

ПРОСТЫЕ ДИСКРЕТНО-НЕПРЕРЫВНЫЕ МОДЕЛИ СИСТЕМЫ ХИЩНИК-ЖЕРТВА И ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВТОРОГО ПОРЯДКА

Юрий Валерьевич Утюпин

Новосибирский государственный университет,
Сибирский государственный университет телекоммуникаций и
информатики
Новосибирск, Россия

yuraut@yandex.ru

Аннотация

В работе рассматриваются дискретно-непрерывная модель системы хищник – жертва и полученная из неё дискретная модель изолированной популяции. В отличие от известной модели Лотки-Вольтерра, в данной модели предполагается, что генерации новых особей происходят в фиксированные моменты времени. Таким образом, модель математически представляет собой систему дифференциальных уравнений с импульсами. Для выводимой из этой системы модели изолированной популяции, как нелинейного разностного уравнения второго порядка, изучаются динамические режимы и фазовые перестройки в консервативном и неконсервативном случае. Актуальность модели подтверждается хорошей согласованностью с экспериментальными данными, полученными из свободно распространяемых баз данных численностей популяций.

Ключевые слова и фразы

ОДУ с импульсами, бифуркации отображений, консервативная динамика, популяционная динамика, дискретно-непрерывные модели.

Для цитирования

Утюпин Ю. В. Простые дискретно-непрерывные модели системы хищник-жертва и дискретная модель изолированной популяции второго порядка // *Математические труды*, 2025, Т. 28, № 3, С. 166-199. DOI 10.25205/1560-750X-2025-28-3-166-199

Simple discrete-continuous models of the predator-prey system and a discrete second-order isolated population model

Yuri V. Utyupin

Novosibirsk state university, Siberian State University of
Telecommunications and Information Sciences
Novosibirsk, Russia

yuraut@yandex.ru

Abstract

The paper considers a discrete-continuous model of the predator-prey system and a discrete model of an isolated population derived from it. Unlike the well-known Lotka-Volterra model, this model assumes that the generation of new individuals occurs at fixed points in time. Thus, the model is mathematically a system of differential equations with impulses. For the isolated population model derived from this system, as a second-order nonlinear difference equation, the dynamic regimes and phase rearrangements in the conservative and non-conservative case are studied. The relevance of the model is confirmed by good agreement with experimental data obtained from freely available databases of population abundances. Keywords.

Keywords

ODE with impulses, bifurcations of mappings, conservative dynamics, population dynamics, discrete-continuous models.

For citation

Utyupin Yu. V. Simple discrete-continuous models of the predator-prey system and a discrete second-order isolated population model // *Mat. Trudy*, 2025, T. 28, № 3, С. 166-199. DOI 10.25205/1560-750X-2025-28-3-166-199

ISSN 1560-750X

Математические труды, 2025, Том 28, № 3, С. 166-199

Mat. Trudy, 2025, V. 28, N. 3, P. 166-199

§ 1. Введение и предварительная информация

Моделям динамики изолированных популяций посвящено огромное количество работ, написанных на протяжении уже нескольких веков. Данные модели делятся, как известно, на непрерывные и дискретные. Первые описываются обыкновенными дифференциальными уравнениями, вторые же являются разностными уравнениями. Как правило, и те и другие – уравнения первого порядка. [1]

Наиболее известной непрерывной моделью является модель Ферхюльста [2]

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta x^2. \quad (1)$$

Её значимость подтверждена многочисленными экспериментальными данными. Решением соответствующего автономного уравнения первого порядка является, как хорошо известно, так называемая логистическая кривая. Правда, эта модель не объясняет, например, почему во многих экспериментальных данных наблюдается выход решения за пределы асимптоты и даже затухающие колебания около асимптотического значения. Кроме того, в реальных популяциях часто наблюдаются незатухающие колебания, которые в рамках уравнения (1) невозможны, впрочем, как и в рамках любого автономного дифференциального уравнения первого порядка.

В середине прошлого века для моделирования изолированных популяций массово начали использоваться дискретные модели - нелинейные разностные уравнения первого порядка вида

$$x_{k+1} = Y(x_k)x_k. \quad (2)$$

В рамках данных уравнений уже возможны как периодические решения, так и хаотические режимы. Одной из самых известных и используемых моделей является модель Морана-Риккера [3], как хорошо аппроксимирующая динамику численности многих реальных популяций:

$$x_{k+1} = ax_k e^{-bx_k}. \quad (3)$$

Данная модель часто используется в том числе и для моделирования колебаний численностей.

Отметим, что модель Ферхюльста - это модель с саморегуляцией (внутривидовой конкуренцией), к математическому обоснованию которой обычно не возникает вопросов. В модель же Морана-Риккера, всё, что связано

с саморегуляцией, заложено в коэффициент размножения

$$Y_k = x_{k+1}/x_k = ae^{-bx_k}.$$

Обоснование такой зависимости здесь зиждется лишь на хорошем приближении этого коэффициента экспонентой для некоторых реальных данных.

Заметим, что если построить траектории с колебаниями в реальных данных численностей популяций на плоскости (x_k, Y_k) , то полученные кривые никак не похожи на экспоненты (Рис.1). Более того, никаким из разностных уравнений первого порядка вида (2) невозможно описать кривые на рисунке, так как, очевидно, мы имеем дело с двузначной функцией.

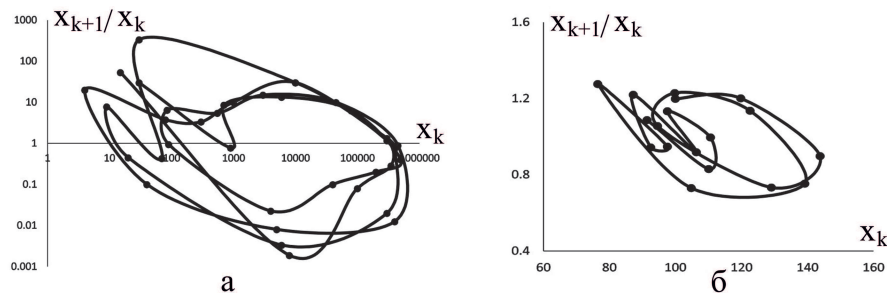


Рис. 1: Зависимости коэффициента размножения $y_k = \frac{x_{k+1}}{x_k}$ от численности популяции x_k : а) Larch bud moth; б) Charadrius hiaticula

В работах [4], [5], [6] были попытки вывода модели Морана-Риккера из непрерывно - дискретных моделей, но все положительные результаты были только в том случае, когда в коэффициент размножения априори закладывалась всё та же экспонента.

Во многих случаях саморегуляцией считается зависимость скорости роста популяции от ресурса (корма, жертв или территории), поэтому начинать моделирование изолированной популяции следует с построения системы хищник-жертва или ресурс-потребитель. И такие работы проводились, хотя в них ресурс далее принимался за быструю переменную, и в итоге снова получалось уравнение первого порядка.

Кроме того, есть огромное направление в моделировании изолированных популяций - дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом, но опять же первого порядка ([7], [8]). В некоторых из них также косвенно описывается зависимость коэффициента размножения от ресурса через запаздывание, и часто эта зависимость трудно объяснима (особенно в случае сосредоточенного запаздывания), так как ресурс в конечном уравнении первого порядка уже не присутствует.

В последнее время появились работы, в которых предлагались так называемые дискретные модели с запаздыванием, которые являются раз-

ностными уравнениями более высоких порядков ([9], [10]). Но построение этих моделей основывалось на тех же принципах, что и в исходных моделях - уравнениях первого порядка.

§ 2. Постановка задачи

В данной работе мы будем строить модели, основанные на уравнениях второго порядка, которые будут получены из систем, напрямую учитывающих корм - ресурсы или жертв.

Отметим, что уже из классической непрерывной модели Лотки-Вольterra [1]

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 x - \gamma_1 x z - \beta x^2, \quad \frac{dz}{dt} = -\alpha_2 z + \gamma_2 x z, \quad (4)$$

где $x(t)$ - численность жертв, $z(t)$ - численность хищников в момент времени t , можно напрямую вывести уравнение второго порядка для хищника:

$$\ddot{v} - (\dot{v} + \alpha_2)(\alpha_1 - \frac{\beta}{\gamma_2}(\dot{v} + \alpha_2) - \gamma_1 e^v) = 0,$$

где $v = \ln z$.

В рамках данной модели уже реализуется режим затухающих колебаний, который как раз и наблюдается в экспериментальных данных. К сожалению, для более сложных систем хищник-жертва, описываемых дифференциальными уравнениями, в которых реализуются автоколебания (например, [11]), получить уравнение второго порядка только для хищника методом исключений уже невозможно. Кроме того, применимость последнего уравнения для практического использования при моделировании реальных данных вызывает сомнения.

Далее при построении моделей мы будем основываться на принципах, предложенных в работах [4] – [6], [12]–[17]. Будем предполагать, что процесс рождаемости в моделируемой популяции проходит дискретно. На практике это означает, что если гибель особей происходит непрерывно в течении года, то рождение новых генераций лишь в малый период времени в году.

В работе [17] уже предлагалась непрерывно-дискретная модель системы хищник-жертва

$$[t_k, t_{k+1}) : \frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta x^2 - \gamma_1 \frac{xz}{x+A}, \quad \frac{dz}{dt} = -\alpha_2 z - \beta_2 \frac{z}{x+A}, \quad (5)$$

$$x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = Y_2 f(\Theta) z(t_{k+1} - 0), \quad (6)$$

где

$$\Theta = \frac{1}{\tau} \int_{t_{k+1}-\tau}^{t_{k+1}} \frac{x(s)}{x(s) + A} ds.$$

Данная модель является своего рода непрерывно-дискретным усложнением известной непрерывной модели Базыкина-Алексеева [11], [18], [19] и построенной на её основе модели с запаздыванием [20].

Из-за сложности модели (5),(6) даже численный анализ был проведен достаточно поверхностно. Никакого обоснования тех или иных динамических режимов и фазовых перестроек получено не было.

Поэтому в данной работе будет рассмотрено упрощение модели (5),(6), что позволит в дальнейшем провести уже более полный её анализ.

Вообще говоря, теоретический анализ непрерывно-дискретных систем сопряжен с большими сложностями, поскольку уже поиск состояний равновесия (таких решений, что $x(t_{k+1}) = x(t_k)$) связан с решением нелинейной краевой задачи особого типа для систем дифференциальных уравнений.

С другой стороны, и численный анализ таких систем приводит к большим вычислительным затратам. Например, широко используемый в настоящее время для дискретных систем метод построения динамических карт и карт показателей Ляпунова [21] для непрерывно-дискретных систем требует значительно большего времени, так как одна итерация - это численное решение системы дифференциальных уравнений на отрезке. При этом изучение траекторий вблизи нуля требует высокой точности численного решения дифференциального уравнения, из-за чего время построения таких карт по сравнению с дискретными системами может увеличиваться в десятки и сотни тысяч раз.

Поэтому все успешные теоретические результаты указанных выше работ связаны либо с приведением непрерывно-дискретных систем к дискретным системам, либо к уменьшению размерности системы и к анализу интегральных уравнений в том случае, когда соответствующая система дифференциальных уравнений имеет первый интеграл.

§ 3. Рассматриваемые модели

Далее мы будем рассматривать две модели, являющиеся непрерывно-дискретными аналогами модели Лотки-Вольтерра (4).

Модель 1. Система “хищник-жертва”. Предполагается, что на промежутках $[t_k, t_{k+1})$, где $t_{k+1} - t_k = \Delta t$ - постоянная величина (которую, не уменьшая общности, можно считать равной единице), численности хищника и жертвы монотонно убывают. Прирост численностей происходит в

моменты t_k . Таким образом, на промежутках $[t_k, t_{k+1})$ имеем систему ДУ:

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha_1 x - \beta x^2 - \gamma xz, \quad \frac{dz}{dt} = -\alpha_2 z. \quad (7)$$

В моменты t_{k+1} :

$$x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = Y_2 \Theta z(t_{k+1} - 0), \quad (8)$$

где

$$\Theta = \frac{1}{\tau} \int_{t_{k+1}-\tau}^{t_{k+1}} x(s) ds.$$

Здесь предполагается, что все параметры постоянны и неотрицательны, $\alpha_1, \alpha_2, \beta, \gamma, Y_1, Y_2 \equiv \text{const} \geq 0$. В отличие от модели (5), (6), в данной модели отсутствует эффект насыщения, и скорость уничтожения жертв хищниками подчиняется тем же законам, что и в модели (4). Прирост численности хищников прямо пропорционален среднему значению численности жертв на некотором промежутке времени, предшествующем моменту скачка (этот промежуток также может быть $[t_k, t_{k+1})$).

Отметим также, что в популяции хищника отсутствует саморегуляция в явном виде, так как целью этой работы как раз является изучение динамики системы, в которой саморегуляция напрямую зависит от корма (в данном случае от численности жертв).

Модель 2. Система, которую в данной работе условно будем называть “ресурс-потребитель”. Отметим, что обычно в моделировании сообществ в данное название вкладывается немного другой смысл.

На промежутках $[t_k, t_{k+1})$:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_1 x - \beta x^2 - \gamma xz, \quad \frac{dz}{dt} = -\alpha_2 z. \quad (9)$$

В моменты t_{k+1} :

$$x(t_{k+1}) = x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = Y_2 \Theta z(t_{k+1} - 0), \quad (10)$$

Основное отличие здесь от модели (7),(8) - $x(t)$ - непрерывно меняющаяся величина. При $z = 0$ ресурс подчиняется уравнению (1). Под ресурсом здесь будем предполагать растительность или животных, процессы рождения которых не имеют четкой привязанности к годовичному периоду. Например, многие виды мелких грызунов размножаются непрерывно в течение года. Популяция потребителя же подчиняется тем же законам, что и в модели (7),(8).

Далее для теоретического анализа упростим модели - будем считать $\tau = 0$. Тогда уравнения (8),(10) примут вид

$$x(t_{k+1}) = Y_1 x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = Y_2 x(t_{k+1} - 0) z(t_{k+1} - 0), \quad (11)$$

$$x(t_{k+1}) = x(t_{k+1} - 0), \quad z(t_{k+1}) = Y_2 x(t_{k+1} - 0) z(t_{k+1} - 0). \quad (12)$$

Заметим, что если в данных моделях отсутствуют хищники (потребители), то несмотря на то, что модели отличаются, если рассматривать только моменты $x_k = x(t_k)$, то динамика изменения переменной x сводится в обоих случаях к дискретному уравнению Костицина-Скеллама-Бевертон-Холла [22],[23],[24]:

$$x_{k+1} = \frac{ax_k}{1 + bx_k}. \quad (13)$$

При этом бесконечное множество моделей (7),(11) и (9),(12) с разными параметрами будут сводиться к одной и той же модели (13). На промежутках между моментами генерации решения могут быть абсолютно разными, в том числе, они могут уходить в сколь угодно малую окрестность нуля, что является принципиально важным в моделировании популяции. Отсюда следует, вообще говоря, что параметры a и b в уравнении (13) перегружены, и дискретная модель не даёт полного представления о поведении популяции.

§ 4. Динамика моделей в случае $\beta = 0$

Сначала изучим динамику моделей в том случае, когда в уравнении корма отсутствует саморегуляция, то есть $\beta = 0$.

Напомним, что в этом случае система (4) является классической консервативной системой Лотки-Вольтерры с единственной нетривиальной положительной стационарной точкой типа центр.

При $\beta = 0$ системы (7) и (9) интегрируются в элементарных функциях.

Решение системы (7) в форме Коши:

$$\begin{aligned} x(t) &= x_0 e^{-\alpha_1 t - \frac{\gamma}{\alpha_2} z_0 (1 - e^{-\alpha_2 t})} \\ z(t) &= z_0 e^{-\alpha_2 t} \end{aligned}.$$

С учетом уравнения (11) в моменты t_k получим дискретную систему

$$\begin{aligned} x_{k+1} &= Y_1 e^{-\alpha_1} x_k e^{-\frac{\gamma}{\alpha_2} (1 - e^{-\alpha_2}) z_k} \\ z_{k+1} &= Y_2 z_k e^{-\alpha_2} e^{-\alpha_1} x_k e^{-\frac{\gamma}{\alpha_2} (1 - e^{-\alpha_2}) z_k}. \end{aligned} \quad (14)$$

Для системы (9), (12) получим дискретную систему:

$$\begin{aligned}x_{k+1} &= e^{\alpha_1} x_k e^{-\frac{\gamma}{\alpha_2}(1-e^{-\alpha_2})z_k} \\z_{k+1} &= Y_2 z_k e^{-\alpha_2} e^{\alpha_1} x_k e^{-\frac{\gamma}{\alpha_2}(1-e^{-\alpha_2})z_k}.\end{aligned}\quad (15)$$

Системы (14) и (15) после переобозначений параметров сводятся к одной и той же системе

$$\begin{aligned}x_{k+1} &= A_1 x_k e^{-bz_k} \\z_{k+1} &= A_2 z_k x_k e^{-bz_k}.\end{aligned}\quad (16)$$

Из системы (16) можно исключить x , после чего получим нелинейное разностное уравнение второго порядка для z :

$$z_{k+2} = A_1 \frac{z_{k+1}^2}{z_k} e^{-bz_{k+1}}. \quad (17)$$

С учетом возможности обезразмеривания, не уменьшая общности, мы можем считать $b = 1$. Таким образом, получим уравнение с одним параметром A_1 :

$$z_{k+2} = A_1 \frac{z_{k+1}^2}{z_k} e^{-z_{k+1}}. \quad (18)$$

Начальные условия будем предполагать положительными:

$$z_0 > 0, z_1 > 0.$$

Интересным является тот факт, что параметр b , зависящий от скорости естественной гибели и скорости роста в популяции хищника (потребителя), влияет на динамику лишь количественно. При этом параметр A_1 , связанный с параметрами роста и гибели популяции корма, является единственным параметром, качественно влияющим на динамику исследуемой популяции хищника (потребителя).

Далее будем исследовать динамику, описываемую уравнением (18). После замены

$$z = e^u$$

получим нелинейное разностное уравнение 2-го порядка

$$u_{k+2} = B + 2u_{k+1} - u_k - e^{u_{k+1}}, \quad (19)$$

которое эквивалентно нормальной системе

$$\begin{aligned}u_{k+1} &= B + 2u_k - v_k - e^{u_k} \\v_{k+1} &= u_k.\end{aligned}\quad (20)$$

Данная система является консервативным (сохраняющим площадь) отображением плоскости. Консервативность этого отображения следует уже из того, что обратное отображение полностью совпадает с исходным. Напомним, что данная система была получена с помощью непрерывно-дискретного обобщения консервативной системы Лотки-Вольтерра (4).

Одной из самых известных работ, посвященных исследованию отображений плоскости, сохраняющих площадь, является исследование квадратичного уравнения Эно [25]. Исследования кубического отображения Эно, в том числе и консервативного, активно продолжаются до настоящего времени [26] – [31].

Система (20) с экспоненциальной нелинейностью по сути является обобщением отображения Эно. Для него, как покажем далее, характерны фазовые перестройки, описанные для кубического отображения, но со своими особенностями. В данной системе имеется лишь один параметр, поэтому исследование значительно упрощается.

Система (20) имеет единственное состояние равновесия

$$\bar{u} = \bar{v} = \ln B.$$

Характеристическое уравнение этой системы, линеаризованной вблизи состояния равновесия:

$$\lambda^2 - (2 - B)\lambda + 1 = 0. \quad (21)$$

Якобиан отображения равен единице, что соответствует консервативному отображению. Корни уравнения (21) не выходят за пределы единичной окружности при $B \in (0, 4)$. Для соответствующей линейной системы при таких значениях параметра B имеем состояние равновесия эллиптического типа, окруженное инвариантными кривыми с постоянным углом вращения

$$\phi = \arctg \frac{\sqrt{4B - B^2}}{2 - B}.$$

Для нелинейной системы (20) с учетом результатов, полученных в указанных выше работах по исследованию кубического отображения Эно и с использованием численного анализа нелокальных бифуркаций, сформулируем ниже свойства решений и фазовых перестроек.

1. При $B > 0$ существует единственное состояние равновесия $(\bar{u}, \bar{v})$.

При $B \in (0, 4) \setminus \{2, 3\}$ это состояние равновесия эллиптического типа, окруженное инвариантным множеством сложной структуры с периодическими, квазипериодическими траекториями, островами периодичности, а также консервативными хаотическими решениями, как неустойчивыми,

так и устойчивыми. Здесь и далее, когда мы будем говорить об устойчивости хаотических решений, мы будем иметь в виду устойчивость по Пуассону.

При $B = 2$ угол вращения линеаризованной системы $\phi = \frac{\pi}{2}$. При этом, как и для кубических отображений, возникает резонанс 1:4. Состояние равновесия вырождается в точку гиперболического типа.

При $B = 3$ угол вращения $\phi = \frac{2\pi}{3}$. И в этом случае, как и для кубических отображений возникает резонанс 1:3 с потерей устойчивости стационарной точки.

При $B = 4$ возникает резонанс 1:2 или, другими словами, бифуркация удвоения периода с последующей (при увеличении параметра B) потерей эллиптичности стационарной точки и рождением цикла длины 2 эллиптического типа.

2. При $B > 4$ с увеличением значения параметра B происходит бесконечная серия удвоений периода, и при $B \approx 4.584$ рождается неустойчивое хаотическое решение. При больших значениях параметра B никаких устойчивых решений не существует. Все решения (за исключением устойчивых многообразий гиперболических циклов) уходят в бесконечность. На рисунке 2а показано рождение подковы при $B \approx 4.584$, которая более различима на рисунке 2б (при $B = 6$).

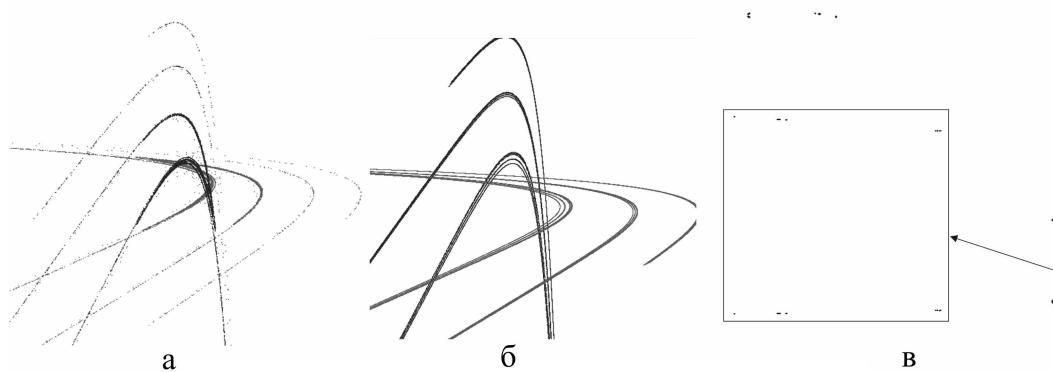


Рис. 2: Устойчивое и неустойчивое многообразие состояния равновесия: (а) при $B = 4.59$; (б) при $B = 6$; (в) цикл длины 64 при $B = 4.58391$.

3. Число вращения для периодических и квазипериодических траекторий нелинейной системы, как известно, не постоянно, а меняется при удалении от состояния равновесия. При всех значениях $B \in (0, 4)$, кроме близких к резонансным, число вращения уменьшается при удалении от центра. В этом случае цепь островов периода n (с числом вращения $1/n$) появляется при значениях параметра B , больших, чем значение, соответствующее числу вращения для стационарной точки.

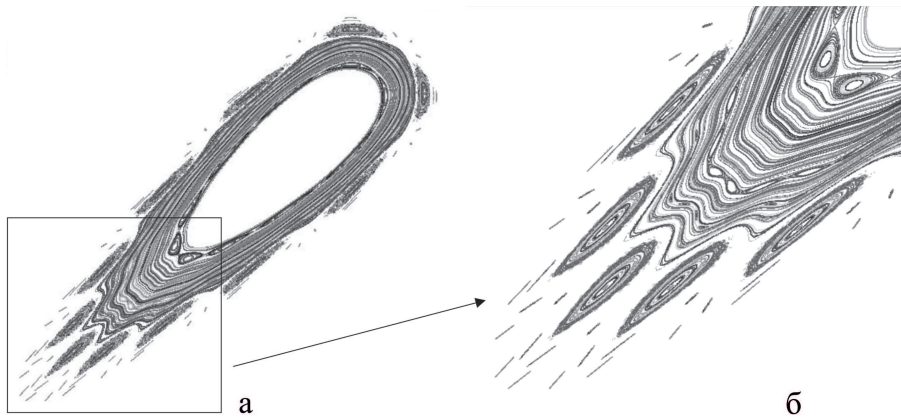


Рис. 3: Фазовый портрет (а) при $B = 0.44$ и его фрагмент (б).

Например, на рисунке 3 изображен фазовый портрет и его фрагмент при $B = 0.44$. При этом значении параметра число вращения в окрестности состояния равновесия примерно равно $1/9.29$. По мере удаления от центра отчетливо видны системы островов 1:10, 2:21, 3:32, 1:11, 3:34, 2:23, родившиеся последовательно при меньших значениях параметра B .

В окрестностях резонансных значений $B = 2$ и $B = 3$ ситуация иная. При $B \approx 1.9035$ в результате касательной бифуркации рождается пара циклов (цепь островов) длины 4, которая, в результате серий удвоения периода исчезает при $B \approx 2.0179$. Таким образом, при $B = 2$, когда возникает резонанс 1:4 и состояние равновесия вырождается в точку гиперболического типа, теряя устойчивость, на фазовой плоскости существует устойчивый цикл длины 4 (Рис.4).

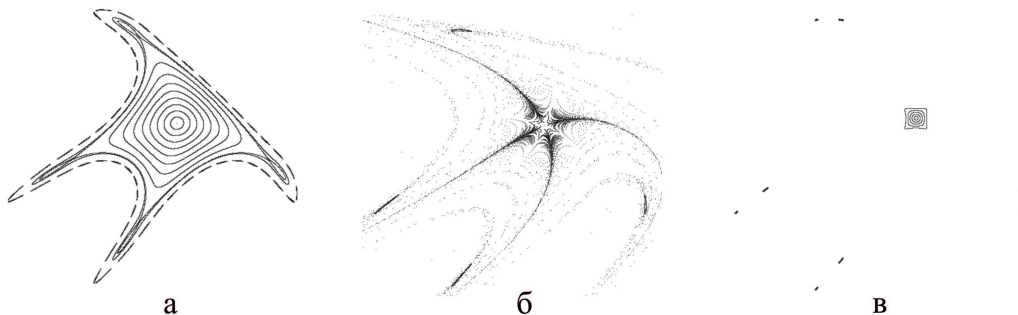


Рис. 4: Фазовые перестройки в окрестности резонанса 1:4: (а) при $B = 1.904$, рождение в результате касательной бифуркации цикла длины 4; (б) при $B = 2$, вырождение состояния равновесия в точку гиперболического типа, наличие устойчивого цикла длины 4; (в) при $B = 2.01$, начавшаяся серия бифуркации удвоения периода цикла длины 4.

При $B \approx 2.746$ также в результате касательной бифуркации рождается пара циклов (цепь островов) длины 3, которая исчезает при $B \approx 2.9305$, то есть до того, как при $B = 3$ возникнет резонанс 1:3. При этом, при $B = 3$ состояние равновесия вырождается в гиперболическую точку, и на фазовой плоскости не существует устойчивых решений, все траектории уходят в бесконечность (кроме устойчивых многообразий состояния равновесия) (Рис.5).

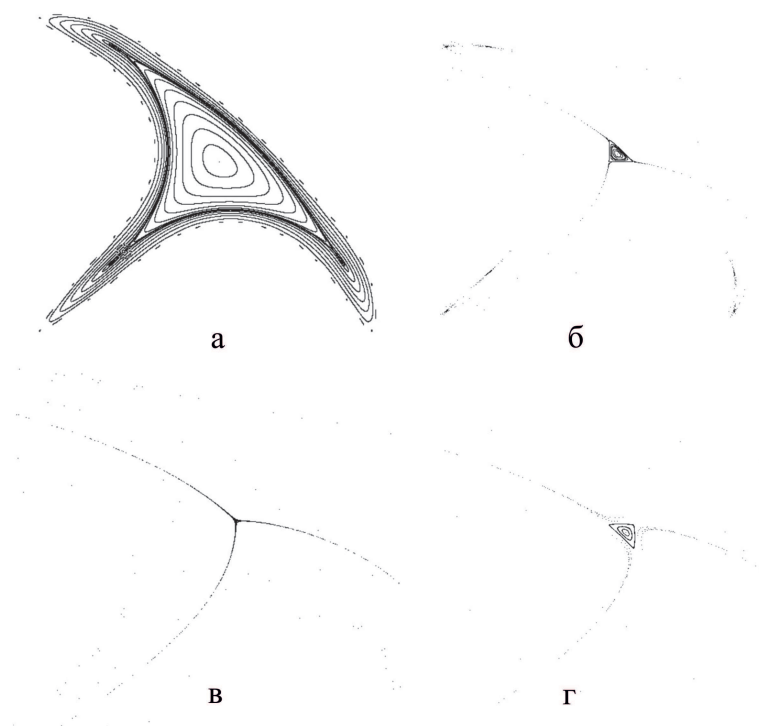


Рис. 5: Фазовые перестройки в окрестности резонанса 1:3: (а) при $B = 2.746$, рождение в результате касательной бифуркации цикла длины 3; (б) при $B = 2.92$, начавшаяся серия бифуркации удвоения периода цикла длины 3; (в) при $B = 3$, вырождение состояния равновесия в точку гиперболического типа, на фазовой плоскости нет устойчивых траекторий, все траектории уходят в бесконечность; (г) при $B = 3.1$, смена направления вращения вокруг эллиптического состояния равновесия.

4. Каждое периодическое решение (кроме 1:3 и 1:4), родившееся в окрестности состояния равновесия, при увеличении параметра B уходит всё дальше от центра, выходя за пределы всех квазипериодических траекторий, окружающих стационарную точку. При этом каждое такое периодическое решение проходит через такие же последовательности бифуркаций, что

и описаны выше для состояния равновесия. Устойчивое и неустойчивое многообразия соответствующих гиперболических циклов могут образовывать гомоклинические и гетероклинические структуры. В этом случае, если цепь островов лежит внутри некоторого квазипериодического решения, то соответствующее хаотическое решение, образованное гомо- или гетероклинической структурой, является устойчивым. Если же цепь островов лежит вне квазипериодических траекторий, то соответствующая хаотическая траектория неустойчива и уходит в бесконечность (Рис.6).

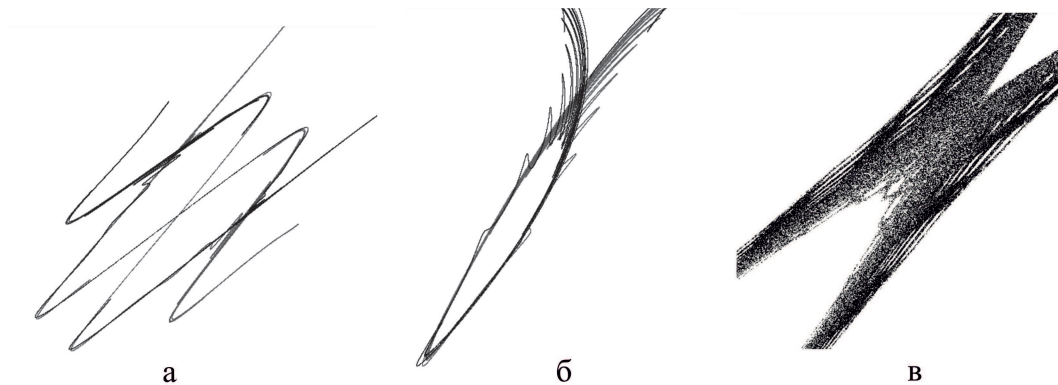


Рис. 6: (а) $B = 0.2$, гетероклиническая структура элемента цикла длины 14; (б) $B = 1.92$ гомоклиническая структура элемента цикла длины 4; (в) $B = 2.755$ устойчивая хаотическая траектория, образованная гомоклинической структурой цикла длины 3 (изображены итерации с 5 млн. до 6 млн.).

Следует отметить, что, когда мы говорим “все решения уходят в бесконечность”, мы имеем в виду это в рамках численного анализа, то есть все решения с начальными данными из некоторой области на заданной сетке с некоторым достаточно малым шагом. На самом же деле, как известно, существует бесконечное множество неустойчивых циклов. Кроме того, возможно существование и устойчивых циклов с островами, лежащих за пределами видимого инвариантного множества. Так, например, была случайно обнаружена устойчивая цепь островов длины 4. Существует данное периодическое решение в достаточно малой окрестности значения параметра $B = 2.59$ (напомним, что описанный ранее цикл длины 4 исчезает при $B \approx 2.0179$). Родится это решение внутри хаотического решения, образованного гетероклинической структурой. Ещё одним фактом, который следует отметить, является то, что все описываемые выше периодические решения теряют устойчивость через бифуркацию удвоения периода, но данное решение претерпевает бифуркацию типа “вилка” (при $B \approx 2.5915$) (Рис 7). Рожденные два независимых цикла с окружающими

их островами с увеличением параметра B также исчезают в неустойчивом хаотическом решении.

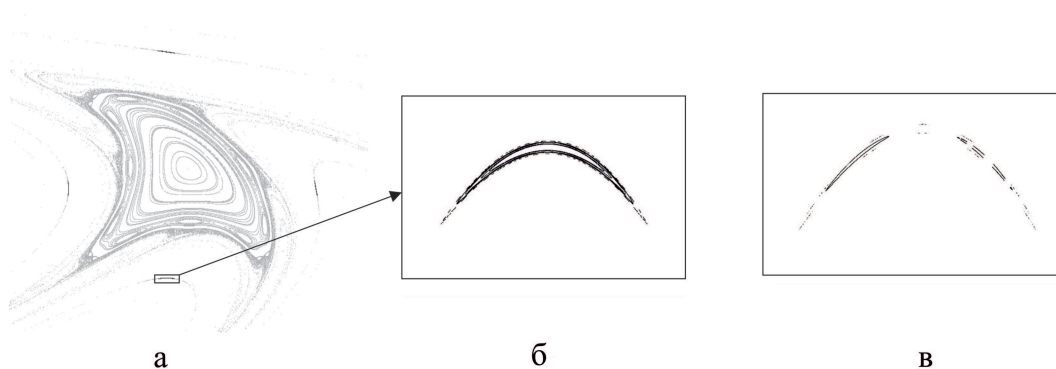


Рис. 7: (а) $B = 2.59$, устойчивый цикл длины 4; (б) $B = 2.59$, фрагмент; (в) тот же фрагмент при $B = 2.5916$, после бифуркации “вилка” цикл распался на два различных цикла длины 4

Ещё одна последовательность бифуркаций, которую следует отметить, касается резонанса 1:5. Выше мы описали, как в окрестности резонансов 1:4 и 1:3 циклы соответствующих длин рождаются в нелокальной области в результате касательной бифуркации, а затем уже с увеличением параметра B происходит смена направлений движения в окрестности состояния равновесия. Для резонанса 1:5 ситуация отличается. Сначала при $B = 2(1 - \cos \frac{2\pi}{5}) \approx 1.38197$ в окрестности состояния равновесия рождается цикл длины 5, который расширяется с увеличением параметра B . При $B \approx 1.3858$ в результате касательной бифуркации рождается ещё один цикл длины 5. Далее существуют два цикла длины 5, которые сливаются при $B \approx 1.3872$ (Рис. 8).

Таким образом, резюмируя вышесказанное относительно динамики систем при $\beta = 0$, может быть сформулирована

Теорема 1. 1. Системы (7)-(8) и (9)-(10) являются консервативными системами и их качественная динамика одинакова.

2. Динамика второй переменной этих систем описывается разностным уравнением второго порядка (17), которое в логарифмических координатах представляет собой нелинейное консервативное отображение типа Эно с экспоненциальной нелинейностью (19).

3. При $B > 0$ уравнение (19) имеет единственное состояние равновесия, которое при $B \in (0, 4)$ нейтрально устойчиво (эллиптического типа), а при $B > 4$ неустойчиво (гиперболического типа).

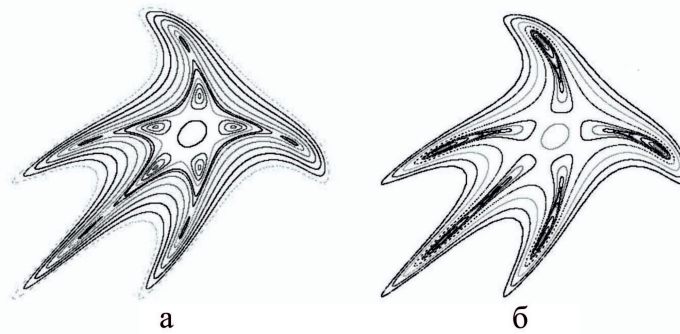


Рис. 8: (а) $B = 1.386$, два цикла длины 5; (б) $B = 1.3872$ слияние двух циклов длины 5 в один.

Замечание 1. 1. Последовательность локальных бифуркаций в уравнении (19) эквивалентна исследованным ранее кубическим отображениям Эно.

2. Последовательность нелокальных бифуркаций исследовалась численно и имеет другие особенности в виду более сильной нелинейности.

3. Основной результат - наличие в системах (7)-(8) и (9)-(10) (при отсутствии саморегуляции) циклов (нейтрально устойчивых) любой длины и существование устойчивых (по Пуассону) хаотических режимов (консервативный хаос). Кроме того, важно наличие мультистабильности, то есть существование на фазовой плоскости одновременно большого числа циклов разных длин.

4. При любых параметрах существует лишь ограниченное инвариантное множество, за пределами которого все траектории систем (7)-(8) и (9)-(10) уходят в сколь угодно малую окрестность начала координат (вырождение популяций). При достаточно большом значении параметра B ($B > 4.584$) при любых начальных данных не существует устойчивых решений.

Здесь особый интерес представляет интерпретация 4-го пункта замечания: при быстрой восполняемости в популяции корма невозможно устойчивое существование потребителя (хищника), так как при любых начальных данных возникают возрастающие колебания их численности, уходящие в сколь угодно малую окрестность нуля.

§ 5. Изучение моделей в случае $\beta > 0$

Перейдем к изучению моделей (7),(11) и (9),(12) в случае, когда $\beta > 0$, то есть, когда учитывается саморегуляция в популяции корма.

Разрешая в (7) и (9) уравнение для z и подставляя в уравнение для x , получим уравнение Бернулли, не интегрируемое в элементарных функциях.

После подстановок найденных решений дифференциальных уравнений в условия скачка для модели (9), (12) получим дискретную систему:

$$x_{k+1} = \frac{x_k \exp\left(\alpha_1 - \frac{\gamma}{\alpha_2} z_k (1 - e^{-\alpha_2})\right)}{1 + \beta x_k \int_0^1 \exp\left(\alpha_1 t + \frac{\gamma}{\alpha_2} z_k (e^{-\alpha_2 t} - 1)\right) dt}, \quad z_{k+1} = Y_2 e^{-\alpha_2} x_{k+1} z_k, \quad (22)$$

Учитывая, что мы имеем неберущийся определенный интеграл, который нас интересует как функция от z_k , для упрощения анализа аппроксимируем на отрезке $[0, 1]$ подынтегральную функцию экспонентой от линейной функции от t .

Получим приближенную дискретную модель, соответствующую модели (9), (12):

$$x_{k+1} = \frac{x_k e^{f(z_k)}}{1 + \beta x_k \frac{e^{f(z_k)} - 1}{f(z_k)}}, \quad z_{k+1} = Y_2 e^{-\alpha_2} x_{k+1} z_k, \quad (23)$$

где $f(z_k) = \alpha_1 - \frac{\gamma}{\alpha_2} z_k (1 - e^{-\alpha_2})$.

Таким же образом для модели (7), (11) получим дискретную аппроксимацию:

$$x_{k+1} = Y_1 \frac{x_k e^{f(z_k)}}{1 + \beta x_k \frac{e^{f(z_k)} - 1}{f(z_k)}}, \quad z_{k+1} = Y_2 e^{-\alpha_2} x_{k+1} z_k / Y_1, \quad (24)$$

где $f(z_k) = -\alpha_1 - \frac{\gamma}{\alpha_2} z_k (1 - e^{-\alpha_2})$.

Сразу отметим, что анализ получившихся дискретных моделей в сравнении с численным анализом исходных дискретно-непрерывных моделей показал качественное их сходство. Существует лишь количественная разница между ними - различается расположение траекторий и соответствующие бифуркации в исходной модели происходят при меньших значениях параметра β . При этом скорость построения фазовых портретов в рамках этих моделей несравнима из-за необходимости в дискретно-непрерывных моделях на каждой итерации численно решать систему дифференциальных уравнений.

Из систем (23), (24), как и ранее для консервативной системы, мы можем исключить переменную x , после чего получим уравнения:

для популяции "хищника" (модель (24))

$$z_{k+1} = \frac{Y_1(z_k^2/z_{k-1})e^{-a-bz_k}}{1 + \frac{\beta Y_1}{Y_2 e^{-\alpha_2}} \frac{z_k}{z_{k-1}} \frac{e^{-a-bz_k}-1}{-a-bz_k}}; \quad (25)$$

для популяции “потребителя” (модель (23))

$$z_{k+1} = \frac{(z_k^2/z_{k-1})e^{a-bz_k}}{1 + \frac{\beta}{Y_2 e^{-\alpha_2}} \frac{z_k}{z_{k-1}} \frac{e^{a-bz_k}-1}{a-bz_k}}. \quad (26)$$

Как и ранее, с учетом возможности обезразмеривания, не уменьшая общности, мы можем считать $b = 1$. После переобозначения параметров получим для модели “хищника”

$$z_{k+1} = \frac{Y_1(z_k^2/z_{k-1})e^{-a-z_k}}{1 + Y_1 D \frac{z_k}{z_{k-1}} \frac{e^{-a-z_k}-1}{-a-z_k}}; \quad (27)$$

для модели “потребителя”:

$$z_{k+1} = \frac{(z_k^2/z_{k-1})e^{a-z_k}}{1 + D \frac{z_k}{z_{k-1}} \frac{e^{a-z_k}-1}{a-z_k}}. \quad (28)$$

Состояние равновесия уравнения (27) является решением нелинейного уравнения

$$(D + a + z) \frac{e^{-a-z} - 1}{-a - z} = \frac{Y_1 - 1}{Y_1}, \quad (29)$$

которое неразрешимо в явном виде.

В то же время, состояние равновесия уравнения (28) удовлетворяет уравнению

$$(D - a + z) \frac{e^{a-z} - 1}{a - z} = 0, \quad (30)$$

которое имеет единственное решение $\bar{z} = a - D$, которое существует при $D < a$, то есть, когда максимальной емкости ресурса хватает для восполнения смертности потребителя.

Как видим, в отличие от консервативных систем (моделей без саморегуляции в популяции корма), уравнения (27) и (28) имеют качественные различия уже ввиду того, что первое уравнение имеет три параметра, а второе -два.

В последних уравнениях, как и ранее, сделаем замену

$$z = e^u$$

и от уравнений второго порядка перейдем к системам:

“хищника”:

$$\begin{aligned} u_{k+1} &= \ln Y_1 - a + 2u_k - v_k - e^{u_k} - \ln \left(1 + DY_1 e^{u_k - v_k} \frac{e^{-a - e^{u_k}} - 1}{-a - e^{u_k}} \right) \\ v_{k+1} &= u_k; \end{aligned} \quad (31)$$

“потребителя”:

$$\begin{aligned} u_{k+1} &= a + 2u_k - v_k - e^{u_k} - \ln \left(1 + D e^{u_k - v_k} \frac{e^{a - e^{u_k}} - 1}{a - e^{u_k}} \right) \\ v_{k+1} &= u_k. \end{aligned} \quad (32)$$

Обозначив за $P(u, v)$ и $Q(u, v)$ функции в правой частях первого и второго уравнения систем, заметим, что для системы (31)

$$\frac{\partial P}{\partial v} = - \frac{1}{1 + DY_1 e^{u_k - v_k} \frac{e^{-a - e^{u_k}} - 1}{-a - e^{u_k}}},$$

и для системы (32)

$$\frac{\partial P}{\partial v} = - \frac{1}{1 + D e^{u_k - v_k} \frac{e^{a - e^{u_k}} - 1}{a - e^{u_k}}}.$$

При этом для обеих систем

$$\frac{\partial Q}{\partial u} = 1, \quad \frac{\partial Q}{\partial v} = 0,$$

следовательно при положительном значении параметра D якобианы этих систем во всех точках фазовой плоскости лежат в промежутке $(0, 1)$.

Более того, если будем рассматривать аналогичные системы, но с интегралами (неаппроксимированными) в правой части первого уравнения (полученного, например, напрямую из системы (22)), то и в этом случае, ввиду положительности интегралов,

$$\frac{\partial P}{\partial v} \in (-1, 0),$$

а, следовательно, якобианы исходных систем также лежат в промежутке $(0, 1)$.

Отсюда следует, что, как и в непрерывной модели Лотки-Вольтерра, при ненулевом значении параметра β стационарные точки эллиптического типа становятся асимптотически устойчивыми. Кроме того, и периодические решения эллиптического типа также в этом случае будут аттракторами.

Таким образом, при малом возмущении консервативных систем состояние равновесия и периодические решения эллиптического типа, то есть

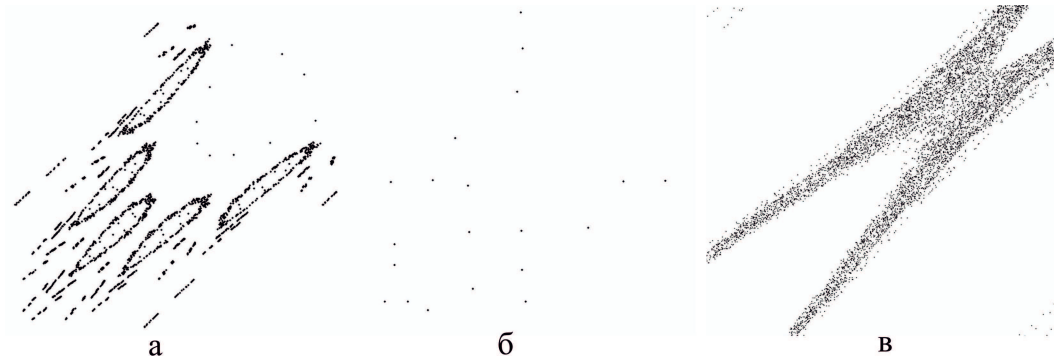


Рис. 9: Фрагменты фазовых портретов системы (32): (а) $a = 0.44$, $D = 10^{-5}$, большая часть групп островов консервативной системы (вплоть до 3-го уровня) остается асимптотически устойчивой ; (б) $a = 0.44$, $D = 10^{-3}$, асимптотически устойчивы лишь 5 групп периодических решений; (в) $a = 2.755$, $D = 10^{-6}$ неустойчивая хаотическая траектория, образованная гомоклинической структурой элемента цикла длины 3 (итерации с 10 по 60000) (сравни с Рис.6в)

решения, окруженные островами, становятся асимптотически устойчивыми. Окружающие их инвариантные кривые размыкаются, образуя области притяжения этих аттракторов. Эти области притяжения ограничены входящими и исходящими многообразиями сопряженных с ними периодических решений гиперболического типа (Рис.9а.) Учитывая то, что в консервативном случае эти многообразия во многих случаях пересекались, образуя гомоклинические и гетероклинические структуры, при малом возмущении эти структуры не исчезают ввиду их грубости. Отсюда следует, что имеющиеся неустойчивые хаотические траектории в неконсервативной системе также остаются при малом возмущении параметра D (Рис. 9в.).

С увеличением параметра D увеличивается и сжатие отображения, исчезает всё большее количество аттракторов (менее “сильных”) (Рис.9б.). При дальнейшем увеличении параметра D в итоге остается единственный аттрактор - состояние равновесия.

Для системы (32) можно показать аналитически, что даже при $a > 4$, когда в консервативной системе (при $B > 4$) состояние равновесия является гиперболической точкой, а следовательно неустойчиво, с увеличением параметра D оно становится асимптотически устойчивым. Действительно, характеристическое уравнение для этой системы в стационарной точке $\bar{u} = \bar{v} = \ln(a - D)$ выглядит следующим образом:

$$\lambda^2 - \left(2 - a \frac{e^D - 1}{De^D}\right) \lambda + e^{-D} = 0. \quad (33)$$

При $D \rightarrow a$ точка $\left(2 - a \frac{e^D - 1}{De^D}; e^{-D}\right)$ попадает в треугольник устойчивости, а следовательно для любого a существует такое значение параметра $D = \overline{D}$, что при всех $D > \overline{D}$ состояние равновесия системы (32) будет асимптотически устойчивым.

Для систем (23) и (24) также можно показать, что в первой четверти фазовой плоскости существует компактное инвариантное множество, за пределы которого траектория, попавшая в него, выйти не может, из чего будет следовать ограниченность решений.

Для этого рассмотрим функцию

$$U(x, z) = \frac{Axze^{f(z)}}{1 + Dx \frac{e^{f(z)} - 1}{f(z)}},$$

где $f(z) = c - bz$, $A, D, b > 0$.

При фиксированном x эта непрерывная функция стремится к нулю при $z \rightarrow 0$ и при $z \rightarrow \infty$ и имеет одну точку максимума по z на множестве $z \in (0, \infty)$. Кроме того, эта функция строго возрастающая по x .

Для доказательства единственности точки максимума функции $U(x, z)$ по z достаточно показать, что

$$\frac{(e^z + D \frac{e^z - 1}{z})'}{e^z + D \frac{e^z - 1}{z}}$$

является возрастающей. Последнее следует из свойств функции $\frac{e^z - 1}{z}$ и её производной.

Далее отметим, что, как мы указывали ранее, в отсутствии хищника (потребителя) переменная x подчиняется уравнению (13), а следовательно, ограничена, и асимптотически стремится к некоторому значению $\bar{x}$ (называемому емкостью популяции).

Из всего этого для отображения $\Phi : R^2 \rightarrow R^2$, где Φ определяется выражениями

$$\hat{x} = \frac{A_1 x e^{f(z)}}{1 + Dx \frac{e^{f(z)} - 1}{f(z)}}$$

$$\hat{z} = \frac{A_2 x z e^{f(z)}}{1 + Dx \frac{e^{f(z)} - 1}{f(z)}},$$

следует:

1. Φ переводит полупрямую $x = \bar{x}$, $z \in (0, \infty)$ в некоторую гладкую кривую $z = \phi(x)$ с концами в точках $(0, 0)$ и $(\bar{x}, 0)$ и с одной точкой максимума $((0, 0)$ и $(\bar{x}, 0)$ - неподвижные точки отображения Φ).

2. Полуполоса $x \in (0, \bar{x})$, $z \in (0, \infty)$ отображается в область $\Omega = \{x \in (0, \bar{x}), z > 0, z < \phi(x)\}$, которая целиком лежит в этой полуполосе.

3. В первой четверти фазовой плоскости систем (23) и (24) при $\beta > 0$ существует инвариантное притягивающее множество Ω (Рис. 10.).

Таким образом, следует ограниченность сверху, а непосредственно из вида правых частей и снизу для решений систем (32) и (31).

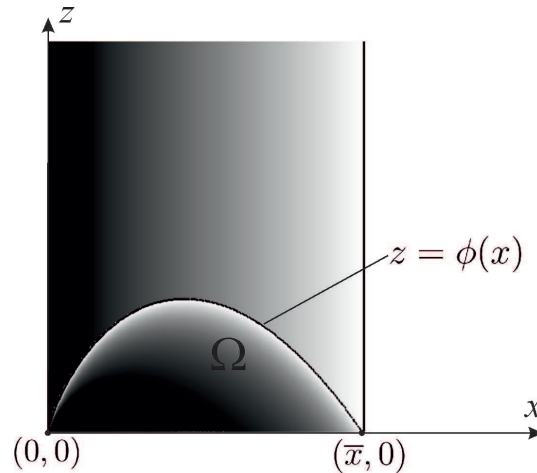


Рис. 10: Отображение полуполосы в притягивающее множество Ω .

Опираясь на всё вышесказанное относительно систем (7)-(8) и (9)-(10) при положительном значении параметра β , сформулируем основные результаты:

Теорема 2. 1. Решения систем с положительными начальными данными положительны и ограничены.

2. Все решения эллиптического типа (как состояние равновесия, так и циклы) консервативных (при $\beta = 0$) систем (7)-(8) и (9)-(10) становятся асимптотически устойчивыми при малых значениях $\beta > 0$.

3. Дискретные аппроксимации (27) и (28) второй переменной вышеуказанных систем имеют не более одного ненулевого состояния равновесия.

4. При $a \in (0, 4)$ состояния равновесия уравнений (27) и (28) асимптотически устойчивы. Для любого значения параметра $a > 4$ существует такое $D_0 < a$, что при всех $D \in (D_0, a)$ состояние равновесия системы (28) является асимптотически устойчивым.

Замечание 2. Основным результатом здесь является то, что введение ненулевого параметра β (саморегуляции в популяции корма), с одной сто-

роны, приводит к стабилизации нейтрально устойчивых состояний равновесия и превращению их в аттракторы. С другой стороны, сложная структура фазовой плоскости (мультистабильность, хаотические режимы, гомоклинические структуры,...), присущая консервативным системам, не исчезает по крайней мере при малых возмущениях (то есть при малом влиянии саморегуляторных механизмов в популяции корма). С увеличением параметра β в итоге система стабилизируется на единственном ненулевом уровне. При больших значениях параметра β в положительной части фазовой плоскости нет состояний равновесия, то есть при любых начальных данных $z_k \rightarrow 0$ при $k \rightarrow \infty$ (емкость популяции корма становится недостаточной для выживания популяции хищника (потребителя)).

Следует отметить, что имеющаяся в консервативном случае неустойчивая хаотическая траектория, которая не была ограничена каким-либо инвариантным тором и уходила на бесконечность, при малом значении параметра D , ввиду доказанной ограниченности решений, формально в бесконечность не уходит, но перед тем, как попасть в область притяжения какого-либо аттрактора, в течение большого количества итераций может принимать достаточно большие по модулю значения, что в численном эксперименте означает фактически уход в бесконечность.

Наконец, в консервативном случае при увеличении параметра B (который равносителен параметру a в системах (31), (32)), после значений больших 4.586 в результате каскада бифуркаций удвоения периода исчезают все устойчивые решения и все траектории становятся уходящими в бесконечность. В этом случае в неконсервативных системах при некотором значении параметра D возникает глобально устойчивый хаотический аттрактор, лежащий в окрестности исчезнувших устойчивых циклов. При малых же значениях параметра D существует лишь "большой" глобально устойчивый хаотический аттрактор, который заходит далеко в отрицательную часть фазовой плоскости. (Рис. 11.)

Отметим, что везде, когда мы говорим об уходе в бесконечность решений систем относительно u и v , это означает их уход в $-\infty$. Действительно, вернемся к уравнению (19):

$$u_{k+2} = B + 2u_{k+1} - u_k - e^{u_{k+1}}.$$

Предположим, что в какой-то момент возрастающая последовательность u_{k+1} достигает такого положительного значения, при котором экспоненциальная часть существенно больше по модулю, чем остальные члены в правой части уравнения. При этом u_{k+2} может забрасываться далеко в отрицательную область, после чего экспоненциальная часть становится пренебрежимо мала. (Пусть далее $u_1 > 0, u_2 < 0$ - соответствующие

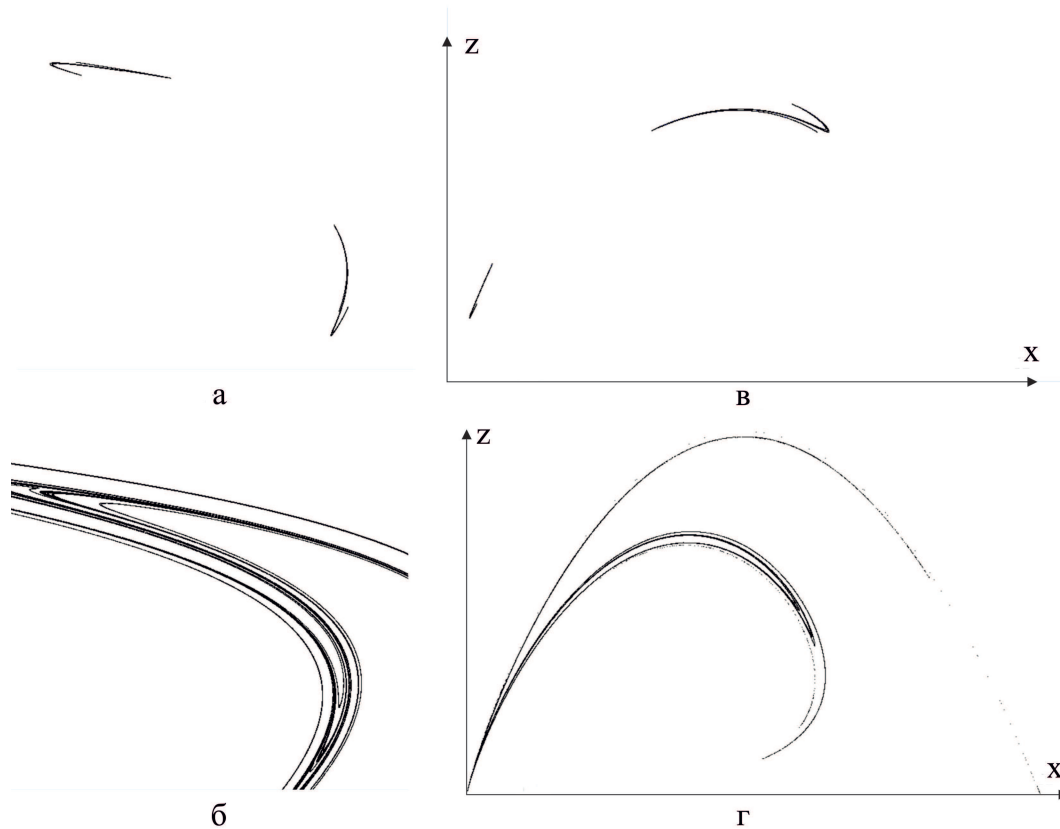


Рис. 11: (а),(б)-Фрагменты фазовых портретов системы (32): (а) $a = 5.1, D = 0.395$, “малый” хаотический аттрактор, лежащий непосредственно в окрестности состояния равновесия, возникший в результате каскада бифуркаций удвоения; (б) $a = 5.1, D = 0.39$, фрагмент “большого” хаотического аттрактора, уходящего далеко в отрицательную область; (в), (г) -соответствующие им фазовые портреты для системы (23).

начальные данные.) В этом случае уравнение фактически принимает вид линейного неоднородного разностного уравнения второго порядка

$$u_{k+2} - 2u_{k+1} + u_k = B.$$

Его решение:

$$u_k = 2u_1 - u_2 + B + \left(u_2 - u_1 - \frac{3B}{2}\right)k + \frac{Bk^2}{2}.$$

- парабола с минимумом

$$u_{min} \approx 2u_1 - u_2 + B - \frac{(u_2 - u_1 - \frac{3B}{2})^2}{2B}.$$

при значении

$$k_{min} \approx (u_1 - u_2 + \frac{3B}{2})/B.$$

Начиная с u_2 , происходит длительное движение в отрицательную область с замедлением и дальнейшим разворотом. Затем последовательность становится возрастающей с возрастающей первой разностью. Причем, чем дальше был первоначальный заброс в отрицательную часть, тем больше становится первая разность до выхода в положительную область. Первая разность становится близкой к $u_2 - u_1$, но при этом вновь включается экспоненциальная часть, и начинается новый виток движения в отрицательную часть.

В тех случаях, когда решение не попадает в область притяжения какого-либо периодического решения (или внутрь области, ограниченной инвариантной кривой в консервативном случае), оно постоянно совершает такие колебания с возрастающей амплитудой, а точнее с всё более дальним уходом в отрицательную часть. Причём в консервативном случае амплитуда колебаний не ограничена, а в неконсервативном такое движение ограничено “глобальным” хаотическим аттрактором.

Следует сказать, что уход в минус бесконечность переменной u для исходных систем и уравнений относительно z означает их уход в сколь угодно малую окрестность нуля, то есть вырождение популяции (Рис. 11г).

Таким образом, несмотря на то, что введение саморегуляции стабилизирует системы, при малых значениях параметра β фактически остаются режимы, при которых происходит вырождение.

Что касается различий между поведением траекторий систем (31) и (32), то стоит отметить, что, несмотря на различие уже в количестве параметров, качественно картины бифуркаций особо не различаются. Напомним, что при $D = 0$ эти системы идентичны. Например, система (32) при $a = 5.1, D = 0$, система (31) при $a = \ln 209 - 5.1, Y_1 = 209, D = 0$ и система (31) при $a = \ln 300 - 5.1, Y_1 = 300, D = 0$ являются одинаковыми. Все траектории уходят на бесконечность. На рисунке 11а показана траектория системы (32) при $a = 5.1, D = 0.395$ - хаотический аттрактор, расположенный в небольшой окрестности состояния равновесия. Для стабилизации аналогичных решений системы (31) необходимы значительно меньшие значения параметра D . На рисунке 12 изображены аттракторы системы (31) при $a = \ln 209 - 5.1, Y_1 = 209, D = 0.05$ и системы (31) при $a = \ln 300 - 5.1, Y_1 = 300, D = 0.04$. Как видим на рисунках, значения

параметра D , необходимые для стабилизации уходящих в бесконечность траекторий, на порядок меньше, чем для соответствующей системы (32). Кроме того, форма аттрактора также отличается, хотя оба аттрактора для системы (31) практически одинаковы. Разница в значениях параметра D между моделями (31) и (32) обусловлена тем, что эти модели получены из моделей (7), (11) и (9), (12). Прирост хищника и потребителя напрямую зависит от численности жертв и ресурса, соответственно. При этом численность жертв в системе (7) на отрезках между генерациями монотонно снижается и растет лишь в моменты генерации, в то время, как численность ресурса в системе (9) в отсутствие потребителя всегда стремится к своему максимальному состоянию (емкости). Поэтому для одинаковых дискретных уравнений изолированных популяций жертв и ресурса прирост хищника будет значительно меньше, чем прирост потребителя с одинаковыми коэффициентами размножения Y_2 . Это является причиной того, что система (31) существенно стабильнее, чем система (32). Это особенно заметно на приведенных примерах хаотических траекторий на рисунке 12. Уменьшая параметр D в этих системах, мы увидим, что хаотический аттрактор системы (31) будет плавно увеличиваться в размерах до “максимального” (уходящего далеко в минус бесконечность), в то время, как в системе (32) это происходит практически скачкообразно.



Рис. 12: Хаотический аттрактор системы (31) в сравнении с аттрактором системы (32), изображенным, на рисунке 11а: (а) при $a = \ln 209 - 5.1$, $Y_1 = 209$, $D = 0.05$; (б) при $a = \ln 300 - 5.1$, $Y_1 = 300$, $D = 0.04$.

§ 6. Заключение.

Последний пункт данной работы хочется посвятить вопросу применимости данных моделей и их возможному соответствию реальности. Как

уже было сказано во вводной части, в случае наблюдаемых колебаний численности популяции диаграмма (x_k, Y_k) , где x_k - численность популяции, а $Y_k = x_{k+1}/x_k$ - коэффициент размножения, выглядит, как на рисунке 1. При этом облако точек никак не похоже на экспоненту, как должно быть для уравнения Морана-Риккера (3). Более того, оно даже не является однозначной функцией.

Используя данные, полученные из свободно доступной базы данных наблюдений численностей различных популяций, было исследовано большое количество наблюдений с колебательными режимами, для большинства из которых получено, что если построить диаграммы $(x_{k+1}x_{k-1}/(x_k)^2, x_k)$, то облака точек существенно лучше приближаются экспонентой, нежели $(x_{k+1}/(x_k), x_k)$. Это дает основание предположить, что уже модель (18) может описывать динамику изолированных популяций в случае наблюдаемых колебаний численности.

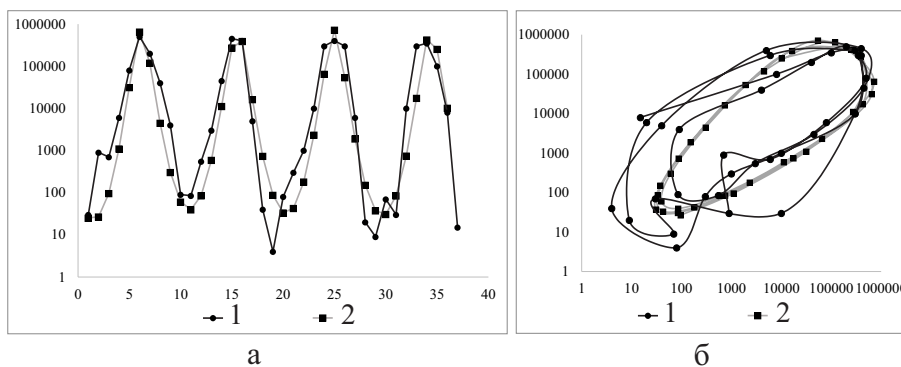


Рис. 13: Колебания численности дубовой листовёртки - 1 и модельные колебания - 2, рассчитанные по системе (18). (а) Временные ряды, (б) фазовый портрет на плоскости x_k, x_{k-1}

Например, на рисунке 13 показано построенное вручную (без применения каких либо методов поиска оптимальных параметров), лишь малыми вариациями полученной линии экспоненциального тренда для кривой $(x_{k+1}x_{k-1}/(x_k)^2, x_k)$, приближение для динамики численности зеленой дубовой листовёртки, показанной в начале статьи на рисунке 1а.

Из-за консервативности в модели (18) не может быть затухающих колебаний и режимов асимптотической стабилизации, но такие режимы уже могут наблюдаться в неконсервативном случае в моделях (27) и (28). Для дальнейшего исследования применимости предложенных моделей для описания реальных наблюдений следует использовать метод, предложенный в работе [32].

В заключение отметим, что полученные модели не являются до кон-

ца полными, поскольку в них отсутствует фактор насыщения в популяции “хищника” (“потребителя”), имеющийся, например, в модели (5)-(6). В дальнейших работах, учитывая полученные здесь результаты, следует также продолжить изучение соответствующих моделей с насыщением, которое, как известно, в непрерывном случае является дестабилизирующим фактором, что в дискретном случае приведет к появлению бифуркации Неймарка-Сакера и к появлению более сложных режимов, в том числе, и других сценариев рождения хаоса.

Список литературы

1. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. / Пер. с фр. под ред. Ю. М. Свирежева. М.: Наука, 1976.
2. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement // *Correspondance mathematique et physique*. 1838. 10, P.113–121.
3. Ricker, W. E. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. board of Canada*. 1954. Vol. 11, N. 5. P. 559–623.
4. Недорезов Л. В., Волкова Е. В. Об одной модели динамики численности изолированной популяции // *Математические структуры и моделирование*. 2002. Вып. 9. С. 1–9.
5. Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В. *Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций: аналитический обзор*. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 2011.
6. Nedorezov L.V., Nazarov I.N. About some models of population dynamics with nonoverlapping generations // *Advances in modeling and analysis*. 1997. Vol. 32, N. 1. P. 16–24.
7. Глаголев М. В., Сабреков А. Ф., Гончаров В. М. Дифференциальные уравнения с запаздыванием как математические модели динамики популяций // *Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата*. 2018. Т. 9, № 2. С. 40–63.
8. Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В. Об одной модели системы хищник-жертва с запаздыванием // *Сибирский журнал индустриальной математики*. 2003. Т. 6, № 4(16). С. 67–74.

9. Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Математическое моделирование динамики локальных однородных популяций с учетом эффектов запаздывания. // *Матем. биология и биоинформатика*. 2015. Т. 10, Вып. 2. С. 309–324.
10. Nedorezov L. V. Non-traditional approach to fitting of time series of larch bud moth dynamics: Application of Moran – Ricker model with time lags // *Selforganizology*. 2016. 3(1), P. 25–40.
11. Базыкин А. Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985.
12. Чернов А. М., Фрисман Е. Я. Дискретно-непрерывная модель динамики численности многовозрастной популяции // *Исследования по математической популяционной биологии*. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 3–22.
13. Недорезов Л. В., Карлюк А. Ю. Непрерывно-дискретная модель динамики растительного ценоза // *Сибирский экологический журнал*. 2006. Вып. 3. С. 255–259.
14. Недорезов Л. В., Неклюдова В. Л. *О некоторых непрерывно-дискретных моделях элементарных экосистем*. Новосибирск : НГУ, 2000.
15. Недорезов Л. В. Утюпин Ю. В. Непрерывно-дискретная модель динамики популяции с половой структурой // *Сибирский математический журнал*. 2003. Т. 44, № 3. С. 650–659.
16. Utyupin Yu. V., Nedorezov L. V. About a continuous-discrete model of Predator-Prey system dynamics // *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast*. 2014. 3(2). P. 55–63
17. Utyupin Yu. V., Utyupina S. P., Nedorezov L. V. Continuous-discrete model of predator-prey system dynamics with satiation effect // *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast*. 2014. 3(3). P. 64–70
18. Алексеев В. В. Влияние фактора насыщения на динамику системы «хищник–жертва» // *Биофизика*. 1973. Т. 18, № 15. С. 922–926.
19. Базыкин А. Д., Березовская Ф. С., Буриев Т. И. Динамика системы «хищник-жертва» с учетом насыщения и конкуренции // *Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике*. Пушчино: АН СССР. 1980. С. 6–32.

20. Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В., Утюпина С. П. Эффект насыщения в модели системы “хищник-жертва” // *Сибирский журнал индустриальной математики*. 2001. Т. 4, № 1(7). С. 150–164.
21. Кузнецов А. П., Савин А. В., Седова Ю. В., Тюрюкина Л. В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр «Наука». 2012.
22. Beverton R. J., Holt S. J., Min U. K. *On the dynamics of the exploited fish populations*. H.M. Stationery Office, 1957.
23. Kostitzin V. A. *La Biologie Mathematique*. Paris : A. Colin, 1937.
24. Skellam J. G. Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika*. 1951. Vol. 38. P. 196–218.
25. Henon M. Numerical study of quadratic area preserving mappings // *Quart. of Appl. Math.* 1969. 27. P. 291–312.
26. Dullin H. R., Meiss J. D. Generalized Henon maps: The cubic diffeomorphisms of the plane // *Physica D Nonlinear Phenomena*. 2000. 143. P. 262–289.
27. Delshams A., Gonchenko M., Gonchenko S. V. On dynamics and bifurcations of area-preserving maps with homoclinic tangencies // *Nonlinearity*. 2015. 28(9). P. 3027–3071.
28. Gonchenko M., Gonchenko S., Ovsyannikov I. Bifurcations of cubic homoclinic tangencies in two-dimensional symplectic maps // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2017. 12(1). P. 41–61.
29. Gonchenko M., Gonchenko S., Ovsyannikov I., Vieiro A. On local and global aspects of the 1:4 resonance in the conservative cubic Henon maps // *An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2018. Chaos 28, 043123 (2018) <https://doi.org/10.1063/1.5022764>
30. Самылина Е. А., Шыхмамедов А. И., Казаков А. О. О структуре резонансов 1:3 и 1:4 при обратимых возмущениях консервативных кубических отображений Эно // *Динамические системы*. 2017. Т. 7(35), № 3. С. 229–244.
31. Gonchenko M. S., Kazakov A. O., Samylina E. A., Shykhmamedov A. On 1:3 Resonance Under Reversible Perturbations of Conservative Cubic Henon Maps // *Regul. Chaotic Dyn.* 2022. 27:2. P. 198–216.

32. Недорезов Л. В., Садыкова Д. Л. К проблеме выбора математической модели динамики популяции (на примере зеленой дубовой листовертки) // *Евразийский энтомологический журнал*. 2005. Т. 4, № 4. С. 263–272.

References

1. Volterra V. *Mathematical theory of the struggle for existence*. / Translate fr. Yu. M. Svirezhev. M.: Nauka, 1976.
2. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Correspondance mathematique et physique*. 1838. 10, P. 113–121.
3. Ricker, W. E. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. board of Canada*. 1954. Vol. 11, N. 5. P. 559–623.
4. Nedorezov L. V., Volkova E. V. About model of isolated population // *Mathematical Structures and Modeling*. 2002. V. 9, P. 1–9.
5. Nedorezov L. V., Utyupin Yu. V. *Continuous-Discrete Models of Population Dynamics: An Analytical Review*. Novosibirsk: Sib. Otd., Ross. Akad. Nauk, 2011, no. 95.
6. Nedorezov L. V., Nazarov I. N. About some models of population dynamics with nonoverlapping generations // *Advances in modeling and analysis*. 1997. Vol. 32, N 1. P. 16–24.
7. Glagolev M. V., Sabrekov A. F., Goncharov V. M. Differential equations with delay as a mathematical models of population dynamics // *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2018. V. 9, N 2. P. 40–63.
8. Nedorezov L. V., Utyupin Yu. V. About model of predator-prey system with delay // *Journal of Applied and Industrial Mathematics*. 2003. V. 6, N 4(16). P. 67–74.
9. Neverova G. P., Frisman E. Ya. Dynamic Regimes of Local Homogeneous Population with Delayed Density Dependence. // *Math. biology and bioinformatics*. 2015. V. 10, N. 2. P. 309–324.
10. Nedorezov L. V. Non-traditional approach to fitting of time series of larch bud moth dynamics: Application of Moran – Ricker model with time lags // *Selforganizology*. 2016. 3(1), P. 25–40.

11. Bazykin A. D. *Mathematical biophysics of interacting populations*. M.: Nauka, 1985.
12. Chernov A. M., Frisman E. Ya. Discrete-continuous model of age-structured population dynamics // *Research in Mathematical Population Biology*. Vladivostok : DVNTS OF THE USSR Academy OF Sciences, 1986. P. 3–22.
13. Nedorezov L. V., Karlyuk A. Yu. Continuous-discrete model of plant cenosis dynamics // *Siberian Journal of Ecology* . 2006. N. 3, P. 255–259.
14. Nedorezov L. V., Neklyudova V. L. *About some continuous-discrete of elementary ecosystems*. Novosibirsk : NSU, 2000.
15. Nedorezov L. V., Utyupin Yu. V. A discrete-continuous model for a bisexual population dynamics // *Siberian mathematical journal*. 2003. V. 44, N 3. P. 650–659.
16. Utyupin Yu. V., Nedorezov L. V. About a continuous-discrete model of Predator-Prey system dynamics // *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast*. 2014. V. 3(2), P. 55–63
17. Utyupin Yu. V., Utyupina S. P., Nedorezov L. V. Continuous-discrete model of predator-prey system dynamics with satiation effect // *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast*. 2014. V. 3(3), P. 64–70
18. Alexeev V. V. The impact of saturation on the dynamics of the predator-prey system // *Biophysics*. 1973. V. 18, N 15. P. 922–926.
19. Bazykin A. D., Berezovskaya F. S., Buriev T. I. Predator-prey system dynamics with saturation and competition // *Factors of diversity in mathematical ecology and population genetics* . Puschino: USSR Academy OF Sciences. 1980. P. 6–32.
20. Nedorezov L. V., Utyupin Yu. V., Utyupina S. P. Satiation effect in a model of predator-prey system // *Journal of Applied and Industrial Mathematics* . 2001. V. 4, N 1(7). P. 150–164.
21. Kuznetsov A. P., Savin A. V., Sedova Yu. V., Tyuryukina L. V. *Bifurcation of maps*. Saratov: OOO Publish Center «Nauka». 2012.
22. Beverton R. J., Holt S. J., Min U. K. *On the dynamics of the exploited fish populations*. H.M. Stationery Office, 1957.

23. Kostitzin V. A. *La Biologie Mathematique*. Paris : A. Colin, 1937.
24. Skellam J. G. Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika*. 1951. V. 38. P. 196–218.
25. Henon M. Numerical study of quadratic area preserving mappings // *Quart. of Appl. Math.* 1969. V. 27. P. 291–312.
26. Dullin H. R., Meiss J. D. Generalized Henon maps: The cubic diffeomorphisms of the plane // *Physica D Nonlinear Phenomena*. 2000. V. 143, P. 262–289.
27. Delshams A., Gonchenko M., Gonchenko S. V. On dynamics and bifurcations of area-preserving maps with homoclinic tangencies // *Nonlinearity*. 2015. V. 28(9), P. 3027–3071.
28. Gonchenko M., Gonchenko S., Ovsyannikov I. Bifurcations of cubic homoclinic tangencies in two-dimensional symplectic maps // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2017. V. 12(1), P. 41–61.
29. Gonchenko M., Gonchenko S., Ovsyannikov I., Vieiro A. On local and global aspects of the 1:4 resonance in the conservative cubic Henon maps // *An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2018. Chaos 28, 043123 (2018) <https://doi.org/10.1063/1.5022764>
30. Samylina E. A., Shykhmamedov A. I., Kazakov A. O. On the structure of resonances under reversible perturbations of conservative cubic Henon maps // *Dynamical systems*. 2017. V. 7(35), N 3. P. 229–244.
31. Gonchenko M. S., Kazakov A. O., Samylina E. A., Shykhmamedov A. On 1:3 Resonance Under Reversible Perturbations of Conservative Cubic Henon Maps // *Regul. Chaotic Dyn.* 2022. V. 27:2. P. 198–216.
32. Nedorezov L. V., Sadykova D. L. A contribution to the problem of selecting a mathematical model of population dynamics with particular reference to the green oak tortrix // *Euroasian Entomological Journal*. 2005. V. 4, N 4. P. 263–272.

Информация об авторе

Юрий Валерьевич Утюпин, кандидат физико-математических наук, доцент

SPIN 4279-0405 AuthorID: 200021

Scopus Author ID 6505887685

ISSN 1560-750X

Математические труды, 2025, Том 28, № 3, С. 166–199

Mat. Trudy, 2025, V. 28, N. 3, P. 166–199

Author Information

Yuri V. Utyupin, Candidate of Mathematics, Associate Professor

SPIN 4279-0405 AuthorID: 200021

Scopus Author ID 6505887685

*Статья поступила в редакцию 29.01.2025;
одобрена после рецензирования 01.09.2025; принята к публикации
24.09.2025*

*The article was submitted 29.01.2025;
approved after reviewing 01.09.2025; accepted for publication 24.09.2025*