

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ: РАСТИТЕЛЬНояДНЫЕ ЖИВОТНЫЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

О.Л. Ревуцкая, М.П. Кулаков, А.Н. Колобов

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: oksana-rev@mail.ru, k_matvey@mail.ru, alex_0201@mail.ru

Предложена и исследована математическая модель системы «хищник – две жертвы», описывающая динамику численности популяции растительных животных и двух видов растительности. Предполагается, что растительные с различной интенсивностью поедают конкурирующие между собой виды растений. Продемонстрирована возможность устойчивого сосуществования взаимодействующих видов при определенных значениях популяционных параметров. Изучены сценарии возникновения колебательных режимов.

Ключевые слова: математическое моделирование, система «хищник – жертва», растительные животные, растительность, устойчивость, динамические режимы.

Введение

Исследование трофических взаимоотношений растений и животных является одной из важнейших задач экологии сообществ на протяжении многих десятилетий [1, 3, 4, 6]. На динамику фитоценозов оказывают влияние как мелкие (например насекомые-вредители), так и крупные (в частности копытные) растительные животные. Основной целью изучения систем «растительные животные – фитоценозы» является прогнозирование вспышек насекомых и разработка мер борьбы с вредителями. В системе «копытные – растительность» важны как исследования воздействия копытных на фитоценозы, так и изучение закономерностей влияния растительности на популяции копытных. От трофических характеристик среды обитания зависят состояние популяций животных, их численность и пространственное распределение [5]. Вместе с тем при значительной плотности населения они наносят существенный вред лесным насаждениям, повреждая подрост и молодняк. Вследствие этого, понимание причинно-следственных связей и правильное определение естественной емкости угодий является необходимым условием для оценки наиболее целесообразной в хозяйственном отношении численности копытных без ущерба экосистеме [5].

Воздействие растительных животных на прирост биомассы растений определяется множеством параметров, в частности, избирательностью потребления животными различных видов

растений и скоростью восстановления растений после повреждения растительными. Хорошо известно, что избирательность питания растительных животных весьма отличается. Например, большинство листогрызущих насекомых многоядны. Вместе с тем оптимум развития у этих видов наблюдается при питании на ограниченном круге растений, определяющих разную выживаемость, плодовитость и сроки развития. Хвоегрызущие насекомые обычно предпочитают какую-либо одну породу и плохо развиваются на остальных хвойных. Хвойные и лиственные породы деревьев имеют различную скорость восстановления после атаки вредных насекомых, у них нарушается нормальный водообмен и ассимиляция, что ведет к потере прироста и устойчивости. Лиственные насаждения переносят повреждения листвы насекомыми лучше, чем хвойные, но потери прироста тоже достигают больших размеров, особенно при весеннем питании гусениц. Хвойные насаждения обычно резко снижают прирост под влиянием потери хвои, при повторных атаках насекомых начинают усыхать [2].

Математические исследования систем трофических взаимоотношений растений и животных основаны на идеях теории взаимодействия между популяциями по типу «хищник – жертва». В литературе широко представлены исследования динамических систем «хищник – жертва» («ресурс – потребитель» или «паразит – хозяин»). Подробно изучена динамика двухвидового сообщества «хищник – жертва» [1, 3–5, 10–12]. В боль-

шинстве исследований динамика многовидовых систем описывается различными модификациями классических моделей Лотки-Вольтерра и Николсона-Бейли, предложенных для двувидовых сообществ, путем добавления дополнительных видов. Так, были описаны системы, например, состоящие из двух естественных врагов, атакующих одного хозяина или жертву [7–9], двух хозяев или жертв, атакованных общим естественным врагом [7, 13].

В данной работе рассматривается система трофических взаимодействий: растительноядные животные – двувидовой лес. Исследуемая модель представляет собой модификацию классической модели Николсона-Бейли. В качестве переменных выступают плотность животных и биомасса двух видов растений. Целью работы является изучение сценариев устойчивого сосуществования взаимодействующих видов и выявление механизмов потери их устойчивости.

1. Описание модели

Будем полагать, что увеличение плотности растительноядных животных лимитировано количеством доступного кормового ресурса – растительности. Предполагается, что биомасса двух видов растительности уменьшается с ростом плотности растительноядных. В отсутствие растительноядных рост биомассы популяций растений регулируется внутри- и межвидовой конкуренцией, вызванной ограниченностью ресурсов. Применительно к лесным популяциям растений основными тормозящими факторами являются взаимное затенение деревьями друг друга и конкурентная борьба за водные и почвенные ресурсы.

Обозначим через H – плотность популяции растительноядных, P_1 и P_2 – съедобную биомассу двух типов растительности. Влияние растительноядных на прирост двух видов растительности описывается нелинейными функциями $g_1(r, H)$ и $g_2(q, H)$, где $g_1(r, 0) = 1$ и $g_2(q, 0) = 1$. Параметры r и q соответствуют скоростям потребления биомассы первого и второго видов растений и характеризуют интенсивность ущерба, нанесенного им популяцией растительноядных животных. Регуляция роста популяций растений с учетом процессов внутри- и межвидовой конкуренции описывается нелинейными функциями $f_1(P_1, P_2)$ и $f_2(P_1, P_2)$, которые убывают по каждому из своих аргументов. Предполагается, что плотность растительноядных прямо зависит от плотности самих растительноядных и выражается функцией $w_i(H)$ ($i = 1, 2$), а также от роста биомассы растительности $h_1(P_1)$ и $h_2(P_2)$. Рассматриваемая модель может быть записана следующей системой трех рекуррентных

уравнений:

$$\begin{cases} P_{1,n+1} = a_1 P_{1,n} f_1(P_{1,n}, P_{2,n}) g_1(r, H_n) \\ P_{2,n+1} = a_2 P_{2,n} f_2(P_{1,n}, P_{2,n}) g_2(q, H_n) \\ H_{n+1} = w_1(H_n) h_1(P_{1,n}) + w_2(H_n) h_2(P_{2,n}) \end{cases}, \quad (1)$$

где n – период размножения, a_1 и a_2 – коэффициенты роста первого и второго видов растительности соответственно.

Одной из простых форм нелинейной связи, описывающих внутри- и межвидовую конкуренцию в двувидовом сообществе растений, может выступать следующая функциональная зависимость [3]: $f_1(P_1, P_2) = 1/[1 + \alpha_1 P_1 + \beta_1 P_2]$, $f_2(P_1, P_2) = 1/[1 + \alpha_2 P_1 + \beta_2 P_2]$, где α_i и β_i – коэффициенты, характеризующие интенсивность снижения биомассы растительности в результате конкурентного взаимодействия.

Будем полагать, что биомасса растительности первого и второго видов после потребления растительноядными будет уменьшаться на величину: $g_1(r, H) = \exp(-rH)$ и $g_2(q, H) = \exp(-qH)$.

Вид функций $h_1(P_1)$ и $h_2(P_2)$, описывающих рост плотности растительноядных животных от потребления доступной биомассы растительности, будет различен для случаев, когда потребление растительности происходит в начале или в конце вегетационного сезона. Если животные потребляют растительную биомассу до момента активного роста, то $h_i(P_i) = P_i$. В этом случае растительноядными (в частности насекомыми) преимущественно повреждаются почки и молодые побеги. Если интенсивный рост растений происходит раньше, чем их начинают потреблять животные, тогда $h_i(P_i) = a_i P_i f_i(P_1, P_2)$, $i = 1, 2$. В рамках настоящей работы рассматривается первый случай.

Функции $w_i(H)$ описывают доли от $h_i(-P_i)$, которых потребляют хищники, то есть $w_1(H) = 1 - \exp(-rH)$ и $w_2(H) = 1 - \exp(-qH)$.

Таким образом, с учетом рассмотренных предположений модель (1) примет вид:

$$\begin{cases} P_{1,n+1} = \frac{a_1 P_{1,n} \exp(-r H_n)}{(1 + \alpha_1 P_{1,n}) (1 + \beta_1 P_{2,n})} \\ P_{2,n+1} = \frac{a_2 P_{2,n} \exp(-q H_n)}{(1 + \alpha_2 P_{1,n}) (1 + \beta_2 P_{2,n})} \\ H_{n+1} = P_{1,n} (1 - \exp(-r H_n)) + P_{2,n} (1 - \exp(-q H_n)) \end{cases}. \quad (2)$$

При $P_2=0$ модель (2) сводится к системе двух рекуррентных уравнений, описывающих взаимодействие растительности и растительноядных животных, которая была подробно исследована в

работе [10].

Система (2) имеет семь неподвижных точек, соответствующих стационарным состояниям: $(0,0,0)$, $(P_1,0,0)$, $(0,P_2,0)$, $(P_1,P_2,0)$, $(P_1,0,H)$, $(0,P_2,H)$, (P_1,P_2,H) , координаты которых могут быть получены численным способом. Каждое состояние равновесия отвечает определенному поведению, другими словами, сценарию сосуществования взаимодействующих видов.

В соответствии со значениями координат неподвижных точек возможны семь вариантов сосуществования видов в системе взаимодействующих популяций (2):

1) $(0, 0, 0)$ – вымирание всех трех видов. В этом случае хищник слишком эффективен в поисках жертвы, в результате чего он полностью истребляет два вида жертвы, после чего и сам погибает.

2) $(P_1, 0, 0)$ – существование только первого вида растительности с биомассой P_1 в отсутствие второго вида растений и популяции растительноядных. С одной стороны, здесь первый вид как более сильный конкурент всегда будет вытеснять второй, с другой – вид-потребитель (хищник) не способен прокормиться за счет данной жертвы и со временем вымирает, а сама жертва (первый вид) достигает определенной стационарной величины биомассы.

3) $(0, P_2, 0)$ – существование только второго вида растительности с биомассой P_2 в отсутствие первого вида и популяции хищника.

4) $(P_1, P_2, 0)$ – сосуществование двух видов растительности с биомассами P_1 и P_2 в отсутствие популяции хищника. Два вида жертв сосуществуют, но при этом их биомассы недостаточно, чтобы обеспечить кормом хищника, вследствие чего он погибает.

5) $(P_1, 0, H)$ – сосуществование первого вида растительности с биомассой P_1 и популяции хищника с плотностью H в отсутствие второго вида растительности. Здесь первый вид как более сильный конкурент вытесняет второй, причем биомассы жертвы достаточно, чтобы существовал вид-потребитель (хищник).

6) $(0, P_2, H)$ – сосуществование второго вида растительности с биомассой P_2 и популяции хищника с плотностью H в отсутствие первого вида растительности.

7) (P_1, P_2, H) – сосуществование двух видов растительности и хищника с плотностями P_1 , P_2 и H . Существует единственная комбинация биомассы растений и плотности хищника – растительноядного, при которой все популяции сосуществуют.

2. Сценарии сосуществования видов в системе взаимодействующих популяций: результаты численных экспериментов

В связи с тем, что рассматриваемая система (2) имеет 8 параметров, ее исследование удобно проводить последовательно, анализируя частные случаи. Заметим, что далее речь пойдет только о возможных вариантах сосуществования видов, а не об их устойчивости.

Сначала рассмотрим случай, когда хищники с одинаковой скоростью выедают биомассу двух видов растений, то есть $r = q$, при этом межвидовая конкуренция между растительными сообществами различна – $\alpha_2 \neq \beta_1$ (рис. 1а-в). Как видно из рис. 1а-в, разным параметрам исследуемой системы (2) соответствуют семь различных сценариев сосуществования взаимодействующих видов, обозначенных цифрами от 1 до 7. Можно заметить, что область сосуществования двух видов растений с биомассой P_1 и P_2 и их потребителя – растительноядных животных с плотностью H расширяется при ослаблении межвидовой конкуренции двух видов растений (рис. 1а-в). Если в результате конкуренции за общие ресурсы второй вид растений вытесняет первый сильнее (т.е. $\alpha_2 < \beta_1$), то область устойчивости оказывается тем шире, чем меньше скорость роста биомассы второго вида a_2 и больше рост биомассы первого вида a_1 (рис. 1а). В случае более сильного подавления растений второго вида первым (т.е. $\alpha_2 > \beta_1$) область устойчивости, наоборот, тем шире, чем больше коэффициент роста биомассы второго вида растений a_2 и меньше прирост первого a_1 (рис. 1в).

Рассмотрим случай, когда межвидовая конкуренция между растительными сообществами одинакова: $\alpha_2 = \beta_1$, а скорость потребления (т.е. выедания) хищниками различна: $r \neq q$ (рис. 1з-е). В случаях, когда хищник специализируется в основном на одном виде растений ($r < q$ или $r > q$), в системе взаимодействующих видов (2) возможны все рассмотренные сценарии развития, однако они реализуются при более высоких значениях скоростей роста растительных сообществ (рис. 1з,е). При достаточно высоких скоростях потребления хищниками обоих видов растений область сосуществования всех видов (то есть область 7) сильно сужается по сравнению со случаем, когда скорость потребления одного из видов намного ниже скорости потребления другого вида растений (рис. 1д). Заметим, при низкой скорости потребления хищниками одного из видов жертв области, соответствующие существованию только

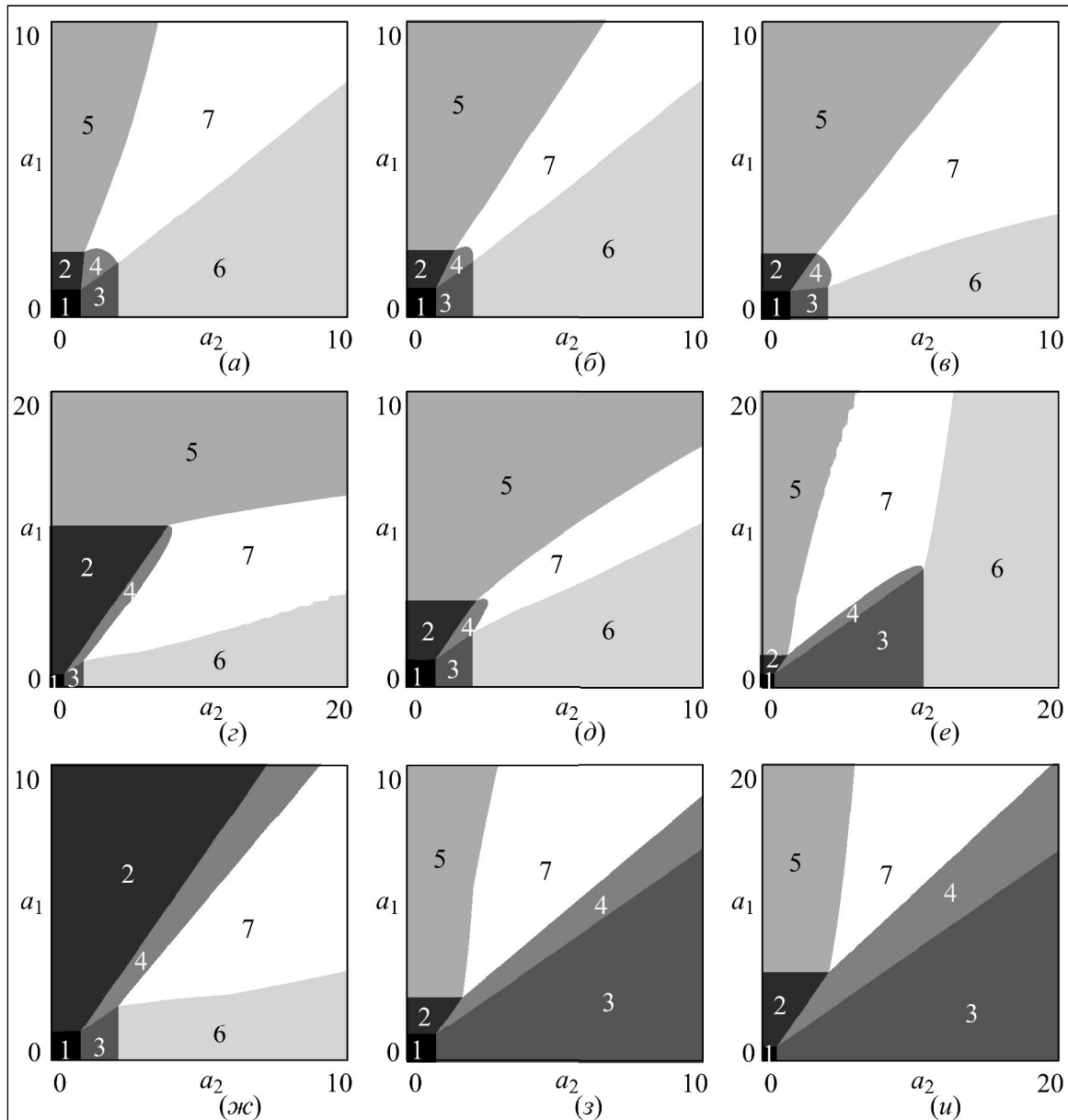


Рис. 1. Параметрические портреты системы (2) при $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ и (а) $\beta_1 = 0.7, \alpha_2 = 0.1, r = q = 0.8$; (б) $\beta_1 = 0.7, \alpha_2 = 0.5, r = q = 0.8$; (в) $\beta_1 = 0.1, \alpha_2 = 0.7, r = q = 0.8$; (г) $r = 0.1, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (д) $r = 0.5, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (е) $r = 0.8, q = 0.1, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (ж) $r = 0, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (з) $r = 0.8, q = 0, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (и) $r = 0.2, q = 0, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$

Pic. 1. Parametric portraits of the system (2) with $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ и (а) $\beta_1 = 0.7, \alpha_2 = 0.1, r = q = 0.8$; (б) $\beta_1 = 0.7, \alpha_2 = 0.5, r = q = 0.8$; (в) $\beta_1 = 0.1, \alpha_2 = 0.7, r = q = 0.8$; (г) $r = 0.1, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (д) $r = 0.5, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (е) $r = 0.8, q = 0.1, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (ж) $r = 0, q = 0.8, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (з) $r = 0.8, q = 0, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$; (и) $r = 0.2, q = 0, \alpha_2 = \beta_1 = 0.7$

одного вида растительности в отсутствии другого вида растений и популяции хищника (то есть области 2 и 3 на рис. 1г и 1е соответственно), существенно шире, чем в случае высоких значений потребления обоих видов растений (рис. 1г-е). Вероятно, это соответствует ситуации, когда, во-первых, вид растения с наибольшим приростом биомассы (при этом наименее употребляемый в пищу

хищниками) вытесняет слабого конкурента и, во-вторых, доля потребляемой хищником растительной биомассы настолько мала, что он гибнет от голода.

Далее рассмотрим случай, когда хищники специализируются лишь на одном виде жертв, то есть $r = 0, q \neq 0$ или $r \neq 0, q = 0$ (рис. 1ж-и).

В случае, когда растительные

животные питаются только биомассой второго вида растений, являющегося для них основным пищевым ресурсом, то есть ($r = 0, q \neq 0$), из 7 возможных типов система (2) имеет только 6 сценариев развития взаимодействующих видов (рис. 1ж). При отсутствии потребления растительной биомассы хищниками биомассы первого вида (жертв) исключено их совместное сосуществование при гибели второго вида растений. Это легко объясняется тем, что хищники потребляют только один вид, и при его отсутствии их жизнедеятельность невозможна. С ростом прироста биомассы a_1 происходит смена сценариев сосуществования трех взаимодействующих видов. Сначала сосуществование трех видов сменяется существованием двух видов жертв в отсутствие хищников, а позднее при более высоких значениях a_1 первый вид растений может полностью вытеснить второй в результате межвидовой конкуренции (рис. 1ж). Одновременно с этим при достаточно высоких значениях коэффициента прироста биомассы второго вида a_2 уменьшение роста биомассы первого вида a_1 приводит к его вытеснению, при этом второй вид растений и хищник сосуществуют (рис. 1ж).

Когда хищник не потребляет биомассы второго вида растений и для него основным кормом является первый вид растений (то есть $r \neq 0, q = 0$), ситуация противоположна предыдущей (рис. 1з). Здесь невозможно сосуществование второго вида растений и хищников в отсутствие первого вида растений. Падение скорости прироста биомассы

второго вида a_2 при достаточно высокой величине a_1 ведет к сосуществованию первого вида растений и хищников. А увеличение скорости прироста второго вида растений a_2 ведет сначала к сосуществованию двух видов растений и гибели хищников, а потом к существованию только второго вида растений. При уменьшении уровня потребления хищниками первого вида жертв (то есть убывании величины r) поведение системы (2) сохраняется, однако рассмотренные режимы наблюдаются при более высоких значениях скоростей прироста биомассы двух видов растений (рис. 1у).

3. Динамические режимы в системе взаимодействующих видов

Для изучения динамики системы (2) помимо параметрических портретов (рис. 2а) были построены карты динамических режимов (рис. 2б). Значения модельных параметров в этом случае подбирались таким образом, чтобы показать все многообразие вариантов сосуществования видов и различные динамические режимы.

Как отмечалось выше, существует область параметров, при которых возможна комбинация устойчивых ненулевых значений биомасс растений и хищника – растительноядного. Эта область параметров соответствует пересечению области 7 на рис. 2а и области 1 на рис. 2б. При данных популяционных параметрах наблюдаются затухающие колебания плотностей вокруг стационарного состояния, в котором два вида растений и растительноядное животное

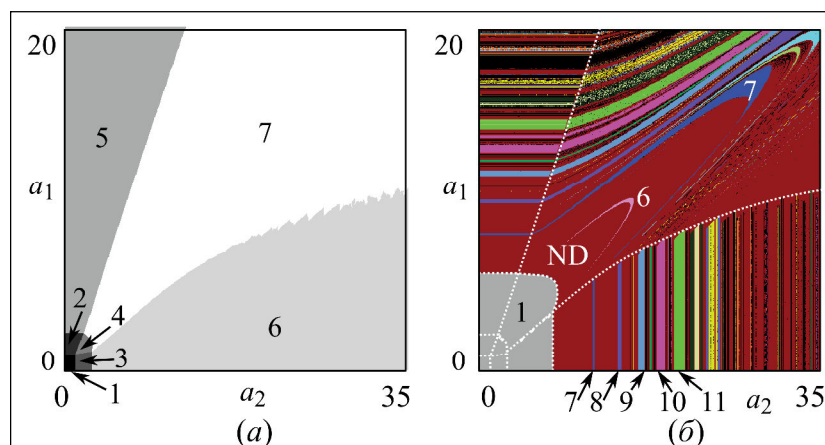


Рис. 2. а) Параметрический портрет (цифрами выделены сценарии сосуществования видов) и б) карта динамических режимов (числами выделены наблюдаемые режимы динамики, ND – нерегулярная динамика) системы (2) при $\alpha_1 = \beta_2 = 1, \beta_1 = 0.1, \alpha_2 = 0.7, r = 0.8, q = 0.6$

Fig. 2. a) Parametric portrait (numbers correspond to scenarios of species coexistence) and b) chart of dynamic modes (numbers are the observable dynamics modes, ND is the irregular dynamics) of the system (2) with $\alpha_1 = \beta_2 = 1, \beta_1 = 0.1, \alpha_2 = 0.7, r = 0.8, q = 0.6$

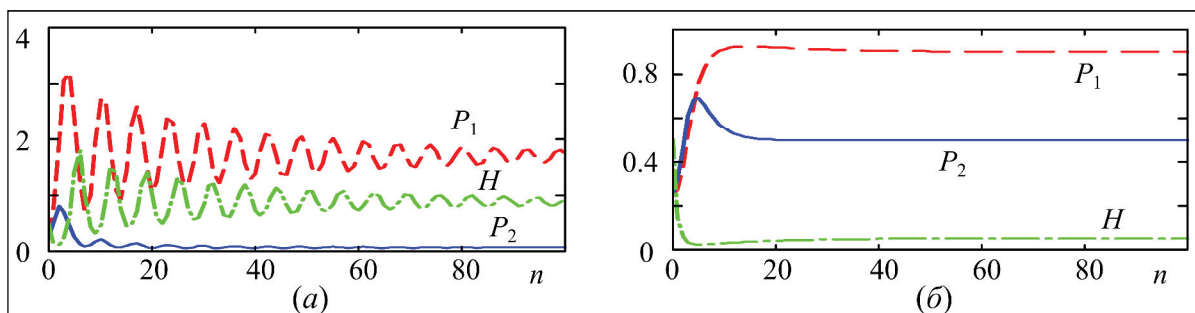


Рис. 3. Динамика системы (2) при $\alpha_1 = \beta_2 = 1$, $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$, $q = 0.6$,
 а) $a_1 = 5.52$, $a_2 = 3.99$, б) $a_1 = 2.08$, $a_2 = 2.52$

Fig. 3. Dynamics of the system (2) with $\alpha_1 = \beta_2 = 1$, $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$, $q = 0.6$,
 а) $a_1 = 5.52$, $a_2 = 3.99$, б) $a_1 = 2.08$, $a_2 = 2.52$

после переходных процессов могут устойчиво сосуществовать неограниченно долго (рис. 3). При одних значениях параметров затухающие колебания могут наблюдаться достаточно долго, пока не установится равновесие (рис. 3а), а при других – колебания весьма быстро затухают и через короткий срок вовсе исчезают (рис. 3б). Последний случай, по-видимому, соответствует ситуации, когда хищник достаточно эффективен в поисках пищи и может быстро снижать биомассу растительности до равновесного уровня.

В результате численных экспериментов установлено, что потеря устойчивости решений системы (2) происходит по сценарию Неймарка-Сакера и сопровождается рождением инвариантной кривой в фазовом пространстве системы (рис. 4а слева). Биомассы двух видов жертв и хищника при этом колеблются вокруг неустойчивой неподвижной точки (P_1, P_2, H) (рис. 4а справа).

Колебания биомассы двух видов растений оказываются синхронными (коэффициент

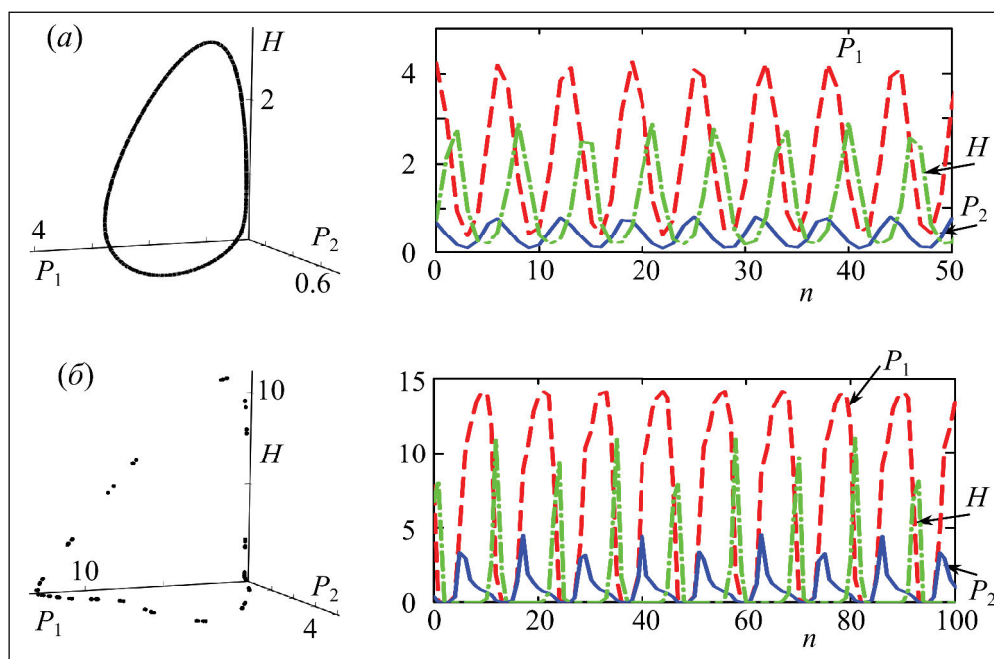


Рис. 4. Фазовый портрет и динамика системы (2) при $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ и (а), $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$,
 $q = 0.6$, $a_1 = 7.16$, $a_2 = 6.23$; (б) $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$, $q = 0.6$, $a_1 = 16.68$, $a_2 = 16.31$

Fig. 4. Phase portrait and dynamics of the system (2) with $\alpha_1 = \beta_2 = 1$ и (а), $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$,
 $q = 0.6$, $a_1 = 7.16$, $a_2 = 6.23$; (б) $\beta_1 = 0.1$, $\alpha_2 = 0.7$, $r = 0.8$, $q = 0.6$, $a_1 = 16.68$, $a_2 = 16.31$

корреляции составляет 0,92), причем амплитуда величины биомассы у первого вида выше, чем у второго, поскольку, во-первых, скорость роста биомассы у этого вида выше ($a_1 > a_2$) и, во-вторых, первый вид является более сильным конкурентом ($\alpha_2 > \beta_1$) (рис. 4а справа). Растительные хищники воздействуют на прирост лесных насаждений с некоторым запаздыванием. Применительно к системе «насекомые – фитоценозы» допустима следующая интерпретация. В начале фазы развития вспышки насекомых-вредителей прирост биомассы еще какое-то время продолжается, и наносимые повреждения в кронах деревьев не критичны. Но затем при последующем резком увеличении плотности насекомых ситуация меняется. В результате хищники подрывают запасы биомассы обоих видов растений, вследствие чего в последующие годы прирост биомассы существенно снижается. Вслед за падением прироста биомассы растений следует снижение плотности и самих хищников. При низкой плотности вредителей постепенно происходит восстановление и рост лесных насаждений до тех пор, пока численность хищника не станет вновь высокой. После процесс повторяется.

Области нерегулярной динамики перемежаются областями регулярной, то есть решение системы (2) стремится к незамкнутой траектории, движение по которой осуществляется с периодом конечной длины (рис. 4б слева). Эта траектория характеризует колебательный режим в системе взаимодействующих видов (рис. 4б справа). Интересно заметить, что колебания не всегда оказываются полностью синхронными. Например, на рис. 4б проиллюстрирована ситуация, когда биомасса первого вида растений P_1 и плотность насекомых H изменяется с периодом 184, а биомасса второго вида P_2 – с периодом 92 (нет полного захвата периода колебаний).

Как видно на рис. 4б, при практически равных коэффициентах прироста биомассы оба вида растений после их повреждения насекомыми начинают восстанавливаться одновременно (колеблются с одной фазой). Однако через некоторое время после их активного роста начинают срабатывать регуляторные механизмы межвидовой конкуренции, в результате чего биомасса более слабого конкурента P_2 начинает снижаться. Одновременно с этим, после некоторой паузы в развитии насекомых (в этот период их плотность почти нулевая), составляющей в данном случае около 5–6 лет, плотность растительных видов начинает увеличиваться, что приводит в свою очередь

к падению биомассы и первого вида растений. В результате атаки насекомых на растения биомасса растений уничтожается, и насекомые тоже погибают. В последующие годы биомасса двух видов растений постепенно восстанавливается (рис. 4б справа).

Важно отметить, что при переходе из области 7 в 5 или 6 (рис. 2а) характер динамики системы сохраняется, то есть нерегулярная динамика или циклы конечного периода также наблюдаются в случае, когда один из конкурирующих видов растений вытесняется другим. В этом случае значение биомассы вытесненного вида оказывается нулевым, в то время как плотности двух оставшихся видов испытывают колебания.

Обсуждение

Проведенное исследование рассмотренной модели взаимодействующих видов по типу «хищник – 2 жертвы» выявило наличие семи различных устойчивых сценариев сосуществования популяций. При одних значениях параметров происходит полная гибель всех трех видов, при других – растения сосуществуют в отсутствие растительных животных, либо в результате межвидовой конкуренции или вследствие хищничества остается только один вид растений. Наконец, возможна относительно небольшая область параметрических значений, при которой все виды сосуществуют. Показано, что реализация каждого из этих сценариев сложным образом зависит от соотношений параметров системы. Например, сосуществование трех видов возможно при сопоставимых скоростях роста двух видов растительности, а также разных интенсивностях конкурентного вытеснения. Если при этом лесные насаждения слабо отличаются друг от друга по степени избирательности в их потреблении хищниками, то область их сосуществования оказывается минимальной и один вид легко вытесняет другой. Интересно, что если хищник специализируется на одном виде, то возможностей для совместного произрастания видов жертв оказывается больше. Хотя это и требует значительного перекоса в скоростях роста в сторону того вида, который более интересен хищнику.

Описаны условия формирования периодических и квазипериодических режимов динамики биомассы трех рассматриваемых видов. Показано, что динамика растений часто оказывается синхронной (с захватом фаз и периодов колебаний) или близкой к ней (без захвата периода). Динамика хищника при этом всегда отстает по фазе и следует за динамикой наиболее обильного по биомассе вида растительности.

Таким образом, проведенное исследование показывает некоторые условия сосуществования двух видов растений (жертв) и растительноядных животных (хищников).

Исследования проведены при финансовой поддержке гранта Президента (№ МК-8898.2016.5).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
2. Воронцов А.И. Лесная энтомология: учебник для студентов лесохозяйств. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1982. 384 с.
3. Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н. Две парадигмы математической популяционной биологии. Попытка синтеза // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 5. С. 369–387.
4. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.
5. Шереметьев И.С., Прокопенко С.В. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2005. 167 с.
6. Abbott K.C., Dwyer G. Food limitation and insect outbreaks: complex dynamics in plant–herbivore models // Journal of Animal Ecology. 2007. Vol. 76. P. 1004–1014.
7. Hassell M. P. Host-parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. 2000. Vol. 69. P. 543–566.
8. Hogarth W.L., Diamond P. Interspecific competition in larvae between entomophagous parasitoids // American Naturalist. 1984. Vol. 124. P. 552–560.
9. Kakehashi N., Suzuki Y., Iwasa Y. Niche overlap of parasitoids in host–parasitoid systems: its consequence to single versus multiple introduction controversy in biological control // Journal of Applied Ecology. 1984. Vol. 21. P. 115–131.
10. Kang Y., Armbruster D. Noise and seasonal effects on the dynamics of plant–herbivore models with monotonic plant growth functions // International Journal of Biomathematics. 2011. Vol. 4, N 3. P. 255–274.
11. Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant–herbivore model // Journal of Biological Dynamics. 2008. Vol. 2, Is. 2. P. 89–101.
12. Kon R. Multiple attractors in host–parasitoid interactions: Coexistence and extinction // Mathematical Biosciences. 2006. Vol. 201, Is. 1–2. P. 172–183.
13. Liao X., Ouyang Z., Zhou S. Permanence and stability of equilibrium for a two-prey one-predator discrete model // Applied Mathematics and Computation. 2007. Vol. 186. P. 93–100.

MODELING OF THE DYNAMICS OF INTERACTING POPULATIONS: HERBIVOROUS ANIMALS AND PLANTS

O.L. Revutskaya, M.P. Kulakov, A.N. Kolobov

The authors have proposed and investigated a mathematical model of the «predator – 2 preys» system describing the population dynamics of herbivorous animals and two types of vegetation. It is assumed that herbivorous eat competing plants with different intensity. The research demonstrates a possibility of stable coexistence of interacting species – under certain values of the population parameters. It has been studied the scenarios for the emergence of oscillatory modes in the system.

Keywords: mathematical modeling, system «predator – prey», herbivorous animals, vegetation, stability, dynamic modes.