МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН

М. А. Аматов, Г. М. Аматова

*ФГАОУ ВПО «Белгородский государственный национальный
исследовательский университет» (НИУ «БелГУ»), г. Белгород*

Рецензент д-р биол. наук, профессор Л. К. Бусловская

Ключевые слова: динамика численности популяций; предельные циклы; «продуцент-консумент-хищник»; разрывные правые части дифференциальных уравнений; скользящие режимы.

Аннотация: Предложена математическая модель колебаний численностей взаимодействующих популяций типа «продуцент-консумент-хищник» с внутривидовой конкуренцией продуцентов. Модель построена на использовании дифференциальных уравнений с разрывными правыми частями и авторской программы их интегрирования. Установлено, что в зависимости от параметров, в системе могут возникать колебания как близкие к гармоническим, так и с резко возрастающей амплитудой колебания численности консумента. Последнее положение служит обоснованием миграции саранчи, леммингов и других биологических популяций.

Впервые понятие популяционных волн или волн жизни в экологический обиход ввел русский биолог С. С. Четвериков еще в 1905 г. [1]. С тех пор вопрос о колебаниях численностей взаимодействующих биологических популяций активно исследовался многими специалистами, о чем свидетельствует огромное число работ, из которых отметим лишь монографии [2 – 4], содержащие весьма обширные библиографические списки.

Исследованию колебаний численностей популяций посвящены также работы группы авторов [5 – 7], в которых строго математически доказаны и биологически обоснованы условия возникновения устойчивых (в биологическом смысле) колебаний численностей трех популяций, связанных трофическими отношениями. Отметим, что найденные предельные циклы,

Аматов Михаил Александрович – кандидат физико-математических наук, доцент кафедры математики, e-mail: amatovm@bsu.edu; Аматова Галина Михайловна – кандидат физико-математических наук, доцент кафедры педагогики и методики начального образования, ФГАОУ ВПО «Белгородский государственный национальный исследовательский университет» (НИУ «БелГУ»), г. Белгород.

как правило, мало отличаются от эллипса, колебания численностей, чаще всего, носят почти гармонический характер, а их амплитуды не имеют резких скачков.

В то же время в экологии имеется масса примеров, когда амплитуда колебаний численностей некоторых популяций в определенные моменты времени резко возрастает и также резко убывает. В этой связи достаточно вспомнить опустошительные нашествия саранчи *Locusta migratoria* или миграцию огромных скоплений леммингов *Lemmini*. В частности, по поводу последних отмечено, что регулярные циклы численности, такие как у рыси и зайца или леммингов, представляются парадоксальными и загадочными [8, с. 49].

Проанализируем причины, приводящие к резким скачкам численности популяции саранчи. Саранча, как известно, живет в пустынях и полупустынных зонах, где между различными видами растительности ведется жесточайшая конкурентная борьба за каждый клочок плодородной земли у редких водоемов. Вот что пишет по этому поводу И. Ингеницкий: «Места, где она (саранча) встречается ежегодно во всех стадиях развития и откуда распространяется по периферии ... так наз. “гнездилища” саранчи, находятся главным образом в плавнях рек и озер с обильной камышовой растительностью...». И далее, «из естественных врагов саранчи особенное значение имеют некоторые птицы и млекопитающие: розовые скворцы, аисты, чайки, грачи, вороны с ожесточением преследуют саранчу, а галки, жаворонки, кроме того, уничтожают еще яички, выкапывая кубышки из земли» [9].

Таким образом, из сказанного следует однозначный вывод о том, что растительная пища саранчи является в экологической системе продуцентом, подверженным внутривидовой конкуренции, в свою очередь, сама саранча – консумент, поедаемый хищниками. Ту же самую мысль выражает Ю. Одум, замечая, что изменения должны распространяться не только на взаимодействия высших трофических уровней, например на взаимодействие хищник – жертва, но и на взаимодействия, характерные для первичного звена пищевой цепи, такого как растения – травоядные [8, с. 50].

Проведя аналогичные рассуждения для популяции лемминга, несложно установить, что динамика его численности также описывается системой «продуцент-консумент-хищник» с внутривидовой конкуренцией продуцента. Можно привести и другие примеры популяций, попадающих под описание указанными системами.

Система дифференциальных уравнений, описывающая динамику численностей взаимодействующих популяций типа «продуцент-консумент-хищник» с внутривидовой конкуренцией продуцентов имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a - fx - by), \\ \frac{dy}{dt} = y(-e + hx - gz), \\ \frac{dz}{dt} = z(-c + dy). \end{cases} \quad (1)$$

В монографии [4] исследована устойчивость особых точек системы (1) и показано отсутствие в ней предельных циклов. Математически очевид-

но, что для существования периодических колебаний в системе (1) следует допустить зависимость некоторых из коэффициентов системы от фазовых переменных.

Используя методику, представленную в работах [5 – 7] докажем, что если некоторые из коэффициентов системы (1) зависят от фазовых переменных, то в ней могут существовать биологически устойчивые колебательные режимы. Причем существуют такие значения параметров системы, при которых амплитуда колебаний консумента резко возрастает и так же резко убывает.

Следуя указанной методике, заменим систему (1) кусочно-непрерывной системой дифференциальных уравнений, имеющей разрыв на плоскости $z = z_0$, которая задается уравнениями (2) в области $G^- = R_+^3 \cap \{z \mid 0 < z < z_0\}$ и уравнениями (3) в $G^+ = R_+^3 \cap \{z \mid z_0 < z < +\infty\}$.

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a - fx - b_1y), \\ \frac{dy}{dt} = y(-e + h_1x - g_1z), \\ \frac{dz}{dt} = z(-c + d_1y), \end{cases} \quad (2)$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a - fx - b_2y), \\ \frac{dy}{dt} = y(-e + h_2x - g_2z), \\ \frac{dz}{dt} = z(-c + d_2y). \end{cases} \quad (3)$$

Как показано в работе [2] (для случая $f = 0$), при выполнении неравенства $d_1 > d_2$ на плоскости $z = z_0$ существует непустая полоса скользящих движений: $D^0 = \left\{ (x, y, z) \mid 0 < x < +\infty, \frac{c}{d_1} \leq y \leq \frac{c}{d_2}, z = z_0 \right\}$. Поскольку член $(-fx^2)$, отвечающий за конкуренцию продуцентов, не входит в последние уравнения систем (2), (3), то D^0 является областью скользящих движений и для этой системы.

Уравнения скользящих движений в области D^0 имеют вид

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(A - fx - By), \\ \frac{dy}{dt} = C + Dx + Ey - Fxy, \end{cases} \quad (4)$$

где $A = a + \frac{(b_2 - b_1)c}{d_1 - d_2}$; $B = \frac{b_2d_1 - b_1d_2}{d_1 - d_2}$; $C = \frac{(g_2 - g_1)cz_0}{d_1 - d_2}$; $D = \frac{(h_1 - h_2)c}{d_1 - d_2}$;
 $E = -e + \frac{z_0(g_1d_2 - g_2d_1)}{d_1 - d_2}$; $F = \frac{h_2d_1 - h_1d_2}{d_1 - d_2}$.

Существование в системах (2), (3) колебательных режимов, отличных от состояний равновесия, возможно только в двух случаях: во-первых, когда в полосе D^0 скользящих движений имеются замкнутые траектории системы (4). Условия существования таких траекторий у систем вида (4) приведены в работе [10]. Во-вторых, когда система уравнений (2) не имеет устойчивых особых точек в области G^- , а система уравнений (3) не имеет устойчивых особых точек в области G^+ . Действительно, если хотя бы одна такая устойчивая особая точка существовала, то траектория, сойдя с полосы скользящих движений, устремлялась бы при $t \rightarrow +\infty$ в эту особую точку.

Для доказательства существования значений параметров системы (2), (3), при которых в ней имеют место устойчивые в биологическом смысле колебания, используем программы для построения траекторий кусочно-непрерывных систем дифференциальных уравнений, описанные в работе [11].

Например, если в системах (2), (3) положить $a = 1,3$; $c = 1$; $e = 5$; $f = 0,1$; $b_1 = 3$; $b_2 = 1$; $d_1 = 5$; $d_2 = 0,2$; $h_1 = 1$; $h_2 = 3$; $g_1 = 1,2$; $g_2 = 1$; $z_0 = 1$, то в ней возникают некие подобию предельных циклов. В частности, на рис. 1 изображена траектория, начинающаяся в точке $M_0(3; 2; 1,5)$, которая заканчивается «циклом».

Анализируя поведение траекторий по рис. 1, легко заметить, что промежутки колебаний с малыми амплитудами сменяют промежутки с резко возрастающими амплитудами.

На рис. 2 представлен пример того, как происходят колебания численности консумента и отчетливо видно, что промежутки $\alpha\beta$ с малыми колебаниями амплитуды сменяются резкими скачками ее на участках $\beta\gamma$.

Рис. 1. Предельный «цикл» систем (2), (3)
(область скользящих движений затемнена)

Рис. 2. Колебания численности консумента

Важно заметить, что при составлении систем уравнений (2), (3) никоим образом не учитывались: климатический фактор, фактор солнечной активности, случайные флуктуации биотических и абиотических условий среды, в которой обитают взаимодействующие популяции, морфологические изменения особей, а также многие другие физические и биологические факторы. Следовательно, строго математически доказано, что скачкообразные изменения амплитуды колебаний консумента являются для рассматриваемых систем (2), (3) внутренним свойством и присущи им изначально.

«Если будет доказано, что случайные и иные климатические факторы не являются основной причиной резких колебаний численности, то вполне естественно искать причины этих колебаний в самих популяциях («внутренние факторы»). Имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что, по-видимому, существуют какие-то механизмы, которые могут действовать сопряжено с изменениями погоды или других физических факторов» [8, с. 50].

Предлагаемая модель позволяет обосновать предположения о том, что в случае наложения на внутренние скачки амплитуды колебания численностей популяций каких-либо из указанных выше факторов происходит резкий взрывообразный рост популяции консумента.

Покажем, что и в системах (2), (3) возможны колебания численностей популяций ограниченной амплитуды. Например, положив $a = 4$; $c = 5$; $e = 10$; $f = 0,1$; $b_1 = 1$; $b_2 = 1$; $d_1 = 6$; $d_2 = 1$; $h_1 = 5$; $h_2 = 5$; $g_1 = 2$; $g_2 = 2$; $z_0 = 1$, получим систему уравнений скользящих движений вида:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(4 - 0,1x - y), \\ \frac{dy}{dt} = -8y - 5xy. \end{cases} \quad (5)$$

Легко проверить, что система (5) не имеет особых точек внутри первого октанта. Тем не менее, в системах (2), (3) существует предельный

Рис. 3. Предельный цикл системы (2), (3)
(область скользящих движений затемнена)

цикл, изображенный на рис. 3. Одна дуга его лежит в области скользящих движений, а вторая приподнята над плоскостью $z_0 = 1$. Если для данного случая рассмотреть колебания консумента, то получим график, изображенный на рис. 4. Очевидно, что в системах (2), (3) устанавливаются практически гармонические колебания консумента.

Кроме того, существуют значения параметров систем (2), (3), при которых происходит вымирание одной или нескольких популяций. Здесь не приведены такие значения, отметим лишь, что для любой экологической системы могут быть созданы условия, несовместимые с ее существованием.

Рис. 4. График колебаний консумента, близких к гармоническим

Таким образом, рассмотренные математические модели (2), (3) обладают всеми свойствами экологических систем, популяции которых подвержены резким скачкам, отмеченным ранее экологами из экспериментальных наблюдений.

Проведенное исследование позволяет сделать следующие выводы:

1) необходимым условием установления устойчивых режимов в рассматриваемых экосистемах является зависимость коэффициентов уравнений от фазовых переменных, то есть от численностей этих популяций;

2) резкие скачки численностей являются свойством, внутренне присущим всем экосистемам, в которых численность продуцента по каким-либо причинам (в частности из-за внутривидовой конкуренции) остается на низком уровне;

3) такие факторы, как морфологические изменения, климатические условия, солнечная активность и т.п. могут только усилить эффект резкого возрастания численности рассматриваемых популяций.

Список литературы

1. Четвериков, С. С. Волны жизни / С. С. Четвериков // Изв. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1905. – Т. 3, № 6. – С. 106 – 111.
2. Вольтерра, В. Математическая теория борьбы за существование / В. Вольтерра ; пер. с франц. О. Н. Бондаренко ; под ред. и послесловием Ю. М. Свирижева. – М. : Наука, 1976. – 285 с.
3. Свирижев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. – М. : Наука, 1978. – 352 с.
4. Базыкин, А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. – М. ; Ижевск : РХД, 2003. – 367 с.
5. Исследование модели взаимодействия трех популяций, связанных трофическими отношениями / Г. М. Амадова [и др.] // Экол. системы и приборы. – 2009. – № 7. – С. 31 – 40.
6. Амадова, Г. М. Исследование модели взаимодействия трех популяций, связанных трофическими отношениями / Г. М. Амадова, М. А. Амадов, С. А. Кунгурцев // Экол. системы и приборы. – 2011. – № 12. – С. 41 – 54.
7. Амадов, М. А. Исследование математической модели динамики численностей трех взаимодействующих популяций / М. А. Амадов, Г. М. Амадова, И. С. Кузнецова // Вопр. соврем. науки и практики. Университет им. В. И. Вернадского. – 2009. – № 3. – С. 66 – 77.
8. Одум, Ю. Экология : пер. с англ. В 2 т. Т. 2 / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – 376 с.
9. Ингеницкий, И. Саранча. Энциклопедия Брокгауза и Эфрона [Электронный ресурс] / И. Ингеницкий. – Режим доступа : <http://libbabr.com/?book=4571> (дата обращения: 04.01.2015).
10. Амелькин, В. В. Нелинейные колебания в системах второго порядка / В. В. Амелькин, Н. А. Лукашевич, А. П. Садовский. – Минск : БГУ, 1982. – 208 с.
11. Применение математического пакета MAPLE к интегрированию систем дифференциальных уравнений с кусочно-непрерывными правыми частями / М. А. Амадов [и др.] // Вестн. Херсон. нац. техн. университета. – 2009. – № 2(35). – С. 19 – 24.

References

1. Chetverikov S.S. *Izvestiya obshchestva lyubitelei estestvo-znaniya, antropologii i etnografii*, 1905, vol. 3, no. 6, pp. 106-111.
2. Volterra V. *Matematicheskaya teoriya bor'by za sushchestvovanie* (The mathematical theory of the struggle for existence), Moscow: Nauka, 1976, 285 p.
3. Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. *Ustoichivost' biologicheskikh soobshchestv* (Stability of biological communities), Moscow: Nauka, 1978, 352 p.
4. Bazykin A.D. *Nelineinaya dinamika vzaimodeistviyushchikh populyatsii* (Nonlinear dynamics of interacting populations), Moscow, Izhevsk: RKhD, 2003, 367 p.
5. Amatova G.M., Amatov M.A., Kuznetsova I.S., Kungurtsev S.A., Chekanov N.A. *Ekologicheskie sistemy i pribory*, 2009, no. 7, pp. 31-40.
6. Amatova G.M., Amatov M.A., Kungurtsev S.A. *Ekologicheskie sistemy i pribory*, 2011, no. 12, pp. 41-54.
7. Amatov M.A., Amatova G.M., Kuznetsova I.S. *Voprosy sovremennoi nauki i praktiki. Universitet imeni V. I. Vernadskogo*, 2009, no. 3, pp. 66-77.
8. Odum Eugene. *Ekologiya* (Ecology), vol. 2 of 2, Moscow: Mir, 1986, 376 p.
9. <http://libbabr.com/?book=4571> (assecced 4 January 2015).
10. Amel'kin V.V., Lukashevich N.A., Sadovskii A.P. *Nelineinye kolebaniya v sistemakh vtorogo poryadka* (Nonlinear oscillations in systems of the second order), Minsk: BGU, 1982, 208 p.
11. Amatov M.A., Amatova G.M., Ishkova O.A., Kuznetsova I.S., Chekanov N.A. *Vestnik Khersonskogo natsional'nogo tekhnicheskogo universiteta*, 2009, no. 2(35), pp. 19-24.

Mathematical Modeling of Population Waves

M. A. Amatov, G. M. Amatova

Belgorod State National Research University (NRU "BSU"), Belgorod

Keywords: discontinuous right sides of differential equations; limit cycles; population dynamics; producer-consumer-predator; sliding modes.

Abstract: The paper describes a mathematical model of fluctuations in the number of interacting populations, such as producer-consumer-predator with intraspecific competition producers. The model is based on the use of differential equations with discontinuous right sides and original programs for their integration. It was found that depending on the settings, the system may experience vibrations close to harmonic, and with sharply increasing amplitude of fluctuations in the number of consumers. The latter provision justifies the migration of locusts, lemmings and other biological populations.

© М. А. АМАТОВ, Г. М. АМАТОВА, 2015