

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ В МОДЕЛИ «ХИЩНИК-ЖЕРТВА» С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЖЕРТВЫ

О.Л. Ревуцкая

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан

В работе исследуются динамические режимы системы «хищник – жертва» с учетом возрастной структуры жертвы. Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона-Бейли. Предполагается, что регуляция роста численности жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди. Продемонстрирована возможность устойчивого сосуществования взаимодействующих видов при определенных значениях популяционных параметров. Изучены сценарии возникновения колебательных режимов.

Ключевые слова: система «хищник – жертва», возрастная структура, плотностно-зависимая регуляция, устойчивость, динамические режимы.

DYNAMIC REGIMES IN AGE-STRUCTURED PREDATOR-PREY POPULATION MODEL

O.L. Revutskaya

Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS,
Birobidzhan

A discrete time predator-prey model is considered in which the prey population is assumed to have an age structure. The model equations are derived from modification of the Nicholson-Bailey. It is assumed prey population growth is regulated by limiting survival rate of younger individuals. The possibility of stable coexistence of interacting species under certain values of population parameters is demonstrated. Scenarios of the occurrence of oscillatory regimes are studied.

Keywords: predator-prey model, age structure, density-dependent regulation, stability, dynamic regimes.

В данной работе рассматривается система трофических взаимодействий типа «хищник-жертва». Исследуемая модель представляет собой модификацию классической модели Николсона-Бейли, которая была расширена путем добавления возрастной структуры жертвы (Hastings, 1984; Hassell, 2000). Целью работы является изучение сценариев устойчивого сосуществования взаимодействующих видов по типу «хищник-жертва» с учетом возрастной структуры жертвы и выявление механизмов потери их устойчивости.

Предполагается, что динамика численности популяции жертвы может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и

старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Регуляция роста численности жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с увеличением плотности (численности) популяции наблюдается увеличение смертности младших особей. Предположим, что популяция хищников потребляет особей младшего возрастного класса популяции жертвы. Увеличение численности хищника лимитировано количеством молодых особей жертвы, а численность жертвы уменьшается с ростом числа хищников. Тогда модель может быть записана следующей системой рекуррентных уравнений:

$$\begin{cases} X_{n+1} = rY_n \exp(-bZ_n), \\ Y_{n+1} = \exp(-\alpha X_n - \beta Y) X_n + vY_n, \\ Z_{n+1} = crY_n (1 - \exp(-bZ_n)), \end{cases} \quad (1)$$

где n – номер сезона размножения, X ($X>0$) и Y ($Y>0$) – численности младшего и старшего возрастного класса жертвы, Z ($Z>0$) – численность популяции хищника, r ($r>0$) – репродуктивный потенциал популяции жертвы, v ($0<v\leq 1$) – коэффициент выживаемости взрослых особей жертвы. Функция выживаемости молоди жертв имеет вид: $s(X_n, Y_n) = \exp(-\alpha X_n - \beta Y)$, где α ($\alpha\geq 0$) и β ($\beta\geq 0$) – коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей, соответственно. Параметр b соответствует скорости потребления неполовозрелых особей жертвы и характеризует интенсивность ущерба, нанесенного им популяцией хищников, функция $w(Z)=1-\exp(-bZ)$ описывает долю от $X=rY$, которую потребляют хищники, коэффициент c характеризует скорость конвертации биомассы жертв в биомассу хищников в следующий сезон размножения.

При $Z=0$ модель (1) сводится к системе двух рекуррентных уравнений, описывающих динамику численности двухвозрастной популяции, которая была подробно исследована в работах (Фрисман и др., 2010; Frisman et al., 2011).

Замена переменных $\beta X \rightarrow x$, $\beta Y \rightarrow y$, $\beta Z \rightarrow z$ позволяет записать исследуемую модель (1) в новых переменных - «относительных» численностях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n), \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y) x_n + v y_n, \\ z_{n+1} = c r y_n (1 - \exp(-\gamma z_n)), \end{cases} \quad (2)$$

где $\rho = \alpha/\beta$, $\gamma = b/\beta$.

Проведенное исследование выявило, что система (2) имеет три неподвижных точки, соответствующие стационарным состояниям: 1 - (0,0,0), 2 - $(\bar{x}, \bar{y}, 0)$, 3 - $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$. Каждое состояние равновесия отвечает определенному сценарию сосуществования взаимодействующих видов.

Для демонстрации динамики системы (2) были построены карты динамических режимов (рис. 1). Значения модельных параметров, в данном случае, подбирались таким образом, чтобы показать все варианты сосуществования видов и различные динамические режимы. Как видно на рисунке 1, при разных значениях популяционных параметров происходит либо полная гибель рассматриваемых видов (сценарий I), либо жертва существует в отсутствии хищника (сценарий II). Наконец, возможна область популяционных параметров, при которой жертва и хищник сосуществуют (сценарий III).

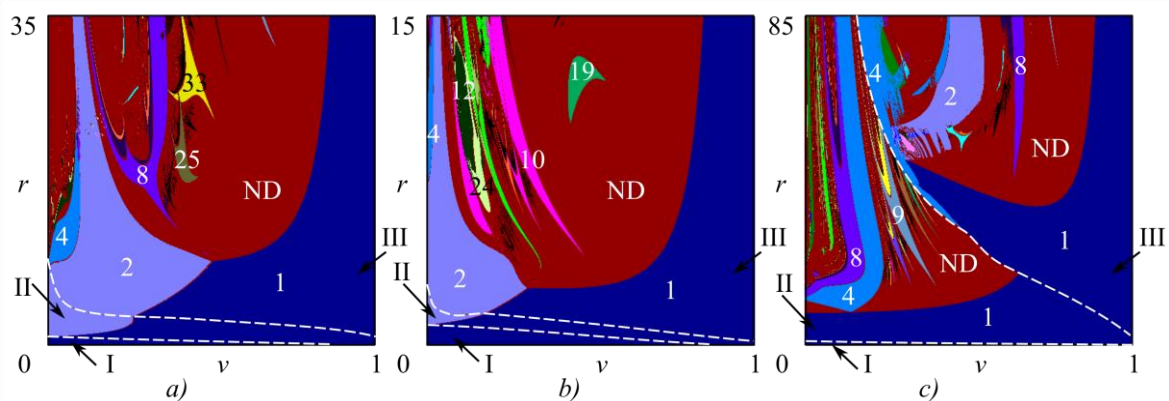


Рис. 1. Карты динамических режимов системы (2) при $c=0.9$ и $x_0=1.5, y_0=1.5, z_0=0.5$; (a) $\rho=0.11, \gamma=0.33$; (b) $\rho=0.11, \gamma=1.5$; (c) $\rho=1.5, \gamma=0.33$. Числами обозначены длины, наблюдаемых циклов, ND – область нерегулярных режимов

Показано, что увеличение параметра γ ($\gamma > 1 > \rho$, т.е. $b > \beta > \alpha$), характеризующего отношение интенсивности атак хищника и внутривидовой конкуренции со стороны взрослых особей жертвы на молодежь, сужает область устойчивости неподвижных точек системы (2) (как полутривиальной $(\bar{x}, \bar{y}, 0)$, так и нетривиальной $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$) (рис. 1b). При этом область сосуществования жертвы и хищника увеличивается. Одновременно с этим, увеличение параметра ρ (так, что $\rho > 1 > \gamma$, т.е. $\alpha > \beta > b$), характеризующего внутривидовую конкуренцию жертв, приводит к расширению области устойчивости неподвижных точек системы (2). При этом заметно увеличивается область параметров, при которых жертва существует в отсутствии хищника (сценарий II) (рис. 1c).

Установлено, что потеря устойчивости решений системы (2) происходит по сценариям Неймарка-Сакера и удвоения периода (рис. 1). В первом случае потеря устойчивости решений сопровождается рождением инвариантной кривой в фазовом пространстве системы. Плотности двух видов жертв и хищника при этом колеблются вокруг неустойчивой неподвижной точки с координатами $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ (или $(\bar{x}, \bar{y}, 0)$ в зависимости от значений параметров). Во втором случае – возникают устойчивые колебания численностей, порождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода. Дальнейший рост коэффициента репродуктивного потенциала r приводит к аттракторам весьма

причудливой формы (рис. 2), что говорит о сложном характере динамических режимов исследуемой модели (2).

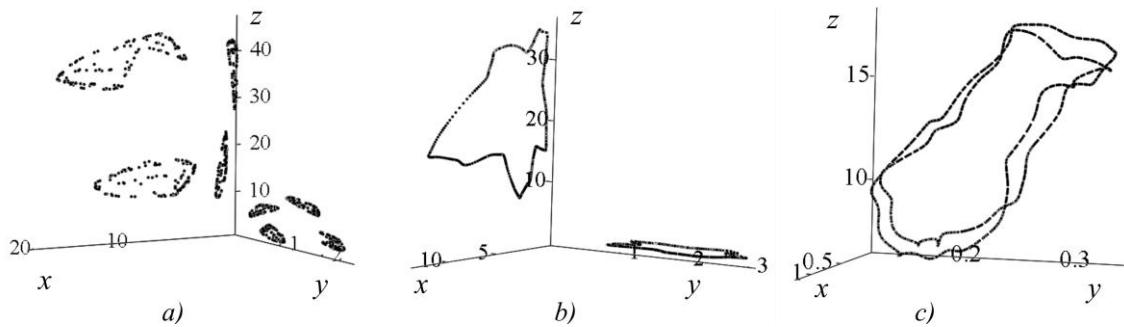


Рис. 2. Фазовые портреты системы (2) при $c=0.9$ и (a) $r=23.38$, $v=0.204$, $\rho=0.11$, $\gamma=0.33$; (b) $r=14.63$, $v=0.052$, $\rho=0.11$, $\gamma=1.5$; (c) $r=54.99$, $v=0.56$, $\rho=1.5$, $\gamma=0.33$

Таким образом, исследование системы (2) показало, что реализация каждого из сценариев развития взаимодействующих видов сложным образом зависит от соотношений популяционных параметров. В частности, устойчивое сосуществование хищника и жертвы с простой возрастной структурой возможно при сопоставимых значениях интенсивности атак хищника и внутривидовой конкуренции или в случае, когда межвидовое взаимодействие сильнее внутривидового. Если при этом внутривидовая конкуренция жертв более выражена, чем интенсивность потребления жертв хищниками, то область их сосуществования заметно сужается.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-51-45004 ИНД_а.

Список литературы:

Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Изв. вузов «ПНД». 2010. Т. 18, № 2. С. 111-130.

Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // Ecological Modelling. 2011. Vol. 222. P. 1943-1950.

Hassell M.P. Host-parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. 2000. Vol. 69. P. 543-566.

Hastings A. Age-Dependent Predation Is Not a Simple Process. II. Wolves, Ungulates, and a Discrete Time Model for Predation on Juveniles with a Stabilizing Tail // Theoretical population biology. 1984. V. 26. P. 271-282.