

## ВЛИЯНИЕ ЭФФЕКТА ОЛЛИ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ С СЕЗОННЫМ ХАРАКТЕРОМ РАЗМНОЖЕНИЯ

© 2017 г. Г.П. Неверова, Р.Г. Хлебопрос\* \*\*, Е.Я. Фрисман\*\*\*

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, 690041, Владивосток, ул. Радио, 5

\*Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»,  
660036, Красноярск, Академгородок, 50

\*\*Сибирский федеральный университет, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

\*\*\*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
679016, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4

E-mail: galina.nev@gmail.com, olikru@yandex.ru, frisman@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.17 г.

После доработки 22.03.17 г.

На основе дискретного аналога модели Базыкина–Людвига изучены локальные последствия эффекта Олли, возможные в изолированных популяциях тех видов животных, процессы воспроизводства которых носят выраженный сезонный характер и немонотонно зависят от уровня плотности населения. Обнаружено, что в данной модели, помимо критической численности, ниже которой популяция вырождается вследствие эффекта Олли, существует еще и предельная численность, выше которой популяция вырождается в силу переуплотнения. Проведено подробное исследование влияния начальной численности на возможные сценарии развития популяции. Показано, что возможны ситуации, когда «промежуточная» численность, при которой обеспечивается максимальная плотность популяции, становится недостижимой.

*Ключевые слова:* эффект Олли, модель Базыкина–Людвига, дискретный аналог, бистабильность, критическая численность, предельная численность.

Начиная от классических работ Ферхюльста, Лотки и Вольтерра, в математической популяционной экологии преобладают исследования, в которых предполагается, что увеличение численности (плотности) популяции ведет к монотонному падению разности между рождаемостью и смертностью особей. При малых и средних плотностях рождаемость превосходит смертность, при очень больших – оказывается меньше смертности, и поэтому существует равновесное значение плотности (численности), при котором рождаемость оказывается равна смертности. Однако в исследованиях В. Олли [1–3] и его последователей было показано, что в ряде случаев эта монотонность может быть нарушена. Существуют достаточно много видов, для успешного размножения которых требуется определенный уровень плотности, ниже которого происходит замедление скорости размножения, иногда до полного его прекращения. Следовательно, при достаточно малой плотности популяции рождаемость у таких видов будет ниже смертности. Таким образом, ключевой особенностью эффекта Олли является наличие критической численности (плотности

населения) популяции, ниже которой особи чаще погибают, чем производят потомство [4,5]. Другими словами, если численность популяции оказывается ниже критической, то популяция деградирует, если выше – успешно воспроизводится и увеличивается в размерах. Однако дальнейший рост численности приводит к эффектам перенаселенности, нехватке ресурсов, усилению конкуренции и, соответственно, к падению рождаемости и росту смертности.

Первоначально эффект Олли был продемонстрирован на популяции хрущака мучного *Tribolium confusum* [6]. Именно этим эффектом объяснялась особенность пространственного распределения хрущака, связанная с образованием выраженных скоплений особей. Следует отметить, что связь между низкими темпами роста популяции и ее малой плотностью достаточно ярко проявляется и в популяциях других видов насекомых, например в популяциях непарного шелкопряда *Lymantria dispar* [7] и *Choristoneura fumiferana* (Clemens) [8]. Негативное влияние недонаселенности на процессы воспроизводства также наблюдается в популяциях некоторых видов колониальных птиц, которые не размно-

жаются при плотности популяции ниже критической величины [9,10]. Подобные эффекты проявляются и в популяциях млекопитающих животных, когда в силу малой плотности у самок сужается возможность выбора подходящего партнера, в результате чего она отказывается от участия в размножении [11]. Еще одним примером являются исчезающие популяции тигров, в которых текущие самки могут остаться не оплодотворенными из-за того, что встреча особей противоположного пола не состоялась [12]. Следует отметить, что может наблюдаться и обратная ситуация, когда из-за большой плотности и соответственно высокой конкуренции между самцами за самок самки оказываются не оплодотворенными, например популяции лососевых видов рыб [13].

Примеры Олли-подобных эффектов были описаны для большинства таксонов животных [14]. Однако зависимость скорости роста популяции от текущей плотности привлекает внимание исследователей в первую очередь в контексте сохранения исчезающих видов животных [15–17]. Как следствие, изучению эффекта Олли посвящено большое количество работ, в том числе в рамках математической биологии ([4,8,11,18,19] и др.).

Данное исследование продолжает и развивает идеи А.Д. Базыкина и Д. Людвиг (D. Ludwig). В работе рассматривается дискретный аналог модели Базыкина–Людвига и изучаются локальные последствия эффекта Олли, возможные в изолированных популяциях тех видов животных, процессы воспроизводства которых носят выраженный сезонный характер и монотонно зависят от уровня плотности населения. Следует отметить, что дискретные варианты большинства простейших популяционных моделей (например, модели Рикера и Ферхюльста) детально изучены ([20–22] и др.), в то время как модель Базыкина–Людвига, учитывающая одну из фундаментальных экологических особенностей популяционной динамики, частично «выпала из этого списка».

### ДИСКРЕТНЫЙ АНАЛОГ МОДЕЛИ БАЗЫКИНА–ЛЮДВИГА

Уравнение Базыкина–Людвига, описывающее эффект Олли [4,5,8], имеет вид:

$$\dot{x} = \frac{kx^2}{a+x} - bx - cx^2, \quad (1)$$

где  $a$  – характеристическая плотность популяции, при которой к размножению способна половина самок [4,5],  $b$  – коэффициент естественной смертности,  $c$  – коэффициент внутривидовой конкуренции,  $k$  – коэффициент пропорциональности, характеризующий репродуктивный потенциал популяции. В целом величина  $\frac{kx_n^2}{a+x}$  описывает прирост особей в популяции. Введение ее в уравнение динамики обосновано А.Д. Базыкиным и связано с учетом среднего времени между двумя последовательными оплодотворениями и средним временем вынашивания плода [4,5]. При больших значениях численности, когда  $x \gg a$ , величина  $\frac{kx^2}{a+x}$  близка к  $kx$ , а при малых значениях численностей, когда  $x < a$ , данная величина приближенно пропорциональна квадрату числа особей  $\frac{kx^2}{a}$ . Это связано с тем, что в малочисленных популяциях с половой структурой вероятность рождения детеныша зависит от числа встреч особей, в то время как в многочисленных популяциях эта вероятность пропорциональна числу самок и при фиксированном соотношении полов – числу особей.

Модель (1) хорошо изучена [4,5,8,21], поэтому в дальнейшем сосредоточимся на исследовании ее дискретного аналога. Исходя из того, что к началу данного сезона размножения численность популяции состоит из выживших особей прошлого года и особей, рожденных в предыдущем году, дискретный аналог модели Базыкина–Людвига принимает вид:

$$x_{n+1} = \frac{kx_n^2}{a+x_n} + vx_n - cx_n^2, \quad (2)$$

где  $v = 1 - b$  ( $0 < v < 1$ ) – коэффициент выживаемости без учета смертности в результате внутривидовой конкуренции. Смысл остальных параметров сохраняется. Следует отметить, что если коэффициенты  $c$  и  $v$  равны нулю, тогда модель (2) описывает динамику численности популяции с перекрывающимися поколениями. Нетрудно показать, что если

$$\frac{kx^2}{a+x} + v - cx^2 > 0,$$

т.е.

$$\frac{k - ac + v - \sqrt{(k - ac + v)^2 + 4avc}}{2c} < x_n < \frac{k - ac + v + \sqrt{(k - ac + v)^2 + 4avc}}{2c},$$

то модель имеет биологически содержательный смысл. Уравнение (2) имеет три неподвижные точки:

$$\begin{aligned} \bar{x} &= 0, \\ \bar{x}_1 &= \frac{k-1-ac+v-\sqrt{(k-1-ac+v)^2-4ac(1-v)}}{2c}, \\ \bar{x}_2 &= \frac{k-1-ac+v+\sqrt{(k-1-ac+v)^2-4ac(1-v)}}{2c}, \\ x_1 &< x_2, \end{aligned}$$

которые являются действительными числами и принимают неотрицательные значения, когда выполняется условие

$$k > 1 + ac - v + 2\sqrt{ac(1-v)}. \quad (3)$$

### АНАЛИЗ ФАЗОВЫХ ПОРТРЕТОВ МОДЕЛИ (2)

Для исследования модели (2) удобно использовать метод фазовых портретов [13], т.е. рассмотреть функцию  $F(x_n) = \frac{kx_n^2}{a+x_n} + vx_n - cx_n^2$  в пространстве  $(x_n, x_{n+1})$  (рис. 1).

На рис. 1 представлены фазовые портреты модели (2), отражающие ключевые особенности поведения функции  $F(x_n)$ . Как видно, в псевдофазовом пространстве  $(x_n, x_{n+1})$  все неподвижные точки модели (2) располагаются на биссектрисе первого координатного угла и соответствуют точкам пересечения графика функции  $F(x_n)$  и прямой  $x_{n+1} = x_n$ . При помощи приема отражения в биссектрисе (лестница Ламерея) [13,23] фазовые портреты дополнены траекториями модели (2). Как видно на рис. 1а, при начальном условии меньше  $\bar{x}_1$  траектория притягивается к нулевому решению, а при начальном условии больше  $\bar{x}_1 - k\bar{x}_2$ . Соответственно  $\bar{x}_1$  – неустойчивая стационарная точка, а  $\bar{x} = 0$  и  $\bar{x}_2$  – устойчивые. Следовательно, сценарий развития популяции, определяющий, вымрет популяция или будет благополучно развиваться, зависит как от значений параметров модели, так и от начальной численности популяции. Если начальная численность (начальная точка итерирования) больше  $\bar{x}_1$ , то численность популяции будет монотонно возрастать до стационарной численности  $\bar{x}_2$ . Если начальное приближение меньше  $\bar{x}_1$ , ее численность падает до нуля. В частности, такой триггерный характер динамики численности наблюдается в популяциях некоторых видов насекомых и рыб. Таким образом,  $\bar{x}_1$  разделяет фазовое простран-

ство на две части и соответствует критической численности популяции, при которой особи чаще погибают, чем встречаются друг с другом [4,5].

Следует отметить, что если  $k < (\sqrt{ac} + \sqrt{1-v})^2$ , график функции  $F(x_n)$  проходит через начало координат и лежит ниже биссектрисы  $x_{n+1} = x_n$ , т.е. существует только нулевое решение. Если  $k = (\sqrt{ac} + \sqrt{1-v})^2$ , график функции  $F(x_n)$  и биссектриса  $x_{n+1} = x_n$  имеют две общие точки: устойчивую тривиальную и неустойчивую  $\bar{x}_1 = \bar{x}_2$ . В обоих этих случаях происходит деградация популяции. Если  $k > (\sqrt{ac} + \sqrt{1-v})^2$ , то при начальной численности, большей  $\bar{x}_1$ , популяция успешно воспроизводится и увеличивается в размерах. Следовательно, предельное значение репродуктивного потенциала, ниже которого популяция всегда вымирает, находится по формуле:  $k = (\sqrt{ac} + \sqrt{1-v})^2$ .

Взаимное расположение точки  $M$  (максимум функции  $F(x_n)$ ) и равновесной численности  $\bar{x}_2$  на графике функции  $F(x_n)$  позволяет определять динамические режимы модели (2). В частности, если  $\bar{x}_2$  располагается левее точки  $M$  с ординатой  $x_{\max}$ , то в зависимости от начальной точки итерирования популяция либо вырождается, либо стабилизируется (рис. 1а). Если равновесная точка совпадает с точкой максимума функции  $F(x_n)$ , то в случае отклонения численности от равновесия влево популяция возвращается в исходное состояние за один шаг, а в случае отклонений вправо для достижения равновесия требуется всего несколько итераций. В случае, когда  $\bar{x}_2$  располагается правее точки  $M$ , наблюдаются периодические колебания численности, вплоть до хаотических [13,20,21]. В частности, на рис. 1б представлен вариант периодического изменения, соответствующего двухгодовым колебаниям численности популяции, а на рис. 1в – пример нерегулярных изменений численности. При этом нулевое решение продолжает оставаться устойчивым, вследствие чего при начальной численности меньше  $\bar{x}_1$  сохраняется возможность гибели популяции (рис. 1б,в).

### ВЛИЯНИЕ НАЧАЛЬНОГО УСЛОВИЯ НА ТИП ДОСТИГАЕМОГО ДИНАМИЧЕСКОГО РЕЖИМА

Для более подробного исследования модели (2) на фазовых портретах были сделаны дополнительные построения. Через равновесные точки были проведены прямые, параллель-

ные оси абсцисс. В результате пересечения прямых  $x_{n+1} = \bar{x}_2$  и  $x_{n+1} = \bar{x}_1$  с графиком функции  $F(x_n)$  были получены точки  $L$  и  $K$  с абсциссами  $x_L$  и  $x_K$  соответственно (рис. 2);  $M$  – точка максимума функции  $F(x_n)$  с абсциссой  $x_M$ .

Как видно на рис. 2, существуют такие значения  $x_n$ , при которых график функции  $F(x_n)$  располагается ниже оси абсцисс, т.е. возникают «отрицательные численности», и модель теряет физический смысл. Следует отметить, что в некоторых исследованиях [24,25] при возникновении отрицательных значений используют переход к нулевой численности, что, в свою оче-

редь, можно интерпретировать как вырождение популяции. Соответственно, численность, после превышения которой будет происходить «гибель популяции» (модель теряет биологически содержательный смысл), можно найти по следующей формуле:

$$x^* = \frac{k - ac + v + \sqrt{(k - ac + v)^2 + 4avc}}{2c},$$

где  $x$  – наибольший из корней уравнения  $F(x_n) = 0$ . Абсциссы точек  $L$  и  $K$ ,  $x_L$  и  $x_K$ , однозначно выражаются через популяционные параметры и могут быть найдены по формулам:

$$x_L = \frac{1}{3c} \left( \frac{\sqrt{2(-J - 3S - 3v - 3k + 3)}}{c^2} \cos \left( \frac{1}{3} \arccos \left( \frac{1}{2} \frac{W}{c(J + 3S + 3v + 3k - 3)} \right) \right) - ac + v + k \right),$$

$$x_K = \frac{1}{3c} \left( \frac{\sqrt{2(-J + 3S - 3v - 3k + 3)}}{c^2} \cos \left( \frac{1}{3} \arccos \left( \frac{1}{2} \frac{V}{c(-J + 3S - 3v - 3k + 3)} \right) \right) c - ac + v + k \right),$$

где

$$J = -2a^2c^2 - 2avc + 4ack - 3ac - 2v^2 - 4vk - 2k^2,$$

$$S = \sqrt{a^2c^2 + 2avc - 2ack - 2ac + v^2 + 2vk + k^2 - 2v - 2k + 1},$$

$$W = (4a^3c^3 + 6a^2vc^2 - 12a^2c^2k - 18a^2c^2 - av^2c + 6avck + 12ack^2 + 18acS + 9avc + 9ack - 4v^3 + 12v^2k - 12vk^2 - 4k^3 + 9S(v + k) - 18ac + 9(1 - k)(2v - k)) \sqrt{\frac{-2c^2}{J + 3\sqrt{a^2c^2 + 2avc - 3}}},$$

$$V = (-4a^3c^3 - 6a^2vc^2 + 12a^2c^2k + 18a^2c^2 + 6av^2c - 6avck - 12ack^2 + 18acS - 9avc - 9ack + 4v^3 - 12v^2k - 12vk^2 + 4k^3 + 9S(v + k) + 18ac + 9(1 - k)(2v + k)) \sqrt{\frac{2c^2}{-J + 3S - 3v - 3k + 3}};$$

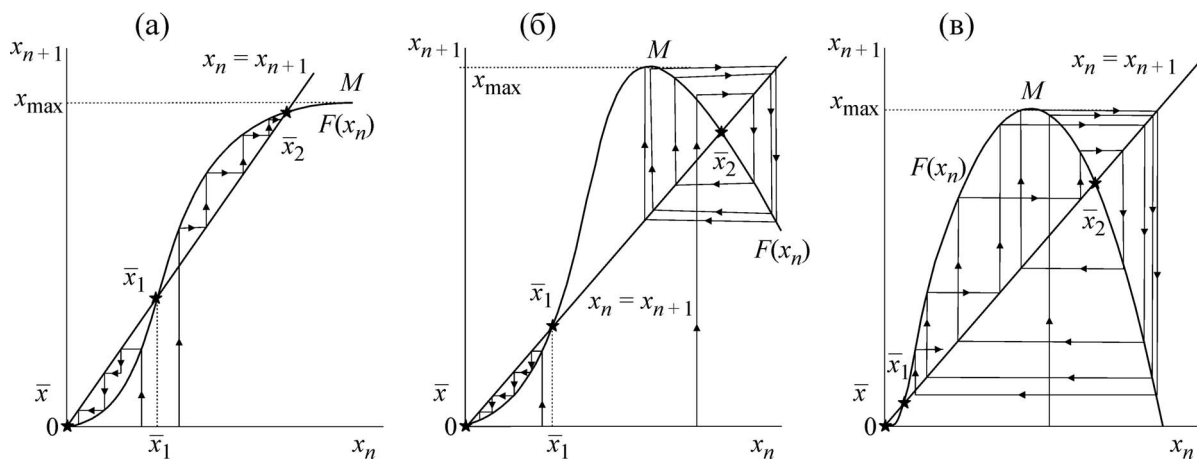
$x_L$  приведено для случая, когда  $\bar{x}_2 < x_L$ .

Если точка  $L$  располагается левее точки  $M$  (рис. 2а) ( $x_L < x_M$ ), то все множество начальных условий ( $x_0$ ) относительно значения  $\bar{x}_2$  можно разбить на две части:  $x_0 < \bar{x}_2$  и  $x_0 > \bar{x}_2$  (рис. 3а). На первом интервале начальных условий развитие популяции идет вдоль левой ветви графика функции  $F(x_n)$ . Однако если начальное условие больше  $\bar{x}_2$ , тогда на первых итерациях происходит «переброс» с правой ветви на левую и сценарий развития популяции вновь идет по левой ветви графика  $F(x_n)$  (рис. 3а). Следует отметить, что такой переброс в популяционной динамике проявляется как резкое снижение численности. Если точка  $L$  располагается правее точки  $M$  ( $x_M < x_L$ ), то множество начальных условий разбивается на два интервала абсциссой точки  $L$ . Здесь «переброс» траектории с правой ветви на левую реализуется, когда начальная численность больше  $x_L$  (рис. 3б). Также независимо от взаимного расположения точек

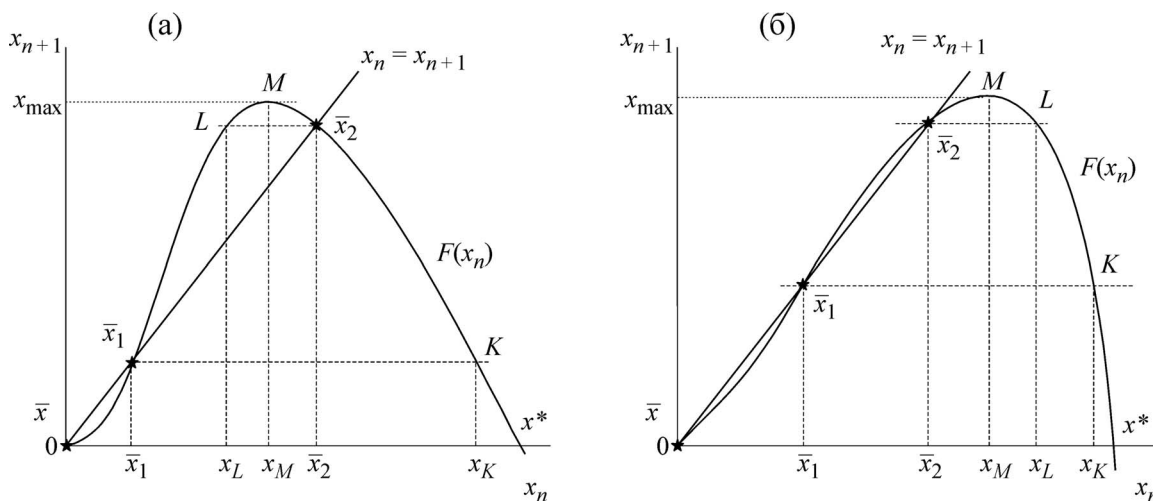
$L$  и  $M$  при начальных условиях из интервала  $x_K < x_0 < x^*$  решение  $\bar{x} = 0$  становится притягивающим, и модельная траектория, совершив «перескок» с правой ветви графика  $F(x_n)$  на левую, уходит в нуль (рис. 3а,б). В этом контексте очень интересен смысл величины  $x_K$ , соответствующей численности, достигнув или превысив которую в результате вспышки популяция гибнет. В свою очередь, это позволяет утверждать, что «перенаселенность», так же как и «недонаселенность», может выступать в качестве лимитирующего фактора [10,26].

Таким образом, в зависимости от типа достигаемого динамического режима можно выделить следующие диапазоны начальных условий (таблица).

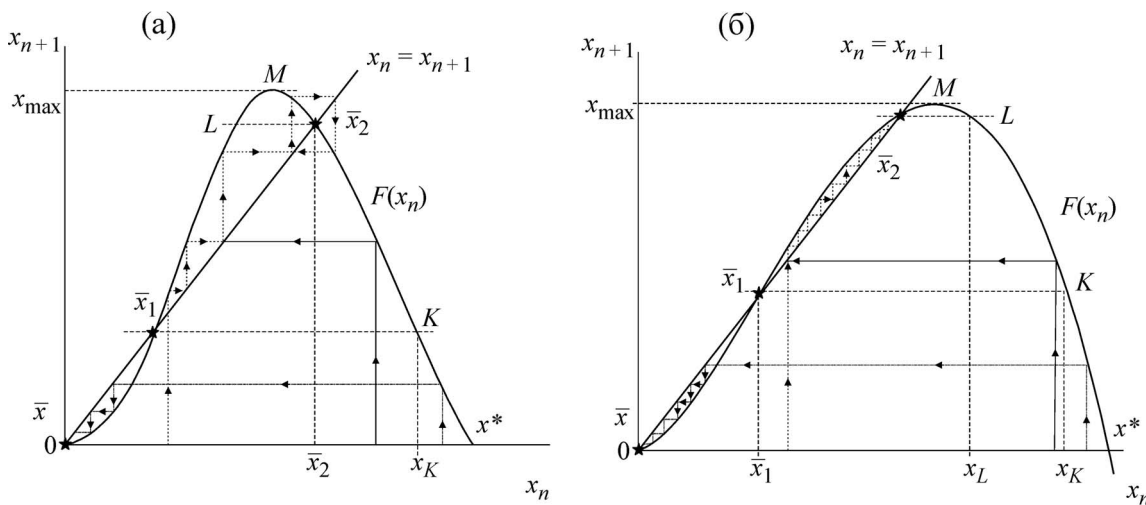
Следует отметить, что описанная в таблице эволюция динамических режимов в связи с ростом значений начального условия наблюдается только при выполнении неравенства  $x_{\max} < x_K$  (рис. 4а). Рассмотрим динамические режимы



**Рис. 1.** Фазовые портреты модели (2), дополненные модельными траекториями.  $F(x_n) = \frac{kx_n^2}{a+x_n} + vx_n - cx_n^2$ ,  $M$  – точка максимума функции  $F(x_n)$ , звездочки – неподвижные точки модели (2).



**Рис. 2.** Фазовые портреты модели (2).



**Рис. 3.** Поведение модельных траекторий модели (2) с учетом взаимного расположения точек  $L$  и  $M$ .

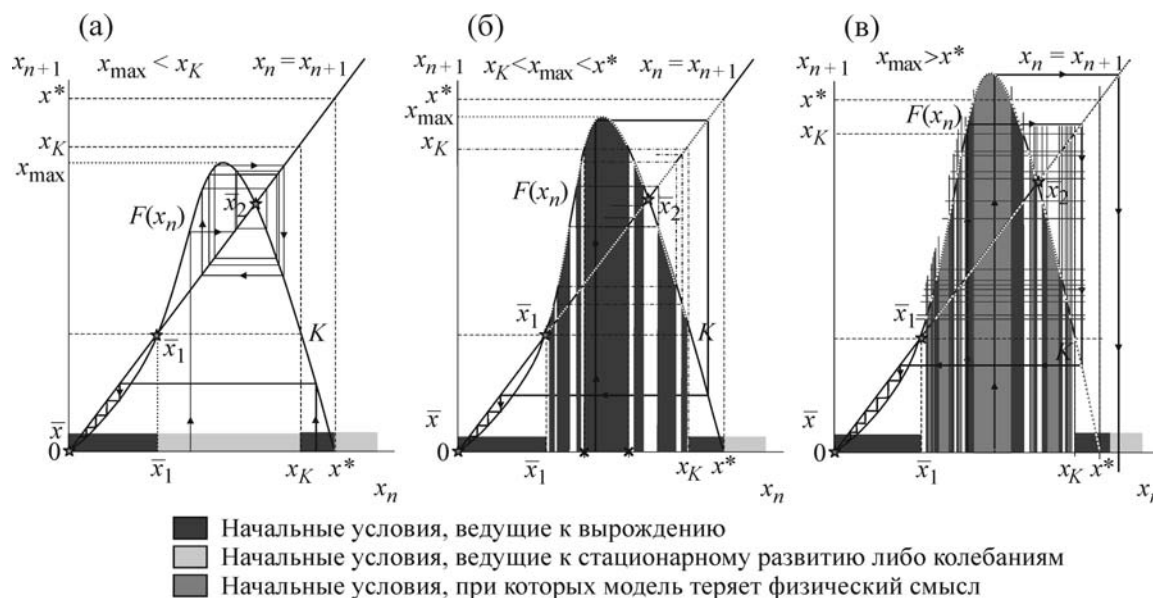


Рис. 4. Фазовые портреты модели при различных значениях  $x_{\max}$ .

модели, когда  $x_{\max} > x_K$ , т.е. при  $x_K < x_{\max} < x^*$  и  $x_{\max} > x^*$  (рис. 4).

Как видно на рис. 4б, при  $x_K < x_{\max} < x^*$  области начальных условий  $0 < x_0 < \bar{x}_1$  и  $x_K < x_0 < x^*$ , при которых тривиальное решение является притягивающим, сохраняются. При этом внутри диапазона  $\bar{x}_1 < x_0 < x_K$  возникает область начальных условий (она заключена между звездочками), при которых популяция вырождается (траектория уходит в нуль). Перпендикуляры, проведенные через абсциссы точек

пересечения кривой  $F(x_n)$  и прямой  $x_{n+1} = x_K$ , ограничивают участок биссектрисы, который переводит текущую численность в область графика функции  $F(x_n)$ , заключенную между звездочками, т.е. ведет к вырождению. Проекция данной части биссектрисы на график кривой  $F(x_n)$  позволяет выделить еще два участка кривой, при прохождении через которые модельная траектория уходит в нуль. В свою очередь, проекция этих участков на ось абсцисс позволяет найти еще два отрезка начальных условий, при которых тривиальное решение становится

Влияние начального условия на тип динамического режима

Диапазон значений, которому принадлежит начальное условие	Тип достигаемого динамического режима
$0 < x_0 < \bar{x}_1$	Популяция вырождается из-за сильной «разреженности» особей по ареалу.
$x_0 = \bar{x}_1$	Строгое равенство начальной численности критической соответствует стационарному развитию популяции. Однако это состояние не устойчивое и поэтому небольшие флуктуации приведут либо к вырождению популяции, либо к дальнейшему росту численности.
$\bar{x}_1 < x_0 < x_K$	При начальном условии больше критического значения наблюдается рост численности с последующим выходом на плато (равновесную численность), либо любой другой режим, возникший в результате потери устойчивости решения $\bar{x}_2$ . При этом, если начальная численность больше $x_L$ при условии, что $\bar{x}_2 < x_L$ , тогда численность популяции резко снижается, после чего возвращается либо к равновесной плотности, либо к установившимся колебаниям. Такое резкое снижение численности как раз соответствует «перебросу» с правой ветви графика функции $F(x_n)$ на левую.
$x_K < x_0 < x^*$	Популяция вырождается в силу переуплотнения.
$x_0 > x^*$	Возникают отрицательные численности, т.е. модель теряет физический смысл.

притягивающим. В итоге неоднократное повторение данной процедуры позволяет уточнить множество начальных условий в диапазоне  $\bar{x}_1 < x_0 < x_K$ , при которых популяция вырождается. На рис. 4б области графика функции  $F(x_n)$ , при попадании в которые популяция деградирует, выделены белым цветом.

Следует отметить, что складывается впечатление, что существуют значения  $x_0$  из неокрашенных областей начальных условий, которые приведут к модельной траектории, демонстрирующей колебательные режимы. Обширные численные эксперименты демонстрируют, что на первых этапах итерирования именно так и происходит, однако в силу того, что траектория расходится, т.е. наблюдается хаотическая динамика, на некотором шаге временной реализации траектория отображается в один из участков графика  $F(x_n)$ , выделенных белым цветом, что в итоге ведет к тривиальному равновесию.

При  $x_{max} > x^*$ , как и ранее, тривиальное решение устойчиво, когда начальное условие принадлежит интервалам  $0 < x_0 < \bar{x}_1$  и  $x_K < x_0 < x^*$ . При этом внутри диапазона  $\bar{x}_1 < x_0 < x_K$  возникают области начальных условий, при которых либо популяция вырождается, либо модель теряет смысл. На рис. 4в участки начальных условий, при которых траектория уходит в нуль, окрашены в темно-серый цвет. Области, в которых появляются отрицательные численности (модель теряет смысл), выделены светло-серым цветом. В итоге множество начальных условий в диапазоне  $\bar{x}_1 < x_0 < x_K$  поделено между тривиальным решением и случаем, когда возникают отрицательные численности. На рис. 4в представлены наиболее крупные участки начальных условий, ведущие к тому или иному сценарию развития. Все множество начальных условий имеет дробную структуру, в которой области значений, ведущие к вырождению, чередуются с областями, в которых модель теряет физический смысл. Следует иметь в виду, что неокрашенные области также представляют собой чередование участков начальных условий, ведущих либо к вырождению, либо к потере содержательного смысла модели.

Необходимо отметить, что с ростом значений параметра  $k$  разность  $x_K - x^*$  стремится к нулю. В этом контексте выполнение неравенства  $x_{max} < x_K$  можно считать условием адекватности модели.

Рассмотрим более подробно биологически содержательный смысл точки  $M$  с координатами  $(x_K, x_{max})$ . Ее ордината  $x_{n+1} = x_{max}$  соответствует максимально возможному (в рамках

данной модели) значению численности популяции (рис. 1). Следовательно,  $x_{max}$  можно рассматривать как характеристику экологической емкости среды обитания. Действительно, исходя из поведения  $F(x_n)$ , видно, что сначала численность популяции растет, т.е. ресурсов достаточно для роста и развития, далее она достигает максимума. Превысив максимально возможную численность, плотность популяции начинает уменьшаться вследствие нехватки ресурсов, ведущей к «запуску» процессов саморегуляции, в том числе усилению внутривидовой конкуренции. Таким образом,  $x_{max}$  – это та численность локальной популяции, которую потенциально может «прокормить» данный ареал. Максимально возможная ( $x_{max}$ ) и предшествующая ей ( $x_M$ ) численности популяции выражаются через демографические параметры модели (2) и находятся по следующим формулам:

$$x_{max} = \frac{cx_M^3 + x_M^2(k + v - ac) + avx_M}{a + x_M},$$

$$x_M = \frac{1}{6c} \left( \sqrt[3]{JJ} + \frac{(2ac + v + k)^2}{\sqrt[3]{JJ}} - 4ac + v + k \right),$$

где  $JJ = \frac{(2ac + v + k)^3}{\sqrt{3k((2ac + v + k)^3 - 24a^2c^2k)}} - 54a^2c^2k + 6ac\sqrt{-3k((2ac + v + k)^3 - 24a^2c^2k)}$ .

Очевидно, что может сложиться ситуация, когда максимально возможная плотность больше  $x_K$ . Если  $x_{max} > x_K$ , то максимально возможная численность становится недостижимой, поскольку популяция вырождается. Следует отметить, что этот аспект очень важен и его необходимо учитывать в задачах управления популяцией. Возникающее ограничение сверху на значения репродуктивного потенциала популяции может быть найдено путем решения уравнения  $x_K = x_{max}$ .

Плотности Олли соответствует численность, при которой наблюдается максимально возможный прирост численности популяции. Для того чтобы найти плотность Олли в дискретной модели (2) (обозначим ее как  $x_{Олли}$ ), необходимо определить численность, при которой скорость роста популяции наибольшая, т.е. найти максимум отношения  $x_{n+1}/x_n$ , где  $\frac{x_{n+1}}{x_n} = \frac{kx_n}{a + x_n} + v - cx_n$ . Следовательно,  $x_{Олли}$  для дискретной во времени модели находится по формуле

$$x_{Олли} = \frac{\sqrt{ack} - ac}{c},$$

из которой следует, что плотность Олли возникает в популяции только тогда, когда выполняется условие  $k > ac$ , т.е. когда репродук-

тивный прирост популяции превышает число потенциально возможной на данной территории убыли популяции в результате внутривидовой конкуренции. Другими словами, если достаточно ресурсов, т.е. индивидуальные участки не перекрываются и внутривидовая конкуренция отсутствует, то популяция способна дать максимально возможный прирост. Особенно ярко это проявляется в популяциях короедов [27] и усачей [27,28]. Данные виды откладывают яйца в луб деревьев. При малой плотности отложенные яйца гибнут, поскольку их заливают древесная смола, соответственно наблюдается закономерное снижение численности популяции. В случае большой плотности насекомых происходит массовая гибель личинок в силу высокой внутривидовой конкуренции за ресурсы [13].

#### ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ (2) НА УСТОЙЧИВОСТЬ. АСИМПТОТИЧЕСКИЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ

Дополнительно рекуррентная модель (2) была исследована на устойчивость при помощи стандартной методики [23,29]. Здесь удобно использовать переход к относительным значениям численностей путем соответствующего масштабирования, что позволяет свести модель (2) к трехпараметрической, имеющей вид

$$x_{n+1} = \frac{kx_n^2}{\alpha + x_n} + vx_n - x_n^2, \quad (4)$$

где  $sx \rightarrow x$ ,  $\alpha = as$ . Неподвижные точки данного отображения являются действительными числами, принимают неотрицательные значения, когда выполняется условие  $k > 1 + \alpha - v + 2\sqrt{\alpha(1-v)}$ , и могут быть найдены по следующим формулам:

$$\begin{aligned} \bar{x} &= 0, \\ \bar{x}_1 &= \frac{k - 1 - \alpha + v - \sqrt{(k - 1 - \alpha + v)^2 - 4\alpha(1 - v)}}{2}, \\ \bar{x}_2 &= \frac{k - 1 - \alpha + v + \sqrt{(k - 1 - \alpha + v)^2 - 4\alpha(1 - v)}}{2}. \end{aligned}$$

Области устойчивости неподвижных точек модели (4) задаются следующим неравенством

$$\begin{aligned} |F'(\bar{x})| &= \left| \left( \frac{kx^2}{\alpha + x} + vx - x^2 \right)' \right|_{x=\bar{x}} = \\ &= \left| v - 2x + \frac{kx(2\alpha + x)}{(\alpha + x)^2} \right|_{x=\bar{x}} < 1. \end{aligned} \quad (5)$$

Исходя из того, что  $\bar{x}_1$  – неустойчивая точка, границы области устойчивости находятся только для  $\bar{x} = 0$  и  $\bar{x}_2$ . Нетрудно показать, что область устойчивости тривиального решения с учетом допустимых значений параметра  $v$  лежит в полосе  $0 < v < 1$ . Область устойчивости неподвижной точки  $\bar{x}_2$  заключена между кривыми  $v - 2\bar{x}_2 + \frac{k\bar{x}_2(2\alpha + \bar{x}_2)}{(\alpha + \bar{x}_2)^2} + 1 = 0$  (граница области устойчивости, обозначим ее (6)) и  $(k - 1 - \alpha + v)^2 - 4\alpha(1 - v) = 0$  (условие существования  $\bar{x}_2$ ). Уравнение границы (6), полученное на основе неравенства (5), в явном виде не приводится в силу его громоздкости.

На рис. 5 в плоскости параметров  $(v, k)$  при различных значениях коэффициента  $\alpha$  с учетом условий  $(k - 1 - \alpha + v)^2 - 4\alpha(1 - v) > 0$  и  $x_K = x_{\max}$  представлены области устойчивости неподвижных точек  $\bar{x} = 0$  и  $\bar{x}_2$  модели (4).

Как видно, область устойчивости нетривиального равновесия лежит поверх области устойчивости тривиального равновесия, т.е. они пересекаются, что ведет к бистабильности. Соответственно, тип достигаемого асимптотического режима, а именно популяция вымрет или будет благополучно развиваться, определяется начальной численностью популяции. При этом можно видеть, что рост значений параметра  $\alpha$  ведет к смещению области устойчивости нетривиального равновесия вверх вдоль оси ординат. Интересен момент, что при малых  $\alpha$  и высокой выживаемости особей популяция способна благополучно существовать при значениях репродуктивного потенциала меньше единицы.

Рассмотрим структуру бассейнов притяжения модели (4) в плоскости  $(x, k)$ ; при их построении необходимо учитывать следующие условия, оказывающие влияние на вид и форму областей притяжения:

(1)  $\frac{kx^2}{\alpha + x} + vx - x^2 > 0$  – условие сохранения физического смысла модели;

(2)  $x_K = x_{\max}$  – соответствует значению параметра  $k$ , выше которого популяция либо вымирает, либо модель теряет физический смысл;



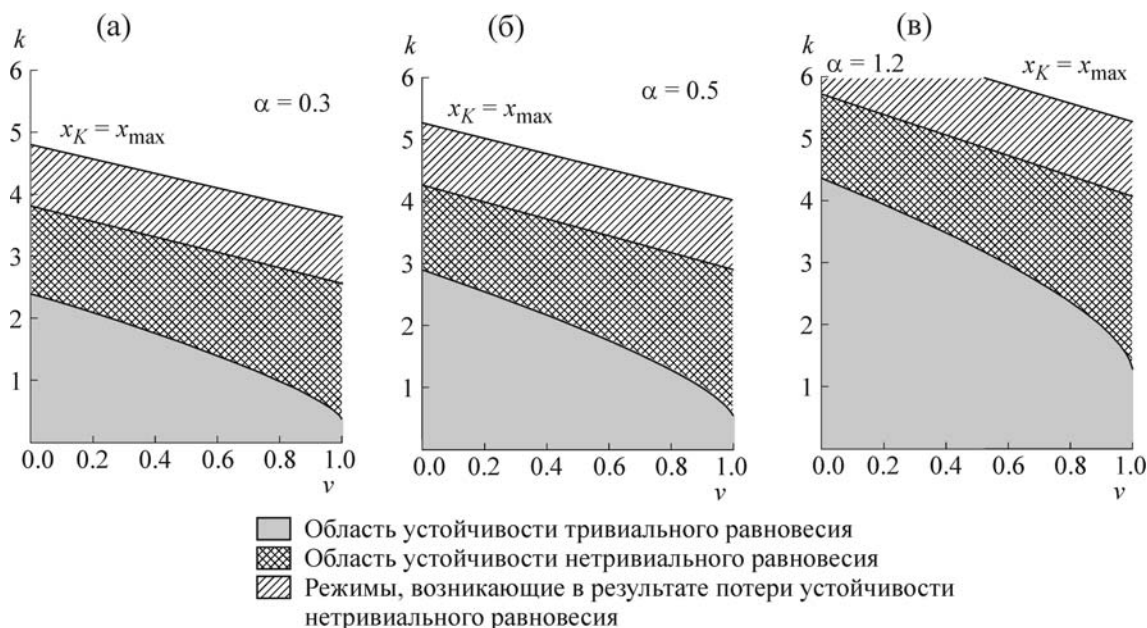


Рис. 5. Область устойчивости уравнения (4) в плоскости параметров  $(v, k)$  при различных значениях коэффициента  $\alpha$ .

$$(3) \quad x = \frac{(k - 1 - \alpha + v - \sqrt{(k - 1 - \alpha + v)^2 - 4\alpha(1 - v)})}{2}$$

соответствует критической численности и отделяет множество начальных условий, при которых популяция благополучно существует, от тех, при которых популяция вырождается;

(4)  $x = x_K$  – соответствует численности, достигнув или превысив которую популяция гибнет;

$$(5) \quad v - 2\bar{x}_2 + \frac{k\bar{x}_2(2\alpha + \bar{x}_2)}{(\alpha + \bar{x}_2)^2} + 1 = 0$$
 – ограничивает

область устойчивости нетривиального равновесия;

(6)  $k = (\sqrt{\alpha} + \sqrt{1 - v})^2$  – соответствует значению репродуктивного потенциала, ниже которого популяция вырождается.

Карты бассейнов притяжения, полученные с учетом условий (1)–(6) в плоскости  $(x, k)$ , при различных значениях параметров  $\alpha$  и  $v$ , представлены на рис. 6. Отметим, что с ростом значений  $k$  кривые (1) и (4) практически сливаются.

Как видно на рис. 6, с ростом значений параметра выживаемости диапазон значений коэффициента рождаемости и множество начальных условий, при которых популяция может благополучно развиваться, расширяется. Увеличение значений параметра  $\alpha$  также ведет к расширению областей, в которых численность популяции либо стабильна, либо колеблется, при этом как равновесное состояние, так и флуктуации наблюдаются при более высоких значениях коэффициента рождаемости. Колеба-

ния, возникающие вследствие потери устойчивости нетривиального равновесия, эволюционируют по сценарию Фейгенбаума вплоть до хаоса [22]. Усложнение динамики, происходящее с ростом значений параметра  $k$ , представлено на бифуркационной диаграмме и карте динамических режимов (рис. 7).

Следует отметить, что здесь, как и в моделях Рикера и Ферхюльста, в области нерегулярной динамики возникает окно периодичности, в котором реализуется цикл длины три [20,21].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование дискретного аналога модели Базыкина–Людвига. Как оказалось, модель имеет физический смысл в весьма узкой области фазового и параметрического пространства. Показано, что усложнение динамики происходит по сценарию Фейгенбаума, при этом в области нерегулярной динамики возникает трицикл. Обнаружено, что в данной модели помимо критической возникает предельная численность, когда в силу переуплотнения популяция вырождается. Проведено подробное исследование влияния начальной численности на возможные сценарии развития популяции. Показано, что существуют ситуации, когда максимально возможная численность становится недостижимой. Следует отметить, что этот аспект очень важен, его необходимо учитывать в задачах управления популяцией. В частности, в свое время при промысле лосося на Дальнем

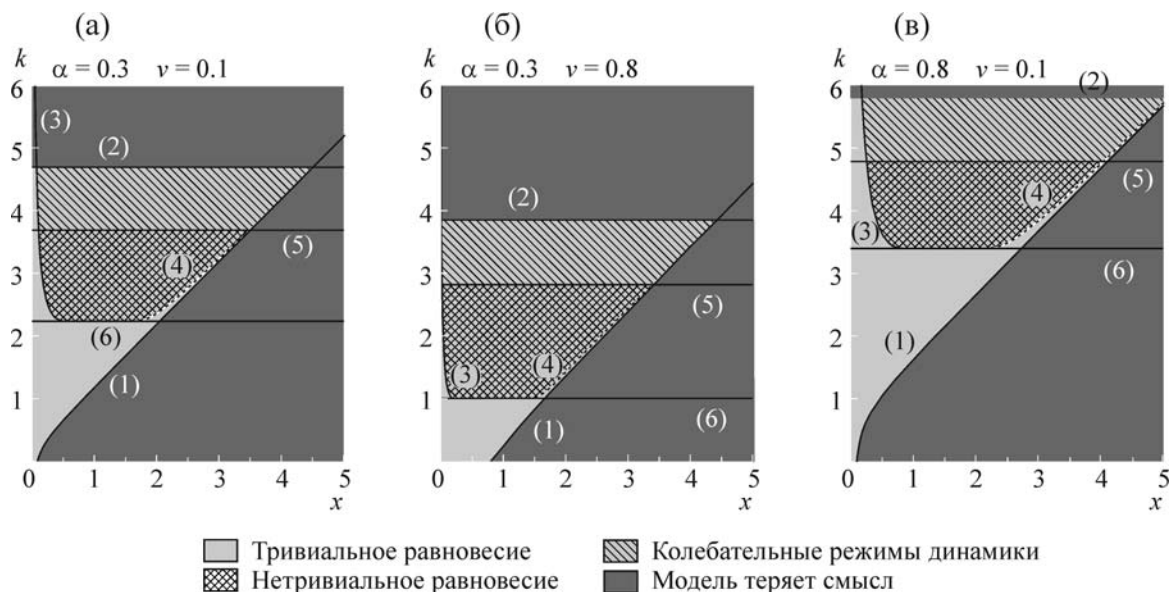


Рис. 6. Сценарии развития популяции, в зависимости от начальной численности и репродуктивного потенциала при различных значениях параметров  $\alpha$  и  $v$ .

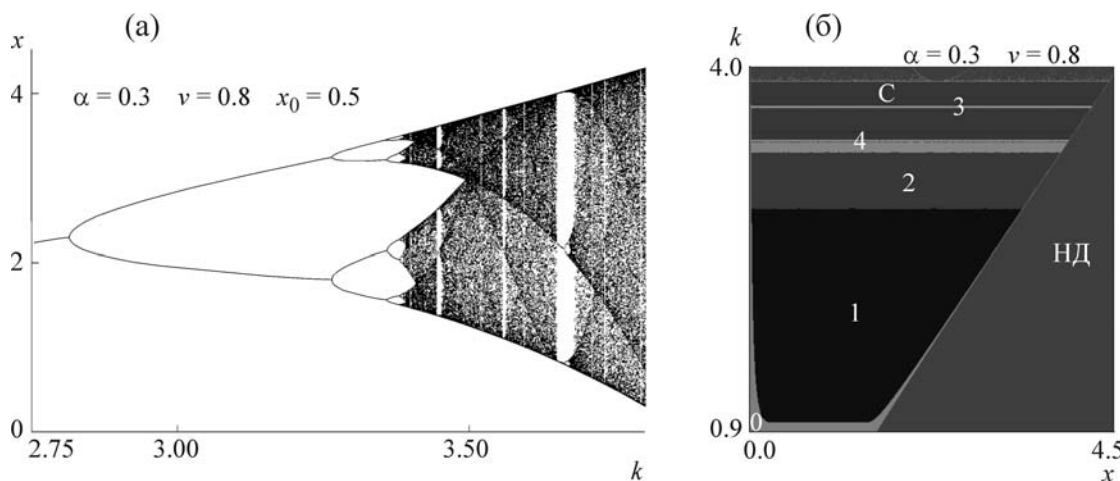


Рис. 7. (а) – Бифуркационная диаграмма динамической переменной  $x$  по параметру  $k$ ; (б) – карта динамических режимов. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов, 0 – популяция вырождается, HD – недопустимые значения, C – хаотическая динамика.

Востоке советские ихтиологи предложили правительству расширить запретную зону с 12 до 24 миль, чтобы уменьшить уловы японских рыбаков и увеличить свои. Это привело к тому, что резко сократился промысел особей, идущих на нерест (потому что принятые меры не коснулись промысла в открытом море и в реках, где функционировали рыболовные заводы, направленные на пополнение рыбной популяции в естественных водоемах за счет искусственно воспроизведенных мальков); вследствие этого резко возросло число особей, успешно пришедших на нерест. В результате на нерестилищах

была достигнута избыточная плотность, которая привела к резкой убыли потомства (и в ближайшей перспективе популяции в целом) из-за переуплотнения [13]. В итоге уловы заметно уменьшились. В терминах фазовых портретов описанная картина соответствует перебою с правой ветви на левую, в результате чего максимально возможная численность оказалась недостижимой на тот момент.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 16-31-50035.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. W. C. Allee, *Animal Aggregation: A Study in General Sociology* (Chicago University Press, Chicago, 1931).
2. W. C. Allee, *Cooperation among animals* (Henry Shuman, 1951).
3. W. C. Allee, *The social life of animals*, 2nd ed. (Beacon Press, 1958).
4. А. Д. Базыкин и Ф. С. Березовская, Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем **2**, 161 (1979).
5. А. Д. Базыкин, *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций* (Институт компьютерных исследований, Москва, Ижевск, 2003).
6. W. C. Allee, A. E. Emerson, O. Park, et al., *Principles of animal ecology* (Saunders, 1949).
7. P. C. Tobin, C. Robinet, D. M. Johnson, et al., *Population Ecology* **51** (3), 373 (2009).
8. D. Ludwig, D. D. Jones, and C. S. Holling, *J. Animal Ecology* **47**, 315 (1978).
9. Ю. Одум, *Основы экологии* (Мир, М., 1975).
10. Г. С. Розенберг, *Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол.* **1** (9), 163 (2005).
11. A. P. Mshler and S. Legendre, *Oikos* **92**, 27 (2001).
12. В. Г. Юдин, *Тигр Дальнего Востока России* (Дальнаука, Владивосток, 2009).
13. R. G. Khlebopros, V. A. Okhonin, and A. I. Fet, *Catastrophes in Nature and Society Mathematical Modeling of Complex Systems World Scientific* (World Scientific, Hackensack, NJ., 2007).
14. C. W. Fowler and J. D. Baker, *Rep. Int. Whaling Comm.* **41**, 545 (1991).
15. R. Lande, *Am. Nat.* **130**, 624 (1987).
16. B. Dennis, *Nat. Res. Model.* **3**, 481 (1989).
17. A. Dobson and J. Poole, in *Behavioral ecology and conservation biology*, Ed. by T. Caro (Oxford Univ. Press, Oxford, 1998), pp. 193–208.
18. A. D. Bazykin, F. S. Berezovskaya, A. S. Isaev, and R. G. Khlebopros, *J. Theor. Biol.* **186** (3), 267 (1997).
19. S. N. Elaydi and R. J. Sacker, *J. Biol. Dynamics* **4** (4), 397 (2010).
20. R. M. May, *Science* **186**, 645 (1974).
21. Е. И. Скалецкая, Е. Я. Фрисман и А. П. Шапиро, *Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла* (Наука, М., 1979).
22. С. П. Кузнецов, *Динамический хаос* (Физматлит, М., 2001).
23. Н. Карлов и Н. Кириченко, *Колебания, волны, структуры* (Физматлит, М., 2003).
24. S. A. H. Geritz and É. Kisdi, *J. Theor. Biol.* **228** (2), 261 (2004).
25. Л. В. Недорезов, *Евразийский энтомологич. журн.* **14** (1), 93 (2015).
26. Г. С. Розенберг и Ф. Н. Рянский, *Теоретическая и прикладная экология* (Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, Нижневартовск, 2005).
27. А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов и др., *Популяционная динамика лесных насекомых* (Наука, М., 2001).
28. А. С. Исаев, А. С. Рожков и В. В. Киселев, *Черный пихтовый усач* (Наука, СО АН СССР, Новосибирск, 1988).
29. А. П. Шапиро и С. П. Луппов, *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии* (Наука, М., 1983).

## Influence of Allee Effect on Population Dynamics and Seasonal Patterns Related to Reproduction

**G.P. Neverova\*, R.G. Khlebopros\*\* \*\*\*, and E.Ya. Frisman\*\*\*\***

\**Institute of Automation and Control Processes, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Radio 5, Vladivostok, 690041 Russia*

\*\**Krasnoyarsk Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok 50, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

\*\*\**Siberian Federal University, Svobodny prosp. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

\*\*\*\**Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Sholom-Aleikhema 4, Birobidzhan, 679016 Russia*

Based on a discrete analog of the Bazykin–Ludwig model the paper studies the influence of the Allee effect on the population dynamics of the selected animals. We consider the species, reproductive processes of which present pronounced seasonal patterns and depend non-monotonically on the level of population density. It is shown that there exists a critical size, below which the population subjected to the Allee effect degenerates. It has been found that in addition to the critical population size, there is also limiting size above which the population degenerates due to overpopulation. A detailed study on the influence of the initial population size on possible scenarios of population development is carried out. It is shown that there are situations when the «intermediate» size, which provides maximal population density, is not achievable.

*Keywords: Allee effect, Bazykin–Ludwig model, discrete analog, bistability, critical size, limiting size*