до репродуктивного возраста. Обозначим число потомков на одного родителя через p (*posterity*), а долю выживших через s (*survive*). Тогда число всех потомков, произведенных особями n-го поколения, окажется равным pN_n . Из них до половозрелого возраста выживет spN_n особей. Они то и составят численность взрослых особей $(n+1)$-го поколения, т.е. N_{n+1}. Поэтому можно записать $N_{n+1}=spN_n$. Обозначив $q=sp$,

получаем окончательный вид варианта модели Мальтуса с дискретным временем:

$$N_{n+1} = qN_n \qquad (32)$$

Задав начальное значение численности N_0, нетрудно получить значение численности для любого момента времени. Действительно $N_1=qN_0$; $N_2=qN_1=q^2N_0$; $N_3=qN_2=q^3N_0$. По индукции получаем:

$$N_n = q^n N_0 \qquad (33)$$

Таким образом решения уравнения (33) представляют собой геометрические прогрессии со знаменателем q и начальным членом N_0. При $N_0>0$ и $q>1$ они монотонно возрастают до бесконечности, при $q<1$ - монотонно убывают до нуля, при $q=1$ остаются равными N_0 при всех n. Если $N_0=0$, то решения остаются равными нулю при всех n для любых q. Сравним (33) с решениями дифференциального уравнения нормального роста, т.е. с функцией

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}$$

Положив $\varepsilon=ln\, q$, получаем $N(t)=N_0q^t$. Следовательно $N(t)=N_n$ при $t=n$. Это означает, что решение (33) ведет себя идентично экспоненциальному изменению численности непрерывно растущей поуляции с мальтузианским параметром $\varepsilon=ln\, q$ (рис. 10). Ясно, что такое поведение численности возможно только при отсутствии лимитирующих факторов.

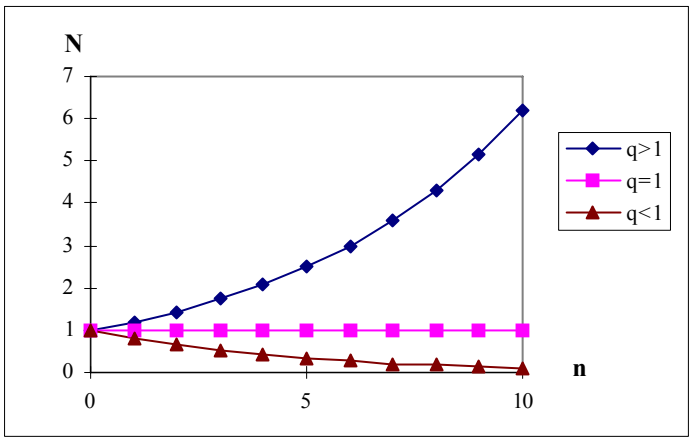

Рис. 10. Графики решений уравнения (32) при различных значениях параметра q. Маркированные точки на графиках соответствуют численностям в дискретные моменты времени, кривые удовлетворяют уравнению $N(n) = N_0 e^{n \ln q}$

По биологическому смыслу параметров модели Мальтуса $q>0$. Однако для исследования более сложных моделей нам важно знать как ведут себя решения уравнения (32) и при отрицательных q (рис. 11).

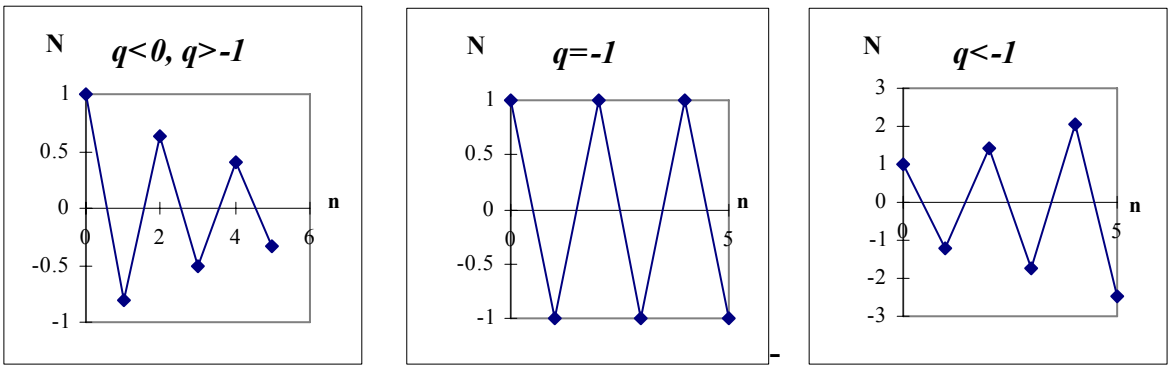

Рис. 11. Графики решений уравнения (32) при q < 0

Из этих графиков и формулы (33) видно, что при $q<0$ значения N_n на каждом шаге меняют знак. При этом абсолютная величина N_n монотонно возрастает до бесконечности при $q<-1$, монотонно убывает до нуля при $q>-1$ и остается равной N_0 при $q=1$.

3.4. Аналог модели Ферхюльста с дискретным временем

Если предположить, что число потомков или их выживаемость линейно зависит от уровня численности (т.е. $q=ps=a-bN$, где a - репродуктивный потенциал популяции, а b - интенсивность самолимитирования), то из ***(32)*** можно получить следующий формальный аналог модели Ферхюльста ***(18)*** с дискретным временем

$$N_{n+1}=aN_n(1-\beta N_n)=aN_n(1-N_n/M) \qquad (48)$$

где $\beta=b/a$ или $M=a/b$. Эта модель в такой или какой-либо иной форме рассматривается многими авторами (Chaundly, Phillip, 1936; Maynard, Smith, 1968, 1974; May, 1972; Шарковский, 1982; Nusse, 1984). Существенный ее недостаток заключается в том, что она предсказывает отрицательное значение численности в некотором поколении, если численность в предыдущем поколении была слишком велика (больше некоторой фиксированной величины M = 1/b) или если репродуктивный потенциал слишком высок ($a>4$), а начальное значение численности было около $M/2$. Однако при $a<4$ и при $N_0<M$ величина численности популяции N_n не может превзойти M (а соответственно и оказаться отрицательной) ни при каких n и модель ***(48)*** оказывается корректной.

Рассмотрим характер динамики численности популяции, описываемой моделью ***(48)*** при указанных ограничениях ($a<4$, $N_0<M$). Для этого перейдем сначала к новой переменной, заменив абсолютные значения численности N_n относительными: $x_n=N_n/M$ (x - отношение численности популяции к ее максимально возможному значению, $0\le x\le 1$). Подставив это в ***(48)***, получаем:

$$x_{n+1}=ax_n(1-x_n). \qquad (49)$$

Рассмотрим характер поведения x_n при разных значениях a.

Стационарные точки. Начнем с нахождения равновесных значений численности, т.е. таких значений $x=\bar{x}$, при которых $x_{n+1}=x_n=\bar{x}$, и анализа их устойчивости. Воспользуемся результатами, полученными при исследовании общего случая, учитывая что $F(x)=ax(1-x)$, $f(x)=1-x$.

Итак, при $a<1$ уравнение *(49)* имеет одно глобально устойчивое положение равновесия $\bar{x}=0$, т.е. для всех x_0 ($0\le x_0\le 1$) $x_n\to 0$, причем $x_{n+1}<x_n$.

При $a>1$ уравнение *(49)* имеет уже два равновесных решения. Тривиальное $\bar{x}_1=0$, неустойчивое при всех значениях $a>1$, и нетривиальное, определяемое из уравнения $1-\bar{x}_2=\frac{1}{a}$, которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. Исследуем это решение. Имеем: $\bar{x}_2=1-\frac{1}{a}$, $f'(\bar{x}_2)=-1$, $a\bar{x}_2 f'(\bar{x}_2)=1-a$, $F'(\bar{x}_2)=2-a$. Таким образом возможны следующие три ситуации:

1) $1<a<2$. Неподвижная точка $\bar{x}_2$ устойчива и переход к равновесию в близи $\bar{x}_2$ осуществляется монотонно.

2) $2<a<3$. Неподвижная точка $\bar{x}_2$ устойчива и переход к равновесию осуществляется путем затухающих колебаний около $\bar{x}_2$.

3) $3<a<4$. Неподвижная точка $\bar{x}_2$ неустойчива и вблизи этой точки поведение численности имеет вид расходящихся колебаний.

Для случаев 1 и 2 нетрудно показать, что точка $\bar{x}_2$ является устойчивой в целом для отрезка $[0,1]$, т.е., если $1<a<3$, то $x_n\to\bar{x}_2$ при $0<x_0<1$. Это означает, что при $1<a<3$ численность популяции из любого начального состояния со временем стабилизируется и стремится к $\bar{x}_2$ (рис. 13а, 13б).

Циклы длины 2. Ситуация 3 наиболее интересна. В этом случае нет устойчивых равновесных решений, а характер поведения численности вблизи нетривиальной стационарной точки позволяет предположить о наличии при $a>3$ каких-то периодических решений прежде всего, 2-циклов. Если 2-циклы существуют, то их элементы в соответствии с *(40)* удовлетворяют уравнению

$$F_2(x)-x=0. \qquad (50)$$

Имеем

$$F_2(x)=F(F(x))=a^2x(1-x)(1-ax(1-x)). \qquad (51)$$

Подставляя (51) в (50), получаем:

$$a^2x(1-x)(1-ax(1-x))-x=0$$

Деля это на $F(x)-x$ (т. е. на $ax(1-x))-x=0$), приходим к квадратному уравнению для элементов 2-цикла

$$a^2x^2-a(a+1)+(a+1)=0 \qquad (51a)$$

Обозначив через ξ_1 и ξ_2 корни этого уравнения (элементы 2-цикла), находим:

$$\xi_1 = \frac{a+1+\sqrt{a^2-2a-3}}{2a},\ \xi_2 = \frac{a+1-\sqrt{a^2-2a-3}}{2a} \qquad \textbf{(52)}$$

Величина a^2-2a-3 неотрицательна при $a\geq 3$. Следовательно при $a\geq 3$ уравнение **(49)** имеет периодическое решение с периодом **2** - **2**-цикл. Исследуем устойчивость этого решения. Поскольку $F'(x)=a(1-2x)$, то

$$|F'(\xi_1)F'(\xi_2)|=|a^2(1-2\xi_1)(1-2\xi_2)|=|a^2(1-2(\xi_1+\xi_2)+4\xi_1\xi_2)|.$$

Но по теореме Виета $\xi_1+\xi_2=(a+1)/a$ и $\xi_1\xi_2=(a+1)/a^2$, поэтому

$$|F'(\xi_1)F'(\xi_2)|=|a^2-2(a+1)a+4(a+1)|=|4+2a-a^2|.$$

Легко получить, что $|4+2a-a^2|<-1$ при $3<a<1+\sqrt{6}$. Следовательно **2**-цикл с элементами **(52)** устойчив при $3<a<1+\sqrt{6}$ и неустойчив при $a>1+\sqrt{6}\approx 3{,}449$

Биологический смысл результатов проведенного исследования сводится к тому, что при репродуктивном потенциале, удовлетворяющем условию $3<a<3{,}449...$ численность популяции уже не будет стабилизироваться, а будет переходить в режим устойчивых колебаний с периодом в 2 поколения, т. е. в такой режим, когда в четные поколения будет наблюдаться одно значение численности, а в нечетные - другое (рис. 13 в).

Бифуркации циклов и хаотические режимы динамики. Мы видим, что при различных значениях параметра а модели **(49)** (и соответственно **(48)**) наблюдаются существенно различные режимы динамики численности популяции. Так при $a<1$ популяция вырождается, при $1<a<3$ численность популяции стабилизируется, при $3<a<3{,}449...$- испытывает устойчивые колебания, с периодом 2. Такое изменение режима динамики, связанное с изменением параметра модели называется бифуркацией, а значение параметра, при котором происходит это изменение - точкой бифуркации. Мы уже можем назвать такие точки бифуркации для модели **(49)**. Во-первых $a=a_0=1$. При переходе через это значение параметра точка $\bar{x}_1=0$ теряет устойчивость и от нее "отщепляется" (или "рождается") новая устойчивая неподвижная точка $\bar{x}_2$. Далеес $a=a_1=3$. Здесь происходит новая бифуркация: точка $\bar{x}_2$ из устойчивой превращается в неустойчивую и из нее "рождается" устойчивый **2**-цикл, образуемый точками ξ_1 и ξ_2.

При переходе параметра a через точку $a=a_2=1+\sqrt{6}$ происходит следующая бифуркация: **2**-цикл из устойчивого превращается в неустойчивый и от него "рождается" устойчивый **4**-цикл (т.е. значения численности популяции повторяются каждые четыре года (рис. 13 г)). Аналитическое исследование границ устойчивости этого и последующих циклов оказывается достаточно сложно. Однако точки бифуркации циклов можно найти с помощью компьютера. Не вдаваясь в методику рассчетов, приведем их результаты. При $a=a_3\approx 3{,}543$ **4**-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый **8**-цикл, при $a=a_4\approx 3{,}563$ **8**-цикл теряет устойчивость и от него рождается

устойчивый ***16***-цикл, при $a=a_5\approx 3{,}568$ ***16***-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый ***32***-цикл и т.д.

Такие изменения характера динамики, заключающиеся в последовательном удвоении периодов и возникновении устойчивых циклов с длинами, равными целым степеням числа два, принято называть *первой серией бифуркаций*. Из приведенных значений a_k параметра a, при которых происходит удвоение периода, видно, что интервалы существования устойчивых циклов резко сужаются с ростом длины цикла, т. е. величина $a_{k+1}-a_k$ быстро уменьшается с ростом k. Первая серия бифуркаций заканчивается при $a = a^* = \lim_{k\to\infty}(a_k) \approx 3{,}575$, называемой "*точкой накопления*".

М.Фейгенбаум в 1983 г. показал, что последовательность $\{a_k\}$ удовлетворяет следующему закону

$$\lim_{l\to\infty} \frac{a_k - a_{k-1}}{a_{k+1} - a_k} = \delta,$$

где $\delta=4{,}6692...$ Параметр δ называется числом Фейгенбаума. Закон Фейгенбаума носит универсальный характер: существует целый класс функций ***F(N)***, при которых для уравнения ***(31)*** наблюдается последовательность удвоения периода предельного цикла, удовлетворяющая закону Фейгенбаума с числом δ.

Если параметр a превосходит точку накопления a^* , то появляются области его значений, в которых поведение численности популяции, описываемое уравнением ***(49)*** теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим (рис. 13 д, е). Однако, как показали исследования последних лет, при возрастании параметра a за точкой накопления зоны хаотического поведения численности перемежаются с "окнами" периодического, т.е. регулярного поведения.

Так при $a = 1+\sqrt{8} \approx 3{,}828$ возникают два цикла длины 3 - устойчивый и неустойчивый. При $a\approx 3{,}839$ устойчивый ***3***-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый ***6***-цикл, при $a\approx 3{,}847$ ***6***-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый ***12***-цикл, при $a\approx 3{,}848$ ***12***-цикл теряет устойчивость и от него рождается устойчивый ***24***-цикл и т.д. Было показано, что в тех случаях, когда есть устойчивый цикл, он единственен (другие циклы неустойчивы), и почти все решения асимптотически стремятся к этому циклу. Поэтому, например, при $3{,}83<a<3{,}839$ хотя и есть циклы всех целых периодов, все они, кроме одного ***3***-цикла неустойчивы, и численность популяции почти из любого начального значения стремится к этому ***3***-циклу (рис. 13, ж). Соответственно при $3{,}839<a<3{,}847$ численность популяции почти из любого начального значения стремится к устойчивому ***6***-циклу (рис. 13, е) и т.д.

Вместе с тем при ***a>a**** существует континуум значений параметра ***a***, при которых почти все решения не будут стремиться к каким-либо циклам, а будут носить хаотический характер.

С помощью компьютера можно построить *бифуркационную диаграмму*, характеризующую устойчивые предельные режимы динамики в зависимости от величины коэффициента ***a***. Для этого параметр ***a*** меняется с достаточно малым шагом и для каждого его значения по уравнению ***(49)*** вычисляется большое число членов последовательности x_n. Далее строится график, по оси абсцисс которого откладываются значения параметра ***a***, и для каждого такого значения наносится ряд точек с ординатами равными величине ***m*** последних членов последовательности x_n (рис. 14). Поскольку число итераций выбирается достаточно большим (много больше ***m***), то, как правило, распределение значений последних ***m*** членов не зависит от выбора x_0. Так при ***1<a<3*** последовательность x_n достаточно быстро сходится к $\bar{x}_2$ и все ***m*** ее последних членов практически будут равны $\bar{x}_2$. Следовательно при ***1<a<3*** каждому значению абсциссы ***a*** соответствует одно значение ординаты $\bar{x}_2 = 1 - \frac{1}{a}$. При ***3<a<3,449*** все ***m*** последних членов x_n разбиваются на две группы, одна половина их равна ξ_1, другая ξ_2, поэтому каждому значению абсциссы соответствует два значения ординаты. В области устойчивости ***4***-цикла для каждого значения абсциссы будет 4 значения ординаты и т.д. Если же мы попадаем в такое значение ***a***, при котором либо есть устойчивый цикл большой длины, либо наблюдается нерегулярная динамика, то большинство или даже все последние ***m*** членов последовательности x_n окажутся различными и будут располагаться на нашем графике на отрезке прямой, параллельной оси ординат, с абсциссой, равной этому значению параметра ***a***, более или менее плотно покрывая этот отрезок. Таким образом с помощью бифуркационной диаграммы мы визуально можем оценить, какие режимы динамики наблюдаются при различных значениях параметра ***a*** (рис. 14).

Для того чтобы более строго отличить один тип динамического поведения от другого, часто используется специальный количественный критерий, называемый *показателем Ляпунова*. В общем виде дляуравнения x = F(x) показатель Ляпунова можно записать в виде

$$\lambda = \lim_{n\to\infty} \frac{1}{n} \sum_{n=0}^{n} \ln\left|F'\left(x_n\right)\right|.$$

Положительные значения этого показателя соответствуют хаотическому режиму динамики, в то время как отрицательные значения указывают на регулярный (периодический) режим. На рис. 15 приведен показатель Ляпунова для уравнения ***(49)*** как функции параметра ***a***. Сопоставляя этот график с бифуркационной диаграммой, мы видим, что в области первой серии бифуркаций показатель Ляпунова отрицателен, затем при переходе ***a*** через

значение a^* становится положительным и далее сохраняет положительные значения в областях хаотического поведения численности, но оказывается отрицательным в "окнах" периодического, т.е. регулярного режима динамики.

Какие выводы можно сделать из всего сказанного выше о динамике численности популяции, если она описывается моделью ***(49)***?

При $a>3$ численность популяции не будет со временем стабилизироваться, а будет колебаться. При некоторых значениях коэффициента a это будут колебания с небольшим периодом, например с периодом ***2*** при $3<a<3,44$, с периодом ***3*** при $3,829<a<3,845$ и т.п. При других значениях коэффициента a период колебаний может быть очень большим, как например, вблизи $a=a^*$, и в этом случае колебания будут казаться нерегулярными. Наконец существуют значения коэффициента a, когда колебания численности носят стохастический (квазислучайный) характер. Например, при $a=3,678$ x_n будет колебаться между $\sim 0,27$ и $\sim 0,91$ и в этом случае можно говорить лишь о вероятности, с которой x_n будет принимать те или иные значения из указанного интервала при $n\to\infty$.

Таким образом мы видим, что даже простейшая нелинейная модель динамики численности популяции с неперекрывающимися поколениями (и соответственно с дискретным временем) обладает существенно более богатым набором типов динамического поведения, чем аналогичная модель непрерывно размножающейся популяции, т.е. модель с непрерывным временем. Кроме монотонного перехода к равновесию в модели с дискретным временем наблюдаются уже и затухающие колебания, и устойчивые колебания различного периода, и даже хаотический (стохастический) режим динамики. Поскольку все эти режимы в той или иной форме встречаются в природных популяциях, то модели с дискретным временем все больше привлекают внимание исследователей.

3.6. Модель Хасселла

Возникает вопрос, насколько общи полученные при анализе моделей (48) и (53) закономерности динамики численности популяций живых организмов, смежные поколения которых не перекрываются, и сколь существенное влияние оказывает на эти закономерности интенсивность воздействия плотностно зависимых факторов. Частично ответ на этот вопрос получен в А.П.Шапиро в 1980 г. и заключается в следующем. Допустим, что динамика численности популяции описывается

$$N_{n+1}=a\Phi(N_n), \qquad (55)$$

где $\Phi(N)$ - унимодальная дифференцируемая функция (причем $\Phi'(0)\neq 0$), a - некоторый мультипликативный параметр. Пусть ненулевые решения уравнения (55) при всех $a<a_1$ сходятся к неподвижной точке и $\Phi(N)$ при достаточно

больших N удовлетворяет неравенству $G(N)<kN^{-2-\varepsilon}$. Тогда существует такое значение параметра $a=a^{**}$ ($a^{**}>a_1$), при котором среди решений уравнения (55) будет присутствовать цикл длины три. Кроме того, для многих конкретных видов функции $G(N)$ на интервале (a_1, a^{**}) будет реализована первая серия бифуркаций. Это означает, что изолированная одновидовая популяция живых организмов может испытывать регулярные или хаотические колебания численности, вызванные сугубо внутривидовыми факторами, а именно: плотностно-зависимым лимитированием роста численности. Для этого требуется достаточно высокие значения параметра a, характеризующего интенсивность размножения, и достаточное интенсивное отрицательное воздействие плотности на рост популяции. Это воздействие при больших численностях популяции должно приводить к падению скорости роста. Для установления автоколебательных режимов динамики численности достаточно, чтобы такое падение скорости роста популяции было не меньшим, чем описываемое гиперболической функцией $N_{n+1}=aN_n^{-2}$. Ясно, что для моделей Ферхюльста (48) и Рикера (53) это условие заведомо выполнено.

Очень интересным частным случаем, обобщающим уравнения Ферхюльста и Риккера, является трехпараметрическая модель, предложенная М.П.Хасселлом в 1975 г.

$$N_{n+1}=\frac{aN_n}{\left(1+aN_n\right)^b}. \qquad (56)$$

Действие экологического лимитирования в этой модели определяется уже двумя независимыми параметрами c и b, где c характеризует величину экологической емкости места обитания, b - интенсивность экологического лимитирования.

Проведем исследование модели Хасселла. Параметр c в уравнении (56), так же, как и в уравнении (53) не влияет на характер динамического поведения. Действительно, если ввести преобразование переменной $x=cN$, то вместо (56) получаем:

$$x_{n+1}=\frac{ax_n}{\left(1+x_n\right)^b}. \qquad (57)$$

Рассмотрим характер поведения x_n при разных значениях a и b. Как обычно начнем с нахождения равновесных значений численности и анализа их устойчивости. Опять воспользуемся результатами, полученными при исследовании общего случая, учитывая что

$$F(x)=ax(1+x)^b,\ f(x)=\frac{1}{\left(1+x\right)^b},\ f'(x)=-\frac{b}{\left(1+x\right)^{b+1}}.$$

При $a<1$ уравнение (57) имеет одно глобально устойчивое положение равновесия $\bar{x}=0$, т.е. для всех x_0 ($0<x_0<\infty$) $x_n\to 0$, причем $x_{n+1}<x_n$.

При $a>1$ уравнение (57) имеет два равновесных решения. Тривиальное $\bar{x}_1 = 0$, неустойчивое при всех значениях $a>1$, и нетривиальное, определяемое из уравнения $\dfrac{1}{(1+x)^b} = \dfrac{1}{a}$, которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. Исследуем это решение. Имеем:

$$\bar{x}_2 = a^{\frac{1}{b}} - 1, \qquad f'(\bar{x}_2) = -\frac{b}{a^{1+\frac{1}{b}}}, \qquad F'(\bar{x}_2) = 1 - b\left(1 - \frac{1}{a^{\frac{1}{b}}}\right).$$

Следовательно $F'(\bar{x}_2) = 0$, если $b\left(1 - \dfrac{1}{a^{\frac{1}{b}}}\right) = 1$, или $a^{\frac{1}{b}} = \dfrac{b}{b-1}$, или $a = \left(\dfrac{b}{b-1}\right)^b$. Аналогично, $F'(\bar{x}_2) = -1$, при $a = \left(\dfrac{b}{b-2}\right)^b$.

Возможны следующие три ситуации:

1) $$1 < a < \left(\frac{b}{b-1}\right)^b. \qquad (58)$$

В этом случае $0 < F'(\bar{x}_2) < 1$, следовательно неподвижная точка $\bar{x}_2$ устойчива, и переход к равновесию вблизи $\bar{x}_2$ осуществляется монотонно.

2) $$\left(\frac{b}{b-1}\right)^b < a < \left(\frac{b}{b-2}\right)^b. \qquad (59)$$

В этом случае $-1 < F'(\bar{x}_2) < 0$. Неподвижная точка $\bar{x}_2$ устойчива и переход к равновесию осуществляется путем затухающих колебаний около $\bar{x}_2$.

3) $$a > \left(\frac{b}{b-2}\right)^b. \qquad (60)$$

В этом случае $F'(\bar{x}_2) < -1$. Неподвижная точка $\bar{x}_2$ неустойчива и вблизи этой точки поведение численности имеет вид расходящихся колебаний.

Таким образом, двухмерное пространство параметров *a* и *b* разбивается на ряд областей, каждая из которых характеризуется своим типом динамического поведения.

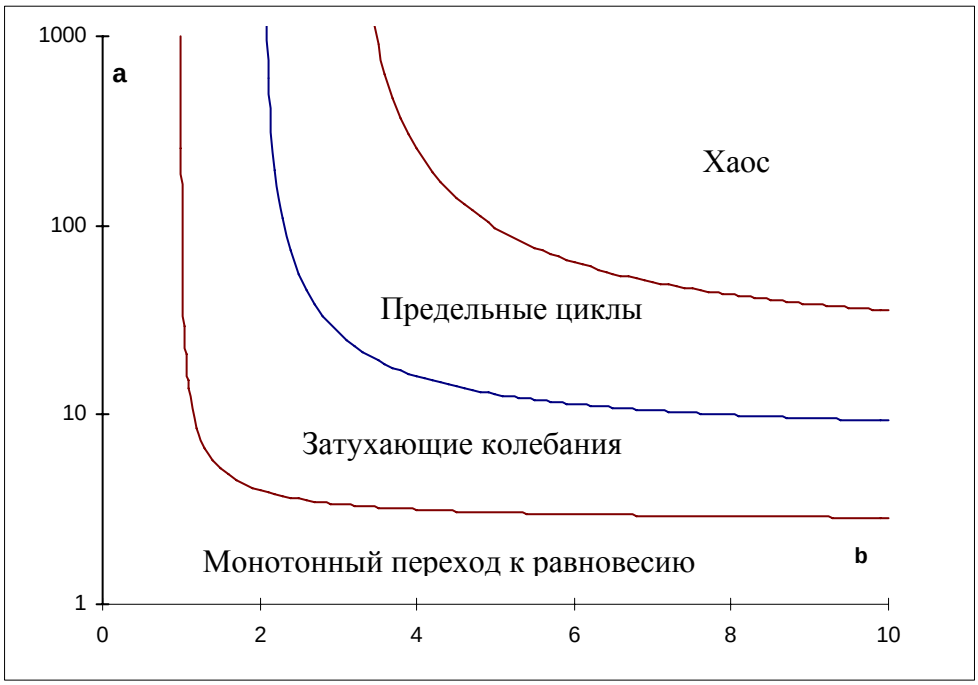

Рис. 21. Области значений параметров a и b модели Хасселла, характеризующиеся различными режимами динамики (для a выбран логарифмический масштаб

Так, в области значений параметров, определяемой неравенствами (58) наблюдается монотонное схождение к равновесному значению численности, в области (59) наблюдаются затухающие колебания, при переходе через правую границу этой области возникает устойчивый 2-цикл. Аналитическое исследование границ устойчивости циклов оказывается очень сложно. Однако линии бифуркаций циклов можно найти с помощью компьютера. С его же помощью можно найти границу области, в которой оказываются возможны уже хаотические динамические режимы (рис. 21).

Проведенное исследование модели (55) показывает, что при малых значениях параметра b ($b<2$) - т.е. при слабом лимитировании - немонотонные режимы динамики численности не наблюдаются ни при каких значениях параметра a, характеризующего скорость размножения вида. Это справедливо, например, при $b=1$, т.е. для случая, когда модель Хасселла переходит в модель Бивертона-Холта. Однако при больших значениях b ($b>3$) монотонное увеличения параметра a приводит к осуществлению первой серии бифуркаций, а затем и возникновению хаотического режима динамики (рис. 22).

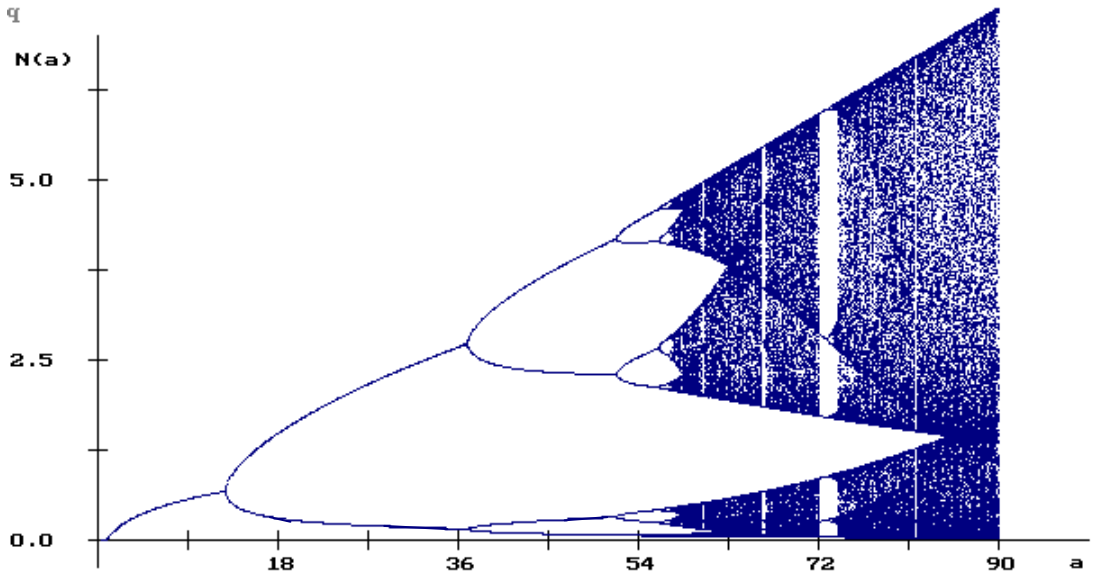

Рис. 22. Бифиркационная диограмма модели Хассела при изменении параметра *a* и при виксированном значении параметра *b* = 5

С другой стороны при больших фиксированных значениях параметра *a* (например, при *a*=30 и более) рост параметра *b* приводит к таким же перестройкам режима динамики численности популяции, как и рост параметра *a* при фиксированных значениях *b*. Различие заключается в том, что при росте *b* бифуркации происходят на фоне падения равновесного уровня численности, в то время как при росте *a* - на фоне его роста (рис. 23).

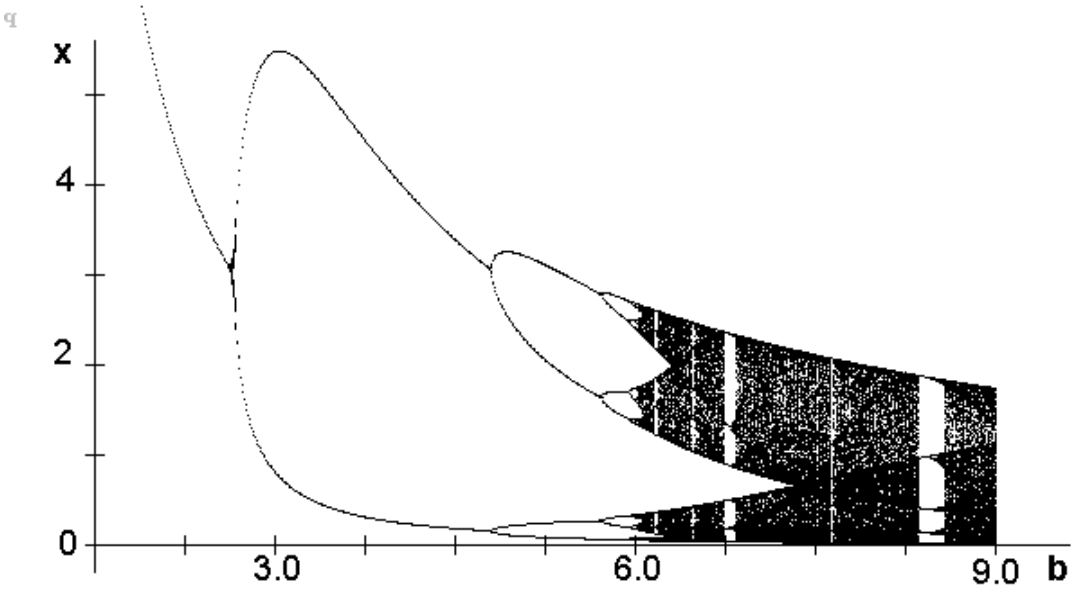

Рис. 22. Бифиркационная диограмма модели Хассела при изменении параметра *b* и при виксированном значении параметра *a* = 5

Исследование хаотических режимов динамического поведения, получаемых в моделях Ферхюльста, Рикера, Хасселла и других, позволяет выявить некоторые общие закономерности, проявляющиеся при достаточно большом значении мультипликативного параметра. Если в начале такого хаотического поведения значение численности невелико, то в течение достаточно большого ряда последовательных поколений будет наблюдаться медленный рост (который может сопровождаться в отдельных поколениях даже некоторыми небольшими спадами), после чего имеет место резкий скачок численности вверх, сопровождающийся в следующей генерации значительно большим падением до значения, близкого к начальному уровню. Эти периодические переломы не будут, однако, возвращать популяцию точно на начальный уровень. Следовательно, несмотря на явный периодический характер изменения численности, не будет обнаружено полных совпадений ни по значениям численности, ни по числу генераций в фазе возрастания. Подобное не строго периодическое поведение численности характерно для многих естественных популяций высших организмов.

3.7. Заключительные замечания

Долгое время считалось, что колебания численности обуславливаются либо периодическими воздействиями внешней среды, либо сложными трофическими взаимодействиями внутри биоценоза. Эти представления сложились под сильным влиянием работ В.Вольтерры и его школы, в которых

было показано, что циклические изменения численности характерны для взаимодействия типа "хищник-жертвы" и не появляются при других взаимодействиях таких, как конкуренция, симбиоз и т.п. Однако в настоящее время стало ясно, что если учитывать сезонность процессов размножения особей, то наличие экологических плотностно зависимых факторов, лимитирующих рост численности популяции может привести к весьма сложному динамическому поведению этой численности. Взаимодействие сезонности размножения и экологического лимитирования способно, в частности, вызвать возникновение устойчивых колебаний численности одновидовых систем. В этом случае колебания численности определяются сугубо внутренними процессами, протекающими в популяциях, и не связаны с действиями внешних факторов, как-то: климата, хищников, паразитов или запасов питания. Кроме того, как следует из результатов данного раздела, даже в самых простых дискретных моделях динамики численности (точнее, моделях с дискретным временем) появляются нерегулярные, хаотические режимы динамического поведения популяции. Подобные динамические режимы ранее были обнаружены только в стохастических моделях, описывающих изменения численности популяции под действием случайных факторов. Теперь стало ясно, что периодическое или хаотическое изменение численности может быть получено в детерминистических моделях, т.е. определяться чисто детерминистическими факторами, если среди этих факторов присутствует сезонность процессов размножения и плотностно зависимое экологическое лимитирование.

В данном методическом пособии мы подробно рассмотрели все основные результаты, которые получены в одномерных моделях динамики численности, т.е. в моделях, имеющих одну фазовую переменную - общую численность популяции. Естественно, проблематика динамики численности этим не ограничивается. Необходимо рассмотреть закономерности изменения возрастной структуры, динамику размерно весовых характеристик, основные законы генетики популяций. Отдельно следует обсудить закономерности динамики взаимодействующих популяций. Всем этим проблемам будут посвящены отдельные методические пособия.