Сибирский математический журнал
Май—июнь, 2003. Том 44, № 3

УДК 517.958

ДИСКРЕТНО–НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ДВУПОЛОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Л. В. Недорезов, Ю. В. Утюпин

Аннотация: Рассматривается параметрическая модель динамики численности изолированной популяции с половой структурой, построенная в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений с импульсами. В рамках модели предполагается, что рождаемость в популяции носит дискретный характер и появление особей новых генераций происходит в фиксированные моменты времени, а смертность имеет непрерывный характер. Изучаются динамические режимы модели и, в частности, показывается, что при определенных значениях параметров в модели реализуются циклические и хаотические режимы.

Ключевые слова: ОДУ с импульсами, модель динамики популяции

Введение

Анализ динамики численности двуполой популяции представляется крайне важной задачей не только с теоретических позиций, но и практических. Различные методы управления численностью вредных видов насекомых (метод выпуска стерильных самцов, феромонные ловушки и др. см. в [1–12]) ориентированы именно на создание определенного дисбаланса в половой структуре популяции, что способствует снижению скорости ее размножения и нередко приводит к вырождению. Разработка моделей данного типа представляется также весьма актуальной и для решения отдельных задач эпидемиологии.

Модели динамики численности двуполой популяции в основном разрабатывались для случаев непрерывного размножения [3, 4, 11–15]. Однако модели данного типа, построенные преимущественно как системы обыкновенных дифференциальных уравнений, представляются малопригодными для описания динамики большинства видов, для которых характерна сезонная приуроченность (дискретность процессов размножения). Для таких видов более приемлемыми являются математические модели, построенные на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений с импульсами [5, 16–18]. Рассматриваемая в настоящей работе модель построена именно в таком виде. В рамках модели предполагается, что поколения не перекрываются и появление особей новой генерации сопровождается гибелью предыдущего.

Описание модели

Обозначим через t_k, $k = 0, 1, 2 \ldots$, моменты появления особей новой генерации, $t_{k+1} - t_k \equiv \mathrm{const} = h > 0$. Будем предполагать, что между этими моментами времени (на интервалах $[t_k, t_{k+1})$) происходит монотонное снижение численностей обоих полов (в результате естественной гибели и действия процессов саморегуляции), что описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\dot{x} = -\alpha_1 x - \beta_1 x(x + \gamma y), \quad \dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y(x + \gamma y), \tag{1}$$

где $x(t)$ — численность мужских, $y(t)$ — численность женских особей в момент времени t, α_j — коэффициенты естественной гибели особей, β_j — коэффициенты саморегуляции. Коэффициент γ отражает неравнозначность «вклада» особей различных полов в процесс саморегуляции, $\alpha_j, \beta_j, \gamma > 0$.

Обозначим через $x(t_k - 0)$, $y(t_k - 0)$ численности особей соответствующих полов, выживших к моменту размножения t_k, через f — численность оплодотворенных самок. В наиболее простом случае величина f будет удовлетворять соотношению

$$f = \min\{y(t_k - 0), \varepsilon x(t_k - 0)\},$$

где ε — «коэффициент активности» самцов, который отражает не только их потенциальные возможности, но и характер взаимодействия особей различных полов. В частности, если все особи строго разбиваются на пары, то $\varepsilon = 1$.

Пусть m_1, m_2 — среднее число потомков мужского и женского полов соответственно, порождаемых одной оплодотворенной самкой, $m_1, m_2 = \text{const} > 0$. Тогда в моменты времени t_k появления особей новых генераций выполняются соотношения

$$x(t_k) = m_1 f, \quad y(t_k) = m_2 f. \tag{2}$$

Будем считать, что в начальный момент времени численности обоих полов в модели (1), (2) положительны, $x(t_0) = x_0 > 0$, $y(t_0) = y_0 > 0$. Очевидно, если $x_0 = 0$ или $y_0 = 0$, то популяция вырождается за время h. Заметим также, что, не уменьшая общности, можно считать $\varepsilon = 1$ и $h = 1$.

Свойства модели (1), (2)

1. Поскольку

$$\left.\frac{dx}{dt}\right|_{x=0} = 0, \quad \left.\frac{dy}{dt}\right|_{y=0} = 0$$

и $m_1, m_2 > 0$, решения системы (1), (2) неотрицательны.

Заметим, что решения уравнения

$$\dot{x} = -\alpha_1 x - \beta_1 x^2 \tag{3}$$

со следующими условиями в точках разрыва траекторий:

$$x(t_k) = m_1 x(t_k - 0) \tag{4}$$

и начальными данными $x(t_0) = x_0 > 0$, ограничивают решения первого уравнения системы (1), (2). Для решения уравнения (3), (4) существует притягивающее множество

$$\Delta_1 = \left[0, \frac{\alpha_1(m_1 - e^{\alpha_1})}{\beta_1(e^{\alpha_1} - 1)}\right].$$

Следовательно, переменная x системы (1), (2) также будет «притягиваться» полосой Δ_1. Аналогично можно показать, что переменная y системы (1), (2) будет притягиваться полосой Δ_2:

$$\Delta_2 = \left[0, \frac{\alpha_2(m_2 - e^{\alpha_2})}{\beta_2 \gamma(e^{\alpha_2} - 1)}\right].$$

Таким образом, все решения системы (1), (2) при любых конечных начальных значениях асимптотически «входят» в прямоугольник

$$\Delta = \Delta_1 \times \Delta_2 = \left[0, \frac{\alpha_1(m_1 - e^{\alpha_1})}{\beta_1(e^{\alpha_1} - 1)}\right] \times \left[0, \frac{\alpha_2(m_2 - e^{\alpha_2})}{\beta_2\gamma(e^{\alpha_2} - 1)}\right],$$

и никакое решение с начальными данными, лежащими в Δ, не может выйти за его границы.

Заметим, что прямоугольник Δ существует только тогда, когда выполняются условия

$$m_1 > e^{\alpha_1}, \quad m_2 > e^{\alpha_2}. \tag{5}$$

Если хотя бы одно из условий (5) не выполняется, то $x \to 0$, $y \to 0$ при $t \to \infty$ (популяция вырождается при любых начальных значениях численностей).

2. Начало координат является стационарной точкой системы (1), (2). Если условия (5) выполняются, то она неустойчива, в противном случае она асимптотически устойчива.

3. Из условий (2) следует, что в моменты времени t_k справедливо соотношение

$$x(t_k) = \frac{m_1}{m_2} y(t_k). \tag{6}$$

Кроме того, для системы (1) существует первый интеграл

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} e^{(\alpha_1\beta_2 - \alpha_2\beta_1)t} = C, \tag{7}$$

где C — константа интегрирования. Подставляя в (7) начальные данные, приходим к следующему соотношению:

$$\frac{x^{\beta_2}}{y^{\beta_1}} = e^{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)(t - t_k)} \frac{x(t_k)^{\beta_2}}{y(t_k)^{\beta_1}}. \tag{8}$$

С учетом (6) получаем, что на отрезках $[t_k, t_{k+1})$ выполняется равенство

$$x = y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}(t - t_k)} \frac{m_1}{m_2} y(t_k)^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}}. \tag{9}$$

С помощью соотношений (6) и (9) из системы (1), (2) можно исключить переменную x:

$$\dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y \left(y^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} \frac{m_1}{m_2} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}(t - t_k)} y(t_k)^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}} + \gamma y \right), \tag{10}$$

$$y(t_{k+1}) = m_2 \min\left\{ y(t_{k+1} - 0), y(t_{k+1} - 0)^{\frac{\beta_1}{\beta_2}} e^{\frac{(\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2)}{\beta_2}} \frac{m_1}{m_2} y(t_k)^{\frac{\beta_2 - \beta_1}{\beta_2}} \right\}. \tag{11}$$

Далее будем предполагать, что $\frac{\beta_1}{\beta_2} < 1$. Если выполняется обратное неравенство, то, замечая, что x и y входят в систему (1), (2) симметрично, можно привести ее к виду (10), (11) относительно переменной x. Пусть

$$B = \frac{\beta_1}{\beta_2}, \quad D = \frac{\alpha_2\beta_1 - \alpha_1\beta_2}{\beta_2}, \quad M = \frac{m_1}{m_2}.$$

С учетом введенных обозначений система (10), (11) примет вид

$$\dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y (y^B M e^{D(t - t_k)} y(t_k)^{1-B} + \gamma y), \tag{12}$$

$$y(t_{k+1}) = m_2 \min\{y(t_{k+1}-0), y(t_{k+1}-0)^B e^D M y(t_k)^{1-B}\}. \tag{13}$$

Система (12), (13) представляет собой одно неавтономное уравнение, траектории которого имеют периодические разрывы.

Рассмотрим отдельно уравнение (12). На каждом временном интервале $[t_k, t_{k+1})$ решается следующая задачи Коши:

$$\dot{y} = -\alpha_2 y - \beta_2 y(y^B M e^{D(t-t_k)} \mu^{1-B} + \gamma y), \quad y(t_k) = \mu. \tag{14}$$

Сделав в (14) замену переменных $y = \mu u$, получаем задачу

$$\dot{u} = -\alpha_2 u - \beta_2 \mu (u^{1+B} M e^{D(t-t_k)} + \gamma u^2) u(t_k) = 1. \tag{15}$$

Поскольку $0 \le (t - t_k) \le 1$, величину $Me^{D(t-t_k)}$ можно ограничить снизу и сверху некоторыми положительными константами N_1 и N_2. Соответственно рассмотрим две задачи Коши

$$\dot{v} = -\alpha_2 v - \beta_2 \mu N_1 v^{1+B}, \quad v(t_k) = 1, \tag{16}$$

$$\dot{w} = -\alpha_2 w - \beta_2 \mu (N_2 + \gamma) w^{1+B}, \quad w(t_k) = 1. \tag{17}$$

Очевидно, решение задачи Коши (15) лежит между решениями задач Коши (16) и (17), т. е. $w < u < v$ для любого $t \in (t_k, t_{k+1})$. Решая задачи (16) и (17), получаем

$$v(t) = \left(\frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1)\beta_2 \mu N_1} \right)^{\frac{1}{B}}, \tag{18}$$

$$w(t) = \left(\frac{\alpha_2}{\alpha_2 e^{\alpha_2 B t} + (e^{\alpha_2 B t} - 1)\beta_2 \mu (N_2 + \gamma)} \right)^{\frac{1}{B}}. \tag{19}$$

Таким образом, из (18) и (19) следует, что для модели (1), (2) выполняются неравенства

$$y(t_k) \left(\frac{a}{C_1 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < y(t_{k+1} - 0) < y(t_k) \left(\frac{a}{C_2 y(t_k) + 1} \right)^{\frac{1}{B}}, \tag{20}$$

где параметры имеют вид

$$a = e^{-B\alpha_2}, \quad C_1 = \frac{\beta_2}{\alpha_2}(N_2 + \gamma)(1 - e^{-B\alpha_2}), \quad C_2 = \frac{\beta_2}{\alpha_2} N_1 (1 - e^{-B\alpha_2}).$$

Рассмотрим сначала соотношения (12), (13) при условии

$$e^D M \ge 1. \tag{21}$$

При выполнении неравенства (21) выражение (13) преобразуется к виду

$$y(t_{k+1}) = m_2 y(t_{k+1} - 0). \tag{22}$$

Пусть $y_k = y(t_k)$. Уравнения (12), (22) определяют рекурсивную зависимость $y_{k+1} = g(y_k)$. Пользуясь теоремой о непрерывной зависимости от начальных данных и непрерывностью функции, определяющей уравнения разрыва, можно показать непрерывность функции $g(y)$.

Неравенства (20) в данном случае принимают вид

$$m_2 y_k \left(\frac{a}{C_1 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}} < g(y_k) < m_2 y_k \left(\frac{a}{C_2 y_k + 1} \right)^{\frac{1}{B}}. \tag{23}$$

Уравнения

$$y_{k+1} = \frac{m_2 a^{\frac{1}{B}} y_k}{(C_i y_k + 1)^{\frac{1}{B}}} \tag{24}$$

представляют собой известные дискретные уравнения Хасселла, используемые для моделирования изолированных популяций [16–20]. Приведем здесь некоторые свойства уравнения (24).

1. При выполнении условия

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} \leq 1 \tag{25}$$

уравнение (24) имеет в неотрицательной части прямой единственное глобально устойчивое состояние равновесия $y = 0$.

2. Если выполняется условие

$$m_2 a^{\frac{1}{B}} > 1,$$

то $y = 0$ — неустойчивая стационарная точка; кроме нее появляется

$$\bar{y}_i = \frac{a m_2^B - 1}{C_i}.$$

3. При выполнении неравенства

$$\frac{1}{B} \leq 2 \tag{26}$$

$\bar{y}_i$ — глобально устойчивое состояние равновесия.

4. Если справедливо неравенство

$$\frac{1}{B} > 2, \tag{27}$$

то с увеличением параметра m_2 в модели (24) возникает бесконечная серия бифуркаций удвоения периода с рождением хаотических режимов [20, 21].

Заметим, что условие (25) совпадает с условием вырождения популяции, когда $m_2 \leq e^{\alpha_2}$. Покажем, что для уравнения (12), (22) эти свойства также будут верны.

Утверждение 1. *Если выполняются условия* (5), *то* (12), (22) *имеет единственное нетривиальное состояние равновесия.*

Доказательство. Пусть $g(y)$, как и прежде, определяет рекурсивную зависимость $y_{k+1} = g(y_k)$, задаваемую уравнением (12), (22). Тогда из неравенств (23) следует, что для любого y справедливы соотношения

$$m_2 y \left(\frac{a}{C_1 y + 1}\right)^{\frac{1}{B}} - y < g(y) - y < m_2 y \left(\frac{a}{C_2 y + 1}\right)^{\frac{1}{B}} - y,$$

откуда $g(\bar{y}_1) - \bar{y}_1 > 0$ и $g(\bar{y}_2) - \bar{y}_2 < 0$, где $\bar{y}_i$ — неподвижные точки уравнений (24) ($i = 1, 2$). Отсюда вытекает, что между $\bar{y}_1$ и $\bar{y}_2$ существует $\bar{y}$ такой, что $g(\bar{y}) - \bar{y} = 0$. Последнее означает, что $\bar{y}$ — состояние равновесия уравнения (12), (22).

Для доказательства единственности этого состояния равновесия воспользуемся тем, что решение уравнения (15) является непрерывной монотонно убывающей функцией от μ. Следовательно, $\frac{g(y)}{y}$ также монотонно убывающая функция. Поэтому уравнение $\frac{g(y)}{y} = 1$ может иметь только одно решение. Единственность установлена.

Утверждение 2. *Если выполняются условия* (5), (21), (26), *то* $\bar{y}$ — *глобально устойчивый аттрактор уравнения* (12), (22).

Доказательство. Докажем, что при выполнении условий утверждения будет верно неравенство

$$-1 < g'(\bar{y}) < 1.$$

Сделав в (12), (22) замену переменных $y = e^p$, получим

$$\dot{p} = -\alpha_2 - \beta_2(e^{Bp} M e^{D(t-t_k)} e^{(1-B)p(t_k)} + \gamma e^p), \tag{28}$$

$$p(t_{k+1}) = \ln m_2 + p(t_{k+1} - 0). \tag{29}$$

При этом стационарные точки и периодические траектории уравнения (12), (22) при такой замене переменных переходят в стационарные точки и периодические траектории уравнения (28), (29) соответственно.

Уравнения (28), (29) определяют рекурсивную функцию $p_{k+1} = q(p_k)$, где $p_k = p(t_k)$ и $q(p)$ — непрерывная функция. Очевидно, $q'(e^p) = g'(y)$. Необходимо показать, что если $\bar{p}$ — стационарная точка отображения (28), (29), то $-1 < q'(\bar{p}) < 1$. Для этого рассмотрим следующую задачу Коши:

$$\dot{p} = -\alpha_2 - \beta_2(e^{Bp} M e^{Dt} e^{(1-B)\lambda} + \gamma e^p), \tag{30}$$

$$p(0) = \lambda. \tag{31}$$

Пусть $\rho(\lambda) = p(1)$. Тогда $q(p) = \ln m_2 + \rho(p)$, $q'(p) = \rho'(p)$. В (30), (31) сделаем еще одну замену переменных $p = \lambda + r$:

$$\dot{r} = -\alpha_2 - \beta_2 e^{\lambda}(e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r), \tag{32}$$

$$r(0) = 0. \tag{33}$$

Для $\frac{\partial r}{\partial \lambda}$, очевидно, выполняются соотношения

$$\frac{\dot{\partial r}}{\partial \lambda} = -\beta_2 e^{\lambda}(e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r) - \beta_2 e^{\lambda}(B e^{Br} M e^{Dt} + \gamma e^r)\frac{\partial r}{\partial \lambda}, \tag{34}$$

$$\frac{\partial r}{\partial \lambda}(0) = 0. \tag{35}$$

Из вида выражений (34), (35) вытекает, что

$$-\frac{1}{B} < \left.\frac{\partial r}{\partial \lambda}\right|_{t=1} \leq 0. \tag{36}$$

Кроме того, при $\lambda \to -\infty$ имеем

$$\left.\frac{\partial r}{\partial \lambda}\right|_{t=1} \to 0.$$

Рассмотрим систему

$$\dot{r}_m = -\beta_2 e^{\lambda} e^{Br_m} M e^{Dt}, \quad \frac{\dot{\partial r_m}}{\partial \lambda} = -\beta_2 e^{\lambda} e^{Br_m} M e^{Dt}\left(1 + B\frac{\partial r_m}{\partial \lambda}\right).$$

Интегрируя ее, получаем, что

$$\left.\frac{\partial r_m}{\partial \lambda}\right|_{t=1} \to -\frac{1}{B}$$

при $\lambda \to \infty$. Понятно, что

$$\left.\frac{\partial r_m}{\partial \lambda}\right|_{t=1} > \left.\frac{\partial r}{\partial \lambda}\right|_{t=1}$$

при любом λ. Следовательно, ввиду (36)

$$\left.\frac{\partial r}{\partial \lambda}\right|_{t=1} \to -\frac{1}{B}.$$

Поскольку

$$\rho'(\lambda) = 1 + \left.\frac{\partial r}{\partial \lambda}\right|_{t=1},$$

величина $\rho'(\lambda)$ меняется от 1 до $1 - \frac{1}{B}$, когда λ меняется от $-\infty$ до ∞. По условию утверждения $\frac{1}{B} \leq 2$, поэтому $q'(p) = \rho'(p) \in (-1, 1)$. Отсюда следует, что $-1 < g'(\bar{y}) < 1$. Значит, $\bar{y}$ — глобально устойчивое состояние равновесия.

Замечание. Рассматривая уравнение в вариациях для $\frac{\partial^2 r}{\partial \lambda^2}$, можно показать, что

$$\left.\frac{\partial^2 r}{\partial \lambda^2}\right|_{t=1} < 0,$$

а следовательно, $q''(p) < 0$ для всех p.

Утверждение 3. *При выполнении условий* (5), (21), $\frac{1}{B} > 2$ *с увеличением параметра* m_2 *состояние равновесия* $\bar{y}$ *теряет устойчивость и происходит бифуркация рождения устойчивого цикла длины два.*

Доказательство. Из доказательства утверждения 2 при $m_2 \to \infty$ $g'(\bar{y}) \to 1 - \frac{1}{B}$, следовательно, при некотором m_2 производная в стационарной точке становится меньше -1, что и требовалось доказать.

Покажем, что если условие (21) не выполняется, то тем не менее все утверждения остаются в силе. Для этого снова рассмотрим задачу Коши (14) и обозначим через $f(\mu)$ решение этой задачи в точке $t = 1$. Тогда функция

$$g(y) = m_2 \min\{f(y), f(y)^B y^{1-B} M e^D\} \tag{37}$$

определяет рекурсивную зависимость, задаваемую соотношениями (12), (13). Для функции $g(y)$ имеем неравенство, аналогичное (23):

$$\min\left\{m_2 y \left(\frac{a}{C_1 y + 1}\right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_1 y + 1}\right\} < g(y) < \min\left\{m_2 y \left(\frac{a}{C_2 y + 1}\right)^{\frac{1}{B}}, \frac{m_2 M a e^D y}{C_2 y + 1}\right\}. \tag{38}$$

Поскольку $m_2 M a e^D = m_1 e^{-\alpha_1}$, при выполнении условий (5) ограничивающие $g(y)$ отображения (38) имеют нетривиальные неподвижные точки. Следовательно, $g(y)$ также имеет нетривиальную неподвижную точку (это можно показать аналогично доказательству утверждения 1).

Для доказательства утверждений 2 и 3 необходимо сделать в (14) замену $y = \mu u$ и рассмотреть задачу Коши (15). Пусть $\phi(\mu) = u|_{t=1}$, тогда

$$g(y) = m_2 y \min\{\phi(y), \phi(y)^B M e^D\}.$$

Поскольку $B < 1$, а $\phi(y)$ монотонно убывает и $\phi(y) \to 0$ при $y \to \infty$, то при $e^D M < 1$ будет $\phi(y) > \phi(y)^B M e^D$ только на некотором интервале $y \in (0, y^*)$. Отсюда следует справедливость утверждения 3 (без выполнения условия (21)).

Для доказательства утверждения 2 (также без выполнения условия (21)) можно воспользоваться тем, что доказано в утверждении 2. Поскольку для $g(y)$ выполняются неравенства $-1 < g'(\bar{y}) < 1$, то для любого $\bar{y}$ такого, что $\phi(\bar{y}) = \frac{1}{m_2}$, справедливо соотношение

$$\bar{y}\phi'(\bar{y}) + \phi(\bar{y}) > -\frac{1}{m_2}. \tag{39}$$

Требуется доказать, что для любого $\bar{y}$ такого, что

$$\phi(\bar{y}) = \left(\frac{1}{m_2 M e^D}\right)^{\frac{1}{B}},$$

выполняется неравенство $(m_2 y \phi(y)^B M e^D)' > -1$. Оно следует из $B < 1$ и $\phi'(y) < 0$:

$$\begin{aligned}(m_2 y \phi(y)^B M e^D)' &= m_2 M e^D \phi(y)^{B-1}(\phi(y) + yB\phi'(y)) \\ &> m_2 M e^D \phi(y)^{B-1}(\phi(y) + y\phi'(y)) > -1,\end{aligned}$$

откуда и вытекает справедливость утверждения 2.

Таким образом, доказана следующая

Теорема 1. 1. *При выполнении условий* $m_1 > e^{\alpha_1}, m_2 > e^{\alpha_2}$ *задача* (10), (11) *имеет единственное нетривиальное состояние равновесия* $\bar{y}$.

2. *Если* $1 \le \frac{1}{B} \le 2$, *то* $\bar{y}$ *— глобально устойчивое состояние равновесия. Никаких циклов в этом случае не существует.*

3. *Если* $\frac{1}{B} > 2$, *то с увеличением параметра* m_2 (*при неизменном значении* M) $\bar{y}$ *теряет устойчивость.*

Для доказательства существования хаотических режимов при условии $\frac{1}{B} > 2$ воспользуемся следующей теоремой П. Диамонда [22].

Теорема. *Пусть* I *— множество в* $\mathbb{R}^N$ *и* $f : I \to \mathbb{R}^N$ *— непрерывное отображение. Предположим, что существует непустое компактное множество* $X \subset I$, *удовлетворяющее условиям*

(a) $X \cup f(X) \subset f^2(X) \subset I$,

(b) $X \cap f(X) = 0$.

Тогда

(I) *для каждого* $k = 1, 2, \ldots$ *в* I *существует* k*-периодическое множество;*

(II) *существует несчетное множество* $S \subset I$, *которое не содержит периодических точек и для которого имеют место следующие соотношения:*

1) $f(S) \subset S$,

2) *для любых двух различных точек* $p \in S$ *и* $q \in S$

$$\overline{\lim_{k\to\infty}} |f^k(p) - f^k(q)| > 0,$$

3) *для любой точки* $p \in S$ *и любой периодической точки* $q \in I$

$$\overline{\lim_{k\to\infty}} |f^k(p) - f^k(q)| > 0.$$

Таким образом, при выполнении условий (a) и (b) теоремы Диамонда в системе возникают хаотические режимы.

Как показано выше, после замены переменных $y = e^p$ в системе (12), (13) получается некоторая рекурсивная зависимость

$$p_{k+1} = F(p_k) + A, \tag{40}$$

где A — параметр, увеличение которого соответствует увеличению параметра m_2 в (12), (13). Для функции $F(p)$ показано, что при изменении p от $-\infty$ до ∞ производная $F'(p)$ монотонно меняется от 1 до $1 - \frac{1}{B}$. Следовательно, эта функция имеет единственную точку максимума.

Пусть максимум функции $F(p)$ достигается в некоторой точке p_1, и пусть параметр A достаточно большой для того, чтобы точка p_1 лежала левее точки покоя отображения (40). Обозначим через p_0 точку, которая лежит левее точки p_1 и которую отображение (40) переводит в точку p_1. Пусть p_0, p_1, p_2, p_3 — точки траектории уравнения (40) с начальной точкой p_0.

Учитывая то, что $\lim\limits_{p\to-\infty} F'(p) = 1$, а $\lim\limits_{p\to\infty} F'(p) < -1$, нетрудно понять, что при достаточно большом параметре A точка p_3 будет лежать левее точки p_0. Заметим, что отрезок $[p_0, p_1 - \varepsilon_1]$ отображается в отрезок $[p_1, p_2 - \varepsilon_2]$, причем эти отрезки не пересекаются. Но отрезок $[p_1, p_2 - \varepsilon_2]$ отображается в отрезок $[p_2, p_3 - \varepsilon_3]$, который при достаточно малом ε_1 содержит в себе оба предыдущих отрезка. Условия теоремы Диамонда выполняются. Следовательно, при $\frac{1}{B} > 2$ с увеличением параметра m_2 в задаче (10), (11) появляются хаотические режимы.

Отсюда следует

Теорема 2. *Если* $\frac{1}{B} > 2$, *то с увеличением параметра* m_2 (*при неизменном значении* M) *в задаче* (10), (11) *появляются хаотические режимы.*

Обобщая теоремы 1 и 2 на систему (1), (2), можно сформулировать следующее утверждение.

Теорема 3. 1. *При выполнении условий* $m_1 > e^{\alpha_1}, m_2 > e^{\alpha_2}$ *система* (1), (2) *имеет единственное нетривиальное состояние равновесия* $(\bar{x}, \bar{y})$.

2. *Если* $\frac{1}{2} \le \frac{1}{B} \le 2$, *то* $(\bar{x}, \bar{y})$ — *глобально устойчивое состояние равновесия. Никаких циклов в этом случае не существует.*

3. *Если* $\frac{1}{B} > 2$ *или* $\frac{1}{B} < \frac{1}{2}$, *то с увеличением параметра* m_2 (*при неизменном соотношении* $\frac{m_1}{m_2}$) *точка* $(\bar{x}, \bar{y})$ *теряет устойчивость и с дальнейшим увеличением в системе возникают бифуркации удвоения периода с появлением хаотических режимов.*

Заключение

Таким образом, анализ модели динамики численности изолированной популяции с половой структурой показывает, что даже в наиболее простых случаях, когда смертность особей в популяции подчиняется закону Ферхюльста, а плодовитость особей постоянна, существуют определенные значения параметров модели, при которых в системе возникают хаотические режимы. Важно отметить, что циклические и хаотические динамические режимы могут возникать только в тех случаях, когда различия в воздействии саморегуляторных механизмов на особей разных полов достигают определенного критического значения. Если же подобных различий нет, то в системе наблюдается единственное глобально устойчивое равновесие.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Доутт Р. Л., Де Бах П.* Некоторые теоретические положения и вопросы биологической борьбы // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. М.: Колос, 1968. С. 96–113.
2. *Де Бах П.* Успехи, тенденции и перспективы // Биологическая борьба с вредными видами и сорняками. М.: Колос, 1968. С. 507–536.
3. *Базыкин А. Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
4. *Динамическая теория* биологических популяций / Гимельфарб А. А. и др. М.: Наука, 1974.
5. *Недорезов Л. В.* Моделирование массовых размножений лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1986.
6. *Недорезов Л. В.* Влияние внутрипопуляционных структур на динамику массовых размножений фитофагов. Математические модели двуполых популяций. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1979.
7. *Алексеев В. И., Гинзбург Л. Р.* Регулирование численности популяции биологическими методами // Журн. общей биологии. 1969. Т. 30, № 5. С. 616–620.
8. *Базыкин А. Д.* О сравнительной эффективности некоторых способов регуляции плотности популяций // Журн. общей биологии. 1967. Т. 26, № 4. С. 463–466.
9. *Брежнев А. И., Гинзбург Л. Р.* К оценке норм выпуска стерильных насекомых // Журн. общей биол. 1974. Т. 35, № 6. С. 911–916.
10. *Гинзбург Л. Р., Лившиц Е. С.* Математические модели элементарных биоценозов // Управление и информация. Владивосток: ИАПУ, 1974. Т. 10. С. 76–137.
11. *Брежнев А. И., Гинзбург Л. Р., Полуэктов Р. А., Швытов И. А.* Математические модели биологических сообществ и задачи управления // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 92–112.
12. *Динамика численности* лесных насекомых / А. С. Исаев и др. Новосибирск: Наука, 1984.
13. *Гинзбург Л. Р., Юзефович Г. И.* О динамике численности полов в двуполой популяции // Генетика. 1968. Т. 4, № 12. С. 116–119.
14. *Недорезов Л. В.* Влияние выпуска стерильных особей на динамику популяции // Изв. СО АН СССР. 1983. Т. 10, № 2. С. 119–122.
15. *Недорезов Л. В.* О некоторых самообучающихся популяционных моделях // Обучающиеся алгоритмы в системах управления и обработки информации. Новосибирск: Наука, 1978. С. 69–83.
16. *Недорезов Л. В., Недорезова Б. Н.* Модификация моделей Морана — Риккера динамики численности изолированной популяции // Журн. общей биологии. 1994. Т. 55, № 4. С. 514–521.
17. *Nedorezov L. V., Nedorezova B. N.* Correlation between models of population dynamics in continuous and discrete time // Ecological Modelling. 1995. V. 82. P. 93–97.
18. *Nedorezov L. V., Nazarov I. N.* About some models of population dynamics with nonoverlapping generations // Adv. Modeling Anal. 1997. V. 32, N 1, 2. P. 16–24.
19. *Варли Д. К., Градуэлл Д. Р., Хасселл М. П.* Экология популяции насекомых. М.: Колос, 1978.
20. *Шаров А. А.* Моделирование динамики популяций насекомых // Энтомология. М.: ВИНИТИ, 1986. Т. 6. С. 1–115.
21. *Шустер Г.* Детерминированный хаос. М.: Мир, 1988.
22. *Diamond P.* Chaotic behaviour of systems of difference // Int. J. Syst. Sci. 1976. V. 7, N 8. P. 953–956.

Недорезов Лев Владимирович
International Centre of Insect Physiology and Ecology, Nairoby, Kenia
leo@icipe.org

Утюпин Юрий Валерьевич
Мирнинский филиал Якутского гос. университета,
ул. Тихонова, 5, Мирный 678170
adm.cnigri@alrosa-mir.ru, YuraUt@yandex.ru