

## О ВЛИЯНИИ ПЕРИОДИЧЕСКИХ ВОЗМУЩЕНИЙ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ С ПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ

Л.В. Недорезов, А.М. Садыков

In paper there is the consideration of model of population dynamics with overlapping generations. Within the framework of model it is assumed that trajectories are broken periodically (there are the "jumps down") that can correspond to influence of winter periods onto insect population dynamics. The global properties of model are analyzed and, in particular, it was shown that if the probability of surviving during the winter period is constant there are no cyclic regimes in model (but at the same time there is the possibility of existence of regimes with several non-trivial stationary states). Also there are the considerations of some partial cases of model for the situations when the probability of surviving during the winter period depends on average of population size on any time interval. For considering partial cases one-parameter sets of discrete models were obtained (the time moments of determination of population size are used as set parameter) which are produced by the respective continuous-discrete model.

### Введение

Анализ влияния периодических (импульсных) воздействий на динамику численности популяции с неперекрывающимися поколениями [10] позволил показать, что в общем случае коэффициент размножения популяции зависит от значения соответствующего параметра (величины воздействия) нелинейным образом. При этом были определены условия (на численность популяции, значения коэффициентов и др.), когда коэффициент размножения популяции зависит от данного показателя линейно. Этот результат обобщает имеющиеся представления о характере зависимости коэффициента размножения популяций насекомых от погодных условий ([3], [5]).

С другой стороны, вопрос об учете зависимости коэффициента размножения от подобных воздействий (в частности, от периодически повторяющихся зимних погодных условий) представляется весьма актуальным, поскольку многие математические модели динамики численности «строятся» изначально в виде

---

© 2004 Л.В. Недорезов, А.М. Садыков

E-mail: leo@icipe.org

Международный центр по физиологии и экологии насекомых, Найроби, Кения

рекуррентных уравнений (см., например, [2], [5], [4] и мн. др.). При построении таких моделей, когда по существу описание действия всех внутривидовых механизмов сосредоточено в одной единственной функции (коэффициенте размножения), неправильный учет влияния погодных условий может привести, соответственно, и к неправильным результатам (в идентификации типа динамики численности, ширины фазового портрета динамики и др.).

В настоящей работе рассматривается математическая модель динамики численности изолированной популяции, являющаяся, по существу, обобщением известной модели Ферхюльста [12]. В рамках модели предполагается, что траектории периодически терпят разрыв (в частности, в течение всего зимнего периода никакой жизнедеятельности в популяции насекомых нет и изменение численности в этом случае можно описывать как некий «скачкообразный» процесс, приводящий к уменьшению численности). Сразу же заметим, что моменты времени, при которых наблюдается разрыв траекторий, могут соответствовать не только времени наступления зимних погодных условий, но и времени сбора урожая, когда также наблюдается скачкообразное изменение численности популяции. Сходная картина будет также наблюдаться в случае, когда периодически применяются те или иные защитные средства, снижающие численность популяции (при этом, конечно, не должно наблюдаться эффекта последствия; если такой эффект имеется, то описание динамики популяции в виде разрывных траекторий неприемлемо).

## 1. Описание модели

Пусть  $t_k$ ,  $k = 0, 1, 2, \dots$ ,  $t_{k+1} - t_k = h = \text{const} > 0$  моменты наступления зимних погодных условий (и, соответственно, начала следующего вегетационного периода). Динамику численности популяции на каждом интервале  $[t_k, t_{k+1})$  будем описывать с помощью следующего уравнения:

$$\frac{dx}{dt} = xR(x), \quad (1)$$

где  $x(t)$  – численность популяции в момент времени  $t$ , а функция  $R(x)$  описывает смертность особей, их рождаемость, а также воздействие внутривидовых саморегуляторных механизмов на динамику популяции. Будем предполагать, что функция  $R(x)$  удовлетворяет следующим ограничениям:

$$R(0) > 0, \quad \frac{dR}{dx} < 0, \quad R(\infty) = -\infty, \quad (2)$$

где величина  $R(0)$  является мальтузианским параметром (разность между интенсивностью рождаемости и интенсивностью смертности особей). Снижение величины  $R(x)$  с ростом численности популяции обусловлено усилением действия саморегуляторных механизмов. Ограничения (2) являются в определенном смысле общепринятыми ([1], [6], [7] и др.).

Обозначим через  $x(t_k - 0)$  численность особей в популяции в момент наступления  $k$ -ых зимних погодных условий, через  $p$ ,  $0 \leq p \leq 1$ , – долю особей,

выживших к началу следующего вегетационного периода. Тогда в моменты времени  $t_k$  выполняются следующие соотношения:

$$x(t_k) = px(t_k - 0). \quad (3)$$

Пусть  $x_k = x(t_k)$ . Соотношение (3) определяет начальные условия для уравнения (1) на следующем временном интервале. Отметим, что в дальнейшем нас будет интересовать поведение последовательности  $\{x_k\}$ , что однозначно определяет характер поведения решений модели (1)–(3).

Также отметим, что в общем случае доля выживших особей  $p$  не является величиной постоянной и определяется условиями питания особей в течение определенного времени. В рамках модели (1)–(3) это может быть учтено (косвенно) как зависимость величины  $p$  от средней численности популяции (например, на протяжении всего вегетационного периода):

$$p = p \left( \frac{1}{h} \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(s) ds \right). \quad (4)$$

При этом естественно предполагать, что увеличение средней численности популяции приводит к ухудшению условий питания, что в свою очередь приводит к увеличению смертности особей в течение зимнего периода. Таким образом, производная функции (4) отрицательна. Если рассматривать ситуацию, когда «скачки вниз» обусловлены сбором урожая, то наиболее естественным представляется предположение  $p = const$  (но подобное предположение справедливо и в случае, когда «скачки вниз» обусловлены воздействием зимних погодных условий, но корм не является лимитирующим фактором).

## 2. Свойства модели (1)–(3) при $p = const$

Пусть  $K$  решение уравнения  $R(x) = 0$ . Если  $x_0 = x(0) > K$ , то, очевидно, траектория  $\{x_k\}$  модели (1)–(3) за конечное число шагов «войдет» в область  $x \leq K$  (и в дальнейшем ни при каких условиях не выйдет за границы интервала  $[0, K]$ ). Поэтому можно изначально предполагать, что численность популяции не превосходит данной величины  $K$ ,  $x_0 = x(0) < K$ .

1. При неотрицательных начальных данных траектория модели (1)–(3)  $\{x_k\}$  неотрицательна и ограничена.

2. При выполнении неравенства

$$pe^{R(0)h} < 1 \quad (5)$$

популяция вырождается при любых начальных значениях численности. Иными словами, при выполнении условия (5) в модели реализуется режим безусловного вырождения популяции. В дальнейшем будем предполагать, что для модели (1)–(3) в (5) реализуется обратное неравенство.

3. Пусть

$$\psi(x) = \int \frac{dx}{xR(x)}.$$

При  $0 < x < K$  из ограничений (2) следует, что функция  $\psi(x)$  монотонно возрастает,  $\psi'(x) > 0$ , и, при  $x$ , изменяющемся от 0 до  $K$ , значения  $\psi(x)$  изменяются от  $-\infty$  до  $+\infty$ . Таким образом, существует обратная функция,  $\psi^{-1}$ , которая определена на всем интервале  $(-\infty, +\infty)$  и ограничена,  $0 \leq \psi^{-1} \leq K$ .

С учетом этого, решение модели (1) – (3) может быть представлено в следующем виде (при начальных условиях  $x_k = x(t_k)$ ):

$$x_{k+1} = p\psi^{-1}(\psi(x_k) + h). \quad (6)$$

Функция, стоящая в правой части уравнения (6), монотонно возрастает (по  $x_k$ ) и, следовательно, в модели (1)-(3) возможны только режимы монотонной стабилизации численности популяции на каком-либо уровне.

Количество нетривиальных состояний равновесия определяется уравнением

$$\psi\left(\frac{x}{p}\right) = \psi(x) + h,$$

которое, очевидно, определено при  $0 < x < pK$ . Учитывая то, что вторая производная функции  $\psi(x)$  может менять знак (по условиям (3)), последнее уравнение может в общем случае иметь несколько решений.

### 3. Частный случай: $R$ – линейная функция

Рассмотрим частный случай модели (1) – (3):

$$R(x) = \alpha - \beta x,$$

где  $\alpha, \beta = const > 0$ . Коэффициент  $\alpha$  – мальтузианский параметр популяции,  $\beta$  – коэффициент саморегуляции. Интегрируя (1), с учетом (3) получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{1 + Bx_k}, \quad (7)$$

где параметры  $A$  и  $B$  имеют вид:

$$A = pe^{\alpha h}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha}(e^{\alpha h} - 1).$$

Модель (7) является известной моделью Скеллама [11] и, следовательно, в данном случае в модели (1) – (3) могут реализоваться только два динамических режима: популяция либо вырождается при любых начальных значениях численности, если  $A < 1$ , либо численность популяции стабилизируется на единственном положительном уровне при ненулевых начальных значениях при выполнении обратного неравенства.

При выведении модели (7) мы исходили из предположения, что все измерения численности популяции происходили в моменты времени  $t_k$  (после скачка). В то же время для насекомых в бореальных лесах часто наиболее приемлемым временем измерения численности является осень (т.е. «до скачка траектории»).

И при этом возникает весьма важный вопрос – а сохраняется ли вид дискретной модели? Или, точнее, как зависит вид дискретной модели от выбора момента времени, когда осуществляются измерения численности популяции?

Пусть  $\tau$ ,  $\tau \leq h$ , - время первого измерения и, соответственно,  $t_k + \tau$  - моменты времени измерения численности популяции,  $x_k = x(t_k + \tau)$ . Интегрируя (1) с учетом сделанных предположений получаем следующую дискретную модель:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{1 + Cx_k}, \quad (8)$$

где коэффициент  $C$  имеет вид:

$$C = \frac{\beta}{\alpha}(e^{\alpha(h-\tau)} - 1 + p(e^{\alpha\tau} - 1)e^{\alpha(h-\tau)}). \quad (9)$$

Таким образом, получаем, что независимо от выбора момента измерения численности при сделанных выше предположениях всегда возникает модель Скеллама (8). Однако, если при измерениях после «скачка вниз», когда  $\tau = 0$  и реализуется модель (7), коэффициент  $B$  не зависит от коэффициента выживаемости  $p$ , то в более общем случае коэффициент  $C$  (9) зависит как от величины  $\tau$  (и от соотношения величин  $h$  и  $\tau$ ), так и от значения  $p$ .

#### 4. Частный случай: $R$ – линейная функция, $p$ – экспоненциально убывающая функция от средней численности популяции

Рассмотрим более сложный случай, когда доля выживших особей за зимний период зависит от условий питания в течение всего вегетационного периода (в рамках модели (1)-(3) это может быть учтено как зависимость выживаемости от средней численности популяции на соответствующем временном интервале (4)):

$$p = \exp\left(-b \int_{t_k}^{t_{k+1}} x(s) ds\right), \quad (10)$$

где  $b$  – положительный параметр, отражающий «чувствительность» выживаемости от условий питания: при фиксированной средней численности популяции рост параметра  $b$  приводит к снижению коэффициента выживаемости. В (10) предполагается, что с ростом величины интеграла (средней численности популяции) коэффициент выживаемости экспоненциально снижается. Когда  $R$  – линейная функция, значение интеграла в (10) может быть найдено аналитически, что позволяет (после некоторых упрощений) получить следующее соотношение для доли выживших особей за зимний период:

$$p = \frac{1}{\left(1 - \frac{\beta}{\alpha}x_k + \frac{\beta}{\alpha}x_k e^{\alpha h}\right)^{\frac{b}{\beta}}}$$

Таким образом, окончательно получаем следующую модель динамики численности популяции:

$$x_{k+1} = \frac{Ax_k}{(1 + Bx_k)^{\frac{b}{\beta} + 1}}, \quad (11)$$

где

$$A = e^{\alpha h}, \quad B = \frac{\beta}{\alpha}(e^{\alpha h} - 1).$$

Модель (11) является известной моделью М.П.Хасселла [8,9], анализу которой посвящено значительное число публикаций.

Здесь важно отметить, что модель (11) была получена в предположении, что имеется возможность определения численности популяции после «скачка вниз» (т.е. в начале следующего вегетационного периода). В то же время, как уже отмечалось, для многих видов лесных насекомых бореальной зоны наиболее приемлемым моментом времени для оценивания численности популяции является осень (т.е. момент времени до «скачка вниз»). Если ввести обозначение  $x_k = x(t_k - 0)$ , то для последовательности  $\{x_k\}$  будет справедливо следующее рекуррентное уравнение:

$$x_{k+1} = \frac{(q + 1)x_k}{\frac{\beta}{\alpha}qx_k + (\frac{\beta}{\alpha}qx_k + 1)^{\frac{b}{\beta}}}, \quad (12)$$

где

$$q = e^{\alpha h} - 1.$$

Сравнивая модели (11) и (12), получаем, что выбор вида модели существенным образом зависит от момента оценивания численности популяции (сбора экспериментальной информации). Если измерения численности происходят осенью, то нет оснований для использования при аппроксимации данных, например, рассматриваемой модели в виде (11), а не (12). Минимизируемые функционалы, используемые при оценивании параметров моделей, будут разными, что может привести к различным значениям оцениваемых параметров. Формально модели (11) и (12) разные, однако, они обладают одними и теми же динамическими режимами при равных значениях параметров «базовой» модели (1)-(3).

Более того, предполагая, что оценивание численности популяции происходит в некоторые фиксированные моменты времени (не обязательно связанные с моментами скачкообразного изменения численности), можно получить однопараметрическое семейство математических моделей с дискретным временем, которые «порождаются» моделью (1)-(3). Это семейство моделей в данном случае можно назвать *обобщенной моделью Хасселла* (учитывая тот факт, что при одном из значений параметра данного семейства мы имеем классическую модель М.П.Хасселла [8,9]).

Пусть, как и в предыдущем варианте,  $\tau$ ,  $\tau \leq h$ , – время первого измерения численности популяции и, соответственно,  $t_k + \tau$  – моменты времени измерения численности популяции,  $x_k = x(t_k + \tau)$ . Предполагая, что величина «скачка вниз» определяется соотношением (9), получаем следующее соотношение для

доли выживших особей за зимний период:

$$p = \left( \frac{\alpha e^{\alpha\tau} - \beta x_k (e^{\alpha\tau} - 1)}{\alpha e^{\alpha\tau} + \beta x_k (e^{\alpha h} - e^{\alpha\tau})} \right)^{\frac{b}{\beta}}.$$

Подставляя полученное выражение в модель (8) (с учетом соотношения (9)), получаем требуемое семейство дискретных моделей.

## 5. Заключение

Анализ динамики численности изолированной популяции, которая испытывает периодические воздействия, показывает, что при постоянной вероятности выживаемости особей наблюдаются только режимы монотонной стабилизации численности на каком-либо уровне. Смертность особей при этом может иметь достаточно сложную зависимость от численности популяции.

Важно отметить, что даже в такой относительно простой ситуации возможна реализация динамических режимов с неединственной точкой стабилизации системы (триггерные режимы). Реализация подобных режимов связана со спецификой функционирования саморегуляторных механизмов и в достаточно простых ситуациях данные режимы не реализуются (в частности, когда динамика популяции описывается моделью Ферхюльста).

Другим важным следствием проведенного анализа моделей является выявление семейств дискретных моделей, которые могут быть порождены каждой моделью типа (1)-(3). Зависимость вида дискретной модели от момента сбора экспериментальной информации накладывает существенные ограничения на выбор вида математической модели при аппроксимации экспериментальных данных. Если, например, измерения численности осуществляются в начале вегетационного периода, то при определенных условиях наиболее приемлемой для описания динамики является модель Хасселла [8, 9]. В то же время для измерений, проводимых в осенний период (что во многих случаях и наблюдается), целесообразно использовать модель (10), которая в литературе не встречается.

Таким образом, неправильный выбор дискретной модели при аппроксимации экспериментальных данных может привести к неверной оценке параметров популяционной динамики. С другой стороны, непосредственное использование непрерывно-дискретной модели (1)-(3) для оценивания параметров не приведет к искажению самих оценок, однако, это может быть сопряжено с серьезными математическими проблемами.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. - 181 с.
2. Воронцов А.И. *Патология леса*. М.: Лесная промышленность, 1978. - 272 с.
3. *Динамика численности лесных насекомых* / А.С. Исаев и др., Новосибирск: Наука, 1984. - 224 с.

4. Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В. *Черный пихтовый усач*. Новосибирск: Наука, 1988. - 270 с.
5. *Популяционная динамика лесных насекомых* / А.С. Исаев и др., Москва: Наука, 2001. - 347 с.
6. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. - 352 с.
7. Смит Дж.М. *Модели в экологии*. М.: Мир, 1976. - 184 с.
8. Hassell M.P. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, 1978. - 238 p.
9. Hassell M.P. *Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics* // *Oikos*, 1980, V. 35, N.2. P. 150-160.
10. Nedorezov L.V., Nazarov I.N., Nazarov O.N. *The Continuous-Discrete Models for Competition of Two Species* // *Int. Journal of Chaos Theory and Applications*. 1998. V.3, N.1-2. P.39-51.
11. Skellam J.G. *Seasonal periodicity in theoretical population ecology* // *Proc. 5th Berkeley*. 1967. V.4. P.179-205.
12. Verhulst P.F. *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement* // *Corresp. Math. et Phys.* 1838. V.10. P. 113-121.