

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЛОВУШКИ

С.В. Богатырев¹

Строится и исследуется простая экологическая модель, описывающая взаимодействие трех популяций "хищник – две жертвы", в предположении, что одна жертва приспособлена к защите от хищника намного хуже второй. Модель описывается сингулярно-возмущенной системой дифференциальных уравнений. Показывается, что в обычной ситуации плохо приспособленная жертва обречена на уничтожение. Введение механизма переключения хищника на запасной вид жертвы приводит к выживанию плохо приспособленного вида.

Введение

В 1984 году в журнале "В мире науки" была напечатана работа канадского эколога А.Т.Бергрэда (Arthur T. Bergerud) [1], в которой он описывал экологическую систему, сложившуюся на острове Ньюфаундленд. В силу бедности видового состава фауны острова Ньюфаундленд его экосистема по обычным меркам является весьма простой (в нее входит всего 14 видов млекопитающих), и поэтому она может служить своего рода природной лабораторией для изучения принципов, управляющих размерами популяции животных. Это позволило А.Т.Бергрэду поставить ряд экспериментов непосредственно на природных популяциях, входящих в экосистему острова, и на основе полученных результатов высказать несколько предположений о законах функционирования этой экосистемы. Некоторые из его выводов допускают проверку на математических моделях.

Из всех описываемых в работе [1] экологических ситуаций мы рассмотрим ситуацию, названную А.Т.Бергрэдом экологической ловушкой. Экологическая ловушка в простейшем случае может возникнуть уже в сообществе "хищник – две жертвы". Одна из двух популяций жертв может попасть в экологическую ловушку в том случае, если особи этой популяции приспособлены к защите от хищника намного хуже, чем особи второй популяции. Понятно, что в этом случае хищник будет предпочитать охоту на плохо приспособленный вид жертвы. Конечно, это может привести к полному исчезновению плохо приспособленной популяции жертвы. Но все может сложиться для этой популяции по-другому.

Например, при уменьшении численности плохо приспособленной популяции до некоторого критического уровня может произойти (по какой-либо причине) переключение хищника на другой (запасной) источник пищи. Это переключение снимет давление хищника на плохо приспособленную популяцию и даст ей возможность выжить, но только за счет малой численности популяции. Такую ситуацию

¹Богатырев Сергей Васильевич, кафедра математической физики, Самарский государственный университет

А.Т. Бергрэд и назвал экологической ловушкой для плохо приспособленной популяции. При попадании в экологическую ловушку популяция может существовать, но только за счет поддержания ее численности на низком уровне.

В работе [1] приводятся несколько примеров экосистем, в которых одна из популяций жертв попадает в экологическую ловушку. Например, на острове Ньюфаундленд популяция полярного зайца попадает в экологическую ловушку в сообществе, состоящем из популяций рыси, зайца-беляка и полярного зайца. Для объяснения сути ловушки процитируем работу [1].

”Успех рыси в охоте на два вида зайцев зависит, помимо прочих факторов, от типа растительности и характера снежного покрова . . . Когда рысь и заяц-беляк бегут по рыхлому таежному снегу, они находятся в равных условиях с точки зрения того, что у обоих животных невелика нагрузка на лапы, т.е. давление, оказываемое конечностями на опору во время бега. В результате они могут быстро петлять между деревьями, не проваливаясь в снег. Напротив, полярный заяц приспособлен к плотному слежавшемуся снегу северной тундры. Нагрузка на лапы у него по меньшей мере вдвое больше, чем у зайца-беляка. В рыхлом снегу полярный заяц проваливается, и у него остается мало шансов спастись от рыси.”

Таким образом, в лесистой местности полярный заяц плохо приспособлен к защите от рыси, в отличие от зайца-беляка. Но это не приводит к исчезновению популяции полярного зайца, как можно было бы ожидать. Многолетние наблюдения показывают, что популяция полярного зайца на острове Ньюфаундленд продолжает существовать, правда на довольно низком уровне. По оценкам А.Т. Бергрэда, ее численность довольно стабильна и составляет примерно 1000 голов на весь остров.

Еще раз подчеркнем, что, согласно мнению А.Т. Бергрэда, выживание плохо приспособленной популяции жертвы связано с переключением хищника с одного вида жертвы на другой в тот момент, когда численность плохо приспособленной популяции уменьшается до некоторого критического уровня. Можно привести несколько объяснений подобного поведения хищника. Например, А.Т. Бергрэд считает, что одной из причин отказа хищника от добывания жертвы является низкая плотность расселения этого вида жертвы, благодаря чему охота на этот вид становится для хищника энергетически невыгодной. Для построения математической модели, описывающей экологическую систему со встроенным механизмом переключения, не так уж важны причины, по которым хищник отказывается от охоты на плохо приспособленную жертву.

Для наших целей здесь важен только сам факт существования механизма переключения. На самом деле в природной обстановке нередко наблюдаются ситуации, когда хищники уменьшают или вообще прекращают поиск жертвы малочисленного вида и переключаются на более многочисленный. Также нередко наблюдается и обратный процесс, когда при увеличении частоты встречаемости какого-либо вида жертвы хищники переключаются на его поиск и добычу. Описание некоторых подобных ситуаций можно найти в работах [2–11].

Сделаем еще одно замечание, важное для целей настоящей работы. Существует довольно много моделей ”хищник–жертва”. Описание некоторых из них можно найти в работах Д.О. Логофета, Ю.М. Свиричева и А.Д. Базыкина [12–14]. В любую из этих моделей может быть встроен механизм описанной выше экологической ловушки. В одной работе невозможно рассмотреть и изучить все возникающие подобным образом ситуации. Поэтому в настоящей работе мы рассмотрим некоторую гипотетическую модель хищник–жертва, состоящую из двух обыкновенных дифференциальных уравнений, в которой в качестве равновесного состояния может возникать

устойчивый предельный цикл, описывающий периодические колебания численности популяций хищника и жертвы. (Хрестоматийным является описание наблюдающихся колебаний численности американского зайца-беляка и канадской рыси по данным о числе шкур, сданных в компанию Гудзонова залива [15].)

К этой гипотетической модели "хищник-жертва" мы добавим еще одну популяцию жертвы, слабо приспособленную к защите от хищника. Отметим, что такая дополненная модель будет описываться уже тремя дифференциальными уравнениями, одно из которых будет сингулярно-возмущенным. (Слабую приспособленность одной из популяций жертв можно описать с помощью сингулярного возмущения.) Наконец, в эту модель мы встроим механизм переключения хищника с двух видов жертв на один вид при уменьшении плотности второго вида жертвы ниже некоторого критического уровня.

Целью настоящей работы является не только построение подобной модели, но и изучение ее. Модель должна вести себя адекватно реально существующей экологической системе, т.е. при отсутствии встроеного механизма переключения хищника плохо приспособленная популяция жертвы должна разрушаться. При наличии механизма переключения численность плохо приспособленной популяции должна поддерживаться на некотором довольно низком уровне или колебаться относительно этого уровня с небольшой амплитудой. В этом втором случае плохо приспособленная популяция должна быть слабым возмущением (в силу ее малой численности) оставшегося сообщества хищника и жертвы. Все эти эффекты и будут иметь место для построенных в настоящей работе моделей.

Сделаем еще одно замечание. Для этого приведем прежде всего еще одну цитату из работы [1]. "Проблема переключения хищника с одного вида жертвы на другой представляет собой в настоящее время особо перспективную область экологических исследований. Именно понятие о переключениях позволяет объяснить существование небольших и неустойчивых экосистем." Вряд ли А.Т.Бергрэд, не являясь математиком, под неустойчивостью экосистемы понимал неустойчивость по Ляпунову. Скорее всего в его высказывании под неустойчивостью понимается то, что сообщество "хищник – жертва – плохо приспособленная жертва" является неустойчивым при отсутствии механизма переключения. Это означает, что, как правило, в этом случае популяция плохо приспособленной жертвы разрушается. Введение механизма переключения делает это сообщество устойчивым, т.е. позволяет выжить популяции плохо приспособленной жертвы.

В связи с этим последним замечанием следует обратить внимание на работы [16,17], в которых рассматривалась задача об экологической ловушке, описанная в [1]. В этих работах была построена и исследована математическая модель, описывающая сообщество четырех популяций острова Ньюфаундленд. Модель строилась без учета эффекта переключения. Под устойчивостью понималось наличие некоторой равновесной динамики в модели, устойчивой по отношению к малым изменениям коэффициентов модели. Полученный в [16,17] результат, по сути дела, означает, что именно наличие плохо приспособленной жертвы делает всю экосистему стабильной. Таким образом, в работах [16,17] центральным является не вопрос о том, при каких условиях, или за счет чего происходит выживание плохо приспособленной жертвы, а, наоборот, выживание жертвы фактически постулируется в самой модели и изучается влияние этой популяции жертвы на динамику всей экосистемы.

1. Модель "хищник — две жертвы"

Через x и y будем обозначать плотности популяций жертв, а через z — плотность популяции хищника. Общая модель, описывающая динамику экологического треугольника x, y, z , имеет следующий вид:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= xg_1(x, y) - zV_1(x, y), \\ \dot{y} &= yg_2(x, y) - zV_2(x, y), \\ \dot{z} &= -k_3z + z(\delta_1V_1(x, y) + \delta_2V_2(x, y)).\end{aligned}\tag{1}$$

Здесь $g_1(x, y)$, $g_2(x, y)$ являются относительными скоростями (т.е. скоростями в расчете на одну особь) роста популяций x и y . Отметим, что эти скорости определяются не только собственной скоростью роста популяций, но также существованием внутренней и межпопуляционной конкуренции. $V_1(x, y)$ и $V_2(x, y)$ — трофические функции хищника (т.е. скорости поедания одной особью хищника того или иного вида жертвы) по отношению к популяциям x и y . Отметим, что трофическая функция в общем случае должна учитывать не только зависимость скорости поедания от плотности жертвы, но также и существование определенной стратегии охоты хищника. В случае, когда хищник не является монофагом, перед ним всегда появляется проблема выбора стратегии добывания пищи. Он может охотиться на один какой-то вид и пренебрегать всеми другими видами до тех пор, пока численность основного вида добычи не станет меньше некоторого уровня, но может также охотиться на все виды сразу пропорционально их численности, k_3 — коэффициент смертности популяции хищника при отсутствии жертв, δ_1 и δ_2 — коэффициенты переработки съеденной биомассы жертвы в биомассу хищника.

Эта модель (если ограничиваться лишь сосредоточенными моделями "хищник — две жертвы") имеет максимально общий вид и является общепринятой. Без конкретизации выражений для функций относительных скоростей роста популяций и трофических функций хищника эта модель почти не поддается исследованию. К тому же чрезмерная общность модели затрудняет интерпретацию полученных результатов. Известны, впрочем, несколько попыток провести исследование модели "хищник-жертва" в подобном общем виде [18-20].

В настоящей работе, следуя идее работы [13], мы конкретизируем модель (1) следующим образом:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - \alpha_{12}y - \beta_1z), \\ \dot{y} &= y(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(y) - \beta_2z), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + \delta(\beta_1x + \beta_2y)).\end{aligned}\tag{2}$$

Здесь k_1 и k_2 — коэффициенты собственного роста популяций x и y соответственно (предполагается, что в отсутствие конкуренции обе популяции жертв растут со скоростью, пропорциональной их плотностям, так что k_1 и k_2 — коэффициенты этой пропорциональности). Функции $\alpha_{12}y$ и $\alpha_{21}x$ являются выражением межпопуляционной конкуренции, а функции $\alpha_{11}(x)$ и $\alpha_{22}(y)$ — внутрипопуляционной конкуренции между популяциями жертв. Предполагается, что межпопуляционная конкуренция линейным образом зависит от плотности популяций, а внутрипопуляционная конкуренция — нелинейным образом.

Вопросы конкуренции внутри популяций и между ними обсуждаются практически в любом учебнике по эволюционной экологии (см. например, [21]). Правда в учебниках обычно ограничиваются обсуждением линейного случая, но существует немало работ, в которых изучается нелинейная конкуренция. Одной из последних

работ такого рода является работа [22], в которой находятся условия устойчивости сосуществования двух конкурирующих популяций в случае, когда функции конкуренции являются кубическими полиномами. В ней также можно найти обзор литературы по вопросам нелинейной конкуренции внутри и между популяциями.

Для системы (2) мы будем предполагать, что функции $\alpha_{11}(x)$ и $\alpha_{22}(y)$ удовлетворяют следующим условиям:

$$\begin{aligned} & \alpha_{11}(0) = 0, \quad \alpha_{22}(0) = 0, \\ \exists \bar{x} > 0 : & \alpha_{11}(x) \text{ убывает на } (0, \bar{x}) \text{ и возрастает на } (\bar{x}, \infty), \\ \exists \bar{y} > 0 : & \alpha_{22}(y) \text{ убывает на } (0, \bar{y}) \text{ и возрастает на } (\bar{y}, \infty), \\ \exists x_0 > \bar{x} : & \alpha_{11}(x_0) = 0, \quad \exists y_0 > \bar{y} : \alpha_{22}(y_0) = 0. \end{aligned} \quad (3)$$

Эти условия означают, что при малой плотности популяции внутривидовая конкуренция играет положительную роль для ее увеличения, и лишь когда плотность популяции становится достаточно большой, она начинает играть отрицательную роль. Этот эффект обычно называют эффектом Олли.

При построении модели (2) имеется одна трудность, которую мы уже отмечали, но которой здесь мы неявно пренебрегли. Дело в том, что при помещении хищника в среду, состоящую из нескольких видов жертв, перед ним появляется проблема выбора стратегии охоты на добычу. Грубо говоря, если хищник не монофаг, то есть не питается одним видом жертвы, то перед ним встает проблема выбора вида жертвы, на которую он будет охотиться в первую очередь. Например, он может отдавать явное предпочтение наиболее многочисленному виду, а потом переключиться на другой вид. Другая стратегия хищника может заключаться в пропорциональном выедании видов жертв в соответствии с их численностью. По этой теме написано довольно много работ. Существует, например, теория оптимального добывания пищи и теория кормовых пятен. Стратегии добывания пищи посвящена работа [23], где можно найти также обзор существующей по этой теме литературы.

Следует отметить, что с математической точки зрения наиболее проработанной является теория оптимального добывания пищи. Впервые эта теория была предложена в работе [24], а свое математическое развитие с точки зрения динамики модели "хищник-жертва" она получила в работах [25, 26].

В модели (2) мы неявно предполагали, что хищник и оба вида жертв распределены равномерно по одной и той же области, так что частота встреч хищника с жертвой пропорциональна численности жертвы. Каждая встреча хищника с жертвой заканчивается атакой хищника. Атака может быть успешной или неуспешной. Коэффициенты β_1, β_2 являются выражением количества успешных атак.

Эти предположения означают, что стратегией охоты хищника является стратегия пропорционального добывания пищи. Трофическая функция хищника при этих предположениях является линейной функцией плотности жертвы для обоих видов жертв. Это наиболее простой способ введения трофической функции хищника, в котором не учитывается эффекта насыщения хищника.

Коэффициент δ переработки биомассы жертвы в биомассу хищника мы взяли одинаковым для обоих видов жертв, считая тем самым, что по энергоемкости оба вида жертв одинаковы.

Будем предполагать, что жертва y приспособлена к защите от хищника намного хуже жертвы x . Это означает, что при одинаковом количестве встреч хищника с особями обоих видов популяций жертв количество успешных атак на жертву y много больше количества успешных атак на жертву x . Математически это означает, что

для коэффициентов β_1 и β_2 имеет место соотношение

$$\beta_1 \ll \beta_2. \quad (4)$$

Преобразуем теперь модель (2) следующим образом. Прежде всего введем малый положительный параметр $\epsilon = \beta_1/\beta_2$ и обычный параметр $d = \delta\beta_1$. Переменные y и z заменим на переменные ϵy и z/β_1 . (Для новых переменных мы сохраняем старые обозначения, так что еще раз подчеркнем, что в (2) выполнена замена переменных $y \mapsto \epsilon y$, $z \mapsto z/\beta_1$). Тогда модель (2) станет сингулярно-возмущенной системой дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y - z), \\ \epsilon\dot{y} &= -yz + \epsilon y(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y)), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + d(x + y)). \end{aligned} \quad (5)$$

Заметим, что далее, помимо аналитического исследования этой модели, мы будем иллюстрировать полученные результаты с помощью численных экспериментов над моделью. Для этого будем рассматривать модель (5) при следующих числовых значениях параметров: $k_1 = 1$; $\alpha_{11}(x) = 2x(x - 1)$; $\alpha_{12} = 1$; $k_2 = 1, 8$; $\alpha_{21} = 1$; $\alpha_{22}(y) = 3y(y - 0, 2)$; $k_3 = 0, 3$; $d = 1$; $\epsilon = 0, 2$.

Напомним, что поведение модели (5) мы будем изучать лишь в положительном октанте пространства R^3 , т.е. в области $R_+^3 = \{x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\}$, поскольку лишь в этой области модель имеет биологический смысл. Граница этой области состоит из координатных плоскостей $x = 0$, $y = 0$, $z = 0$, которые для системы (8) будут инвариантными многообразиями. Прежде чем изучать поведение полной модели (5), рассмотрим сначала поведение этой модели на ее инвариантных многообразиях.

2. Модель "хищник – обычная жертва"

Для описания движения по интегральному многообразию $y = 0$ достаточно в (5) положить $y = 0$. Тогда мы получим следующую систему

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - z), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + dx). \end{aligned} \quad (6)$$

Система (6) описывает взаимодействие популяций "хищник – обычная жертва".

Мы уже отмечали, что система вида (6) рассматривалась в работе [13]. Приведем основные результаты, полученные в этой работе.

Единственным нетривиальным положением равновесия системы (6) будет точка $(x_*, z_*) = (k_3/d, k_1 - \alpha_{11}(k_3/d))$. Нетрудно видеть, что это положение равновесия при $x_* > \bar{x}$ будет устойчивым, а при $x_* < \bar{x}$ – неустойчивым. Будем рассматривать величину $x_* = k_3/d$ как бифуркационный параметр системы (6). Тогда при изменении этого параметра положение равновесия системы (x_*, z_*) будет двигаться по кривой $z = k_1 - \alpha_{11}(x)$ и при прохождении параметра x_* через значение $\bar{x}$ в направлении убывания положение равновесия (x_*, z_*) из устойчивого станет неустойчивым.

Способ потери устойчивости положения равновесия (x_*, z_*) у системы (6) таков, что при этом из положения равновесия (x_*, z_*) рождается периодическое решение – бифуркационный цикл. С помощью обычной техники (см., например, [27]) можно показать, что при выполнении условия $\alpha_{11}'''(\bar{x})\bar{x} < -2\alpha_{11}''(\bar{x})$ этот бифуркационный

цикл будет асимптотически устойчивым и будет иметь амплитуду порядка $\sim \text{const} \cdot \sqrt{|\bar{x} - x_*|} + O(|\bar{x} - x_*|)$. Таким образом в системе (6) при

$$k_3/d < \bar{x} \quad (7)$$

происходит мягкое самовозбуждение автоколебаний. Ограничимся рассмотрением только этого случая.

Как показывают численные эксперименты, при дальнейшем уменьшении бифуркационного параметра x_* амплитуда автоколебаний растет, и отдельные участки предельного цикла существенной длины могут попасть в достаточно малые окрестности осей координат $x = 0$ (или $z = 0$). Отметим, что оси координат являются интегральными многообразиями для системы (6). Наличие таких участков означает, что периодически численности популяций жертвы (или хищника) становятся достаточно малыми. В этом случае случайные воздействия на популяцию могут привести к ее исчезновению, то есть популяция с малой численностью становится неустойчивой с биологической точки зрения. Поэтому особый интерес приобретает вопрос о значении x_* , при котором отдельные участки предельного цикла попадают в малые окрестности одной из осей координат.

И с математической и с биологической точки зрения важно знать, к какой из осей координат (Ox , или Oz) в первую очередь будет прижиматься бифуркационный цикл. Как показывают численные эксперименты, возможен как тот, так и другой случаи.

Для биологии попадание цикла в малую окрестность координатной оси означает исчезновение одной из популяций. Разумеется, важно знать, какая из двух популяций (хищника или жертвы) исчезнет в первую очередь. Если разрушается популяция жертвы, то оставшаяся популяция будет популяцией хищника и ей в этом случае также грозит исчезновение. Если же остается популяция жертвы, то она получает возможность дальше развиваться без давления со стороны хищника.

С математической точки зрения ни одна из популяций не исчезнет, как бы близко ни подходил предельный цикл к осям координат, поскольку предельный цикл системы (6) является устойчивым. Таким образом, система (6) качественно не изменяется при изменении бифуркационного параметра x_* в области $(0, \bar{x})$. Но система (6) описывает движение системы (5) по многообразию $y = 0$, и эти движения могут быть устойчивыми или неустойчивыми по отношению ко всей системе (5). Рассмотрим этот вопрос подробнее.

Прежде всего заметим, что октант R_+^3 можно представить в виде $R_+^3 = \Omega_{ys} \cup \Omega_{yu} \cup \Omega_{yn}$, где

$$\begin{aligned} \Omega_{ys} &= R_+^3 \cap \{z > \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y))\}, \\ \Omega_{yu} &= R_+^3 \cap \{z < \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y))\}, \\ \Omega_{yn} &= R_+^3 \cap \{z = \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y))\}. \end{aligned}$$

Траектория системы (5), выходящая из начальной точки, лежащей в области Ω_{yu} , будет экспоненциально быстро удаляться от интегрального многообразия $y = 0$ до тех пор, пока она не выйдет из этой области. Таким образом Ω_{yu} можно назвать областью отталкивания многообразия $y = 0$. Траектория системы (5), попавшая в область Ω_{ys} , будет экспоненциально быстро стремиться к интегральному многообразию $y = 0$, пока она не выйдет из этой области. Таким образом Ω_{ys} можно назвать областью притяжения $y = 0$.

При исследовании системы (5) важно знать, попадает ли какая-нибудь часть предельного цикла системы (6) в область отталкивания Ω_{yu} , или весь предельный цикл целиком будет лежать в области притяжения Ω_{ys} .

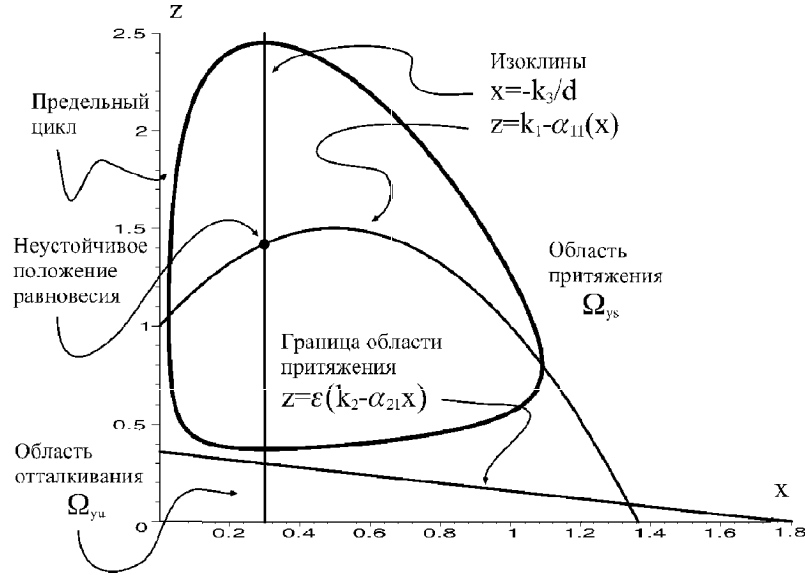


Рис. 1: Изображение предельного цикла системы (6) и следов областей притяжения и отталкивания системы (5)

На рис. 1 приведен график предельного цикла системы (2), построенный с помощью численных методов. Для рассмотренного случая нетривиальным положением равновесия будет точка с координатами $(0, 3; 1, 42)$, так что $x_* = 0, 3$. Кроме этого, $\bar{x} = 0, 5$. Поскольку $x_* < \bar{x}$, то положение равновесия (x_*, z_*) в этом случае будет неустойчивым и система (6) будет иметь устойчивый бифуркационный предельный цикл, что и видно на рисунке. Следует отметить, что цикл имеет большие размеры, и часть траектории цикла лежит вблизи координатной оси $x = 0$. Кроме предельного цикла на рис. 1 приводится изображение изоклин системы (6), их пересечение дает положение равновесия. Наконец, на рисунке приводится изображение следов областей притяжения Ω_{ys} и отталкивания Ω_{yu} многообразия $y = 0$. Видно, что в рассматриваемом случае предельный цикл целиком лежит в области притяжения.

Нетрудно видеть, что положение равновесия системы (6) практически всегда будет лежать в области притяжения Ω_{ys} . Предельный цикл может выходить из области притяжения, но и в этом случае большая часть предельного цикла остается в области притяжения.

3. Обсуждение модели "хищник — жертва"

Теперь, следуя [13], дадим биологическую интерпретацию этим результатам. Интерпретацию удобно давать в терминах степеней адаптации популяций жертвы и хищника к внешней среде. Рассмотрим сначала понятие адаптации для популяции жертвы. Популяция жертвы в рассматриваемой модели является самодостаточной: ее развитие происходит и в отсутствие популяции хищника. При отсутствии хищника динамика популяции жертвы будет описываться следующим уравнением:

$$\dot{x} = x(k_1 - \alpha_{11}(x)).$$

Нетривиальным состоянием равновесия этой системы будет решение $x = x_0$ уравнения $\alpha_{11}(x) = k_1$. Из свойств функции $\alpha_{11}(x)$ следует, что это единственное нетривиальное состояние, которое к тому же будет устойчивым. Значение $x = x_0$ часто называют емкостью среды. Кроме того, справедливо неравенство $\bar{x} < x_0$. (Напомним, что $\bar{x}$ является точкой экстремума функции $\alpha_{11}(x)$.)

Если у этой модели зафиксировать равновесное состояние x_0 и начать изменять значение $\bar{x}$ в сторону увеличения, то при этом будет увеличиваться время достижения популяцией равновесного состояния. Чем быстрее популяция достигает равновесного состояния, тем лучше она адаптирована к условиям внешней среды. Таким образом, при малых значениях $\bar{x}$ (по сравнению с x_0) популяция жертвы будет хорошо адаптирована к внешней среде и при увеличении $\bar{x}$ адаптированность популяции будет ухудшаться. Следовательно, мерой адаптированности можно считать величину $\bar{x}$.

Рассмотрим теперь популяцию хищника с точки зрения ее адаптируемости к условиям внешней среды. В отсутствие жертвы популяция хищника вымирает. При фиксированном значении плотности популяции жертвы динамика популяции хищника описывается уравнением

$$\dot{z} = z(-k_3 + dx).$$

Отсюда видно, что при $x < x_* \equiv k_3/d$ популяция хищника будет вымирать, а при $x > x_*$ численность популяции хищника будет увеличиваться. Таким образом, интервал (x_*, ∞) состоит из тех значений численности популяции жертвы, при которых численность популяции хищника будет возрастать. Понятно, что чем шире интервал (x_*, ∞) , тем лучше адаптирован хищник к условиям внешней среды. Следовательно, $x_* \equiv k_3/d$ является мерой адаптированности хищника. При малых x_* хищник хорошо адаптирован к внешней среде, при увеличении x_* его адаптируемость ухудшается. Хищник будет хорошо адаптирован к внешней среде при малом коэффициенте естественной смертности k_3 , при большом КПД переработки биомассы жертвы в биомассу хищника d и при большой относительной скорости потребления жертвы.

Теперь мы можем, следуя [13], в терминах мер адаптированности популяций жертвы и хищника дать следующую интерпретацию полученным ранее результатам об устойчивости и неустойчивости нетривиального положения равновесия. Положение равновесия (x_*, z_*) является устойчивым при $x_* > \bar{x}$, т.е. в случае, когда жертва лучше адаптирована к внешней среде, чем хищник. Если, наоборот, хищник лучше адаптирован к внешней среде, чем жертва, то положение равновесия (x_*, z_*) становится неустойчивым, но зато у модели (6) появляются автоколебания; т.е. численности популяций жертвы и хищника начинают периодически изменяться. Амплитуда этих колебаний тем больше, чем лучше адаптированность хищника x_* . В этом случае можно говорить о разбалансированности экосистемы "хищник-жертва". При достаточно малых значениях x_* численности $x(t)$ и $z(t)$ популяций жертвы и хищника в отдельные моменты времени могут принимать малые значения, что в свою очередь за счет случайных возмущений может привести к исчезновению популяции жертвы или хищника.

4. Модель ”хищник – плохо приспособленная жертва”

Полагая в (5) $x = 0$, получим модель ”хищник – плохо приспособленная жертва”

$$\begin{aligned}\epsilon \dot{y} &= -yz + \epsilon y(k_2 - \alpha_{22}(\epsilon y)), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + dy).\end{aligned}\tag{8}$$

Эта система имеет точно такой же вид, что и система (6). Поэтому она имеет нетривиальное положение равновесия в точке $(k_3/d, \epsilon(k_2 - \alpha_{22}(\epsilon y)))$ пересечения изоклин. При выполнении условия

$$k_3/d < \bar{y}/\epsilon,\tag{9}$$

где $\bar{y}$ является точкой максимума функции $k_2 - \alpha_{22}(y)$, это положение равновесия становится неустойчивым, а у системы (8) появляется устойчивый предельный цикл. Заметим, что при малых ϵ условие (9) будет выполняться.

Но система (8) является также сингулярно-возмущенной системой дифференциальных уравнений. Сингулярно-возмущенные системы дифференциальных уравнений обычно изучают либо с помощью метода пограничных функций [28], либо с помощью метода интегральных многообразий [29,30]. Поскольку здесь мы занимаемся качественным исследованием системы (8), то удобнее воспользоваться методом интегральных многообразий.

В соответствии с терминологией теории интегральных многообразий инвариантное многообразие $y = 0$ будет для системы (8) ее интегральным многообразием медленных движений. Это означает, что любое решение системы (8) можно представить в виде суммы двух частей: медленной части (это решение системы (8), лежащее на интегральном многообразии $y = 0$) и быстрой части (это экспоненциально быстро изменяющийся остаток).

Отметим, что медленные движения системы (8), т.е. движение по интегральному многообразию $y = 0$, будут описываться уравнением

$$\dot{z} = -k_3 z.$$

Это уравнение описывает динамику популяции хищника в отсутствие популяции жертвы и означает, что в этом случае численность популяции хищника стремится к нулю.

Важной частью теории интегральных многообразий является обоснование замены исследования полной сингулярно-возмущенной системы системой, описывающей медленные движения. Перейти от исследования полной системы к исследованию системы медленных движений можно в случае устойчивости интегрального многообразия.

Для модели (8) интегральное многообразие $y = 0$ не будет целиком устойчивым: его можно разбить на устойчивую и неустойчивую части. Точнее, область $(\epsilon(k_2 - \alpha_{22}(0)), \infty)$ прямой $y = 0$ будет устойчивой, а область $(0, \epsilon(k_2 - \alpha_{22}(0)))$ – неустойчивой. Существование неустойчивой части интегрального многообразия проявляется в виде появления предельного бифуркационного цикла. Точка, двигающаяся по этому циклу, сначала стремится к многообразию $y = 0$, поскольку находится в области притяжения устойчивой части многообразия, потом двигается вдоль этого многообразия, сначала вдоль устойчивой части, потом – вдоль неустойчивой, и, наконец, убегает от него.

Наконец, система (8) сама по себе описывает движение по интегральному многообразию $x = 0$ системы (5). Это многообразие можно разбить на области притяжения и отталкивания (точно так же, как и многообразие $y = 0$). Точнее, имеет место представление $R_+^3 = \Omega_{xs} \cup \Omega_{xn} \cup \Omega_{xu}$, где

$$\begin{aligned}\Omega_{xs} &= R_+^3 \cap \{z > (k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y)\}, \\ \Omega_{xu} &= R_+^3 \cap \{z < (k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y)\}, \\ \Omega_{xn} &= R_+^3 \cap \{z = (k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y)\}.\end{aligned}$$

Здесь Ω_{xs} является областью притяжения, а Ω_{xu} – областью отталкивания многообразия $x = 0$ системы (5).

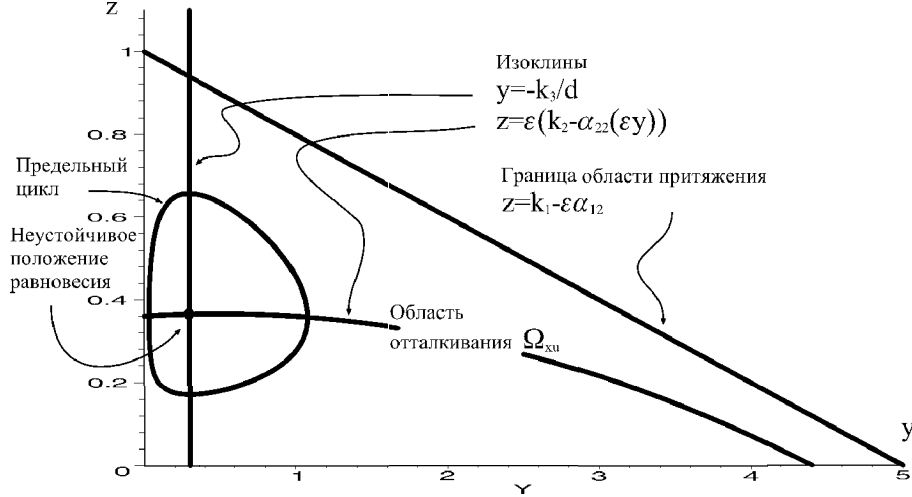


Рис. 2: Изображение предельного цикла, изоклин и следов областей притяжения и отталкивания для системы (8)

На рис. 2 приведено изображение предельного цикла и изоклин системы (8). Кроме этого, на рис. 2 приводится изображение следов областей притяжения и отталкивания для многообразия $x = 0$. Важно то, что положение равновесия системы (8) при всех достаточно малых ϵ лежит в области отталкивания. Предельный цикл системы (8) может выходить за пределы области отталкивания, но лишь своей небольшой частью.

5. Модель "жертва – жертва"

Полагая $z = 0$ в системе (5), получим модель, описывающую динамику двух конкурирующих популяций типа "жертва – жертва".

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y), \\ \dot{y} &= y(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y)).\end{aligned}\tag{10}$$

Две конкурирующие популяции могут по-разному себя вести по отношению друг к другу. Например, одна из популяций всегда может вытеснять другую независимо от начального состояния этих популяций, или в зависимости от начального состояния популяций любая из них может вытеснять другую. Наконец, популяции могут

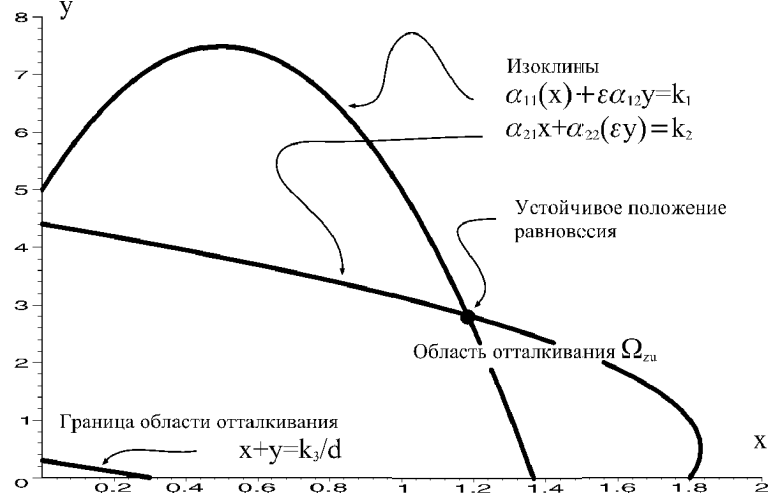


Рис. 3: Расположение изоклин системы (10), при котором популяции устойчиво сосуществуют

устойчиво сосуществовать. Все эти эффекты можно наблюдать уже на моделях с линейной матрицей конкуренции.

В случае нелинейной матрицы конкуренции могут наблюдаться более сложные эффекты взаимодействия популяций. Но для нашей модели (10) мы будем предполагать, что популяции x и y устойчиво сосуществуют в каком-то стационарном состоянии и такое состояние единственно. Несмотря на нелинейный характер модели, нетрудно найти условия, при которых такое поведение модели будет иметь место.

Во-первых, для существования единственного нетривиального равновесия системы (10) изоклины этой системы должны пересекаться в единственной точке. В этом случае изоклины разобьют область $R_+^2 = \{x > 0, y > 0\}$ на четыре части. Во-вторых, для устойчивости этого положения равновесия надо, чтобы в каждой из этих частей вектор направления системы (10) был направлен к положению равновесия. Это будет иметь место при расположении изоклин, показанном на рис. 3.

Понятно, что подобное расположение изоклин будет иметь место при выполнении условий

$$y_0 < \frac{k_1 - \alpha_{11}(0)}{\alpha_{12}}, \quad x_0 < \frac{k_2 - \alpha_{22}(0)}{\alpha_{21}}, \quad (11)$$

где x_0 является решением уравнения $\alpha_{11}(x) = k_1$, а y_0 — уравнения $\alpha_{22}(y) = k_2$.

На рис. 3 изображены изоклины системы (10), которые пересекаются в точке устойчивого положения равновесия этой системы. Кроме этого, на рис. 3 приведены изображения следов областей притяжения Ω_{zs} и отталкивания Ω_{zu} многообразия $z = 0$ системы (5). Эти области описываются следующими соотношениями и определяются точно так же, как определялись области притяжения и отталкивания для многообразий $x = 0$ и $y = 0$ в предыдущих разделах работы.

$$\begin{aligned} \Omega_{zs} &= R_+^3 \cap \{d(x+y) < k_3\}, \\ \Omega_{zu} &= R_+^3 \cap \{d(x+y) > k_3\}, \\ \Omega_{zn} &= R_+^3 \cap \{d(x+y) = k_3\}. \end{aligned}$$

Важно отметить, что при сделанных предположениях положение равновесия системы (10) всегда будет лежать в области отталкивания Ω_{zu} .

6. Исследование модели "хищник – две жертвы"

Полная модель "хищник – две жертвы" в рассматриваемом случае описывается сингулярно-возмущенной системой дифференциальных уравнений (5). В соответствии с биологическим смыслом модели она должна рассматриваться лишь в области $R_+^3 = \{x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\}$. Многообразием медленных движений для этой системы является плоскость $y = 0$, причем медленные движения, то есть движения по этому многообразию, будут описываться системой (6). Система (6) в соответствии с предположениями (3), наложенными на полную систему, либо имеет нетривиальное устойчивое положение равновесия, либо – устойчивый предельный цикл, причем эти равновесные состояния системы полностью определяют особенности поведения ее фазовых траекторий.

Рассмотрим далее вопрос о поведении фазовых траекторий системы (5) в области R_+^3 по отношению к многообразию $y = 0$. Напомним, что здесь нас интересует вопрос о том, может ли популяция плохо приспособленной жертвы выжить, или же в любом случае она должна погибнуть. С математической точки зрения это означает изучение вопроса о том, любая ли траектория системы (5), выходящая из начальной точки, не лежащей ни на одном из многообразий $x = 0, y = 0, z = 0$, будет стремиться к многообразию $y = 0$.

Разумеется, даже в рамках рассматриваемой модели следует различать математическое и биологическое выживание. Различие заключается в том, что для биологического исчезновения популяции совсем необязательно, чтобы ее численность стремилась к нулю с течением времени. Вполне достаточно того, чтобы численность популяции оказалась меньше некоторого критического уровня. Здесь мы будем всегда помнить об этом различии.

Прежде всего заметим, что октант R_+^3 можно разбить на 7 областей типа $\Omega_{xs} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zs} \dots$, в каждой из которых сохраняется способ стремления траектории системы (5) к инвариантным многообразиям $x = 0, y = 0, z = 0$. Например, в области $\Omega_{xs} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zs}$ траектория системы (5) должна приближаться к каждому из многообразий $x = 0, y = 0, z = 0$ до тех пор, пока не выйдет из этой области.

На рис. 4 приведены изображения всех этих семи областей.

Поведение траекторий системы (5) определяют следующие обстоятельства. Во-первых, система (5) является сингулярно-возмущенной системой дифференциальных уравнений. Отсюда следует, что любая траектория системы (5) будет приближаться к многообразию $y = 0$ (или удаляться от него) намного быстрее, чем к двум (или от двух) остальным многообразиям.

Во-вторых, равновесные состояния систем, описывающих движения системы (5) по многообразиям $x = 0$ и $z = 0$ (то есть систем (8) и (10)), лежат, в основном, в областях отталкивания этих многообразий. Если предельный цикл системы (8) и выходит из области отталкивания, то только своей небольшой частью.

В-третьих, равновесное состояние системы (6), описывающей движение по многообразию $y = 0$ системы (5), лежит, в основном, в области притяжения этого многообразия. Если предельный цикл системы (6) и выходит из области притяжения, то только своей небольшой частью.

В-четвертых, система (5) не имеет положения равновесия, не лежащего на многообразиях $x = 0, y = 0$ и $z = 0$.

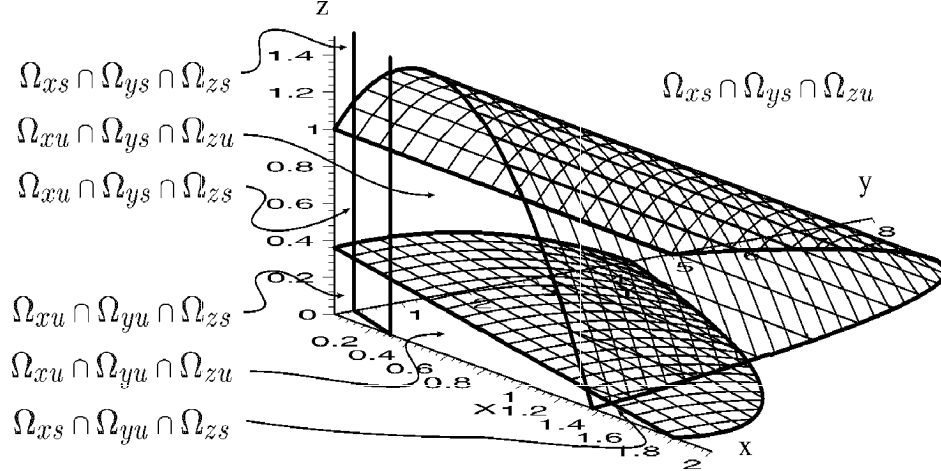


Рис. 4: Изображение областей притяжения и отталкивания инвариантных многообразий $x = 0$, $y = 0$ и $z = 0$ для системы (5)

Прежде всего отсюда следует, что любая траектория системы (5) для всех достаточно больших значений времени t будет удаляться от многообразий $x = 0$ и $z = 0$.

В самом деле, предположим, что траектория $(x(t), y(t), z(t))$ оказалась в области притягивания многообразия $z = 0$, в достаточной близости от него, то есть в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{yu} \cap \Omega_{zs}$. Тогда эта траектория должна вести себя в соответствии с особенностями поведения системы (5) на многообразии $z = 0$, то есть она должна стремиться к положению равновесия системы (10). Но поскольку положение равновесия системы (10) лежит в области отталкивания Ω_{zu} многообразия $z = 0$, то траектория $(x(t), y(t), z(t))$ выйдет из области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{yu} \cap \Omega_{zs}$ и окажется в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{yu} \cap \Omega_{zu}$. Эта область является областью отталкивания для всех трех многообразий $x = 0$, $y = 0$ и $z = 0$. От многообразия $y = 0$ траектория будет удаляться намного быстрее, чем от многообразий $x = 0$ и $z = 0$, поэтому она быстро окажется в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zu}$. После этого траектория начнет быстро приближаться к многообразию $y = 0$ и окажется вблизи него либо в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zu}$, либо в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zs}$. В первом случае траектория начнет себя вести в соответствии с особенностями поведения системы (6), то есть будет стремиться к устойчивому предельному циклу этой системы, лежащему на поверхности $y = 0$. Во втором случае она будет притягиваться не только к плоскости $y = 0$, но и к плоскости $z = 0$ и может попасть в область $\Omega_{xu} \cap \Omega_{yu} \cap \Omega_{zs}$ раньше, чем окажется в непосредственной близости от поверхности $y = 0$. В этом последнем случае траектория должна будет повторить уже пройденный путь, но поскольку все это время она находилась в области Ω_{xu} , то этот путь будет проделан на большем расстоянии от поверхности $x = 0$. Поскольку область Ω_{zs} ограничена по направлению Ox , то рано или поздно траектория перестанет попадать в область $\Omega_{xu} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zs}$.

Предположим теперь, что траектория $(x(t), y(t), z(t))$ оказалась в области притяжения многообразия $x = 0$ в достаточной близости от него, то есть в области $\Omega_{xs} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zs}$ или в области $\Omega_{xs} \cap \Omega_{ys} \cap \Omega_{zu}$. Тогда эта траектория должна вести себя в соответствии с особенностями поведения системы (5) на многообразии $x = 0$, то есть она должна стремиться к равновесному состоянию системы (8). Поскольку

равновесное состояние (положение равновесия, или предельный цикл) системы (8) находится в области отталкивания многообразия $x = 0$, то траектория скоро окажется в области $\Omega_{xu} \cap \Omega_{ys}$. После этого она быстро приблизится к многообразию $y = 0$. То обстоятельство, что предельный цикл системы (8) может выходить небольшой частью за пределы области отталкивания многообразия $x = 0$, не очень важно, поскольку при движении вдоль предельного цикла траектория удалится от многообразия $x = 0$ на большее расстояние, чем приблизится к нему.

Аналогичным образом можно проанализировать остальные возможные ситуации. В любой из этих ситуаций траектория системы (5) через некоторое время окажется вблизи многообразия $y = 0$.

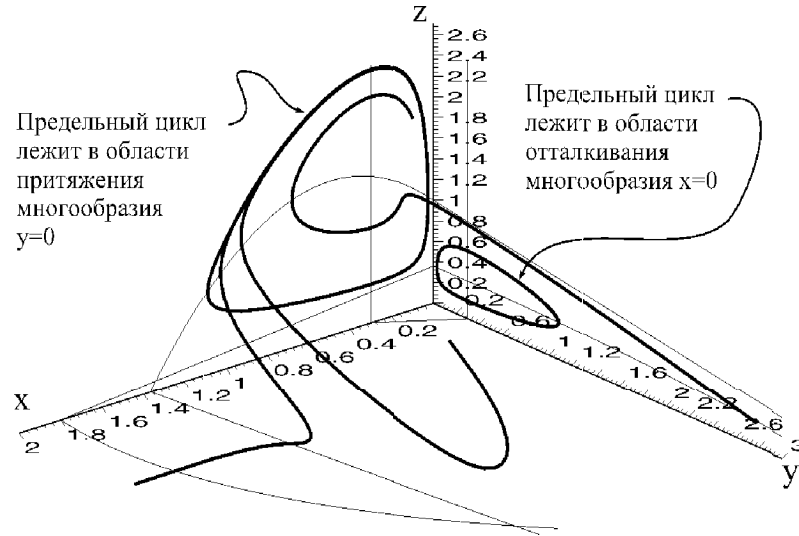


Рис. 5: Изображение некоторых фазовых траекторий системы (5)

На рис. 5 приводится изображение некоторых траекторий системы (5). Во всех случаях траектория выпускалась из начальной точки с малым значением по переменной z , то есть при низкой численности хищника. Из приведенного рисунка видно, что в любом случае через некоторое время траектория оказывается в непосредственной близости от многообразия $y = 0$ и после этого начинает двигаться вдоль предельного цикла системы (6). Кроме фазовых траекторий системы (5), на рис. 5 приводятся изображения предельных циклов систем (6) и (8) и следы областей притяжения и отталкивания для всех трех многообразий $x = 0$, $y = 0$ и $z = 0$.

Таким образом, в любом случае с математической точки зрения популяция y не выживает. Правда это не означает, что с биологической точки зрения у нее совсем нет никаких шансов выжить. Если траектория $(x(t), y(t), z(t))$ подойдет, например, настолько близко к плоскости $z = 0$, что при этом численность популяции хищника окажется меньше некоторого критического уровня, необходимого для выживания популяции, то может исчезнуть популяция хищника. Точно также траектория $(x(t), y(t), z(t))$ может оказаться в такой близости от плоскости $x = 0$, что при этом не выживет популяция второго вида жертвы. Впрочем обе эти возможности мало-реальны.

7. Модель ”хищник – две жертвы с переключением”

Добавим теперь к модели (5) механизм переключения хищника с двух видов жертв на одну так, как было описано во введении. Пусть $y = y^*$ является критическим уровнем численности плохо приспособленного вида жертвы, при котором происходит переключение хищника на запасной вид. Тогда при $y > y^*$ модель будет описываться системой (5), а при $y < y^*$ системой

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y - z), \\ \dot{y} &= y(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y)), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + dx).\end{aligned}\tag{12}$$

Объединяя системы (5) и (12) вместе, получим следующую модель с механизмом переключения, пригодную сразу во всей области R_+^3 :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - \epsilon\alpha_{12}y - z), \\ \epsilon\dot{y} &= -\frac{1}{2}yz + \epsilon y(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y)) - \frac{1}{2}yz \cdot \text{sign}(y - y^*), \\ \dot{z} &= z(-k_3 + dx) + \frac{1}{2}dzy + \frac{1}{2}dzy \cdot \text{sign}(y - y^*).\end{aligned}\tag{13}$$

Система (13) является системой с разрывной правой частью, причем поверхностью разрыва для нее будет плоскость $y = y^*$.

Основные результаты по теории систем с разрывной правой частью можно найти в работе [31]. Известно, что поверхность разрыва $S = \{y = y^*\}$ разделяется на область прокалывания S_{pass} и область скольжения S_{slide} . Область прокалывания состоит из точек (x, y^*, z) положительного октанта Ω , удовлетворяющих системе неравенств

$$S_{\text{pass}}^+ = \left\{ \begin{array}{l} \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*)) > z, \\ k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*) > 0, \end{array} \right. \quad \text{или} \quad S_{\text{pass}}^- = \left\{ \begin{array}{l} \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*)) < z, \\ k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*) < 0. \end{array} \right.$$

Значок $+$ означает, что траектории системы (13) прокалывают плоскость разрыва $y = y^*$ в положительном направлении оси Oy , а для знака $-$ направление прокалывания является отрицательным направлением оси Oy .

Область скольжения состоит из точек (x, y^*, z) положительного октанта Ω , удовлетворяющих системе неравенств

$$S_{\text{slide}}^u = \left\{ \begin{array}{l} \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*)) > z, \\ k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*) < 0, \end{array} \right. \quad \text{или} \quad S_{\text{slide}}^s = \left\{ \begin{array}{l} \epsilon(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*)) < z, \\ k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*) > 0. \end{array} \right.$$

Для области скольжения S_{slide}^u является ее неустойчивой частью, а S_{slide}^s – устойчивой частью.

Уравнения, описывающие движение по области скольжения поверхности разрыва можно найти, например, с помощью метода эквивалентного управления [31,32]

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(k_1 - \alpha_{11}(x) - z) - \epsilon\alpha_{12}y^*x, \\ \dot{z} &= z(-k_3 + dx) + \epsilon dy^*(k_2 - \alpha_{21}x - \alpha_{22}(\epsilon y^*)).\end{aligned}\tag{14}$$

Напомним, что целью работы является исследование вопроса о выживании плохо приспособленной популяции. В предыдущем разделе мы убедились в том, что такая популяция не выживает в обычной ситуации. В этом разделе мы добавили к модели

механизм переключения и собираемся рассмотреть вопрос о том, поможет ли это плохо приспособленной популяции выжить.

На рис. 6 приведено изображение типичного расположения областей прокалывания и скольжения. Видно, что по направлению Ox область скольжения ограничена, а по направлению Oz – неограничена. Таким образом, если начальное состояние x_0 не слишком велико, то при любом начальном состоянии z_0 траектория системы (13) попадет в область скольжения поверхности разрыва.

Уравнения движения (14) по поверхности разрыва отличаются от уравнений (6), описывающих экосистему "хищник – обычная жертва", только малым возмущением правой части. Поэтому и равновесные движения системы (14) должны быть близки к соответствующим равновесным движениям системы (6). Легко видеть, что система (14) имеет либо устойчивое положение равновесия, либо – устойчивый периодический цикл, которые будут целиком лежать в области скольжения. Поэтому, если траектория системы (13) попадет в область скольжения, то она никогда не покинет эту область. (На рис. 6 приведено изображение изоклин системы (14) и предельного цикла.)



Рис. 6: Изображение области скольжения и областей прокалывания системы (13), изображение изоклин и предельного цикла системы (14) на поверхности разрыва $y = y^*$

Для рассматриваемой экосистемы этот результат означает следующее. Если численность жертвы x не слишком велика, то при любой численности популяции хищника z численность плохо приспособленной популяции y уменьшается только до критического значения y^* . Дальше численность y будет сохраняться на одном и том же уровне, а численности x и z популяций запасного вида жертвы и хищника либо будут оставаться стабильными, либо будут изменяться периодическим образом.

Если начальное состояние x_0 достаточно велико, то траектория системы (13) попадет в область прокалывания на поверхности разрыва. В этом случае значение $y(t)$ будет продолжать уменьшаться. Но, как показывает структура областей, в которых правые части системы (12) сохраняют свой знак, через некоторое время траектория системы (13) попадает в область, где значение y снова начнет возрастать. Такая траектория попадает на поверхность разрыва в область скольжения и остается на ней навсегда.

Таким образом, с математической точки зрения все траектории системы (13) заканчивают свой путь на поверхности разрыва в области устойчивого скольжения. Это означает, что популяция плохо приспособленной жертвы должна выжить. Но, как мы уже отмечали раньше, между математическим и биологическим выживанием имеется некоторое различие. Среди траекторий системы (13) имеются такие, которые подходят очень близко к плоскости $y = 0$. Для популяции y это означает, что ее численность может стать меньше критической, что в свою очередь приведет к ее исчезновению.

Литература

- [1] Бергрэд А.Т. Смена жертвы в простой экосистеме // В мире науки. 1984. № 2. С. 64-73.
- [2] Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб // М.: Пищепромиздат. 1955. 252 с.
- [3] Никулина В.Н. Опыт оценки влияния зоопланктона на фитопланктон олиготрофного озера // Экология. 1977. № 1. С. 55-64.
- [4] Akre B.G. Johnson D.M. Switching and sigmoid functional response curves by damselfly naiads with alternative prey available // J. Animal. Ecol. 1979. V. 48. № 3. P. 703-720.
- [5] Forst B.W. A threshold feeding behaviour in *Calanus pacificus* // Limnol. and Oceanogr. 1975. V. 20. № 2. P. 263-266.
- [6] Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Ent. Soc. Can. 1965. V. 45. P. 1-60.
- [7] Lawton J.N., Beddington J., Binser R. Switching in invertebrate predators // Chapman and Hall. 1974. P. 141-158.
- [8] Murdoch W.W. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations // Ecol. Monogr. 1969. V. 39. № 4. P. 335-354.
- [9] Murdoch W.W. Predation and the dynamics of prey populations // Fortschr. Zool. 1979. V. 25. № 2-3. P. 295-310.
- [10] Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B. Switching in predatory fish // Ecology 1975. V. 56. № 5. P. 1094-1105.
- [11] Mullin M.M., Stewart E.F., Fuglister F.J. Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food // Limnol. and Oceanogr. 1975. V. 20. № 2. P. 259-262.
- [12] Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ // М.: Наука. 1978. 352 с.
- [13] Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии // М.:Наука. 1987. 368 с.
- [14] Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций // М.: Наука. 1985.
- [15] Бигон М., Харпер Дж., Таундсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. // М.:Мир. 1989. Т.1. 667 с.
- [16] Колесов Ю.С., Майоров В.В. Роль экологической ловушки в стабилизации биологического сообщества о.Ньюфаундленд // Нелинейные колебания в задачах экологии. Ярославль: ЯрГУ, 1985. С. 93-102.
- [17] Колесов А.Ю., Колесов Ю.С. Релаксационные колебания в математических моделях экологии // Тр. МИРАН. М.: Наука, 1993. Т. 199. 125 с.

- [18] Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей популяций // Проблемы кибернетики. Вып. 25. М.:Наука, 1972. С. 100–106.
- [19] Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions // Amer. Natur. 1963. V. 97. № 893. P. 209–223.
- [20] Freedman H.I. Graphical stability, enrichment and pest control by a natural enemy // Math. Biosci. 1976. V. 31. № 3-4. P. 207-225.
- [21] Пианка Э. Эволюционная экология // М.:Мир, 1981. 400 с.
- [22] Moreira H.N., Wang Y. Global stability in a class of competitive cubic system // Ecological modelling. 1997. V. 102. P. 273–285.
- [23] Stephens D.W., Krebs J.R. Foraging theory // NJ:Princeton Univ. Press. 1986.
- [24] Charnov E.L. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Popul. Biol. 1976. V. 9. С. 129–136.
- [25] Krivan E. Optimal foraging and predator-prey dynamics // Theor. Popul. Biol. 1996. V. 49. С. 265–290.
- [26] Krivan E., Sikder A. Optimal foraging and predator-prey dynamics, II // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 55. С. 111–126.
- [27] Йосс Ж., Джозеф Д. Элементарная теория устойчивости и бифуркаций // М.: Мир, 1983. 301 с.
- [28] Васильева А.Б., Бутузов В.Ф. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений // М.:Высш. шк., 1990. 208 с.
- [29] Митропольский Ю.А., Лыкова О.Б. Интегральные многообразия в нелинейной механике // М.:Наука, 1973. 512 с.
- [30] Стрыгин В.В., Соболев В.А. Разделение движений методом интегральных многообразий // М.:Наука, 1988. 256 с.
- [31] Филиппов А.Ф. Дифференциальные уравнения с разрывной правой частью // М.:Наука, 1985. 224 с.
- [32] Уткин В.И. Скользящие режимы в задачах оптимизации и управления // М.:Наука, 1981.

MATHEMATICAL MODEL OF ECOLOGICAL TRAP

S. Bogatyrev²

The simple ecological model, which describes interaction of three populations a predator – two prey, is designed and investigated. We assume, that one prey is adapted to protection against a predator much worse another. The model is described by the singularly-perturbed system of the differential equations. We shall show, that in a usual situation the badly adapted prey is doomed on extinction. If to enter the mechanism of switching of a predator on spare kind of a prey, the badly adapted prey will survive.

²Sergei Bogatyrev, department of mathematics, Samara state university