

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 517.925.42:574.34

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ ТИПА «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» ПРИ ПОСТОЯННОЙ МИГРАЦИИ ОСОБЕЙ С СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Е.В. Курилова, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: katkurilova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9104-1032>;
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

Работа посвящена изучению динамики открытого локального сообщества «хищник-жертва» при постоянной миграции особей с сопредельных территорий. Изучено несколько моделей, учитывающих постоянный приток особей как в популяцию хищника, так и в популяцию жертвы. Показано, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение общей динамики, при этом большой их приток приводит к быстрому и почти полному истреблению жертв. Модель, учитывающая только постоянный приток жертв, успешно применяется при моделировании различных процессов, основанных на принципах популяционных взаимодействий по типу «хищник–жертва», например, при изучении потребления трудновозобновляемых или невозобновляемых природных ресурсов. Исследование такой модели позволяет получить оценки эффективности использования ресурсов и степени модернизации отрасли потребления. Показано, что двумерные модели, являющиеся модификацией базовых моделей Вольтерры и Базыкина, приводят к структурно устойчивым колебательным режимам, соответствующим фокусу и предельному циклу. Обнаружено, что эти модели также содержат в себе и быстро-медленную колебательную динамику, соответствующую максимальному предельному циклу, состоящему из резких скачков и более плавного падения численностей. Появление подобных режимов соответствует чередованию периодов активного истребления жертвы, сопровождаемого ростом численности хищников, и периодов длительного восстановления численности жертв, в течение которого их добыча практически не осуществляется. При исследовании модели используются методы анализа динамических систем. Построение двумерных параметрических портретов позволило показать, что для получения устойчивой динамики базовые модели двух взаимодействующих биологических видов не нуждаются в усложнении, например, с помощью добавления нелинейных членов. Подобные устойчивые режимы наблюдаются и в более простых моделях, например, в исходных моделях Лотки-Вольтерры или Базыкина, где скорость восстановления популяции жертвы является постоянной величиной.

Ключевые слова: хищник-жертва, миграция, быстро-медленная система, устойчивая динамика.

Образец цитирования: Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики взаимодействующих популяций типа «хищник–жертва» при постоянной миграции особей с сопредельных территорий // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 62–77. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-62-77.

Введение

На протяжении долгого времени актуальными остаются вопросы изучения сложного поведения нелинейных динамических систем, способных демонстрировать разные, в том числе и весьма сложные режимы динамики. Одним из на-

правлений, рассматриваемых в данных исследованиях, являются вопросы изучения возникновения колебаний в динамике численности взаимодействующих популяций [2, 25].

Несмотря на то, что теория колебаний развивается на протяжении уже нескольких столетий,

интерес к ней не ослабевает и в настоящее время. Это относится в основном к теории нелинейных колебаний и устойчивости движения [1, 9, 15], играющих важную роль во многих областях науки [13, 14, 24, 29].

В настоящее время наука о колебаниях продолжает успешно развиваться. Динамические системы стали своего рода платформой для развития математической биологии, что способствовало получению важных общих результатов при решении конкретных популяционных задач [8, 10, 11, 22]. Одним из направлений, рассматриваемых в данных исследованиях, являются вопросы изучения возникновения колебаний в динамике численности взаимодействующих популяций [2, 5, 10, 12, 20, 30].

Численность особей, изменяющаяся с течением времени, является главной характеристикой каждой популяции. Для описания динамики популяций используются нелинейные модели, учитывающие основные факторы их развития (рождаемость, смертность, межвидовые взаимодействия, миграция и т.д.) [10, 12, 17].

В начале XX в. опубликованы первые работы, посвященные построению и исследованию моделей динамики взаимодействующих видов. Наиболее известные из них – модели А. Лотки [23], описанные им в книге «Элементы физической биологии» (1925) и модели итальянского математика Вито Вольтерры (1931) [31], разработавшего математическую теорию биологических сообществ на основе систем дифференциальных и интегрально-дифференциальных уравнений. Особенность этих работ состоит в том, что на основе упрощенных представлений о закономерностях развития популяций была показана возможность возникновения периодических колебаний численности в системе «хищник-жертва» [4, 5, 10, 16, 23, 27, 31]. Однако периодические колебания, возникающие в модели, асимптотически неустойчивы, т.е. незначительные изменения начальной численности приводят к изменению вида фазовой траектории, а малые вариации правой части модели способствуют изменению типа особой точки, что указывает на «негрубость» самой модели. Модель Вольтерры стала основой для создания большинства динамических моделей как в экологии, так и в микробиологии [26, 28, 30].

В дальнейшем такие работы стали развиваться по двум направлениям. Представители первого направления для описания функций, входящих в модель, задавали лишь их качественные

особенности, такие как положительность, монотонность отношения типа «больше-меньше». Примером служит работа А.Н. Колмогорова [4], который рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа «хищник-жертва» или «паразит-хозяин». Исследование этой модели и ее частных случаев привело к выводу о том, что если численность хищника ограничивается наличием жертвы, в системе имеют место регулярные колебания. Если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов или численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а другим фактором, это приводит к затухающим колебаниям. Дальнейшее развитие модели Лотки-Вольтерры шло по пути усложнения [30].

В рамках второго направления рассматривались различные модификации системы Вольтерры, полученные посредством включения в исходную систему различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явными функциями (эффект насыщения хищника, ограниченность ресурсов жертвы и хищника даже при избытке жертвы и т.п.). Например модель, предложенная А. Розенцвейгом и Р.Х. Мак-Артуром [27]. В отечественной литературе широкую известность получила модификация системы «хищник-жертва», предложенная А.Д. Базыкиным, которая учитывает указанные факторы и описывает более сложную динамику по сравнению с системой Лотки-Вольтерры. Данная модель описывается обыкновенными дифференциальными уравнениями и отражает ситуацию, когда способность особей к размножению существенно зависит от плотности популяции [16]. При этом существует некоторое критическое значение численности, ниже которого популяция вымирает, а при переходе через него численность растет, пока не достигнет стационарного состояния. Такое изменение численности хорошо отражает принцип Г.Ф. Гаузе о конкурентном вытеснении [3, 30]. Использование компьютерной техники позволило применить полученные результаты к конкретным популяциям, в частности, в задачах оптимального промысла.

Упомянутые работы посвящены изучению динамики взаимодействующих популяций закрытого локального сообщества. Исследование же, представленное в данной статье, основывается на изучении динамики сообщества типа «хищник-жертва» при наличии постоянных миграций особей из сопредельных территорий.

**Исследование модели типа
«хищник-жертва» в случае постоянной
миграции особей в обеих популяциях**

Одной из важнейших характеристик популяции является общая численность ее особей, которая редко бывает постоянной величиной, а ее изменения связаны в том числе с межвидовыми взаимодействиями. Для изучения динамики развития двух взаимодействующих популяций, функционирующих по принципу «хищник-жертва», построим модификацию базовой модели Базыкина [16] с учетом насыщения потребления как по численности жертвы, так и по численности хищника. Рассмотрим ситуацию, когда изменение численностей хищников и жертв так же зависит и от их локальной миграции, величина которой является постоянной и не зависит от фактической численности особей, уже присутствующих на рассматриваемой территории. При этом потеря особей в процессе миграции неявно включена в общую смертность. Обозначим через $X(\tau)$ и $Y(\tau)$ соответственно общую численность популяции жертвы и хищника в любой момент времени $\tau > 0$. Согласно гипотезе Базыкина о популяционных взаимодействиях, объем съеденной жертвы и прирост численности хищников в единицу времени пропорциональны вероятности встречи этих двух видов, что соответствует произведению числа хищников на количество жертв, причем рост популяции жертв приводит к возрастанию интенсивности их истребления. Однако хищник способен потребить лишь ограниченное количество пищи, а поиск пищи и ее потребление происходят в разные промежутки времени. Это соответствует ситуации, когда увеличение численности жертв при постоянной численности хищника сначала приводит к увеличению числа истребляемых жертв, а затем выравнивается (выходит на некоторое плато) [16]. Таким образом, рост популяции хищников и скорость истребления жертв в представленной модели описывается функцией с насыщением, соответствующей функциональному отклику Холлинга II типа [18, 20]. Аналогично учтем и насыщение трофической функции с ростом численности популяции хищника, вызванное возрастающими трудностями добывания жертвы для каждого хищника.

Размножение жертв в отсутствие хищников ограничивается их конкуренцией за внешние ресурсы. В случае поедания жертвы хищником коэффициент межвидового взаимодействия является отрицательным для биомассы жертв, но положителен для популяции хищников. Таким образом, уравнения динамики численности вза-

имодействующих популяций «хищник-жертва» с постоянной миграцией особей в каждой из них можно записать в общем виде:

$$\begin{cases} \frac{dX}{d\tau} = A X \frac{K - X}{K} - \frac{BXY}{(1 + H X)(1 + D Y)} + M_1, \\ \frac{dY}{d\tau} = -C Y + \frac{SXY}{(1 + H X)(1 + F Y)} + M_2, \end{cases} \quad (1)$$

где $X(\tau)$ и $Y(\tau)$ – общая численность популяции жертвы и хищника, соответственно в любой момент времени – $\tau > 0$, A – скорость размножения популяции жертвы в отсутствие хищника, K – устойчивая равновесная численность популяции жертв в каждом местообитании в отсутствие хищника, B – удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций, C – естественная смертность хищника, S/B – коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу, H – коэффициент насыщения хищника, D – коэффициент насыщения численности жертв, при котором с ростом численности хищников скорость их потребления снижается, F – коэффициент лимитирования хищников за счет потребления жертв, M_1 и M_2 – коэффициенты миграции жертвы и хищника соответственно.

Заметим, что насыщение по численности хищников H происходит в том случае, когда рост биомассы жертв приводит к стабилизации как скорости потребления жертв хищником, так и скорости прироста численности хищников. Насыщение по численности жертв D , в свою очередь, указывает на то, что рост биомассы хищников приводит к снижению скорости потребления численности жертв. То есть с ростом численности хищников происходит снижение объема поглощения жертв. В итоге скорость прироста числа хищников стремится к некоторой конечной величине и происходит лимитирование численности хищников до величины F .

Модель (1) содержит десять независимых параметров. После замены переменных $X(\tau) = Cx(t)/s$, $Y(\tau) = Ay(t)/b$, $\tau = t/A$ приходим к системе уравнений с семью параметрами:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{(1 + hx)(1 + \beta y)} + m_1, \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{(1 + hx)(1 + \alpha y)} + m_2 \end{cases} \quad (2)$$

где x и y – относительная численность популяции жертв и хищников соответственно, $h = HC/S$ – новый коэффициент насыщения хищника, $a = C/(KS)$ – коэффициент самолимитирования жертвы, $c = C/A$ – относительная скорость снижения (убыли) чис-

ленности хищников (смертности), параметры α и β характеризуют процессы лимитирования численности хищника и насыщения жертв соответственно, $m_1 = SM_1/(CA)$ и $m_2 = BM_2/A^2$ – новые коэффициенты миграции жертв и хищников соответственно.

Полученная модель (2) записана в максимально общем виде, учитывающем одновременно два процесса насыщения как по численности хищников, так и жертв. Подобные процессы описывают сложно организованную структуру взаимодействий, что приводит к определенным сложностям нахождения стационарных состояний и анализа их устойчивости. Вместе с тем в реальных сообществах наиболее часто встречается лишь один из видов насыщения, в основном по численности хищников, что связано с ограниченностью рассматриваемой территории и внутривидовой конкуренцией за пропитание.

Уравнения динамики численности взаимодействующих популяций «хищник-жертва» с постоянной миграцией особей обоих видов (2) в случае насыщения численности хищников ($\alpha = 0$ и $\beta = 0$) примут вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{(1 + hx)} + m_1 = f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{(1 + hx)} + m_2 = g(x, y). \end{cases} \quad (3)$$

Состояния равновесия (особые точки) модели (3) удовлетворяют системе алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} \bar{x}(1 - a\bar{x}) - \frac{\bar{x}\bar{y}}{(1 + h\bar{x})} + m_1 = 0, \\ -c\bar{y} + \frac{c\bar{x}\bar{y}}{(1 + h\bar{x})} + m_2 = 0. \end{cases} \quad (4)$$

Система (4) имеет решения, соответствующие трем нетривиальным особым точкам: $A(\bar{x}^{(0)}, \bar{y}^{(0)})$, $B(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)})$ и $C(\bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$ с ненулевыми численностями обеих популяций ($\bar{x}^{(i)} \neq 0$, $\bar{y}^{(i)} \neq 0$, $i=0, 1, 2$).

Состояния равновесия системы (3) находятся как корни кубического уравнения вида (5), при $\bar{x} \neq -1/h$:

$$a\varepsilon\bar{x}^3 + (a - \varepsilon)\bar{x}^2 - \gamma\bar{x} - m_1 = 0, \quad (5)$$

где $\varepsilon = h - 1$, $\gamma = 1 + \varepsilon m_1 - m_2/c$. Значение \bar{y} однозначно находится из первого уравнения системы (4) и имеет вид:

$$\bar{y} = \frac{(\bar{x}(1 - a\bar{x}) + m_1)(1 + h\bar{x})}{\bar{x}}. \quad (6)$$

Таким образом, значения, удовлетворяющие

системам уравнений (5) и (6), являются координатами нетривиальных особых точек системы (3).

Как известно, любое кубическое уравнение имеет либо один действительный и два комплексных, либо три действительных корня. Тогда можно утверждать, что в системе (3) существует не более трех нетривиальных решений (особых точек), условия существования которых следуют из анализа уравнения (5). Сложнее привести аналитические условия того, что найденные таким образом особые точки биологически значимы, т.е. имеют неотрицательные координаты. Можно отметить, что при всех положительных значениях параметров одна из точек, пусть это будет точка A , имеет отрицательную координату численности жертвы, другая точка (например, C) может иметь отрицательную координату численности хищников, а третья точка (точка B) всегда имеет полностью неотрицательные координаты.

Для определения областей устойчивости состояний равновесия модели (3) зафиксируем параметры системы (3) следующими значениями: $a = 0.16$, $h = 0.5$, $c = 0.05$, $m_1 = 0.02$, $m_2 = 0.01$. Далее построим двумерные параметрические портреты модели (3), для чего произведем сканирование параметрической плоскости для выбранных пар бифуркационных параметров (m_1, m_2) , (a, m_1) , (a, m_2) и (a, h) таким образом, что выбранная пара параметров будет изменяться при фиксированных значениях остальных коэффициентов. Для каждой точки рассматриваемой плоскости численно определяется тип устойчивости состояний равновесия системы (3), который соответствует различным областям на рис. 1а, отмеченных цифрами.

Отметим, что точка C при любых значениях параметров остается седловой (рис. 1б), точка A при положительных значениях параметров из неустойчивого состояния, соответствующего неустойчивому узлу (в случае отрицательной численности хищников), переходит к седловому состоянию (в случае неотрицательной их численности) (рис. 1б). Точка B при этом изменяет тип своей устойчивости в зависимости от вариаций значений параметров.

На рис. 1 представлены параметрические портреты системы (3), цифрами отмечены области устойчивости особой точки B при изменении выбранной пары параметров (рис. 1а), а также проиллюстрированы типы устойчивости данной точки, соответствующие этим областям (рис. 1б).

Из рис. 1 видно, что значение коэффициента миграции хищников m_2 влияет на тип устойчивости нетривиальной точки B . Так при $m_2 > c$, т.е.

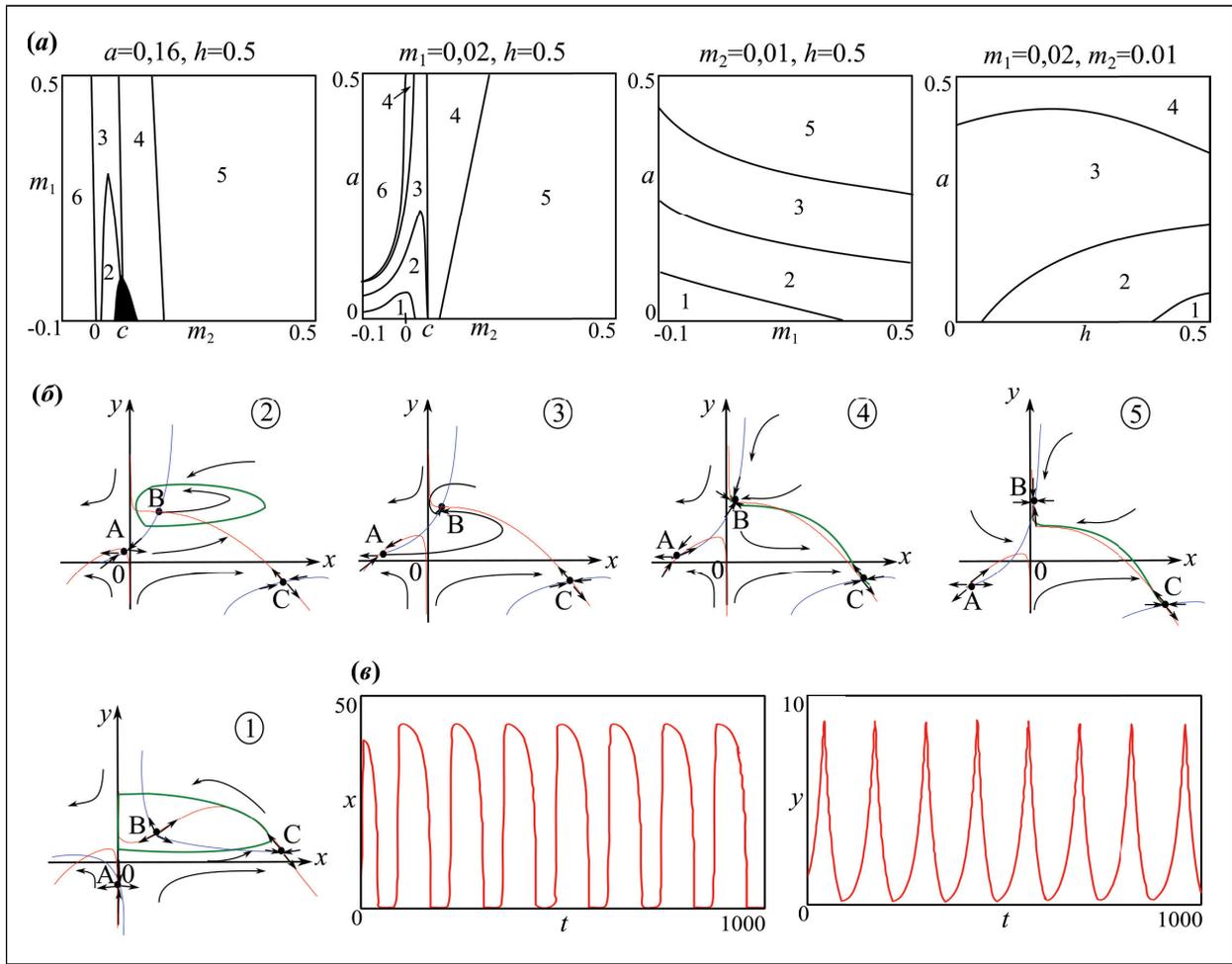


Рис. 1. (а) Параметрические портреты системы (3): 1 – релаксационный предельный цикл, 2 – предельный цикл вокруг точки B, 3 – устойчивый фокус, 4–5 – устойчивый узел, с изменением типа устойчивости точки A, (б) изменение типа устойчивости особых точек системы (3); (в) динамическое поведение системы (3) в области 1 релаксационного предельного цикла

Fig. 1. (a) Parametric portraits of the system (3): 1 – slow-fast (relaxation) limit cycle, 2 – limit cycle around point B, 3 – stable focus, 4–5 – stable node, with change of stability type of point A, (b) a change of stability type of system (3) equilibrium points; (c) dynamical behavior of system (3) in area 1 of slow-fast limit cycle

при большом притоке хищников, эта особая точка устойчива и соответствует устойчивому узлу (области 4 и 5 рис. 1а). При переходе через линию $m_2=c$, являющуюся границей между областями 4 и 5, происходит смена типа устойчивости точки B, и при $m_2 < c$ в динамике численностей хищника и жертв возникают колебания, соответствующие устойчивому фокусу (области 3 рис. 1а) (рис. 1в). Небольшая доля мигрантов при этом приводит к возникновению периодической динамики, соответствующей рождению в системе (3) устойчивого предельного цикла (область 2), который впоследствии переходит в релаксационный предельный цикл (область 1). В последнем случае в динамике

появляются быстрые взрывные всплески численностей жертв, предшествующие плавному их падению практически до нуля (рис. 1в). Такое динамическое поведение соответствует почти полному истреблению жертв, после которого оставшиеся хищники покидают выбранную территорию в поисках пропитания.

Отрицательные значения миграции хищников m_2 (область 6 на рис. 1а) соответствуют постоянному оттоку хищников с рассматриваемой территории. При высокой скорости самолимитирования жертв возникают отрицательные численности хищников и, следовательно, утрачивается биологический смысл рассматриваемой особой точки.

Из анализа параметрических портретов видно, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение динамики системы (3). Величина миграции жертв m_1 при этом существенно не изменяет общего вида параметрического пространства, что приводит нас к более подробному изучению модели (3) в случае отсутствия миграции жертв ($m_1=0$) при постоянном притоке хищников.

Исследование модели типа «хищник-жертва» в случае постоянной миграции хищников

Уравнения динамики численности взаимодействующих популяций «хищник-жертва» (3) с постоянной миграцией хищников при отсутствии миграции жертв примет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-ax) - \frac{xy}{1+hx} = f(x,y), \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{1+hx} + m = g(x,y), \end{cases} \quad (7)$$

где $m_1 = 0$, $m = m_2$.

Система (7) имеет три особые точки: $A\left(a + \gamma + \sqrt{D_1}/2a\gamma, -\left(c\sqrt{D_2} + C\right)/2c\gamma^2\right)$, $B\left(a + \gamma - \sqrt{D_1}/2a\gamma, \left(c\sqrt{D_2} - C\right)/2c\gamma^2\right)$, и $O' : (0, -m/c)$, где $D_1 = (a - \gamma)^2 + \varepsilon$, $D_2 = (a + h)(a - \gamma - 1) + \varepsilon + 1$, $C = c(a - \gamma) + 2hm\gamma$, $\gamma = 1 - h$, $\varepsilon = 4am\gamma/c$.

Состояния равновесия системы (7) лежат в плоскости (x,y) , на пересечении двух нуль изоклин $f(x,y)=0$, $g(x,y)=0$. Эти изоклины соответствуют прямой и двум кривым второго порядка – параболе и гиперболе, а точки их пересечения – неподвижным точкам системы (7). На рис. 2в показана эволюция особых точек при изменении значений параметров a и m и фиксированных значениях $c=0.002$ или $c=0.5$ (рис. 2б), соответствующих низкой или высокой скорости снижения численности хищника соответственно.

Как видно из рис. 2б-в, система (7) имеет три неподвижные точки, первая из которых A , соответствующая отрицательной численности хищников, всегда остается седловой и лежит на неустойчивой ветви многообразия. Полутривиальная точка O' соответствует нулевой численности жертв и при пересечении линии $m=c$, являющейся границей между областями 4 и 5 (рис. 2б), меняет тип устойчивости (из седловой становится устойчивым узлом). Вторая точка B является нетривиальной и соответствует положительным значениям численностей всех популяций. Она претерпевает значительные изменения в каждой из отмеченных областей (рис. 2в). Так, в области 1 ее значения соответствуют неустойчивому узлу. Необходимо отметить, что в этой области любые

значения в окрестности двух рассматриваемых биологически значимых точек притягиваются к некоторой устойчивой глобальной траектории, соответствующей максимальному релаксационному предельному циклу (канарду). В области 2 вторая точка B становится неустойчивым фокусом, и любая фазовая точка в ее окрестности притягивается к предельному циклу. В области 3 точка B изменяет свою ориентацию (тип устойчивости) и становится устойчивым фокусом, а при переходе в область 4 она переходит в устойчивый узел. При пересечении прямой $m=c$ точки B и O' обмениваются устойчивостью, а значение численности популяции жертв становится отрицательным в области 5 при положительных значениях хищников. В области 6 обе координаты точки B становятся отрицательными.

На рис. 3 изображены области устойчивости неподвижных точек на критических многообразиях при изменении параметров a и m . Сплошная линия соответствует координате устойчивой особой точки, а пунктирная – неустойчивой. Как видно из данного рисунка, при положительной миграции точка B устойчива, если ее значения численностей хищников превышают соответствующие значения точки O' , и наоборот, третья точка теряет устойчивость при значениях численностей хищников, ниже соответствующих значений второй точки. При этом при положительных значениях параметра a в областях 1–4 (рис. 3) устойчива вторая точка, а в областях 5–6 устойчива только третья точка при любых значениях параметра a . Также рис. 3 демонстрирует неустойчивость первой точки A при любых значениях рассматриваемых параметров.

Таким образом, при исследовании системы (7) можно сделать следующий вывод. Если значения коэффициента миграции превышают значения убыли численности хищников, то устойчивой является ситуация наличия на рассматриваемой территории только популяции хищников. То есть большой приток хищников приводит к быстрому и почти полному истреблению численности жертв. Если же коэффициент убыли хищников больше коэффициента миграции, то возможны два сценария развития, зависящие от рождаемости жертв и значения коэффициента их самолимитирования a . В первом случае (области 1 и 2) любая точка в окрестности нетривиальной или полутривиальной точек притягивается к канарду или предельному циклу. Во втором случае устойчивой является только нетривиальная точка, соответствующая наличию обеих популяций системы (7).

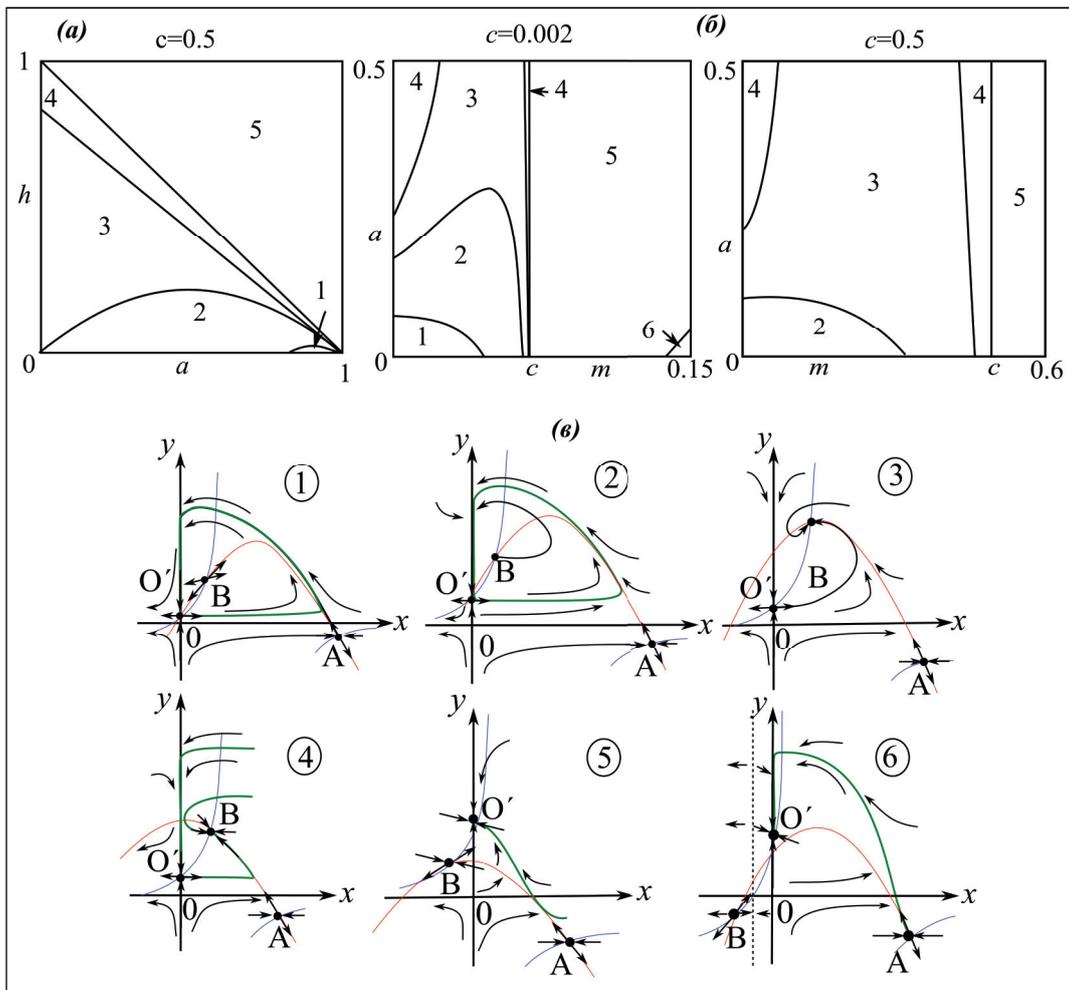


Рис. 2. Параметрические портреты (а) системы (8), (б) системы (7): 1 – максимальный релаксационный предельный цикл (канард), 2 – предельный цикл, 3 – устойчивый фокус, 4 – устойчивый узел, 5 – седло, 6 – неустойчивый узел, (с) фазовые портреты

Fig. 2. Parametric portraits of (a) the system (8) and (b) the system (7): 1 – maximum slow-fast limit cycle (canard), 2 – limit cycle, 3 – stable focus, 4 – stable node, 5 – saddle point, 6 – unstable node, (c) phase portraits

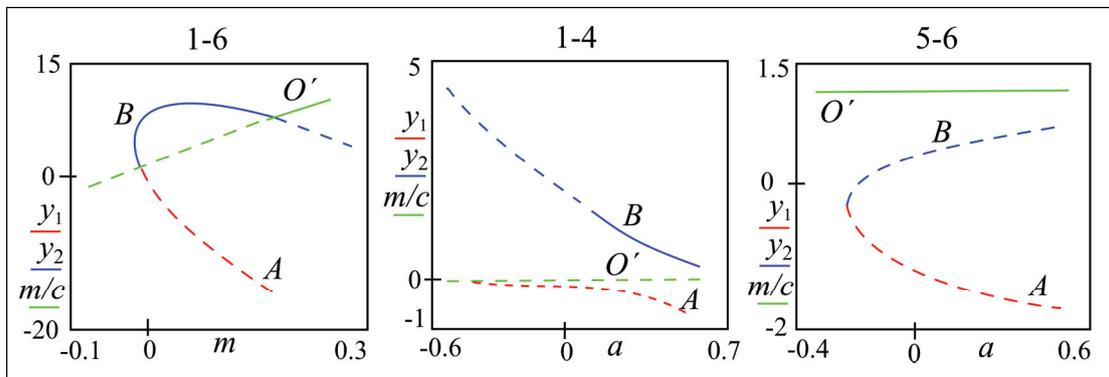


Рис. 3. Области устойчивости особых точек в зависимости от изменений параметров a и m

Fig. 3. Stability areas of equilibrium points dependent on parameters a and m

В случае отсутствия миграции хищников ($m = 0$), система (7) приобретает вид, идентичный модели Базыкина [16]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{1 + hx}, \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{1 + hx}. \end{cases} \quad (8)$$

Система (8) имеет три особые точки: нетривиальную $A(1/(1-h), 1-h-a/(1-h)^2)$, соответствующую одновременному существованию обеих популяций, полутривиальную $O'(0,0)$, соответствующую существованию популяции жертвы и тривиальную $O(0,0)$. На рис. 2а представлена карта типов устойчивости нетривиального равновесия модели Базыкина. При $h \geq 1-a$ (область 5) нетривиальная особая точка является седлом, а при переходе через прямую $h = 1-a$ она приобретает устойчивость (области 3 и 4). В области 2 рис. 2а возникает предельный цикл, что соответствует автоколебательному режиму модели Базыкина. В области 1 ненулевое равновесие теряет устойчивость. Подробное описание режимов системы (8) можно найти в [16].

Предложенная ранее модель (7) описывает ситуацию, когда скорость роста популяции жертвы зависит от текущей численности и в отсутствие хищника ограничивается только внутренней конкуренцией. При этом показано, что миграция хищников в значительной степени определяет тип динамики модели (3). В случае, если значения убыли хищников превышают их миграционный приток, в моделях (3) и (7) наблюдается колебательная быстро-медленная динамика. В случае, если приток хищников превышает их убыль, модели (3) и (7) переходят в устойчивое состояние. Такое влияние перемещения хищников на динамику всего сообщества объясняется тем, что рассмотренная модель (7) учитывает насыщение хищников в зависимости от доступной к потреблению биомассы жертв. Поэтому одновременный учет миграции хищников и жертв не влияет на поведение системы, так как прирост жертв лишь ускоряет прирост хищников и действует аналогично снижению их смертности. Таким образом, в рассматриваемой модели (3) именно поведение хищников регулирует численности обеих популяций и определяет тип динамики. С другой стороны, хищник на рассматриваемой территории одинаково ограничивает рост числа как местных, так мигрировавших жертв. В случае же отсутствия жертв или их почти полного истребления хищники покидают данную

территорию в поисках жертв на других территориях, а оставшиеся погибают от голода.

Учет миграции жертв будет играть важную роль при рассмотрении модели с насыщением, зависящим от численности обеих популяций. Такие модели часто возникают при описании взаимодействий «паразит-хозяин». Например, при изучении природно-очаговых инфекций, где область взаимодействия ограничивается границами очага заболевания. Микробы в данном случае выступают в качестве хищника и заражают жертв, в том числе пришедших на их территорию. В этом случае коэффициент рождаемости и самолимитирования жертв не будет влиять на динамику модели. Число зараженных особей в границах очага будет расти в зависимости от миграционного прироста числа жертв, т.е. числа особей, мигрирующих с сопредельной территории.

Далее с учетом приведенных замечаний исследуем модель динамики такого сообщества, которое имеет постоянную скорость восполнения численности жертв за счет их миграции. Скорость восстановления жертв в этом случае оказывается невысокой и слабо зависит от их текущей численности. Таким образом, хищник может потреблять лишь ограниченное количество особей жертв, а популяция хищников имеет предел своего роста, ограниченный размерами данной территорией, а также сложностями, возникающими при истреблении малочисленной и медленно восстанавливающейся жертвы.

Моделирование динамики сообщества «хищник-жертва» с постоянной миграцией жертв

С учетом приведенных выше замечаний при построении модельных уравнений будем принимать следующие допущения:

- В отсутствие жертв (или при их истощении) численность хищников экспоненциально падает до нуля;
- Скорость увеличения численности хищников зависит от объема популяции жертв и ее доступности;
- Увеличение численности хищников приводит к росту потребления жертв до тех пор, пока не истребляется максимально возможное их количество;
- Скорость восстановления популяции жертв считается постоянной и не зависит от их текущей численности и уровня истребления;
- Скорость потребления пропорционально зависит от текущего размера популяции жертв и от численности хищников, однако при возраста-

нии числа жертв происходит насыщение численности хищника;

– Внешние условия, влияющие на изменение поведения системы, учитываются обобщенно и неявно включены в параметры модели.

С учетом указанных допущений модель динамики численности популяций, взаимодействующих по принципу «хищник-жертва» (2), в случае постоянной скорости миграции жертв примет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\frac{bxy}{1+\beta y} + m = k(x, y), \\ \frac{dx}{dt} = -c_0 y + \frac{c_1 x y}{1+\alpha y} = p(x, y), \end{cases} \quad (9)$$

где x – плотность популяции жертв, y – плотность популяции хищников, b – коэффициент, отражающий зависимость скорости потребления жертв от численности хищников, $m = m_1$ – постоянная скорость восполнения численности жертв за счет постоянного притока новых особей (иммигрантов) с сопредельных территорий. Параметр c_0 – постоянная, характеризующая скорость снижения численности хищников в условиях отсутствия жертв (при $x = 0$), c_1 – коэффициент, отражающий зависимость прироста численности хищников от количества и доступности жертв, параметры α и β характеризуют процессы насыщения численности хищника и потребления жертв соответственно.

Исследуемая модель (9) представляет собой систему дифференциальных уравнений с насыщением по численности хищников, в зависимости от размера их популяции. В модель неявно включена внутренняя конкуренция хищников за территорию. При этом скорость роста популяции жертв ограничивается только скоростью их потребления, то есть в случае отсутствия хищников численность жертв будет медленно расти.

Система (9) имеет две ненулевые особые точки (состояния равновесия):

$$A \left(\frac{-c_0 b + c_1 \beta m + \sqrt{D}}{2c_0 \alpha b}, \frac{c_0 b + c_1 \beta m + \sqrt{D}}{2c_1 b} \right) \text{ и}$$

$$B \left(\frac{-c_0 b + c_1 \beta m - \sqrt{D}}{2c_0 \alpha b}, \frac{c_0 b + c_1 \beta m - \sqrt{D}}{2c_1 b} \right),$$

где $D = (c_0 b - c_1 \beta m)^2 + 4c_0 c_1 \alpha b m$. Первая из точек при всех положительных коэффициентах устойчива и соответствует стабильному потреблению жертв, вторая соответствует отрицательной скорости их потребления и является седловой.

Под устойчивостью системы понимается такое ее развитие, в котором она находится в состоянии динамического равновесия (с асимптотически

устойчивыми и ограниченными траекториями).

Состояния равновесия системы (9) лежат в плоскости (x, y) , на пересечении двух нуль изоклин $k(x, y) = 0$, $p(x, y) = 0$. Данные уравнения на фазовой плоскости (x, y) задают прямую и гиперболу, точки пересечения которых соответствуют особым точкам рассматриваемой системы (рис. 4).

Чтобы определить области устойчивости состояний равновесия, построим двумерные параметрические портреты системы (9). Для этого зафиксируем параметры системы (9) следующими значениями: $m = 0.2$, $b = 0.003$, $c_0 = 0.2$, $c_1 = 0.02$, $\alpha = 0.02$, $\beta = 0.01$. Далее произведем сканирование параметрической плоскости для выбранных пар бифуркационных параметров (α, m) и (α, β) , которые изменяются при фиксированных значениях остальных коэффициентов. Для каждой точки рассматриваемой плоскости численно определяется тип устойчивости состояний равновесия системы (9), который соответствует различным областям на рис. 4а, отмеченным цифрами.

Система (9) имеет две особые точки, одна из которых B , соответствующая отрицательной скорости потребления ресурсов, всегда остается седловой и лежит на неустойчивой ветви многообразия.

Точка A соответствует положительным значениям обоих уравнений. Она претерпевает значительные изменения в каждой из отмеченных областей. Так, в первых двух областях при положительных значениях бифуркационных параметров α и a точка A устойчивая (область 1 соответствует устойчивому фокусу, область 2 – устойчивому узлу). В областях 3 (неустойчивый фокус) и 4 (неустойчивый узел), при отрицательных значениях параметра α , рассматриваемая точка теряет свою устойчивость, что соответствует отрицательному насыщению притока хищников. Таким образом, динамика системы (9) вокруг точки A оказывается устойчивой при любых положительных значениях $\alpha > 0$ и $\beta > 0$, т.е. ее устойчивость не зависит от скорости потребления жертв. Однако скорость изменения численности хищников существенно меняет характер устойчивости режимов динамики рассматриваемой системы (рис. 4а).

На границе области 5 происходит слияние нетривиальных особых точек в луч $(0, y)$, даже при постоянной скорости миграции, т.е. при $m \neq 0$. Эта область соответствует прекращению истребления жертв. Таким образом, в области 5 неподвижные точки теряют смысл и система (9) не имеет решений.

Выделенная на рис. 4а прямая 6 являет-

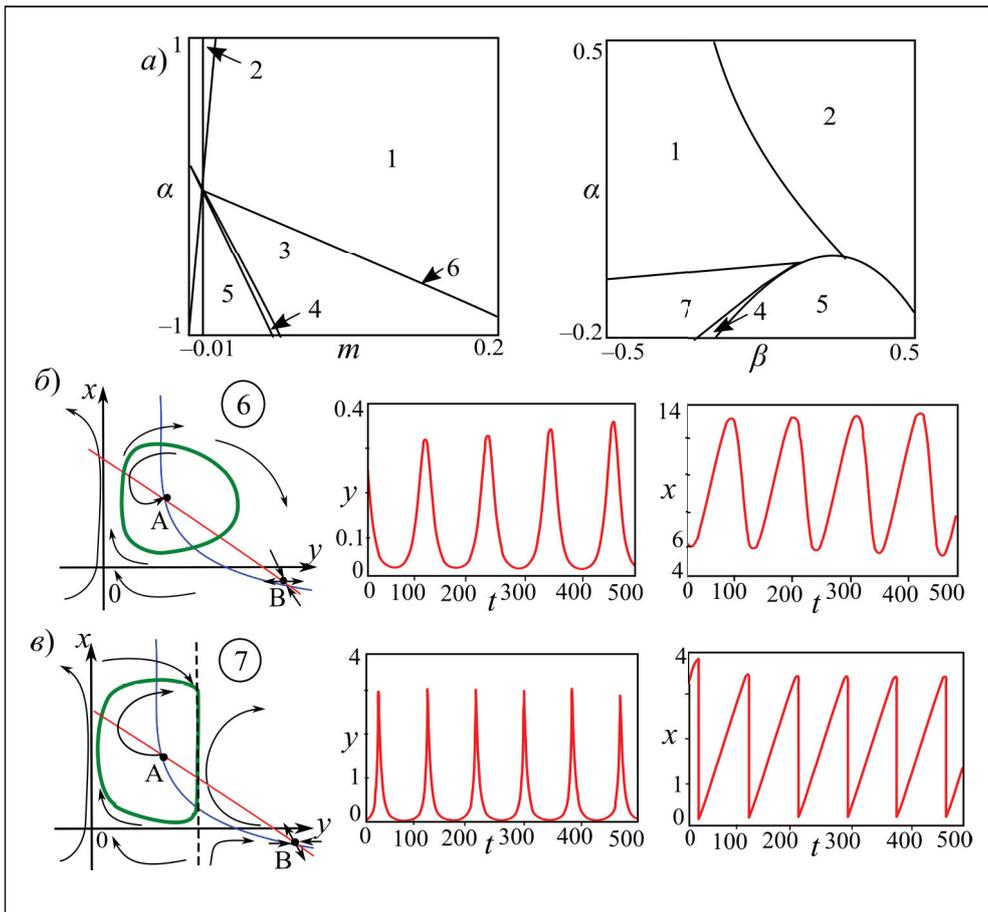


Рис. 4. (а) Параметрический портрет системы (9): 1 – устойчивый фокус, 2 – устойчивый узел, 3 – неустойчивый фокус, 4 – неустойчивый узел, 5 – нет решений, 6 – неустойчивый предельный цикл, 7 – устойчивый предельный цикл, (б)–(в) динамическое поведение системы (9) в области устойчивого (в) и неустойчивого (б) предельного цикла

Fig. 4. (a) Parametric portrait of the system (9): 1 – stable focus, 2 – stable node, 3 – unstable focus, 4 – unstable node, 5 – no solutions, 6 – unstable limit cycle, 7 – stable limit cycle, (b)–(c) dynamics of the system (9) in the region of stable (c) and unstable (b) limit cycle

ся бифуркационной линией, разделяющей области 1 и 3, проходящую через точку A меняет тип устойчивости и переходит соответственно от устойчивого к неустойчивому фокусу. Необходимо отметить, что в области 7, при отрицательных значениях параметров α и β , а также начальных условиях $x(0) > 0$ и $y(0) > 0$, модельная траектория притягивается к некоторой устойчивой глобальной траектории, соответствующей максимальному релаксационному предельному циклу (канарду) (т.е. возникает быстро-медленная динамика) (рис. 4в). Этот цикл располагается между двумя асимптотами $y = 0$ и $y = -1/\beta$ (вторая из них на рис. 4в обозначена пунктирной линией). В результате цикл приобретает овальную форму, что в динамике отражается в виде резкого падения и более

плавного увеличения численности хищников y , а колебания численности жертв x приобретут пилообразный характер. Прямая 6, в свою очередь, соответствует рождению неустойчивого предельного цикла. Для него характерно, что фазовые точки из внутренней окрестности цикла притягиваются к точке A , соответствующей устойчивому фокусу, а точки, лежащие вне цикла, отдаляются от него (рис. 4б). Неустойчивый предельный цикл, по сравнению с устойчивым, имеет округлую форму и более плавную динамику (рис. 4б).

Базовые модели взаимодействующих популяций хорошо описывают не только биологические процессы, но и широко применяются в других областях науки, например, при решении экономических задач, связанных с антропогенным

воздействием, промыслом или добычей полезных ископаемых. Так, с помощью модели (9) можно описать изменение запасов трудновозобновляемых (или невозобновляемых) природных ресурсов [6, 7], когда аналогом жертвы являются сами ресурсы, а аналогом хищника будет выступать общество, потребляющее эти ресурсы. В этом случае в качестве фазовых переменных модели (9) логично рассмотреть численность занятых в рассматриваемой отрасли y и объем ресурсов x , коэффициент m при этом соответствует постоянной скорости восстановления ресурсов.

В случае моделирования динамики добычи невозобновляемых (минеральных) ресурсов восстановление означает постоянное пополнение их промышленных запасов (открываются новые месторождения, изучаются альтернативные ресурсы, разрабатываются более продуктивные способы добычи). В этом случае скорость восстановления ресурсов характеризуется скоростью перехода прогнозных запасов ресурсов в промышленные путем вовлечения ранее разведанных ресурсов в добычу [6].

Исследование частных случаев модели (9)

В случае, когда скорость истребления жертв совпадает со скоростью прироста численности хищников ($c_1 = b$), а также равенства скоростей насыщения численности хищника и потребления жертв ($\alpha = \beta = h$), система (9) имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -\frac{bxy}{1+hy} + m \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + \frac{bxy}{1+hy} \end{cases} \quad (10)$$

Система (10) имеет одну нетривиальную особую точку $A(m/c_0, (c_0+hm)/b)$, соответствующую стабильному потреблению жертв, которая является устойчивой при положительных значениях всех коэффициентов.

На параметрическом портрете (рис. 5а, б) отмечены области устойчивости особой точки системы (10), при вариации некоторых параметров. Область 1 соответствует устойчивому фокусу, 2 – устойчивому узлу, 3 – неустойчивому фокусу, 4 – неустойчивому узлу, 6 – седлу. На границе перехода от устойчивого фокуса к неустойчивому (кривая 5 на рис. 5а, соответствующая малым значениям скоростей насыщения численности хищника и потребления жертв ($h \rightarrow 0$)), возникает длиннопериодический быстро-медленный режим (рис. 5з), соответствующий медленно раскручивающемуся неустойчивому фокусу (рис. 5в). Как видно из рис. 5, особая точка системы (10) устой-

чива в случае положительного значения скорости насыщения численности хищника h и совпадения знаков скоростей истребления жертв и их восстановления, что отражается на параметрическом портрете в виде областей устойчивости, симметричных относительно прямой $h = -c_0$ (рис. 5б).

В предельном случае, когда рост объемов потребления жертв пропорционально зависит от плотности популяции хищников, т.е. при $\beta = 0$ модель (9) принимает вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -bxy + m, \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + \frac{c_1xy}{1+hy} \end{cases} \quad (11)$$

Система (11) так же, как и (9), имеет две ненулевые особые точки, первая из которых устойчива при всех положительных значениях коэффициентов, вторая при любых значениях коэффициентов является седловой. Первая нетривиальная особая точка соответствует устойчивому потреблению жертв и имеет два типа устойчивости: устойчивый фокус или устойчивый узел, в зависимости от значений соответствующих параметров.

Если рост объемов потребления жертв и рост числа хищников происходит пропорционально численности хищников и объему изъятия жертв, т.е. при $h = 0$, модель (11) имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -bxy + m, \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + c_1xy \end{cases} \quad (12)$$

Данная модель является частным случаем классической модели Вольтерры и отражает ситуацию, когда скорость увеличения численности жертв является постоянным числом и не зависит от способа и скорости их потребления.

Система (12) имеет одну нетривиальную особую точку $(c_1m/c_0b, c_0/c_1)$, которая при всех положительных значениях коэффициентов имеет колебательную динамику, соответствующую устойчивому фокусу. При отрицательных значениях одного из коэффициентов точка теряет устойчивость и оказывается седловой. Устойчивость системы (12) при этом не зависит от показателей скорости прироста хищников c_1 , однако зависит от темпа снижения их численности c_0 . Например, при положительных значениях c_0 особая точка соответствует устойчивому фокусу или устойчивому узлу (при $c_0 \rightarrow 0$), при отрицательных ($c_0 < 0$) – неустойчивому фокусу или неустойчивому узлу (при $c_0 \rightarrow 0$).

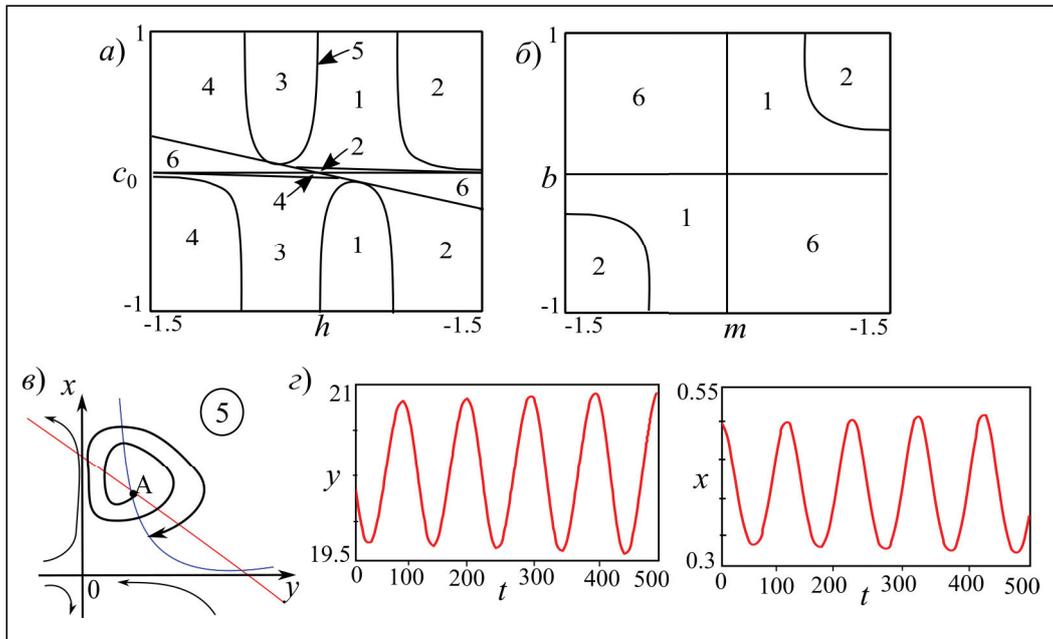


Рис. 5. (а)-(б) Параметрические портреты системы (10); (с) динамическое поведение системы в области длиннопериодического неустойчивого фокуса (в)

Fig. 5. (a)-(b) Parametric portraits of the system (10); (d) dynamic behavior of the system in the area of long-period unstable focus (c)

В случае, когда объем истребления жертв превышает скорость их миграции или эта скорость нулевая, т.е. при $m = 0$, модели (9)–(12) приобретают устойчивость в луче особых точек $(0, y)$, соответствующих нерациональному потреблению жертв. Последнее выражается в резком падении численности хищников и прекращении потребления жертв. При этом популяция жертв может быть истощена полностью, если $b > c_1$, либо до некоторого минимального объема, если $b < c_1$.

Полученные результаты являются значимыми в исследовании базовых моделей, так как ненулевое решение классической модели Вольтерры является центром и периодические траектории вблизи этой особой точки структурно неустойчивые [31]. Такое решение является неустойчивым к малым случайным возмущениям, способствующим изменению размаха колебаний фазовых переменных, в то время как одним из важных требований реальной системы является устойчивость к таким воздействиям. Одним из способов исправления данного недостатка является модификация базовой модели посредством ее усложнения. Самое простое из них – введение в модель нелинейного члена, например, самоограничения роста динамических переменных. Такая модификация

приводит к устойчивым решениям, соответствующим узлу, фокусу или предельному циклу, в зависимости от соотношений параметров [7]. Однако в данной работе показано, что не усложнение, а некоторое упрощение базовой модели Вольтерры (12), в которой скорость роста популяции жертвы зависит от постоянной миграции особей и не зависит от ее взаимодействия с хищником, способно приводить к тем же структурно устойчивым режимам динамики.

Заключение

Данное исследование входит в число работ, изучающих базовые динамические модели [7, 12, 16, 23, 31], которые учитывают только основные факторы развития как отдельно взятой популяции, так и целого сообщества.

В результате исследования показано, что двумерные модели, являющиеся модификацией базовых моделей Вольтерры [31] и Базыкина [16], приводят к структурно устойчивым колебательным режимам, соответствующим фокусу и предельному циклу. Обнаружено, что рассматриваемые модели также содержат в себе и быстро-медленную колебательную динамику, соответствующую максимальному предельному циклу (канарду), состоящему из резких скачков и более

плавного падения численностей [19]. Появление подобных режимов соответствует чередованию периодов активного истребления жертвы, сопровождаемого ростом численности хищников, и периодов длительного восстановления численности жертв, в течение которого их добыча практически не осуществляется.

Представленная в работе модель динамики сообщества «хищник-жертва» с постоянной миграцией жертв успешно применяется при моделировании различных процессов, основанных на принципах популяционных взаимодействий. Например, она хорошо описывает динамику потребления трудновозобновляемых [7] (или невозобновляемых [6]) природных ресурсов, где аналогом жертвы являются ресурсы, а аналогом хищника – занятые, потребляющие эти ресурсы. Сравнительно простая модель позволяет провести полное качественное исследование полученной системы и получить оценки эффективности использования ресурсов и степени модернизации отрасли потребления.

При исследовании модели с насыщением хищников, зависящим от объема биомассы жертв, и учетом постоянной миграции особей в обеих популяциях было показано, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение динамики численности. В то время как величина миграции жертв не изменяет общего вида параметрического пространства и, соответственно, не влияет на тип динамики.

Исследование модели, описывающей взаимодействующие популяции «хищник-жертва» с постоянной долей миграции хищника, показало, что большой приток хищников приводит к быстрому и почти полному истреблению численности жертв. То есть, если значения коэффициента миграции превышают значения убыли численности хищников, то устойчивой является ситуация наличия на рассматриваемой территории только популяции хищников. Если же коэффициент убыли хищников больше коэффициента миграции, то возможны два сценария развития, зависящие от рождаемости жертв и значения коэффициента их самолимитирования. Добавление в базовую модель Базыкина постоянного члена, отражающего миграцию хищников, приводит к возникновению в модели быстро-медленной динамики, соответствующей канарду или предельному циклу. Следовательно, миграция хищников оказывает существенное влияние на изменение динамики рассматриваемого сообщества «хищник-жертва», что служит основанием для исследования влияния

миграции хищников на динамику одновременно двух соседних сообществ «хищник-жертва», представленного в работах [5, 21].

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Андронов А.А. Теория колебаний / А.А. Андронов, А.А. Витт, С.Э. Хайкин. М.: Физматгиз, 1959. 915 с.
2. Баханова Ю.В., Казаков А.О., Коротков А.Г. Спиральный хаос в моделях типа Лотки-Вольтерры // Журнал средневолжского математического общества. 2017. Т. 19, № 2. С. 13–24. DOI: 10.15507/2079-6900.19.201701.013-02.
3. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исследований, 2002. 160 с.
4. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. 1972. № 5. С. 100–106.
5. Кулаков М.П., Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник-жертва», связанных миграциями хищника // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14, № 2. С. 588–611. DOI: 10.17537/2019.14.588.
6. Курилова Е.В., Кулаков М.П., Хавинсон М.Ю., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики добычи минеральных ресурсов в регионе: экономический подход // Информатика и системы управления. 2012. № 4 (34). С. 3–13.
7. Курилова Е.В., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики потребления трудно возобновляемых ресурсов // Информатика и системы управления. 2023. Т. 2, № 76. С. 18–32. DOI: 10.22250/18142400_2023_76_2_18.
8. Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко В.Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*eritrichiumcaucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78, № 1. С. 56–66.
9. Ляпунов А.М. Общая задача об устойчивости движения. М.; Л.: Гостехиздат, 1950. 472 с.
10. Медвинский А.Б., Русаков А.В., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов А.Е., Нуриева Н.И., Гоник М.М. Концептуальная модель водных сообществ озер Нарочь и Мясстро (Белоруссия) // Биофизика. 2009. Т. 54, № 1. С. 20–125. DOI: 10.20537/2076-7633-2016-8-2-229-239.

11. Неймарк Ю.И. О возникновении стохастичности в динамических системах // Известия вузов. Радиофизика. 1974. Т. 17, № 4. С. 602–607.
12. Ризниченко Г.Ю. Биофизическая динамика продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исследований, 2004. 464 с.
13. Розенберг Г.С. Введение в теоретическую экологию. Т. 1. Тольятти: Кассандра, 2013. 565 с.
14. Романовский Ю.М. Математическое моделирование в биофизике / Ю.М. Романовский, Н.В. Степанова, Д.С. Чернавский. М.: Наука, 1975. 343 с.
15. Шапиро А.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии / А.П. Шапиро, С.П. Луппов. М.: Наука, 1983. 132 с.
16. Bazykin A.D. Nonlinear dynamics of interacting populations. World scientific series on Nonlinear Science. Ser. A. Vol. 11. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998. 194 p. DOI: <https://doi.org/10.1142/2284>.
17. Cressman R., Křivan V. Migration Dynamics for the Ideal Free Distribution // The American Naturalist. 2006. Vol. 168, N 3. P. 384–987. DOI: 10.1086/506954.
18. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Canadian Entomologist. 1959. Vol. 91. P. 385–398. DOI: 10.4039/Ent91385-7.
19. Hubbert M.K. Nuclear energy and the fossil fuels. Texas: American Petroleum Inst, 1956. 40 p.
20. Křivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition // Theoretical Population Biology. 2006. Vol. 70. P. 421–430. DOI: 10.1016/j.tpb.2006.07.004.
21. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Mechanisms leading to bursting oscillations in the system of predator–prey communities coupled by migrations // Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023. Vol. 31, N 2. P. 143–169. DOI: 10.18500/0869-6632-003030.
22. Logofet D.O. Estimating the fitness of a local discrete-structured population: from uncertainty to an exact number // Ecological Modelling. 2016. Vol. 329. P. 112–120. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.02.015.
23. Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
24. Manica V., Silva J.A.L. Population distribution and synchronized dynamics in a metapopulation model in two geographic scales // Mathematical Biosciences. 2014. Vol. 250. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.mbs.2014.02.002.
25. Mukhopadhyay B., Bhattacharyya R. Role of predator switching in an eco-epidemiological model with disease in the prey // Ecological Modelling. 2009. Vol. 220, N 7. P. 931–939. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.01.016.
26. Pati N.C., Ghosh B. Impacts of time delay in a bistable predator–prey system // Nonlinear Dynamics. 2023. Vol. 111. P. 22707–22726. DOI: 10.1007/s11071-023-08988-5.
27. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interaction // Amer. Natur. 1963. Vol. 97. P. 209–223. DOI: 10.1086/282272.
28. Saha S., Bairagi N., Dana S.K. Chimera states in ecological network under weighted mean-field dispersal of species // Front. Appl. Math. Stat. 2019. Vol. 5:15. P. 1–11. DOI: 10.3389/fams.2019.00015.
29. Saifuddin Md., Biswas S., Samanta S., Sarkar S., Chattopadhyay J. Complex dynamics of an eco-epidemiological model with different competition coefficients and weak Allee in the predator // Chaos, Solitons & Fractals. 2016. Vol. 91. P. 270–285. DOI: 10.1016/j.chaos.2016.06.009.
30. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator–prey system // Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P. 170–180. DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001.
31. Volterra V. Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris: Gauthier – Villars, 1931. 214 p.

REFERENCES:

1. Andronov A.A. *Teoriya kolebanii* (Theory of oscillations), A.A. Andronov, A.A. Vitt, S.E. Khaikin. Moscow: Fizmatgiz Publ., 1959. 915 p. (In Russ.).
2. Bakhanova Y.V., Kazakov A.O., Korotkov A.G. Spiral Chaos in Lotka-Volterra Like Models. *Zhurnal srednevolzhskogo matematicheskogo obshchestva*, 2017, vol. 19, no. 2, pp. 13–24. (In Russ.). DOI: 10.15507/2079-6900.19.201701.013-02.
3. Gauze G.F. *Bor'ba za sushchestvovanie* (Struggle for existence). Moscow; Izhevsk: In-t computer. Research, 2002. 160 p. (In Russ.).
4. Kolmogorov A.N. Qualitative study of mathematical models of population dynamics. *Problemy kibernetiki*, 1972, no. 5, pp. 100–106. (In Russ.).
5. Kulakov M.P., Kurilova E.V., Frisman E.Ya. Synchronization and Bursting Activity in the Model for Two Predator-Prey Systems Coupled By Pred-

- ator Migration. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2019, vol. 14, no. 2, pp. 588–611. (In Russ.). DOI: 10.17537/2019.14.588.
6. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Khavinson M.Yu., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of mineral resource extraction in the region: an economic-physical approach. *Informatika i sistemy upravleniya*, 2012, vol. 34, no. 4, pp. 3–13. (In Russ.).
 7. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of hard to renew resources consumption. *Informatika i sistemy upravleniya*, 2023, vol. 2, no.76, pp. 18–32. (In Russ.). DOI: 10.22250/18142400_2023_76_2_18.
 8. Logofet D.O., Kazantseva E.S., Belova I.N., Onipchenko V.G. Local population of *Eritrichium caucasicum* as an object of mathematical modeling. II. How short does the short-lived perennial live? *Zhurnal obshchei biologii*, 2017, vol. 78, no. 1, pp. 56–66. (In Russ.).
 9. Lyapunov A.M. *Obshchaya zadacha ob ustoychivosti dvizheniya* (The general problem of motion stability). Moscow; Leningrad: Gostekhizdat Publ., 1950. 472 p. (In Russ.).
 10. Medvinsky A.B., Rusakov A.V., Nurieva N.I., Gonik M.M., Burmensky V.A., Kriksunov A.E., Bobyrev A.E. A Conceptual Mathematical Model of the Aquatic Communities of Lakes Naroch and Myastro (Belarus). *Biofizika*, 2009, vol. 54, no. 1, pp. 120–125. (In Russ.). DOI: 10.20537/2076-7633-2016-8-2-229-239.
 11. Neymark Yu.I. On the emergence of stochasticity in dynamic systems. *Izvestiya vuzov. Radiofizika*, 1974, vol. 17, no. 4, pp. 602–607. (In Russ.).
 12. Riznichenko G.Yu. *Biofizicheskaya dinamika produktsionnykh protsessov* (Biophysical dynamics of production processes), G.Yu. Riznichenko, A.B. Rubin. Moscow; Izhevsk: In-t computer. Research, 2004. 464 p. (In Russ.).
 13. Rozenberg G.S. *Vvedenie v teoreticheskuyu ekologiyu* (Introduction to theoretical ecology), vol. 1. Tolyatti: Kassandra Publ., 2013. 565 p. (In Russ.).
 14. Romanovsky Yu.M. *Matematicheskoe modelirovanie v biofizike* (Mathematical modeling in biophysics), Yu.M. Romanovsky, N.V. Stepanova, D.S. Chernavsky. Moscow: Nauka Publ., 1975. 343 p. (In Russ.).
 15. Shapiro A.P. *Rekurrentnye uravneniya v teorii populyatsionnoi biologii* (Recurrent equations in the theory of population biology), A.P. Shapiro, S.P. Luppov. Moscow: Nauka Publ., 1983. 132 p. (In Russ.).
 16. Bazykin A.D. *Nonlinear dynamics of interacting populations*. *World scientific series on Nonlinear Science*. Ser. A. Vol. 11. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998. 194 p. DOI: <https://doi.org/10.1142/2284>.
 17. Cressman R., Krivan V. Migration Dynamics for the Ideal Free Distribution. *The American Naturalist*, 2006, vol. 168, no. 3, pp. 384–397. DOI: 10.1086/506954.
 18. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 1959, vol. 91, pp. 385–398. DOI: 10.4039/Ent91385-7.
 19. Hubbert M.K. *Nuclear energy and the fossil fuels*. Texas: American Petroleum Inst, 1956. 40 p.
 20. Krivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition. *Theoretical Population Biology*, 2006, vol. 70, pp. 421–430. DOI: 10.1016/j.tpb.2006.07.004.
 21. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Mechanisms leading to bursting oscillations in the system of predator–prey communities coupled by migrations. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics*, 2023, vol. 31, no. 2, pp. 143–169. DOI: 10.18500/0869-6632-003030.
 22. Logofet D.O. Estimating the fitness of a local discrete-structured population: from uncertainty to an exact number. *Ecological Modelling*, 2016, vol. 329, pp. 112–120. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.02.015.
 23. Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
 24. Manica V., Silva J.A.L. Population distribution and synchronized dynamics in a metapopulation model in two geographic scales. *Mathematical Biosciences*, 2014, vol. 250, pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.mbs.2014.02.002.
 25. Mukhopadhyay B., Bhattacharyya R. Role of predator switching in an eco-epidemiological model with disease in the prey. *Ecological Modelling*, 2009, vol. 220, no. 7, pp. 931–939. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.01.016.
 26. Pati N.C., Ghosh B. Impacts of time delay in a bistable predator–prey system. *Nonlinear Dynamics*, 2023, vol. 111, pp. 22707–22726. DOI: 10.1007/s11071-023-08988-5.
 27. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *Amer. Natur.*, 1963, vol. 97, pp. 209–223. DOI: 10.1086/282272.
 28. Saha S., Bairagi N., Dana S.K. Chimera states in ecological network under weighted mean-field dispersal of species. *Front. Appl. Math.*

- Stat.*, 2019, vol. 5:15, pp. 1–11. DOI: 10.3389/fams.2019.00015.
29. Saifuddin Md., Biswas S., Samanta S., Sarkar S., Chattopadhyay J. Complex dynamics of an eco-epidemiological model with different competition coefficients and weak Allee in the predator. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2016, vol. 91, pp. 270–285. DOI: 10.1016/j.chaos.2016.06.009.
30. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator-prey system. *Ecological Complexity*, 2017, vol. 31, pp. 170–180. DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001.
31. Volterra V. *Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie*. Paris: Gauthier – Villars, 1931. 214 p.

MODELING THE DYNAMICS OF INTERACTING PREDATOR-PREY POPULATIONS WITH CONSTANT MIGRATION OF INDIVIDUALS FROM ADJACENT TERRITORIES

E.V. Kurilova, E.Ya. Frisman

The article deals with the research of the dynamics of a local predator-prey community with constant migration of individuals from neighboring territories. We studied several models with a constant inflow of individuals into both predator and prey populations. It is shown that changes in the overall dynamics are significantly influenced by the number of predator migrants: their large influx leads to the rapid and almost complete extinction of preys. The model considering only a constant prey inflow is successfully applied to modeling of various processes based on the principles of predator-prey population interactions, for example, when studying the consumption of difficult-to-renewable or nonrenewable natural resources. The study of the model provides allows getting estimations of the resources use efficiency and and the degree of modernization of the consumer sector. It is shown that two-dimensional models - modifications of the basic Volterra and Bazykin models, lead to structurally stable fluctuation regimes corresponding to the focus and limit cycle. We found that these models also contain fast-slow periodic dynamics, corresponding to a maximum limit cycle with strong spikes and smoother declines in the population size. The emergence of such regimes corresponds to the alternation of periods of active extinctions of prey, accompanied by an increase in the number of predators, and periods of long-term restoration of the prey, during which there is no harvesting of prey. We used methods of dynamic systems analysis to study the models. The construction of two-dimensional parametric portraits shows that, to get stable dynamics of the basic models of two interacting biological species, no complication is required, for example, by adding nonlinear terms. Stable regimes are also observed in simpler models, such as the original Lotka-Volterra or Bazikin models, where the recovery rate of prey population is a constant value.

Keywords: predator-prey, migration, fast-slow system, stable dynamics.

Reference: Kurilova E.V., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of interacting predator-prey populations with constant migration of individuals from adjacent territories. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 62–77. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-62-77.

Поступила в редакцию 23.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024