

УДК: 51-76:574.34

Влияние изъятия на динамику численности сообщества «хищник–жертва» с учетом возрастной структуры жертвы

О. Л. Ревуцкая^а, М. П. Кулаков^б, Е. Я. Фрисман^с

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

E-mail: ^а oksana-rev@mail.ru, ^б k_matvey@mail.ru, ^с frisman@mail.ru

Получено 21.05.2021.

Принято к публикации 08.06.2021.

В работе изучено влияние избирательного антропогенного изъятия на режимы динамики сообщества «хищник–жертва» с возрастной структурой. Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона–Бейли. Предполагается, что регуляция роста численности популяции жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди. Целью работы является изучение механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в модели динамики сообщества «хищник–жертва» с возрастной структурой жертвы при избирательном изъятии особей. Рассмотрены случаи, когда осуществляется изъятие только из младшего, либо только из старшего возрастного класса жертвы, либо из двух возрастных классов жертвы одновременно, либо из популяции хищника. Изучены условия устойчивого сосуществования взаимодействующих видов и сценарии возникновения колебательных режимов численности. Показано, что изъятие только молодых особей жертвы или одновременное изъятие молодых и взрослых особей приводит к расширению области значений параметров, при которых наблюдается устойчивая динамика популяции жертвы как при наличии хищника, так и без него. При этом уменьшается диапазон значений параметров, при которых отмечается бистабильность динамики, когда в зависимости от начальных условий хищник либо сохраняется в сообществе либо погибает от недостатка питания. В случае изъятия части взрослых особей жертв или хищников сохранение хищника в сообществе обеспечивается высокими значениями коэффициента рождаемости жертвы, причем при этом увеличивается параметрическая область бистабильности динамики. При изъятии как молоди жертвы, так и хищников увеличение значений выживаемости взрослых особей жертв приводит к стабилизации динамики видов. Продемонстрировано, что изъятие части молодых особей жертв может приводить к затуханию колебаний и стабилизировать динамику жертвы в отсутствие хищника. Более того, оно может изменить сценарий сосуществования видов — от обитания жертвы без хищника к устойчивому сосуществованию обоих видов. Выявлено, что изъятие особей жертв либо только из ее старшего возрастного класса, либо из популяции хищника может приводить к затуханию колебаний и устойчивой динамике взаимодействующего сообщества или к разрушению сообщества, то есть к гибели хищника.

Ключевые слова: модель Николсона–Бейли, возрастная структура, плотно-зависимая регуляция, изъятие, устойчивость, динамические режимы

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.

UDC: 51-76:574.34

Influence of harvesting on the dynamics of predator-prey community with age-structure for prey

O. L. Revutskaya^a, M. P. Kulakov^b, E. Ya. Frisman^c

Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

E-mail: ^a oksana-rev@mail.ru, ^b k_matvey@mail.ru, ^c frisman@mail.ru

Received 21.05.2021.

Accepted for publication 08.06.2021.

The paper studies the influence of selective harvest on dynamic modes of the «predator–prey» community with age structure for prey. We use a slight modification of the Nicholson-Bailey model to describe the interaction between predator and prey. We assume the prey population size is regulated by a decrease in survival rate of juvenile with an increase in the size of age class. The aim is to study the mechanisms of formation and evolution of dynamic modes for the structured «predator–prey» community model due to selective harvesting. We considered the cases when a harvest of some part of predator or prey population or one of the prey's age classes is realized. The conditions of stable coexistence of interacting species and scenarios of the occurrence of oscillatory modes of abundance are studied. It is shown the harvesting of only young individuals of prey or simultaneous removal of young and adult individuals leads to expansion of parameter space domain with stable dynamics of prey population both with and without a predator. At the same time, the bistability domain narrows, in which changing initial conditions leads to the predator either remains in the community or dies from lack of food. In the case of the harvest for prey adult individuals or predator, the predator preservation in the community is ensured by high values of the prey birth rate, moreover bistability domain expands. With the removal of both juvenile preys and predators, an increase in the survival rates of adult prey leads to stabilization of the community dynamics. The juveniles' harvest can lead to damping of oscillations and stabilize the prey dynamics in the predator absence. Moreover, it can change the scenario of the coexistence of species — from habitation of preys without predators to a sustainable coexistence of both species. The harvest of some part of predator or prey or the prey's older age class can lead to both oscillations damping and stable dynamics of the interacting species, and to the destruction of the community, that is, to the death of predator.

Keywords: Nicholson–Bailey model, age structures, density-dependent regulation, harvest, stability, dynamic modes

The work was performed within the scope of the state task of the Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS.

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2021, vol. 13, no. 4, pp. 823–844 (Russian).

1. Введение

Изучение взаимодействий типа «хищник–жертва», когда увеличение численности одного вида (хищника) ведет к уменьшению другого (жертвы), является одной из важнейших задач экологии сообществ, решению которой посвящены многие теоретические, лабораторные и полевые исследования [Вольтерра, 2004; Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935; Rosenzweig, MacArthur, 1963; Колмогоров, 1972; Hassell, May, 1973; Свирежев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985; Mills, Getz, 1996; Hassell, 2000; Fryxell et al., 2007; Abbott, Dwyer, 2007; Тютюнов, Титова, 2018; Bešo et al., 2019; Фрисман и др., 2019]. Согласно «функциональной» классификации [Thompson, 1982] выделяют четыре основных типа хищников: истинные хищники, или хищничество в узком смысле слова, хищники с пастбищным типом питания, паразитоиды и паразиты [Бигон, 1989]. Несмотря на экологическую специфичность разных способов питания, все типы хищников связаны между собой всевозможными переходами. Например, паразитоиды тесно связаны с определенным организмом хозяина (подобно паразитам), они не вызывают быстрой гибели хозяина (аналогично паразитам и хищникам с пастбищным типом питания), но со временем гибель хозяина неизбежна (как и в случае с истинными хищниками) [Бигон, 1989; Hassell, 2000].

В данной работе взаимодействие «хищник–жертва» будем понимать в широком смысле, включая все формы добывания пищи.

Попытки анализа причин, определяющих динамику систем «хищник–жертва», и количественное описание такой динамики привели к появлению двух групп математических моделей — с непрерывным (в основу легла модель Лотки–Вольтерры [Lotka, 1925; Volterra, 1928]) и дискретным (на основе модели Николсона–Бейли [Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935]) временем [Бигон, 1989]. В отличие от модели Лотки–Вольтерры, в которой предполагается, что поколения взаимодействующих популяций полностью перекрываются, а процессы рождаемости и смертности непрерывны, в модели Николсона–Бейли полагается, что популяции имеют дискретные и синхронизированные поколения [Hassell, 2000; Фрисман и др., 2019].

Непрерывная во времени модель Лотки–Вольтерры и ее модификации могут служить для описания и изучения динамики практически всех типов хищничества. Модель Николсона–Бейли и большинство ее модификаций были предложены для описания динамики взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина [Hassell, 2000; Turchin et al., 2003; Briggs, Hoopes, 2004] и изучения процесса биологического контроля со стороны паразитоидов, при котором численность насекомого-вредителя (хозяина) сокращается до уровня, не вызывающего экономического ущерба [Mills, Getz, 1996; Lane et al., 1999]. При этом порой модифицированные версии модели Николсона–Бейли используют для рассмотрения других типов хищничества, например взаимодействий растительноядных животных и растений [Kang et al., 2008; Kang, Armbruster, 2011] и истинных хищников и их жертв [Hastings, 1984; Wikan, 2017].

Большинство хищников осуществляет избирательное изъятие особей из популяции жертв, тем самым оказывая влияние на ее структуру. В зависимости от того, на какую часть популяции жертвы воздействует хищник, он и вызывает соответствующую перестройку ее структуры [Никольский, 1974]. Следовательно, при изучении динамики взаимодействующих видов важно рассматривать популяционную, прежде всего возрастную, структуру жертвы и влияние ее на динамические режимы биосистемы. Заметим, что модели с дискретным временем хорошо себя зарекомендовали при моделировании динамики численности тех биологических видов, которые характеризуются четко выраженным сезоном размножения и стадийностью развития или возрастной структурой [Фрисман и др., 2019; Фрисман и др., 2021]. Однако, несмотря на некоторый возросший интерес к дискретным моделям в последнее десятилетие [Неверова и др., 2020], для изучения динамики системы «хищник–жертва» с учетом возрастной структуры или стадий развития дискретные модели используют реже, чем модели с непрерывным временем [Фрисман и др., 2019]. Можно выделить немногие работы, в которых системы с дискретным временем служат для описания возрастной структуры хищника

(паразитоида) [Tang, Chen, 2001], жертвы (хозяина) [Hastings, 1984; Jang, Yu, 2011; Wikan, 2017] или жертвы и хищника одновременно [Wang, Gutierrez, 1980; Basson, Fogarty, 1996; Wikan, 2001; Neverova et al., 2019].

При рассмотрении динамики системы «хищник–жертва» важно учитывать антропогенное изъятие особей из популяций как хищника, так и жертвы. Заметим, что изъятие (в том числе промысел) может быть приурочено к определенному сезону (периоду) или возрасту особей, что определяет его дискретный во времени характер и подчеркивает важность использования дискретных во времени моделей [Колли, 1977; Неверова и др., 2017; Ревуцкая и др., 2018; Neverova et al., 2018; Неверова и др., 2020].

Изъятие может проявляться в различных формах в зависимости от того, какие именно виды изучаются; например, это может быть промысел (в том числе охота, рыболовство и т. п.), дератизация (уничтожение грызунов) или борьба с вредителями (насекомыми). Например, если изучаются взаимодействия между паразитоидом и хозяином (насекомым-вредителем), то одновременно с биоконтролем для борьбы с вредителями зачастую может потребоваться использование других методов, включая дополнительный выпуск естественных врагов (в частности, паразитоидов), распыление пестицидов или отлов вредителей с помощью ловушек. Данные стратегии используются как по отдельности, так и в комплексе. Так, в работах [Tang et al., 2008; Jang, Yu, 2012; Wang et al., 2019] были представлены результаты моделирования динамики сообщества «паразитоид–хозяин» на основе модифицированных моделей Николсона–Бейли, где под внешним воздействием (управлением) рассматривались изъятие особей-вредителей посредством распыления пестицидов или установки ловушек, а также выпуск дополнительного количества паразитоидов.

Модифицированные варианты модели Николсона–Бейли как с учетом изъятия, так и без него, в отличие от ее оригинальной версии, могут обладать как равновесным нетривиальным состоянием, предполагающим устойчивое сосуществование двух взаимодействующих популяций, так и различными динамическими режимами. Равновесного состояния можно достичь, например, учитывая плотностно-зависимые эффекты в функциональной записи демографических параметров жертвы и (или) хищника [Beddington et al., 1975; Mills, Getz, 1996; Wang et al., 2019; Weide et al., 2019] или рассматривая возрастную структуру жертвы и (или) хищника [Wang, Gutierrez, 1980; Hastings, 1984; Basson, Fogarty, 1996; Tang, Chen, 2001; Wikan, 2001; Jang, Yu, 2011; Wikan, 2017]. Одновременно с этим учет данных факторов, описываемых различными функциями, может привести к богатому спектру динамических режимов. Такими режимами являются периодические колебания, возникающие в результате бифуркации удвоения периода [Jang, Johnson, 2009; Jang, Yu, 2012; Azizi, Kerr, 2020], квазипериодические колебания, появляющиеся при бифуркации Неймарка–Сакера [Beddington et al., 1975; Tang, Chen, 2002; Jang, Yu, 2011, 2012; Weide et al., 2019], и хаос [Tang, Chen, 2002; Azizi, Kerr, 2020]. Также возможно появление различных нелинейных динамических эффектов, например бистабильности и мультистабильности (сосуществование аттракторов) [Xiao et al., 2002; Kon, 2006; Kang et al., 2008; Xiao, Tang, 2008; Kang, Armbruster, 2011; Huang et al., 2018; Wang et al., 2019], эффекта гидры и парадокса обогащения [Weide et al., 2019].

Данная работа развивает предшествующие авторские исследования [Ревуцкая и др., 2019] и посвящена изучению влияния антропогенного изъятия на динамику сообщества «хищник–жертва», где жертва структурирована по возрасту (стадиям развития). Исследуемая модель представляет собой модификацию модели Николсона–Бейли, в которой учитываются возрастная структура жертвы и плотностное лимитирование выживаемости ее молоди. Целью данной работы является изучение механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в модели динамики сообщества «хищник–жертва» с возрастной структурой жертвы при избирательном изъятии особей.

В рамках настоящей работы сначала рассматривается влияние процессов саморегуляции жертвы и межвидового взаимодействия на динамику сообщества «хищник–жертва» в отсутствие промысла, а затем — воздействие селективного изъятия особей популяции жертвы или

хищника на изменение динамических режимов биосистемы. Исследованы четыре случая, когда осуществляется изъятие из младшего или старшего возрастного класса жертвы, либо из двух возрастных классов жертвы, либо из популяции хищника. Такая постановка задачи позволяет проследить изменение динамических режимов двух антагонистических популяций (жертв и хищников) как в результате внутреннего взаимодействия, так и в силу внешнего воздействия, в частности дифференцированного изъятия.

2. Описание модели сообщества «хищник–жертва»

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. Времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей — до состояния младшего возраста. Описанная ситуация характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения. Примерами могут служить мелкие млекопитающие (белычьи, мышевидные грызуны и т. п.), быстро созревающие рыбы (навага, корюшка и др.), многие насекомые, двух- и трехлетние растения [Дажо, 1975; Фрисман, Скалецкая, 1994; Inchausti, Ginzburg, 1998]. Предполагается, что регуляция роста численности популяции жертвы осуществляется путем лимитирования выживаемости молодёжи, когда с увеличением плотности (численности) популяции наблюдается увеличение смертности младших особей. Тогда модель популяции жертвы может быть записана системой двух рекуррентных уравнений:

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

где n — номер сезона размножения (поколения), X и Y — численности (плотности) младшего и старшего возрастного класса популяции жертвы соответственно, r — коэффициент рождаемости (репродуктивный потенциал) популяции жертвы, v — коэффициент выживаемости взрослых особей жертвы. Функция $s(X_n, Y_n) = \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n)$ описывает зависимость выживаемости неполовозрелых особей от соответствующих численностей. Здесь α и β — коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей соответственно. Динамические режимы модели (1) были подробно изучены и представлены в работах [Фрисман и др., 2010; Frisman et al., 2011].

Рассмотрим ситуацию, когда хищничеству подвергаются молодые особи жертвы. В качестве примера здесь можно привести взаимодействие между рыбами (рыбы-хищники обычно питаются молодью рыб-жертв [Никольский, 1974]) или отношения между паразитоидом и его хозяином (когда в качестве хозяина выступает незрелая стадия другого насекомого, которое затем потребляется одной или несколькими личинками паразитоида [Hassell, 1973, 2000]). Также известны многие виды паразитов, инвазия которых характерна лишь для молодых стадий хозяина (молодь некоторых млекопитающих, птиц или рыб) [Догель, 1962].

При этом предполагается, что рассмотрение возрастной структуры хищника не требуется, например, если его возрастная структура отсутствует, или хищник представлен популяций с непересекающимися поколениями, или его жизненный цикл оказывается намного короче, чем у жертв, или незрелые стадии хищника тоже участвуют в хищничестве, поэтому выделение возрастной структуры оказывается не принципиальным.

В качестве базовой модели взаимодействий типа «хищник–жертва» или «паразит–хозяин» будем рассматривать модель Николсона–Бейли [Nicholson, Bailey, 1935]. С учетом динамики численности структурированной по возрасту жертвы, описываемой системой (1), модель взаимодействующего сообщества может быть записана следующей системой рекуррентных урав-

нений

$$\begin{cases} X_{n+1} = rY_n \exp(-bZ_n), \\ Y_{n+1} = \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n)X_n + vY_n, \\ Z_{n+1} = crY_n(1 - \exp(-bZ_n)), \end{cases} \quad (2)$$

где Z — численность (плотность) популяции хищника. Параметр b соответствует скорости потребления хищниками молодых особей жертвы и характеризует интенсивность ущерба, нанесенного им популяцией хищников. Фактически коэффициент b характеризует межвидовое взаимодействие между популяцией жертв и хищников. При $b = 0$ хищник не оказывает никакого влияния на популяцию жертв, возрастание величины b приводит к усилению воздействия хищников — численность молодых особей жертв уменьшается. Следовательно, функция $m(Z) = \exp(-bZ)$ определяет долю особей жертвы, выживших после нападения хищников или не подвергшихся их воздействию. Функция $w(Z) = 1 - \exp(-bZ)$ описывает долю жертв, погибших в результате хищничества.

Коэффициент c равен доле родившихся хищников от потребления одной особи жертвы и характеризует скорость трансформации биомассы молоди жертв в хищников. Заметим, что параметр c , наряду с b , характеризует взаимодействие видов: чем больше величина c , тем больше будет рождено хищников и, как следствие, интенсивнее будет их воздействие на популяцию жертв. По сути, параметры b и c характеризуют эффективность хищников.

Замена переменных $\beta X \rightarrow x$, $\beta Y \rightarrow y$, $\beta Z \rightarrow z$ позволяет записать исследуемую модель (2) в новых переменных — «относительных» численностях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n), \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n)x_n + vy_n, \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n)), \end{cases} \quad (3)$$

где $\rho = \alpha/\beta$ описывает относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование выживаемости молоди популяции жертвы, $\gamma = b/\beta$ — новое обозначение параметра, который теперь выражает относительную скорость потребления жертвы хищником. Другими словами, γ показывает, насколько снижение численности из-за хищничества превосходит снижение вследствие лимитирования выживаемости молоди.

Система (3) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$, которая соответствует вымиранию обеих антагонистических популяций. В результате транскритической бифуркации TC_0 тривиальная точка теряет устойчивость, и появляется полутривиальная неподвижная точка.

2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = -rw/(1 + \rho r)$, $\bar{y} = \bar{x}/r$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1 - v)/r)$. Полутривиальная неподвижная точка соответствует сосуществованию двух возрастных классов популяции жертвы в отсутствие популяции хищника.

3. В зависимости от типа бифуркации с положительными координатами может быть одна нетривиальная неподвижная точка E_1 , если ее появлению предшествует транскритическая бифуркация TC , или две — неустойчивая (E_2) и устойчивая (E_3) неподвижные точки, которые возникают вследствие седлоузловой бифуркации SN (касательной). После седлоузловой бифуркации в системе взаимодействующих видов наблюдается бистабильность динамики: в зависимости от начальных условий хищник либо сосуществует с жертвой, либо погибает. Нетривиальное равновесие системы (3) соответствует сосуществованию взаимодействующих видов — популяций хищника и жертвы.

Координаты нетривиальных неподвижных точек можно получить из выражений

$$\begin{aligned} \bar{x} &= -rM \ln((1 - v)/rM) / (\rho rM + 1), \quad \bar{y} = \bar{x} / (rM), \\ \bar{z} &= v - 1 + r \exp[\bar{z} / (cr(M - 1)) - \gamma \bar{z} + \rho \bar{z}M / (c(M - 1))], \end{aligned}$$

где $M = \exp(-\gamma \bar{z})$.

Точные значения координат нетривиального равновесия могут быть вычислены любым численным методом решения нелинейных уравнений.

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (3) находятся на основе характеристического многочлена $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$ и задаются линиями, соответствующими разным типам бифуркаций коразмерности 1: 1) транскритической (TC) или седлоузловой (касательной) (SN) $H = -J - 1 - S$ при $\lambda = 1$; 2) удвоения периода (PD) $H = J - 1 + S$ при $\lambda = -1$; 3) Неймарка–Сакера (NS) $H = SJ - J^2 + 1$ при $\lambda = e^{\pm i\phi}$ и $|\lambda| = 1$. Для исследуемой системы (3) границы устойчивости определяются численными методами.

Исследование стационарных точек системы (3) на устойчивость представлено в работе [Ревуцкая и др., 2019]. Выявлено, что потеря устойчивости неподвижных точек может осуществляться по сценарию Неймарка–Сакера (NS), что приводит к возникновению квазипериодических режимов, или по сценарию удвоения периода (PD), при котором возникают регулярные колебания численностей видов.

3. Динамика сообщества в отсутствие изъятия

Влияние процессов внутривидовой конкуренции (саморегуляции) популяции жертвы на динамику сообщества. Сначала рассмотрим изменение динамики системы (3) при варьировании параметра ρ , характеризующего относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование выживаемости молодежи популяции жертвы.

Области устойчивости полутривиального и нетривиального решения системы (3) удобно рассматривать на плоскости параметров v и r (рис. 1). Заметим, что значения параметров модели (3) выбраны таким образом, чтобы существовала возможность появления нетривиального равновесия вследствие как транскритической бифуркации, так и седлоузловой. Области устойчивости стационарных решений определяются бифуркационными линиями, ограничивающими полутривиальное равновесие E_0 и нетривиальное равновесие E_1 (в случае транскритической бифуркации) или E_3 (в случае касательной бифуркации). Далее неподвижную точку, границы ее устойчивости и режимы, возникающие в результате бифуркаций, в случае полутривиального равновесия будем обозначать нижним индексом 0 (например, 1_0 , PD_0 , NS_0), а в случае нетривиального равновесия (E_1 или E_3) — без нижнего индекса (например, 1 , PD , NS).

При небольших значениях ρ , когда вклад в конкуренцию со стороны молодых особей сравнительно невысокий, нетривиальное равновесие E_1 возникает вследствие транскритической бифуркации TC , то есть происходит обмен устойчивостью между полутривиальной (E_0) и нетривиальной (E_1) точками системы (3). Заметим, что при малых значениях ρ устойчивое сосуществование жертвы и хищника отмечается при достаточно невысоких значениях репродуктивного потенциала жертвы r (рис. 1, а).

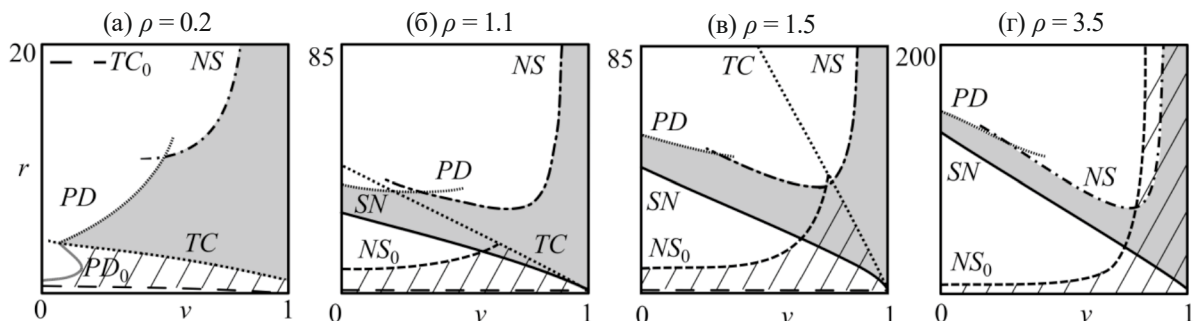


Рис. 1 Области устойчивости неподвижных точек системы (3) при $c = 0.9$, $\gamma = 0.33$ и изменении параметра ρ . Штриховкой и заливкой выделены области устойчивости полутривиального и нетривиального равновесия соответственно. TC , SN , NS , PD — линии бифуркаций транскритической, седлоузловой, Неймарка–Сакера и удвоения периода соответственно

Усиление роли младшего возрастного класса в самолимитировании (т. е. рост значений параметра ρ) приводит к ситуации, когда нетривиальное равновесие E_3 рождается в результате седлоузловой бифуркации SN (рис. 1, б). Как следствие, в системе появляется бистабильность динамики. На рис. 1 область бистабильности устойчивых режимов динамики заключена между бифуркационными линиями SN и TC и соответствует пересечению областей, выделенных штриховкой и заливкой. Дальнейший рост параметра ρ приводит к расширению области бистабильности динамики сообщества (рис. 1, в, з). Одновременно с этим область существования популяции жертвы без хищника расширяется, а область сосуществования видов смещается в сторону высоких значений репродуктивного потенциала жертвы r . Следовательно, при низких значениях ρ хищник и жертва могут сосуществовать при достаточно небольших значениях репродуктивного потенциала жертв, в то время как при больших значениях ρ совместное стабильное проживание популяций возможно при высокой скорости роста популяции жертвы r . При этом чем меньше выживаемость взрослых особей v , тем при более высоких значениях рождаемости r наблюдается равновесная динамика хищников и жертв.

Потеря устойчивости полутривиальной точки E_0 при невысоких значениях ρ происходит по сценарию удвоения периода (при пересечении линии PD_0) (рис. 1, а), а при более высоких — по сценарию Неймарка–Сакера (при пересечении линии NS_0) (рис. 1, б–з). Потеря устойчивости нетривиального равновесия (E_1 или E_3) происходит как по сценарию удвоения периода, так и по сценарию Неймарка–Сакера, причем регулярные колебания численностей, в отличие от квазипериодических, возникают при меньших значениях выживаемости взрослых особей жертвы v (рис. 1).

Численные расчеты показывают, что вариация начальных численностей x_0 , y_0 и z_0 в системе (3) приводит к существенным перестройкам режимов динамики (особенно за пределами области устойчивости полутривиального или нетривиального состояния) (рис. 2).

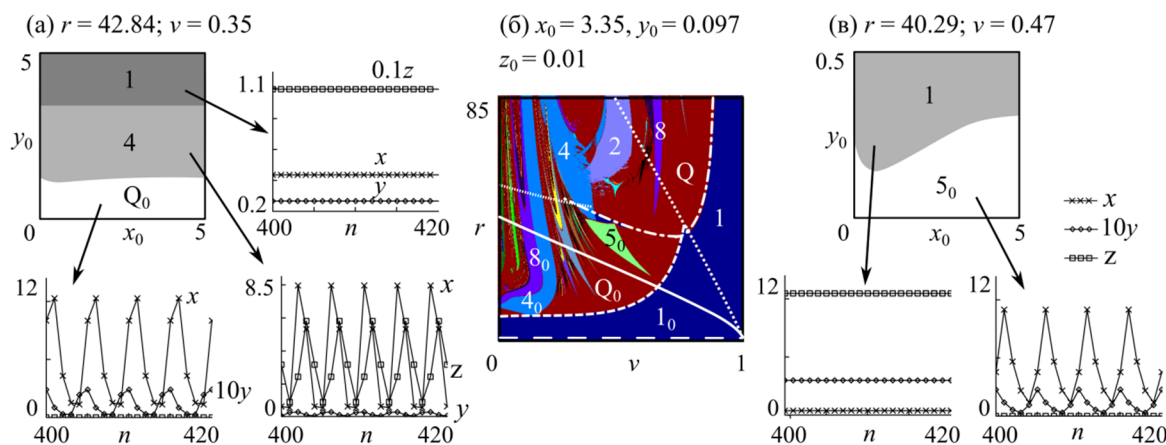


Рис. 2. Бассейны притяжения динамических режимов, дополненные решениями модели (3) (а, в), и карта динамических режимов с нанесенными бифуркационными границами (б) в соответствии с рис. 1 при $c = 0.9$, $\rho = 1.5$, $\gamma = 0.33$. Числа на картах — длина наблюдаемого цикла, Q — квазипериодическая динамика

Бистабильность приводит к тому, что после седлоузловой бифуркации одному набору начальных условий соответствует стационарная динамика с ненулевым числом хищников и жертв, а другому — квазипериодическая динамика Q_0 с нулевым числом хищников (рис. 2, а) или один из множества резонансных циклов, отмеченных в этой области, например циклом длиной 5_0 (рис. 2, в). Кроме того, области стационарной динамики и квазипериодической динамики (Q_0) могут перекрываться резонансными циклами, например 4-циклом (рис. 2, а), что позволяет говорить о мультистабильности. В результате при одном наборе начальных численностей сообщество развивается устойчиво, при втором претерпевает 4-летние колебания, а при третьем популяция жертвы существует без хищника.

Влияние хищничества на динамику сообщества. При невысоких значениях параметра γ , характеризующего относительную скорость потребления хищниками жертв, нетривиальное равновесие возникает вследствие седлоузловой бифуркации SN (рис. 3, а–в), при более высоких — в результате транскритической бифуркации TC (рис. 3, г).

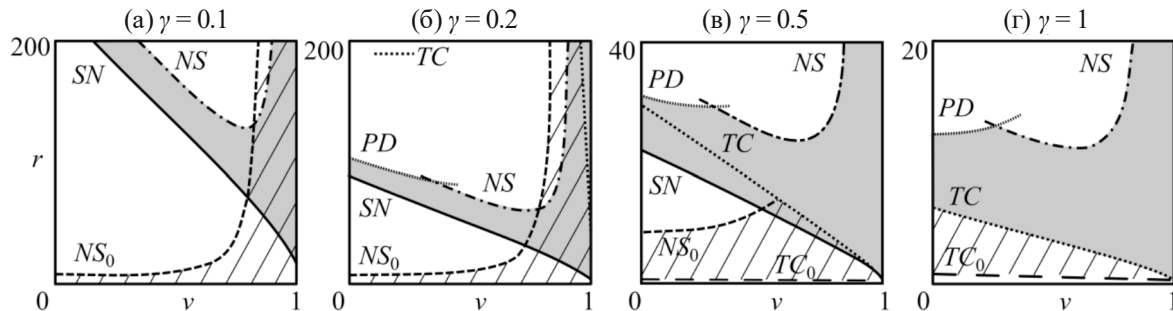


Рис. 3. Области устойчивости неподвижных точек системы (3) при $c = 0.9$, $\rho = 1.5$ и изменении параметра γ . Здесь использованы те же обозначения, что и на рис. 1

Устойчивое сосуществование жертвы и хищника при небольших значениях γ возможно при весьма высоких значениях репродуктивного потенциала r , если выживаемость взрослых особей молоди жертвы v низкая, и достаточно невысоких значениях рождаемости r , когда их выживаемость v высокая. По мере роста значений γ область устойчивого сосуществования взаимодействующих видов, как и область существования жертвы без хищника, смещается в сторону меньших значений репродуктивного потенциала r . При этом область бистабильности динамики сужается — бифуркационная линия TC приближается к SN . Следовательно, с ростом относительной скорости потребления хищниками жертв γ устойчивое существование сообщества «хищник–жертва» возможно при меньших значениях рождаемости популяции жертв r .

Динамика сообщества при изменении параметра c , т. е. относительного числа рожденных хищников, аналогична развитию системы при варьировании параметра γ .

4. Изъятие части особей младшего возрастного класса из популяции жертвы

Рассмотрим ситуацию, когда ведется изъятие части особей младшего возрастного класса из популяции жертвы. Например, добыча преимущественно сеголетков отмечается при промысле некоторых видов млекопитающих (кабана, косули и др.), когда требуется сохранить репродуктивное ядро популяции, состоящее из взрослых самок и крупных самцов-производителей [Данилкин, 1999]. На ранних стадиях развития вредных насекомых могут использоваться механические способы борьбы с ними, направленные на их уничтожение. Считается, что удаление яиц, гусениц или куколок с зараженных культурных растений может быть эффективной мерой борьбы, хотя для этого может потребоваться много усилий и времени [Интегрированная защита..., 2017].

Предполагается, что после периода размножения из младшего возрастного класса популяции жертв изымается фиксированная доля особей u_1 . Тогда модель (3) примет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n)(1 - u_1), \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n)x_n + vy_n, \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n)), \end{cases} \quad (4)$$

где u_1 — доля изъятия особей младшего возрастного класса из популяции жертв.

Система (4) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$.
2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = -rw(1-u_1)/(1+\rho r(1-u_1))$, $\bar{y} = \bar{x}/(r(1-u_1))$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1-v)/r(1-u_1))$.
3. Координаты нетривиального равновесия можно получить из выражений

$$\bar{x} = -rM(w + \gamma\bar{z})(1-u_1)/(\rho rM(1-u_1) + 1), \quad \bar{y} = \bar{x}/(rM(1-u_1)),$$

$$\bar{z} = v - 1 + r(1-u_1) \exp[\bar{z}/(cr(M-1)) - \gamma\bar{z} + \rho\bar{z}M(1-u_1)/(c(M-1))],$$

где $M = \exp(-\gamma\bar{z})$.

Области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек системы (4) при разной интенсивности изъятия молоди жертвы u_1 изображены на рис. 4, а.

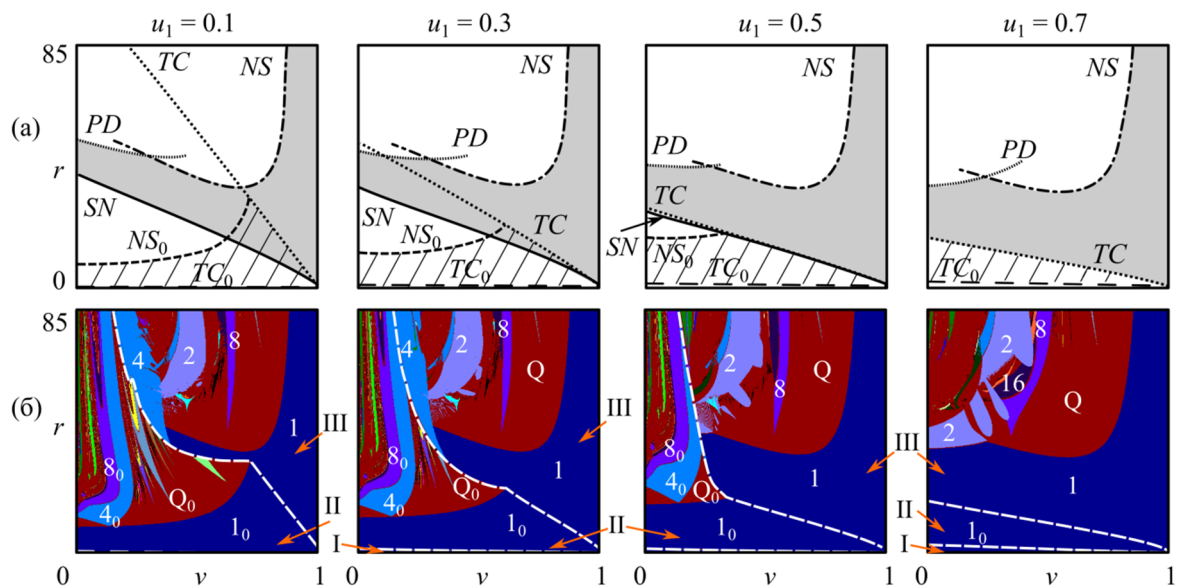


Рис. 4. Области устойчивости неподвижных точек (а) и карты динамических режимов ($x_0 = 3.3546$, $y_0 = 0.0965$, $z_0 = 0.01$) (б) системы (4) при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$ и разных значениях u_1 . Здесь использованы те же обозначения, что и на рис. 1. Числа на картах — длина цикла, Q — квазипериодическая динамика. I — гибель видов; II — жертва существует без хищника; III — жертва и хищник сосуществуют

Как видно на рис. 4, увеличение значений параметра u_1 приводит к ряду качественных перестроек параметрического портреты системы (4).

Во-первых, линия транскритической бифуркации TC приближается к линии седлоузловой бифуркации SN , которая в свою очередь смещается в сторону низких значений r . Следовательно, с ростом u_1 сужается область бистабильности динамики, в которой в зависимости от начальных условий возможен переход от совместного сосуществования видов к ситуации, когда популяция жертвы существует без хищника. Более того, с ростом доли изъятия молоди u_1 область значений параметров, при которых жертва существует в отсутствие хищника, уменьшается, а область значений параметров, при которых взаимодействующие виды устойчиво сосуществуют, расширяется в сторону низких значений рождаемости r . Как следствие, если оценка популяционных параметров жертвы попадает в область существования жертвы без хищника вблизи границы устойчивости — транскритической или касательной бифуркации, тогда рост интенсивности изъятия молоди приведет к смене типа сосуществования видов, т. е. совместно-му обитанию жертвы и хищника.

Во-вторых, линия бифуркации Неймарка–Сакера NS_0 смещается в сторону низких значений v , что соответствует уменьшению области неустойчивости полутривиального равновесия. Значит, увеличение доли изъятия молоди жертв u_1 ведет к стабилизации динамики жертвы в отсутствие хищника.

В-третьих, бифуркационные линии NS и PD сдвигаются в сторону более низких значений r . Подобный сдвиг границ устойчивости неподвижных точек может привести к смене типа динамики системы. В частности, если оценка демографических параметров жертвы лежит в области устойчивой динамики вблизи линии NS или PD , то увеличение доли изъятия молоди может дестабилизировать динамику сообщества и привести к возникновению нерегулярных или периодических колебаний численностей двух видов.

5. Изъятие части взрослых особей из популяции жертвы

Рассмотрим случай, когда из популяции жертв изымается некоторая доля взрослых особей. Ситуация, когда молодь жертвы подвергается атакам хищников, а промысел ведется из половозрелой части популяции, характерна для популяций рыб. В этом воздействие хищников отличается от воздействия вылова, при котором, наоборот, изымается из популяции главным образом половозрелые особи [Никольский, 1974]. Промысел взрослых особей рыб может осуществляться как до начала нереста, так и после. Также изъятие взрослых особей может осуществляться в результате трофейной охоты. Кроме того, под изъятием взрослых особей жертв (хозяев) можно подразумевать воздействие пестицидов (инсектицидов) или отлов ловушками особей насекомых-вредителей при рассмотрении системы «паразитоид–хозяин». При этом данные способы борьбы с насекомыми-вредителями оказываются более эффективными до начала яйцекладки [Интегрированная защита..., 2017].

В силу специфики разных подходов антропогенного изъятия рассмотрим два случая, когда изъятие осуществляется до и после периода размножения. Если предполагается, что из старшего возрастного класса популяции жертв изымается фиксированная доля особей u_2 до периода размножения, то модель (3) примет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n(1-u_2)\exp(-\gamma z_n), \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n(1-u_2))x_n + vy_n(1-u_2), \\ z_{n+1} = cry_n(1-u_2)(1-\exp(-\gamma z_n)), \end{cases} \quad (5)$$

где u_2 — доля изъятия особей из взрослой части популяции жертв.

Система (5) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$.

2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = -rw / (1 + \rho r)$, $\bar{y} = \bar{x}(1 - u_2) / r$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1 - v(1 - u_2)) / r(1 - u_2))$.

3. Координаты нетривиального равновесия E_3 или E_1 можно получить из выражений

$$\begin{aligned} \bar{x} &= -rM(w + \gamma \bar{z}) / (\rho rM + 1), \quad \bar{y} = \bar{x}(1 - u_2) / (rM), \\ \bar{z} &= 1 - (1 - u_2) \left(v + r \exp[\bar{z} / (cr(M - 1)) - \gamma \bar{z} + \rho \bar{z}M / (c(M - 1))] \right), \end{aligned}$$

где $M = \exp(-\gamma \bar{z})$.

В случае изъятия фиксированной доли взрослых особей u_2 из старшего возрастного класса популяции жертв после периода размножения модель (3) примет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n), \\ y_{n+1} = (\exp(-\rho x_n - y_n)x_n + vy_n)(1 - u_2), \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n)). \end{cases} \quad (6)$$

Система (6) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$.
2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = -rw / (1 + \rho r)$, $\bar{y} = \bar{x} / r$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1 - v(1 - u_2)) / (r(1 - u_2)))$.
3. Координаты нетривиального равновесия E_3 или E_1 можно получить из выражений

$$\begin{aligned}\bar{x} &= -rM(w + \gamma\bar{z}) / (\rho rM + 1), \quad \bar{y} = \bar{x} / (rM), \\ \bar{z} &= 1 - (1 - u_2) \left(v + r \exp[\bar{z} / (cr(M - 1)) - \gamma\bar{z} + \rho\bar{z}M / (c(M - 1))] \right),\end{aligned}$$

где $M = \exp(-\gamma\bar{z})$.

Области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек систем (5) и (6) при увеличении параметра u_2 , т. е. интенсивности изъятия взрослых особей из популяции жертвы, оказываются идентичными и изображены на рис. 5.

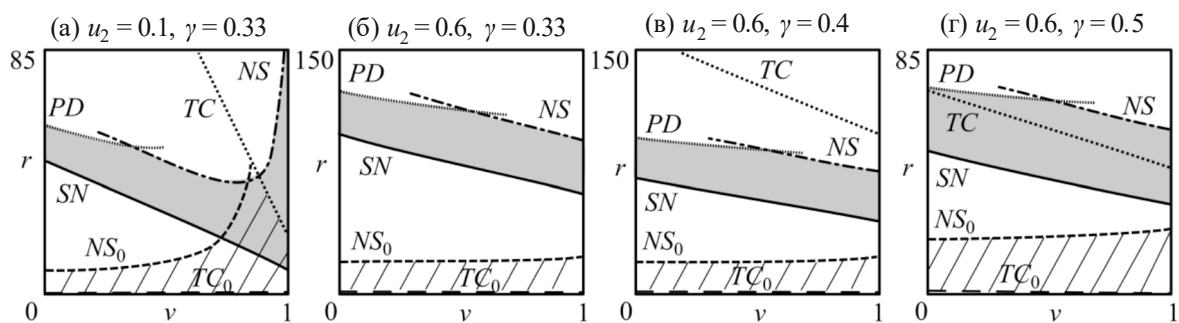


Рис. 5. Области устойчивости неподвижных точек систем (5) и (6) при $\rho = 1.5$, $c = 0.9$ и разных значениях u_2 и γ . Здесь использованы те же обозначения, что и на рис. 1

Увеличение значения u_2 приводит к сдвигу линий бифуркации SN и TC в сторону более высоких значений коэффициента r (рис. 5, а, б). Это означает, что с ростом доли изъятия взрослых особей жертвы u_2 , во-первых, расширяется область существования популяции жертв в отсутствии хищника, во-вторых, устойчивое сосуществование сообщества становится возможным при более высоких значениях коэффициента рождаемости жертвы, в-третьих, расширяется область бистабильности. Устойчивого сосуществования видов при меньших значениях репродуктивного потенциала жертвы r , а также сужения области бистабильности динамики можно добиться, например, при изменении интенсивности хищничества. Незначительное увеличение параметра γ приводит к сужению области бистабильности (линия TC смещается к SN) (рис. 5, в, г), следовательно, динамика системы становится более предсказуемой в большем диапазоне параметров.

Заметим, что в отличие от случая с изъятием молодежи жертвы, где при высоких значениях выживаемости v динамика системы (4) стабилизировалась, рост значений доли изъятия u_2 приводит к тому, что устойчивое сосуществование взаимодействующих видов возможно в ограниченном диапазоне значений рождаемости жертвы r . Причем при более низких значениях выживаемости v стабилизация динамики обеспечивается более высокими значениями репродуктивного потенциала r (рис. 5).

Рост интенсивности изъятия взрослых особей жертвы u_2 может привести к смене как динамического режима сообщества, так и сценария существования видов. Соответственно, если оценка популяционных параметров жертвы располагается в области квазипериодических (рис. 6, а) или регулярных (рис. 6, б) колебаний, вблизи границы области устойчивости нетривиального равновесия, то введение изъятия или увеличение его интенсивности может привести к затуханию колебаний и стабилизации динамики сообщества. Дальнейшее увеличение изъятия смещает оценку популяционных параметров к линии касательной бифуркации SN , при пересечении которой популяция хищника гибнет, а динамика жертвы дестабилизируется.

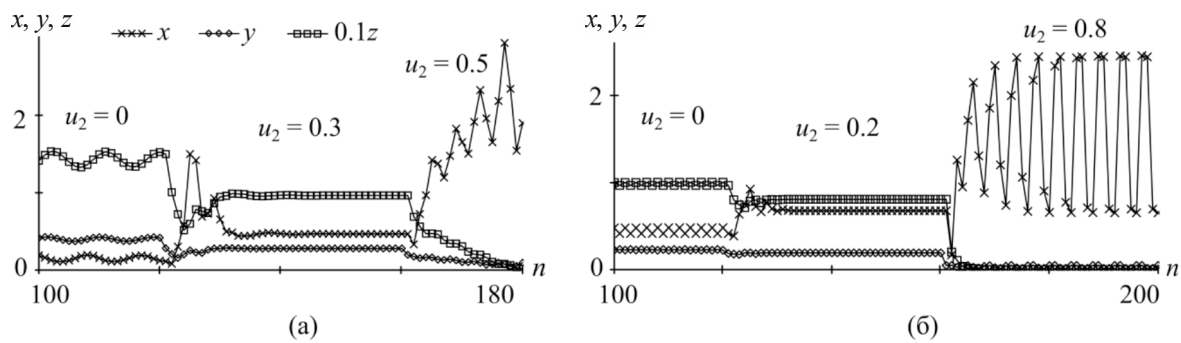


Рис. 6. Решения системы (6) при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$, (а) $r = 40$, $v = 0.8$, (б) $r = 50$, $v = 0.2$ и разных значениях доли изъятия u_2

В отличие от границ устойчивости, которые совпадают для стационарных решений систем (5) и (6), карты динамических режимов этих систем различаются в областях бистабильности и мультистабильности (рис. 7). Например, при стратегии изъятия «после размножения» (рис. 7, б) режимы, возникающие в результате бифуркаций полутривиального равновесия, перекрывают области существования нетривиального равновесия, а при стратегии «до размножения» (рис. 7, а) — нет.

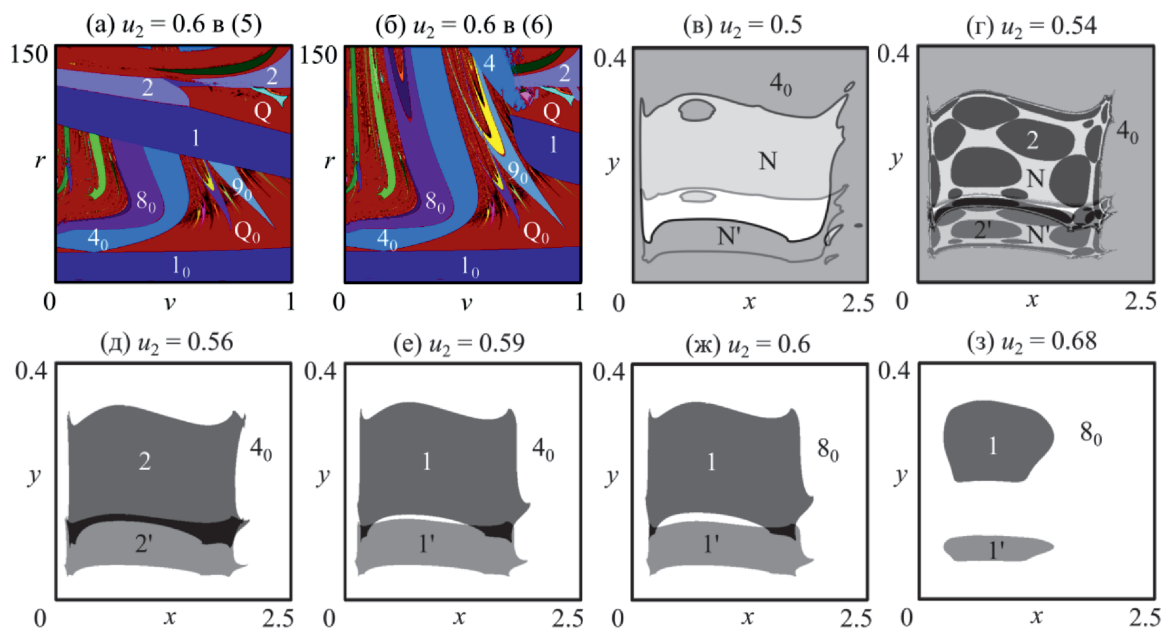


Рис. 7. Карты динамических режимов при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$, $x_0 = 0.4646$, $y_0 = 0.2075$, $z_0 = 9.7363$ (а) системы (5) «до размножения» и (б) системы (6) «после размножения». (в–з) Бассейны притяжения режимов системы (5) и (6) при $r = 113.7$, $v = 0.306$ и изменении доли изъятия u_2 . Режимы нетривиального равновесия системы (6) обозначены верхним индексом ' и нанесены полупрозрачным тоном поверх режимов системы (5). Числа указывают на длину цикла, Q и N — квазипериодическая и нерегулярная динамика, нижний индекс 0 указывает на полутривиальное равновесие и режимы, возникающие в результате его бифуркаций

Следовательно, в зависимости от времени изъятия по отношению к процессу воспроизводства популяции жертвы — до или после размножения — при одной и той же интенсивности изъятия могут наблюдаться различные динамические режимы, то есть меняется структура фазового пространства. В случае когда изъятие реализуется после размножения жертвы, бассейны притяжения нетривиального равновесия системы (6) более узкий и расположен ниже от-

носителем оси ординат по сравнению с ситуацией, когда изъятие ведется до размножения (рис. 7, в–з). Значит, сосуществование видов возможно в большей области фазового пространства и при более высоких значениях численности (плотности) взрослых особей жертвы при стратегии изъятия до размножения.

Заметим, что с ростом доли изъятия u_2 области пересечения бассейнов притяжения режимов для нетривиальных равновесий системы (5) и (6) сужаются (рис. 7, в–ж) до полного их разделения (рис. 7, з). Следовательно, если изъятие велось по стратегии до размножения и существовали оба вида, то переход к стратегии после размножения, даже при соблюдении всех начальных условий и параметров системы, может привести к разрушению сообщества (рис. 7, в–з) или к другому типу динамики в случае мультистабильности нетривиального равновесия (рис. 7, з).

Как видно на рис. 7, с ростом доли изъятия взрослых особей жертвы u_2 (для обеих стратегий изъятия) бассейн притяжения нетривиального равновесия и режимов, возникающих вследствие его бифуркаций, сужается, т. е. уменьшается вероятность сосуществования двух антагонистических видов. Кроме того, меняются режимы динамики как для сосуществующих видов (квазипериодическая динамика – мультистабильность: квазипериодическая динамика и 2-летние колебания – 2-летние колебания численности – равновесие), так и для популяции жертвы без хищника (4-летние колебания – 8-летние колебания численности).

6. Изъятие особей из двух возрастных классов популяции жертвы

Рассмотрим ситуацию, когда из популяции жертвы изымаются особи двух возрастных классов с равной интенсивностью. В данном случае под изъятием можно подразумевать, например, применение ловушек и инсектицидов, одинаково действующих на разные возрастные группы, или промысел мелких млекопитающих, когда особи разных возрастных групп заметно не отличаются.

Предполагается, что после периода размножения из двух возрастных классов популяции жертвы изымается фиксированная доля особей u . Тогда модель (3) примет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n)(1-u), \\ y_{n+1} = (\exp(-\rho x_n - y_n)x_n + \nu y_n)(1-u), \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n)), \end{cases} \quad (7)$$

где u — доля изъятия особей из популяции жертвы.

Система (7) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$.
2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = -r(1-u)w / (1 + \rho r(1-u))$, $\bar{y} = \bar{x} / (r(1-u))$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1 - \nu(1-u)) / (r(1-u)^2))$.
3. Координаты нетривиального равновесия E_1 или E_3 можно получить из выражений

$$\begin{aligned} \bar{x} &= -r(1-u)M(w + \gamma \bar{z}) / (\rho r M(1-u) + 1), \quad \bar{y} = \bar{x} / (r M(1-u)), \\ \bar{z} &= 1 - (1-u) \left(\nu + r(1-u) \exp[\bar{z} / (cr(M-1)) - \gamma \bar{z} + \rho(1-u)\bar{z}M / (c(M-1))] \right), \end{aligned}$$

где $M = \exp(-\gamma \bar{z})$.

Области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек системы (7) при увеличении доли изъятия особей из популяции жертвы u изображены на рис. 8.

Подобно изъятию молодых особей жертв, в случае изъятия особей из двух возрастных классов с одинаковой интенсивностью ($u = u_1 = u_2$) динамика популяции жертвы без хищника стабилизируется и уменьшается область бистабильности, что делает систему более предсказуемой (рис. 8).

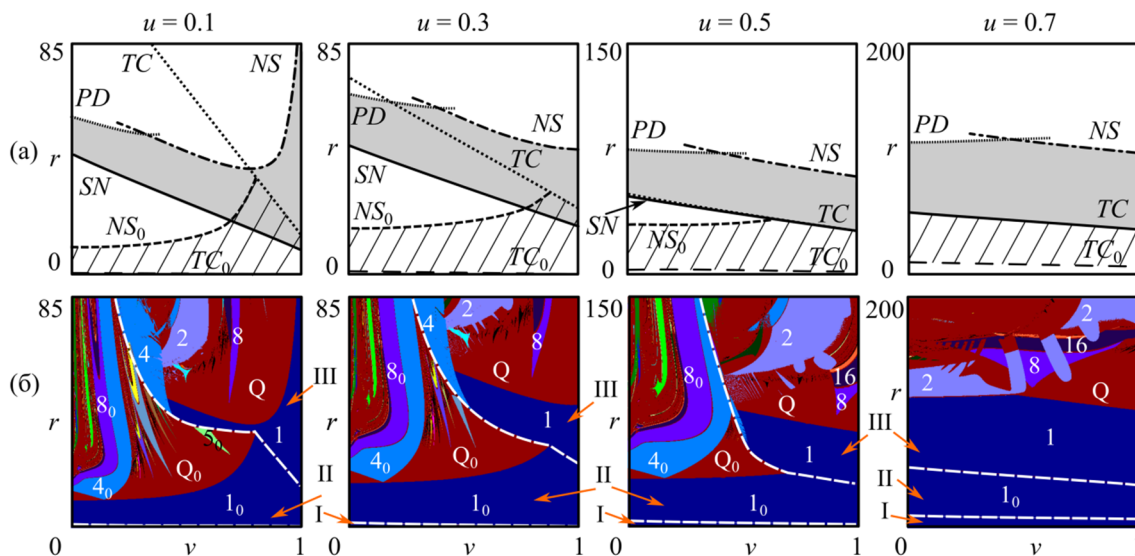


Рис. 8. (а) Области устойчивости неподвижных точек и (б) карты динамических режимов ($x_0 = 3.3546$, $y_0 = 0.0965$, $z_0 = 0.01$) системы (7) при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$ и разных значениях доли изъятия u . Здесь использованы те же обозначения, что и на рис. 1, 4

Заметим, что с ростом u граница транскритической бифуркации TC_0 смещается в сторону высоких значений r . Следовательно, увеличение доли изъятия особей из двух возрастных классов может привести стабильную популяцию жертвы без хищника к ее гибели (при низких значениях r).

Одновременно с этим, аналогично изъятию взрослых особей жертв, при частичном изъятии жертвы u устойчивое сосуществование взаимодействующих видов происходит в ограниченном диапазоне коэффициента репродуктивного потенциала жертвы r . Причем чем выше доля изъятия u , тем при более высоких значениях рождаемости r обеспечивается стабильное сосуществование видов (рис. 8). Как следствие, рост интенсивности изъятия особей жертвы u может привести к затуханию как регулярных, так и квазипериодических колебаний (что обусловлено сдвигом линий бифуркации удвоения периода и Неймарка–Сакера вдоль оси ординат вверх). Однако дальнейший рост доли изъятия u может привести к вырождению хищника (в результате сдвига линии TC) и существованию популяции жертвы в его отсутствии.

7. Изъятие особей из популяции хищника

Рассмотрим случай, когда из взаимодействующего сообщества изымается некоторая доля хищников. Например, изъятие хищников может проводиться с целью минимизации вреда от него, когда высокий уровень хищничества снижает запасы какого-либо охраняемого вида. Другим примером изъятия хищников может выступать промысел рыб-хищников. Если хищник является более ценным объектом промысла (например, треска), а его жертва (в частности, мойва) — менее ценный вид и ее численность мала, то она может не добываться с целью сохранения ее запасов для откорма хищников. Иначе в результате двойного пресса (хищничества и промысла) ее запасы могут значительно сократиться [Орлова, Долгов, 2004].

Предполагается, что после периода размножения из популяции хищника изымается постоянная доля особей u_3 . Тогда модель (3) примет вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\gamma z_n), \\ y_{n+1} = \exp(-\rho x_n - y_n)x_n + \nu y_n, \\ z_{n+1} = cry_n(1 - \exp(-\gamma z_n))(1 - u_3), \end{cases} \quad (8)$$

где u_3 — доля изъятия особей из популяции хищника.

Система (8) имеет следующие неподвижные точки.

1. Тривиальная точка с координатами $\bar{x} = 0$, $\bar{y} = 0$, $\bar{z} = 0$.
2. Полутривиальная точка E_0 с координатами $\bar{x} = rw / (1 + \rho r)$, $\bar{y} = \bar{x} / r$, $\bar{z} = 0$, где $w = \ln((1 - v) / r)$.
3. Координаты нетривиального равновесия можно получить из выражений

$$\bar{x} = -rM(\ln(M(1 - v) / r)) / (\rho rM + 1), \quad \bar{y} = \bar{x} / (rM),$$

$$\bar{z} = v - 1 + r \exp[\bar{z} / (cr(M - 1)(1 - u_3)) - \gamma \bar{z} + \rho \bar{z}M / (c(M - 1)(1 - u_3))],$$

где $M = \exp(-\gamma \bar{z})$.

Области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек системы (8) при увеличении интенсивности изъятия хищника u_3 изображены на рис. 9.

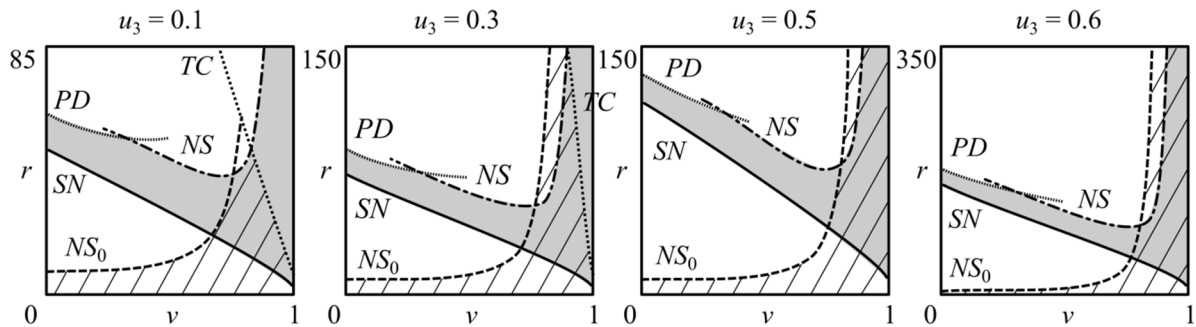


Рис. 9. Области устойчивости неподвижных точек системы (8) при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$ и разных значениях доли изъятия u_3 . Здесь использованы те же обозначения, что и на рис. 1

В случае когда изымается некоторая доля особей u_3 из популяции хищника, то, подобно изъятию взрослых особей жертв, наблюдается расширение области существования популяции жертвы без хищника, а также смещение областей сосуществования видов и бистабильности динамики сообщества в сторону более высоких значений репродуктивного потенциала жертвы r .

Заметим, что аналогично случаю, когда изъятию подвержены молодые особи популяции жертвы, при изъятии части хищников устойчивое сосуществование взаимодействующих видов возможно при высоких значениях выживаемости взрослых особей жертв v . Следовательно, частичное изъятие хищников при высоких значениях выживаемости v не приводит к дестабилизации взаимодействующих видов.

Подобно предыдущим случаям изъятия, с ростом доли изъятия хищников u_3 может измениться как тип динамики взаимодействующих видов, так и сценарий развития сообщества (рис. 10).

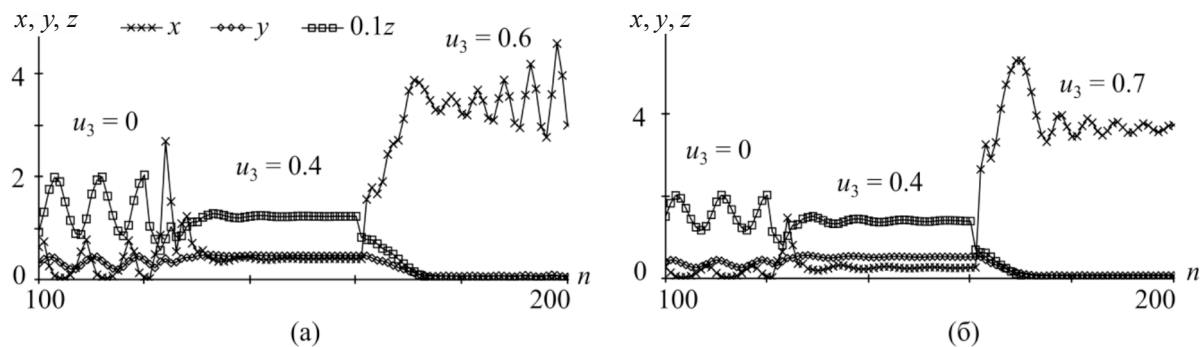


Рис. 10. Траектории системы (8) при $\gamma = 0.33$, $\rho = 1.5$, $c = 0.9$, (а) $r = 50$, $v = 0.7$, (б) $r = 50$, $v = 0.8$ и разных значениях доли изъятия u_3

Например, если в отсутствие изъятия в популяциях хищника и жертвы наблюдались колебания численности, то введение промысла может привести к стабилизации динамики видов. Однако если при невысоких значениях коэффициента выживаемости взрослых особей жертв v дальнейший рост доли изъятия u_3 приводит к гибели хищников и дестабилизации динамики (при пересечении линии бифуркации Неймарка–Сакера) (рис. 9, 10, *а*), то при довольно высоких значениях выживаемости v колебания численности популяции жертвы (без хищника) затухают (рис. 10, *б*).

8. Заключение

Проведенное исследование демонстрирует сложные связи между внутривидовой конкуренцией жертвы, межвидовым взаимодействием жертвы и хищника и динамикой сообщества «хищник–жертва», как в отсутствие промысла, так и с учетом селективного изъятия особей популяции жертвы или хищника.

Показано, что увеличение эффективности хищников и уменьшение внутривидовой конкуренции жертвы приводят к сужению области существования популяции жертвы без хищника и бистабильности динамики, а также к смещению области сосуществования видов в сторону низких значений репродуктивного потенциала жертвы. Следовательно, при низких значениях внутривидовой конкуренции и повышенном хищничестве жертва и хищник могут устойчиво сосуществовать при достаточно небольших значениях репродуктивного потенциала жертв. В противном случае — при высокой внутривидовой конкуренции и слабом воздействии хищников — совместное стабильное проживание популяций возможно при высокой скорости роста популяции жертвы, при этом чем меньше выживаемость взрослых особей жертв, тем при более высоких значениях рождаемости возникает равновесие бисистемы.

Добавление в модель изъятия только молодых особей жертв позволяет стабилизировать совместную динамику популяции жертвы и хищника при более низких значениях репродуктивного потенциала жертвы, чем при добыче взрослых особей. Следовательно, хищник может сосуществовать с жертвой и регулировать ее численность при небольших значениях ее рождаемости. Одновременно с этим уменьшается диапазон значений параметров (рождаемости и выживаемости взрослых особей жертв), при которых отмечаются области бистабильности. В результате поведение сообщества оказывается более простым и предсказуемым. Изъятие же части взрослых особей, напротив, ведет к расширению области существования жертвы без хищника, дестабилизации ее динамики, а сосуществование видов оказывается возможным только при высоких значениях репродуктивного потенциала жертвы. Данные изменения особенно заметны с низким уровнем межвидового взаимодействия, причем его повышение ведет к стабилизации динамики сообщества. Более того, увеличивается диапазон значений репродуктивного потенциала и выживаемости взрослых особей жертвы, при которых наблюдается бистабильность динамики. Показано, что изъятие (в случае бистабильности динамики) оказывается более эффективным при стратегии до размножения, поскольку бассейны притяжения неэквилибрийного режима оказываются больше, чем при изъятии после размножения. Следовательно, вероятность сосуществования взаимодействующих видов при изъятии до процесса воспроизводства выше, чем при стратегии после размножения.

В контексте изучения управления динамикой биосистемы «хозяин (насекомые-вредители) и паразитоид» данные выводы об изъятии разных возрастных (стадий) развития вредителей согласуются с динамикой природных популяций. Так, известно, что удаление вредных насекомых, паразитирующих на растениях, на ранних стадиях развития может оказаться весьма эффективной мерой борьбы [Интегрированная защита..., 2017]. Однако в случаях, когда молодь насекомых-вредителей развивается и питается внутри растений, механические или химические методы борьбы сосредоточены преимущественно на взрослых особях, что оказывается малоэффективным без дополнительных мер биологического контроля. Кроме того, в данных случаях рекомендуется проводить мероприятия по борьбе со взрослыми особями насекомых-вредителей до процесса их яйцекладки [Интегрированная защита..., 2017].

Показано, что рост доли изъятия хищника расширяет область существования жертвы без хищника, при этом области сосуществования видов и бистабильности их динамики смещаются в сторону более высоких значений репродуктивного потенциала жертвы. Кроме того, усиление интенсивности изъятия части хищников приводит к тому, что совместное обитание популяций возможно при высоких значениях коэффициентов рождаемости и выживаемости взрослых особей популяции жертвы, а при их низких значениях хищники погибают.

Выполненное исследование показало, что избирательное изъятие некоторой доли жертвы или хищника может привести к смене как динамических режимов, так и типа сосуществования взаимодействующих видов. Примечательно, что в биосистеме, в которой ранее хищник не мог прижиться, частичное удаление молодых особей жертвы сначала стабилизирует динамику численности популяции жертвы, а затем при дальнейшем росте интенсивности изъятия способствует совместному обитанию жертвы и хищника. Однако изъятие некоторой доли особей из старшего возрастного класса жертвы или двух возрастных классов жертвы или популяции хищников, наоборот, может привести к ситуации, при которой ранее существовавший в сообществе хищник погибает. В свою очередь, гибель хищника приводит к дестабилизации популяции жертвы или ее стабилизации при высоких значениях выживаемости взрослых особей жертвы (за исключением изъятия только взрослых особей жертв).

Список литературы (References)

- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985.
Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [Mathematical biophysics of interacting populations]. — Moscow: Nauka, 1985 (in Russian).
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 1. — М.: Мир, 1989.
Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology: individuals, populations and communities. — Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986. (Russ. ed.: *Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva: V 2-kh t. T. 1.* — Moscow: Mir, 1989.)
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.
Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. — Paris: Gauthier-Villars, 1931. (Russ. ed.: *Volterra V. Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovaniye.* — Moscow: Nauka, 1976.)
- Дажо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 416 с.
Dajoz R. Précis d'écologie. — Paris: Dunod, 1972. (Russ. ed.: *Dazho R. Osnovy ekologii.* — Moscow: Progress, 1975.)
- Данилкин А. А. Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. — М.: ГЕОС, 1999. — 552 с.
Danilkin A. A. Olen'i (Cervidae). Mlekopitayushchiye Rossii i sopredel'nykh regionov [Deer (Cervidae). Mammals of Russia and adjacent regions]. — Moscow: GEOS, 1999 (in Russian).
- Догель В. А. Общая паразитология. — Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1962. — 464 с.
Dogel V. A. Obshchaya parazitologiya [General parasitology]. — Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1962 (in Russian).
- Интегрированная защита растений от основных вредителей и болезней в Восточной Европе и на Кавказе. — Будапешт: Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН, 2017. — 112 с.
Integrirrovannaya zashchita rasteniy ot osnovnykh vreditel'ey i bolezney v Vostochnoy Yevrope i na Kavkaze [Integrated plant protection against major pests and diseases in Eastern Europe and the Caucasus]. — Budapest: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2017 (in Russian).
- Колли Г. Анализ популяций позвоночных. — М.: Мир, 1979. — 362 с.
Caughley G. Analysis of vertebrate populations. — London: John Wiley and Sons, 1977. (Russ. ed.: *Kolli G. Analiz populyatsiy pozvonochnykh.* — Moscow: Mir, 1979.)
- Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. — 1972. — № 5. — С. 100–106.
Kolmogorov A. N. Kachestvennoe izuchenie matematicheskikh modelej dinamiki populyacij [Qualitative study of mathematical models of population dynamics] // Problems of Cybernetics. — 1972. — No. 5. — P. 100–106 (in Russian).

- Неверова Г. П., Абакумов А. И., Фрисман Е. Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // Математическая биология и биоинформатика. — 2017. — Т. 12, № 2. — С. 327–342.
- Neverova G. P., Abakumov A. I., Frisman E. Ya. Rezhimy dinamiki limitirovannoy strukturirovannoy populyatsii pri izbiratel'nom promysle [Dynamic Modes of Limited Structured Population under Age Specific Harvest] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2017. — Vol. 12, No. 2. — P. 327–342 (in Russian).
- Неверова Г. П., Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Динамические режимы структурированного сообщества «хищник–жертва» и их изменение в результате антропогенного изъятия особей // Математическая биология и биоинформатика. — 2020. — Т. 15, № 1. — С. 73–92.
- Neverova G. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Dinamicheskiye rezhimy strukturirovannogo soobshchestva «khishchnik–zhertva» i ikh izmeneniye v rezul'tate antropogennogo iz'yatiya osobey [Dynamics of predator-prey community with age structures and its changing due to harvesting] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2020. — Vol. 15, No. 1. — P. 73–92 (in Russian).
- Никольский Г. В. Экология рыб. — М.: Высшая школа, 1974. — 357 с.
- Nikolsky G. V. Ekologiya ryb [Fish ecology]. — Moscow: Vysshaya shkola, 1974. — 357 p. (in Russian).
- Орлова Э. Л., Долгов А. В. Многолетние аспекты пищевой стратегии трески в условиях неустойчивости кормовой базы // Известия ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 85–100.
- Orlova E. L., Dolgov A. V. Mnogoletniye aspekty pishchevoy strategii treski v usloviyakh nestabil'nosti kormovoy bazy [Long-term aspects of cod feeding strategy in the conditions of instable food supply] // Izvestiya TINRO. — 2004. — Vol. 137. — P. 85–100 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Бистабильность и бифуркации в модифицированной модели Николсона–Бейли при учете возрастной структуры жертвы // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 1. — С. 257–278.
- Revutskaya O. L., Kulakov M. P., Frisman E. Ya. Bistabil'nost' i bifurkatsii v modifitsirovannoy modeli Nikolsona–Beyli pri uchte vozrastnoy struktury zhertvy [Bistability and Bifurcations in Modified Nicholson-Bailey Model with Age-Structure for Prey] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2019. — Vol. 14, No. 1. — P. 257–278 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой // Математическая биология и биоинформатика. — 2018. — Т. 13, № 1. — С. 270–289.
- Revutskaya O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Vliyaniye promyslovogo iz'yatiya na dinamiku populyatsiy s vozrastnoy i polovoy strukturoy [Influence of Harvest on the Dynamics of Populations with Age and Sex Structures] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2018. — Vol. 13, No. 1. — P. 270–289 (in Russian).
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
- Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv [Stability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978 (in Russian).
- Тютюнов Ю. В., Титова Л. И. От Лотки–Вольтерры к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журнал общей биологии. — 2018. — Т. 79, № 6. — С. 428–448.
- Tutyunov Yu. V., Titova L. I. Ot Lotki–Vol'terry k Arditi–Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsiy [From Lotka–Volterra to Arditi–Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions] // Journal of General Biology. — 2018. — Vol. 79, No. 6. — P. 428–448 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. I // Известия РАН. Сер. биологическая. — 2021. — № 1. — С. 3–18.
- Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: results and prospects. Part I // Biology Bulletin. — 2021. — Vol. 48, No. 1. — P. 1–15. (Original Russian paper: Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Matematicheskoye modelirovaniye populyatsionnoy dinamiki na osnove rekurrentnykh uravneniy: rezul'taty i perspektivy. Ch. I // Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya. — 2021. — No. 1. — P. 3–18.)
- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.

- Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P.* Osnovnyye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // *Computer Research and Modeling*. — 2019. — Vol. 11, No. 1. — P. 119–151 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Неворова Г. П., Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П.* Режимы динамики модели двух-возрастной популяции // *Изв. вузов «ПНД»*. — 2010. — Т. 18, № 2. — С. 111–130.
- Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L., Kulakov M. P.* Rezhimy dinamiki modeli dvukhvozrastnoy populyatsii. [Dynamic modes of two-age population model] // *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. — 2010. — Vol. 18, No. 2. — P. 111–130 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Скалецкая Е. И.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // *Обозрение прикладной и промышленной математики*. — 1994. — Т. 1, № 6. — С. 988–1008.
- Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I.* Strannyye attraktory v prosteystikh modelyakh dinamiki chislennosti biologicheskikh populyatsiy [Strange attractors in the simplest models of the dynamics of the number of biological populations] // *Review of Applied and Industrial Mathematics*. — 1994. — Vol. 1, No. 6. — P. 988–1008 (in Russian).
- Abbott K. C., Dwyer G.* Food limitation and insect outbreaks: complex dynamics in plant–herbivore models // *Journal of Animal Ecology*. — 2007. — Vol. 76. — P. 1004–1014.
- Azizi T., Kerr G.* Chaos synchronization in discrete-time dynamical systems with application in population dynamics // *Journal of applied mathematics and physics*. — 2020. — Vol. 8. — P. 406–423.
- Basson M., Fogarty M. J.* Harvesting in discrete-time predator-prey systems // *Mathematical biosciences*. — 1997. — Vol. 141. — P. 41–74.
- Beddington J. R., Free C. A., Lawton J. H.* Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations // *Nature*. — 1975. — Vol. 255, No. 5503. — P. 58–60.
- Bešo E., Kalabušić S., Mujić N., Pilav E.* Stability of a certain class of a host–parasitoid models with a spatial refuge effect // *Journal of biological dynamics*. — 2019. — Vol. 14, No. 1, 1–31. — 31 p.
- Briggs C. J., Hoopes M. F.* Stabilizing effects in spatial parasitoid–host and predator–prey models: areview // *Theoretical Population Biology*. — 2004. — Vol. 65. — P. 299–315.
- 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.
- Fryxell J. M., Mosser A., Sinclair A. R. E., Packer C.* Group formation stabilizes predator–prey dynamics // *Nature*. — 2007. — Vol. 449. — P. 1041–1043.
- Hassell M. P.* Host-parasitoid population dynamics // *Journal of Animal Ecology*. — 2000. — Vol. 69. — P. 543–566.
- Hassell M. P., May R. M.* Stability in insect host-parasite models // *Journal of Animal Ecology*. — 1973. — Vol. 42. — P. 693–726.
- 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. — Vol. 26. — P. 271–282.
- Huang J., Liu S., Ruan S., Xiao D.* Bifurcations in a discrete predator–prey model with nonmonotonic functional response // *J. Math. Anal. Appl.* — 2018. — Vol. 464. — P. 201–230.
- Inchausti P., Ginzburg L. R.* Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // *Journal of Animal Ecology*. — 1998. — Vol. 67. — P. 180–194.
- Jang S. R.-J., Yu J.-L.* Discrete-time host–parasitoid models with pest control // *Journal of biological dynamics*. — 2012. — Vol. 6, No. 2. — P. 718–739.
- Jang S. R.-J., Johnson D. M.* Dynamics of discrete-time larch budmoth population models // *Journal of biological dynamics*. — 2009. — Vol. 3, Nos. 2–3. — P. 209–223.
- Jang S. R.-J., Yu J.-L.* Dynamics of a discrete-time host–parasitoid system with cannibalism // *Journal of biological dynamics*. — 2011. — Vol. 5, No. 5. — P. 419–435.

- Kang Y., Armbruster D. Noise and seasonal effects on the dynamics of plant-herbivore models with monotonic plant growth functions // International journal of biomathematics. — 2011. — Vol. 4, No. 3. — P. 255–274.
- Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant-herbivore model // Journal of biological dynamics. — 2008. — Vol. 2, Iss. 2. — P. 89–101.
- Kon R. Multiple attractors in host-parasitoid interactions: Coexistence and extinction // Mathematical biosciences. — 2006. — Vol. 201, No. 1–2. — P. 172–183.
- Lane S. D., Mills N. J., Getz W. M. The effects of parasitoid fecundity and host taxon on the biological control of insect pests: the relationship between theory and data // Ecological entomology. — 1999. — Vol. 24, No. 2. — P. 181–190.
- Lotka A. I. Elements of physical biology. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. — 460 p.
- Mills N. J., Getz W. M. Modelling the biological control of insect pests: a review of host-parasitoid models // Ecological modelling. — 1996. — Vol. 92. — P. 121–143.
- Neverova G. P., Abakumov A. I., Yarovenko I. P., Frisman E. Ya. Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure // Nonlinear dynamics. — 2018. — Vol. 94. — P. 827–844.
- Neverova G. P., Zhdanova O. L., Ghosh B., Frisman E. Ya. Dynamics of a discrete-time stage-structured predator–prey system with Holling type II response function // Nonlinear dynamics. — 2019. — Vol. 98, Iss. 1. — P. 427–446.
- Nicholson A. J. Supplement: the balance of animal populations // Journal of animal ecology. — 1933. — Vol. 2, No. 1. — P. 131–178.
- Nicholson A. J., Bailey V. A. The Balance of Animal Populations // Proceedings of the zoological society of London. — 1935. — Vol. 105, No. 3. — P. 551–598.
- Rosenzweig A., MacArthur R. H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction // Amer. Natur. — 1963. — Vol. 97. — P. 209–223.
- Tang S., Chen L. A discrete predator-prey system with age-structure for predator and natural barriers for prey // Mathematical modelling and numerical analysis. — 2001. — Vol. 35, No. 4. — P. 675–690.
- Tang S., Chen L. Chaos in functional response host-parasitoid ecosystem models // Chaos, solitons & fractals. — 2002. — Vol. 13, No. 4. — P. 875–884.
- Tang S., Xia Y., Xia Y. Multiple attractors of host–parasitoid models with integrated pest management strategies: Eradication, persistence and outbreak // Theoretical population biology. — 2008. — Vol. 73. — P. 181–197.
- Thompson J. N. Interaction and coevaluation. — New York: Wiley, 1982. — 179 p.
- Turchin P., Wood S. N., Ellner S. P., Kendall B. E., Murdoch W. W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C. J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of Larch Budmoth // Ecology. — 2003. — Vol. 84 (5). — P. 1207–1214.
- Volterra V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together // ICES Journal of marine science. — 1928. — Vol. 3, Iss. 1. — P. 3–51.
- Wang P., Qin W., Tang G. Modelling and analysis of a host-parasitoid impulsive ecosystem under resource limitation // Complexity. — 2019. — Vol. 2019. — Article ID 9365293. — 12 p. — URL: <https://www.hindawi.com/journals/complexity/2019/9365293/> (дата обращения: 20.01.2021).
- Wang Y. H., Gutierrez A. P. An assessment of the use of stability analyses in population ecology // Journal of animal ecology. — 1980. — Vol. 49, No. 2. — P. 435–452.
- Weide V., Varriale M. C., Hilker F. M. Hydra effect and paradox of enrichment in discrete-time predator-prey models // Mathematical biosciences. — 2019. — Vol. 310. — P. 120–127.
- Wikan A. An analysis of discrete stage-structured prey and prey–predator population models // Discrete dynamics in nature and society. — 2017. — Vol. 2017. — Article ID 9475854. —

11 p. — URL: <https://www.hindawi.com/journals/ddns/2017/9475854/> (дата обращения: 20.01.2021).

Wikan A. From chaos to chaos. An analysis of a discrete age structured prey predator model // J. Math. Biol. — 2001. — Vol. 43. — P. 471–500.

Xiao Y., Cheng D., Tang S. Dynamic complexities in predator–prey ecosystem models with age-structure for predator // Chaos, solitons and fractals. — 2002. — Vol. 14. — P. 1403–1411.

Xiao Y., Tang S. The effect of initial density and parasitoid intergenerational survival rate on classical biological control // Chaos, solitons and fractals. — 2008. — Vol. 37. — P. 1048–1058.