

Моделирование динамики сообщества хищник – жертва с учетом возрастной структуры взаимодействующих видов

Жданова О.Л.^{1,2}, Неверова Г.П.^{1,2}, Фрисман Е.Я.²

¹ФГБУН Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток

²ФГБУН Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан

axanka@iacp.dvo.ru, galina.nev@gmail.com, frisman@mail.ru,

В работе предложена модель сообщества популяций двух видов, взаимодействующих по типу «хищник – жертва». При этом каждый из рассматриваемых видов обладает возрастной структурой, представленной двумя стадиями развития, а также выраженной сезонностью жизненного цикла. Соответственно, модель содержит четыре компонента и дискретна во времени. Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности хищника и жертвы при различных значениях внутривидовых параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметра их взаимодействия (константы полунасыщения хищника). Показано, что наряду с устойчивым сосуществованием сообщества со стационарной динамикой при небольших репродуктивных потенциалах обоих видов существует огромное разнообразие сложной динамики. При этом, как правило, характер динамики жертвы определяет и динамику хищника: колебания численности в популяции жертвы инициируют колебания численности хищника такого же типа, при этом внутривидовые параметры хищника могут соответствовать другим режимам динамики как стационарным, так и флуктуирующим. С другой стороны, и хищник может менять динамику жертвы, но лишь в случае очень «умеренного» аппетита хищника, что с биологической точки зрения возможно лишь при наличии у хищника альтернативного вида пищи. Моделируется ситуация, характерная для сообщества «песец – мышевидные грызуны».

Ключевые слова: динамические режимы, модель типа хищник – жертва, возрастная структура.

Modeling the dynamics of the predator-prey community, taking into account the age structure of the interacting species

Zhdanova O.L.^{1,2}, Neverova G.P.^{1,2}, Frisman E.Ya.²

¹Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS, Vladivostok

²Institute of Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS, Birobidzhan

We propose the prey – predator model considering species with the age structure represented by two stages of development, as well as having a pronounced seasonality of the life cycle. It is a discrete-time model with four components. The paper analyzes scenarios of the transition from stationary dynamics to fluctuations using various values of intrapopulation parameters and parameter of the species interaction (i.e. the predator semi-saturation constant). The model shows huge variety of complex dynamics along with stable coexistence of the two- species community provided each species having small reproductive potentials. As a rule, prey dynamics determines the mode of predator dynamics. On the other hand, the predator can change the prey dynamics only having a rather "moderate" appetite, which is biologically possible only if the predator has an alternative type of food. The situation considered is typical in the natural community of voles – arctic foxes.

Key words: dynamic modes, prey – predator model, age structure.

1. Введение

Среди современных исследований пространственно-временной динамики популяций, взаимодействующих по принципу «хищник–

жертва» встречаются весьма интересные работы, учитывающие выраженную сезонность жизненного цикла многих биологических видов и основанные на уравнениях с дискретным временем [1–4 и др.]. В частности, флуктуации дискретной по времени системы «хищник – жертва» обстоятельно

исследованы при помощи методов теории динамического хаоса [3]. Похожие работы, направленные на изучение возникающих динамических режимов, проводятся и на основе традиционного аппарата дифференциальных уравнений [например, 4].

Как правило, в этих исследованиях, рассматривается динамика каждой составляющей сообщества и ее изменения в результате взаимодействия между популяциями. При этом возрастная структура взаимодействующих популяций, зачастую, не учитывается. В действительности же каждая популяция, входящая в сообщество, может обладать выраженной возрастной структурой, что, безусловно, сказывается на динамике, как отдельных популяций, так и системы в целом. Имеется огромное количество работ по математической биологии, посвященных изучению влияния возрастной структуры локальной популяции на динамику ее численности [6–11 и др.]. Исследования, в которых изучается динамика системы «хищник – жертва» с учетом возрастной детализации встречаются крайне редко и преимущественно в моделях с непрерывным временем [12–15]. Кроме того, рассматривается ситуация, когда возрастной структурой обладает либо хищник, либо жертва, но не обе взаимодействующие популяции. При этом реальные популяции как правило обладают возрастной структурой и моделирование сообщества, состоящего из неоднородных популяций представляется перспективным.

Интересный пример взаимодействия «хищник – жертва» представляет собой сообщество «песец – мышевидные грызуны». Известно, что естественные популяции песцов (*Alopex lagopus*), населяющие континентальные территории, питаются мелкими грызунами, главным образом, полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями [16]. В годы, когда пищи мало, популяции континентальных песцов имеют очень низкий репродуктивный уровень; при этом в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) количество детенышей в пометах вырастает в несколько раз. При этом каждый из видов, составляющий сообщество «песец – мышевидные грызуны» обладает возрастной структурой и для моделирования динамики сообщества эту возрастную подразделенность необходимо учитывать.

В данной работе предложена и исследована модель «хищник – жертва», учитывающая возрастную структуру взаимодействующих видов, характерную для сообщества «песец – мышевидные грызуны».

2. Математическая модель динамики сообщества хищник – жертва

Уравнения динамики численности популяций мелких млекопитающих, являющихся кормовой базой для таких хозяйственно-ценных видов, как соболи и песцы, имеют вид [17]:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = (r_1 x_1(n)(1-u) + r_2 x_2(n)) \cdot E(x_1(n), x_2(n)), \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n)(1-u) + v \cdot x_2(n) \end{cases}, \quad (1)$$

где x_1 и x_2 – численность сеголеток и перезимовавших половозрелых особей, соответственно, r_1 и r_2 – репродуктивные потенциалы половозрелых групп, s и v – их выживаемости; $E(x_1(n), x_2(n)) = e^{-\beta_1 \cdot x_1(n)(1-u) - \beta_2 x_2(n)}$ – функция самолимитирования рождаемости, β_1 и β_2 – коэффициенты лимитирования, отражающие интенсивность влияния конкурентных взаимодействий между половозрелыми особями разного возраста на уровень рождаемости, u – доля численности сеголеток, изъятых хищником, которая зависит от численности жертвы и хищника и будет формализована позже.

Жизненный цикл песца соответствует модели двухвозрастной популяции [18], поскольку продолжительность жизни половозрелых особей составляет несколько лет, а молодые особи, как правило, вступают в процесс размножения на втором году жизни:

$$\begin{cases} y_1(n+1) = w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n), \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1 - y_1(n)) + c \cdot y_2(n), \end{cases} \quad (2)$$

где y_1 и y_2 – численности младшего возрастного класса и репродуктивной части популяции, c – выживаемость половозрелых особей при переходе к следующему сезону размножения, $W = w \cdot \alpha(x_1(n))$ – репродуктивный потенциал хищника, а w – его максимально возможное значение.

В качестве функции питания хищника $\alpha(x_1)$ будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника или трофическую функцию Холлинга второго типа:

$$\alpha(x(n)) = \frac{x_1(n)}{x^* + x_1(n)},$$

где x^* – численность жертвы, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного.

В результате питания хищника меняется численность жертвы (в основном сеголеток):

$$\begin{aligned} x_1(n) &\rightarrow x_1(n) - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x(n)) = \\ &= x_1(n)(1 - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n)) = x_1(n)(1 - u) \end{aligned}$$

$$\text{где } u = \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n) = \frac{\alpha_0 \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} -$$

доля численности сеголеток, изъятая хищником, а α_0 коэффициент преобразования биомассы ($\alpha_0 \gg 1$). Таким образом, происходит влияние хищника на размножение, конкуренцию и выживание жертвы.

2.1. Стационарные точки

Система уравнений (1)–(2) имеет три стационарные точки:

1. Тривиальная стационарная точка, соответствует вымиранию обеих популяций: $\{y_1 = 0; y_2 = 0; x_1 = 0; x_2 = 0\}$;

2. Полутривиальная, соответствует свободному существованию популяции жертвы в отсутствие хищника:

$$\{y_1 = 0; y_2 = 0; x_1 = \frac{1-v}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v};$$

$$x_2 = \frac{s}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v}\};$$

3. Нетривиальная, соответствует устойчивому существованию сообщества хищник-жертва и определяется как решение трансцендентного уравнения относительно x_1 :

$$x_1(1-u)(\beta_1 + \beta_2 s / (1-v)) = \ln \frac{(1-u)(r_1(1-v) + r_2 \cdot s)}{(1-v)}, \text{ где}$$

$$1-u = 1 - \alpha_0 \cdot y_2 \cdot \alpha(x_1) / x_1 = 1 - \frac{\alpha_0 \cdot y_2}{x^* + x_1},$$

$$y_2 = \frac{W + c - 1}{W^2}, y_1 = W \cdot y_2, x_2 = s \cdot x_1(1-u) / (1-v).$$

Условия существования нетривиальной стационарной точки системы (1)–(2) следующие:

$$0 < u < 1, W + c > 1 \text{ и } r_1 > \frac{1}{1-u} - r_2 \cdot s / (1-v),$$

что эквивалентно:

$$w \frac{x_1}{x^* + x_1} + c > 1, \alpha_0 < (x^* + x_1) / y_2 \text{ и}$$

$$r_1 > \frac{1}{1-u} - r_2 \cdot s / (1-v).$$

3. Классификация динамики сообщества в зависимости от параметров системы

Рассмотрим сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности хищника и жертвы при различных значениях внутрипопуляционных параметров, определяющих динамику каждого из взаимодействующих видов, и параметра их взаимодействия (x^* или константы полунасыщения).

3.1. Параметры обоих видов внутри треугольника устойчивости

В этом случае происходит стабилизация динамики в нетривиальной стационарной точке (3) если пищи достаточно (рис. 1), или в полутривиальной (2), если недостаточно.

Достаточность численности сеголеток (x_1) в популяции жертвы для обеспечения существования хищника сложным образом зависит от параметров модели и определяется выполнением условия: $W + c > 1$ (рис. 2).

3.2. Высокий репродуктивный потенциал жертвы; параметры хищника внутри треугольника устойчивости

Если пищи достаточно, то динамика хищника подстраивается под динамику жертвы. На рисунке 3 пример динамики сообщества, где потеря устойчивости стационарной точкой произошла через значение $\lambda = -1$ (по сценарию Фейгенбаума (рис. 4)).

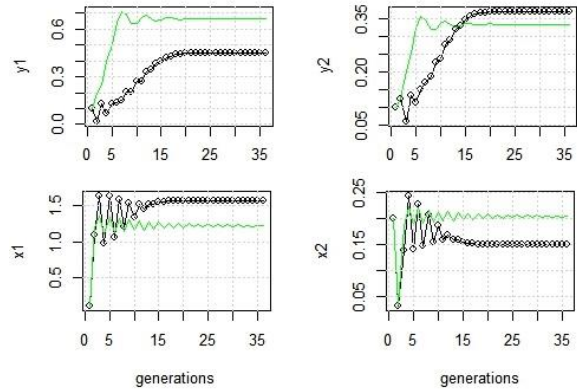


Рис. 1. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – черным с маркерами в модели взаимодействующих видов; зеленым – динамика отдельных видов. Значения параметров: $w = 2.0$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $x^* = 1$; $r_1 = 7.5$; $r_2 = 4.8$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$.

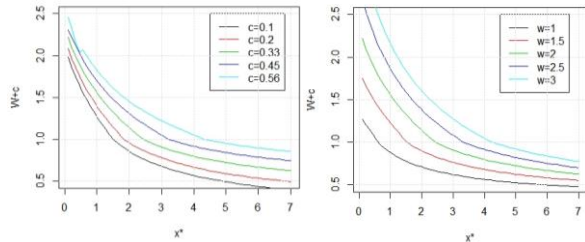


Рис. 2. Зависимость W (в стационарной точке) от x^* . Кривые разных цветов соответствуют различным значениям параметра c (слева, при $w = 2.0$) и w (справа, при $c = 0.33$). Другие параметры соответствуют рисунку 1.

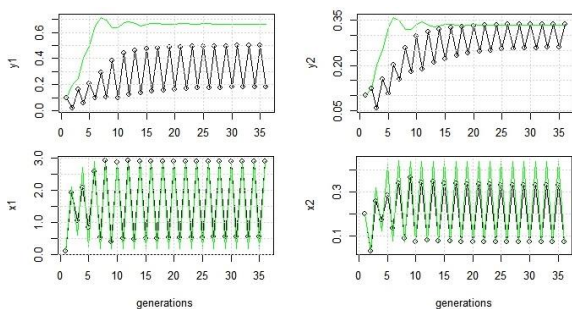


Рис. 3. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – черным с маркерами в модели взаимодействующих видов; зеленым – динамика отдельных видов. Значения параметров совпадают с рисунком 1, кроме: $r_1 = 15$ и $r_2 = 8$. Максимальное по модулю собственное значение $\lambda = -1.61$.

3.3. Высокий репродуктивный потенциал хищника; параметры жертвы внутри треугольника устойчивости

Хотя с биологической точки зрения такая ситуация по-видимому маловероятна, но с точки зрения динамики она весьма интересна.

Поскольку количество пищи лимитирует реальный репродуктивный потенциал хищника $\{W = w \cdot \alpha(x_1(n))\}$, динамика сообщества может быть стационарной (рис. 5).

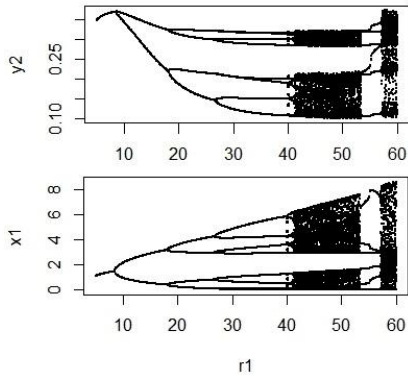


Рис. 4. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2). Потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума при изменении бифуркационного параметра r_1 . Другие параметры совпадают с рисунком 3.

Однако, если хищник обладает очень умеренным аппетитом ($x^* \ll x_1$), что может быть связано с наличием у него альтернативного типа пищи, то доступное количество пищи данного вида (x_1) может в недостаточной степени уменьшать его репродуктивный потенциал и тогда сообщество будет демонстрировать флуктуации численности обоих видов (рис. 7). В этом случае колебания численности в популяции жертвы оказываются инициированы изъятием с переменной долей и потеря устойчивости стационарной точкой происходит по сценарию Неймарка–Сакера через комплексные значения собственных чисел (рис. 6).

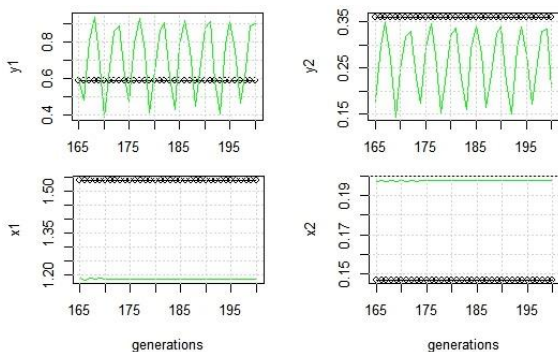


Рис. 5. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – черным с маркерами в модели взаимодействующих видов; зеленым – динамика отдельных видов. Значения параметров совпадают с рисунком 1, кроме: $w = 2.7$, $r_1 = 8$.

3.4. Высокие репродуктивные потенциалы обоих видов (вне треугольника устойчивости)

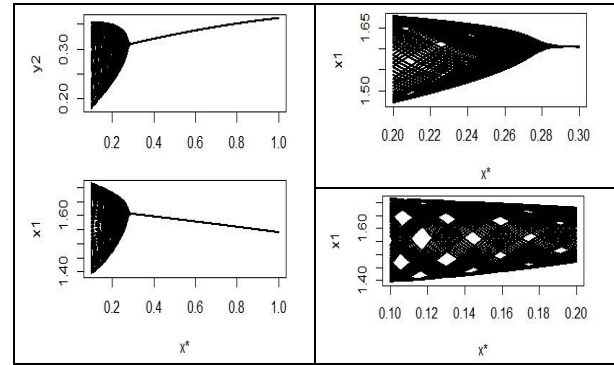


Рис. 6. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2). Потеря устойчивости по сценарию Неймарка–Сакера при уменьшении бифуркационного параметра x^* (другие параметры совпадают с рисунком 5).

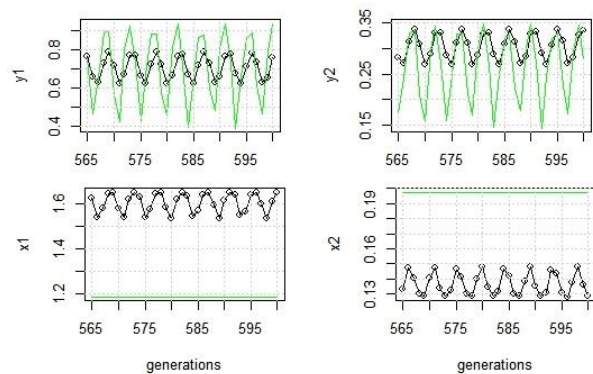


Рис. 7. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – черным с маркерами в модели взаимодействующих видов; зеленым – динамика отдельных видов. Значения параметров: $x^* = 0.25$, другие параметры совпадают с рисунком 5. Максимальное по модулю собственное значение: $\lambda = 0.18 \pm i$.

В случае, если обе популяции обладают высокими репродуктивными потенциалами, достаточными для выхода за границу треугольника устойчивости, динамика сообщества будет нестационарной. В зависимости от соотношения параметров популяций определять динамику может как динамика жертвы, так и хищника.

На рисунке 8 популяционные параметры заданы так, что в изолированной популяции жертвы точный 4-цикл; у хищника – нерегулярная динамика. Уменьшение параметра x^* сопровождается усложнением динамики сообщества по сценарию Фейгенбаума увеличение – вымиранием хищника и сохранением 4-цикла в популяции жертвы. В зависимости от уровня полунасыщения хищника (x^*) динамика сообщества может быть как регулярной, так и нерегулярной (рис. 9).

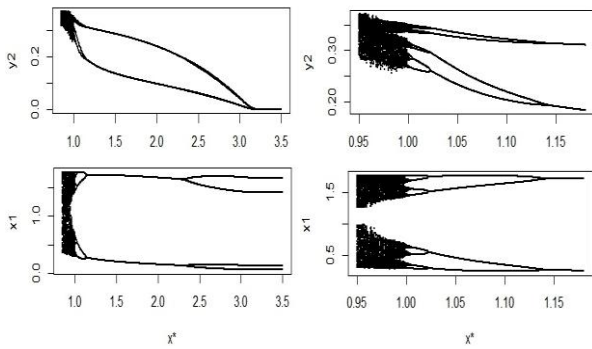


Рис. 8. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2) при изменении бифуркационного параметра x^* (другие параметры совпадают с рисунком 9).

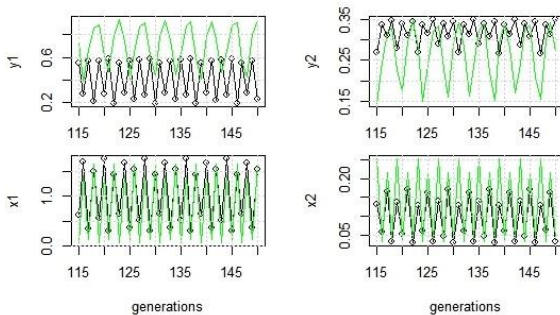


Рис. 9. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – черным в модели взаимодействующих видов; зеленым – динамика отдельных видов. Значения параметров: $w = 2.7$, $r_1 = 18$, другие параметры совпадают с рисунком 1. Максимальное по модулю собственное значение: $\lambda = -1.8$.

4. Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 18-51-45004 ИНД_а) и Программы ДВО РАН «Дальний Восток» (проект 18-5-013).

5. Список литературы

1. Agiza H.N., Elabbasy E.M., El-Metwally H., Elsadany A.A. Chaotic dynamics of a discrete prey-predator model with Holling type II. *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 2009. V. 10. № 1. P. 116–129.
2. Hu Z., Teng Z., Zhang L. Stability and bifurcation analysis of a discrete predator-prey model with nonmonotonic functional response. *Real World Appl.* 2011. V. 12. № 4. P. 2356–2377.
3. Mistro D.P., Rodrigues L.A.D., Petrovskii S. Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space-and time-discrete predator-prey system with the strong Allee effect. *Ecol. Complex.* 2012. V. 9. P. 16–32.
4. He Z., Li B. Complex dynamic behavior of a discrete-time predator-prey system of Holling-III type. *Adv. Diff. Equ.* 2014. V. 180. P. 180.
5. Hilker F.M., Malchow H., Langlais M., Petrovskii S.V. Oscillations and waves in a virally

infected plankton system: Part II: Transition from lysogeny to lysis. *Ecol. Complex.* 2006. V. 3. № 3. P. 200–208.

6. Caswell H. *Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation.* Massachusetts: Sinauer Associates Ink, 2001.
7. Логофет Д.О., Клочкова И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы. *Мат. моделирование.* 2002. Т. 14. № 10. С. 116–126.
8. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В. Нелинейные связи в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла. *Изв. РАН. Сер. биол.* 2005. № 5. С. 517–530.
9. Ackleh A.S., De Leenheer P. Discrete three-stage population model: persistence and global stability results. *J. Boil. dynam.* 2008. V. 2. № 4. P. 415–427.
10. Logofet D.O. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem. *Ecol. Model.* 2008. V. 216. № 2. P. 217–228.
11. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу. *Журн. Общ. биол.* 2011. Т. 72. № 3. С. 214–229.
12. Saito Y., Takeuchi Y. A time-delay model for prey-predator growth with stage structure. *Can. Appl. Math. Q.* 2003. V. 11. № 3. P. 293–302.
13. Gourley S.A., Kuang Y. A stage structured predator-prey model and its dependence on maturation delay and death rate. *J. Math. Biol.* 2004. V. 49. № 2. P. 188–200.
14. Sun X.K., Huo H.F., Xiang H. Bifurcation and stability analysis in predator-prey model with a stage-structure for predator. *Nonlinear Dynam.* 2009. V. 58. № 3. P. 497–513.
15. Khajanchi S. Modeling the dynamics of stage-structure predator-prey system with Monod-Haldane type response function. *Appl. Math. Comput.* 2017. V. 302. P. 122–143.
16. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *J. Anim. Ecol.* 1999. V. 68. P. 34–49.
17. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования. *Математическая биология и биоинформатика.* 2014. Т. 9. № 2. С. 414–429.
18. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*). *Компьютерные исследования и моделирование.* 2016. Т. 8. № 2. С. 213–228.