

Рис. 6. Наблюдаемая (синяя линия) динамика плотности ММ весной и воспроизводимая (красная линия) нелинейной логит авто-регрессией (полином 4 степени от  $y(t-1)$  и  $y(t-2)$ ). Годы, указанные в рамке, использовались не для подгонки параметров, а только для верификации. Штриховая линия – 95% ДИ. Средний Урал, Висимский заповедник, 1993–2012 гг.

Феномен, интерпретируемый как изменение режима динамики популяций (зачастую приписываемый эффектам внешних воздействий), может являться лишь «окном перемежаемости», свидетельствующим о более существенной сложности (размерности) и нелинейности динамической системы, порождающей (возможно эндогенно) наблюдаемые траектории.

## МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ СТРУКТУРИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

*М. П. Кулаков, Е. Я. Фрисман*

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

Традиционно исследования динамики численности популяций сопряжены с поиском наиболее значимых факторов ее изменения и связаны с анализом временных рядов значений численности и «перебором» возможных внешних факторов, которые могут объяснить ее флуктуации. Вместе с тем существует иной подход, основанный на теоретическом анализе наиболее значимых процессов и факторов изменения численности (рождаемость, смертность, плотностное регулирование, миграция) и поиске наиболее общих закономерностей роста популяции. Такой подход широко принят и нашел отражение во множестве работ по математической популяционной биологии. В указанных работах численность описывается при помощи динамической переменной. Для описания изменения предлагается использовать некоторые дифференциальные или рекуррентные уравнения. Продемонстрирована роль плотностно-зависимых факторов, межвидового и трофического взаимодействия, сложного половозрастного состава.

Однако большая часть данных результатов получена для локальных популяций, лишенных явного пространственного распределения. Как правило, реальные биологические популяции пространственно распределены по ареалу и представлены взаимодействующими локальными группами особей, обменивающимися мигрантами (метапопуляции). В простейшем случае популяция может быть жестко структурирована в пространстве, например, состоять из нескольких обособленных группировок особей (субпопуляций), а также иметь сложное деление особей на группы, например, по стадиям созревания, возрасту или полу.

В данной работе рассматривается случай, когда метапопуляция представляет собой две идентичные миграционно-связанные двухвозрастные популяции (т.е. популяция состоит из двух групп: младшей и старшей) с плотностной регуляцией рождаемости. Миграция наблюдается лишь у старшего возрастного класса. Исследуются механизмы и условия, приводящие к синхронизации динамики субпопуляций на сопредельных территориях. При стадийном характере развития особей и миграции один раз в сезон, происходящей в промежутках между процессами воспроизводства, уравнения пространственной динамики можно записать в виде:

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(1)} = ay_n^{(1)} \exp(-\gamma x_n^{(1)} - y_n^{(1)}) \\ y_{n+1}^{(1)} = sx_n^{(1)} + \nu y_n^{(1)}(1-m) + \nu y_n^{(2)}m \\ x_{n+1}^{(2)} = ay_n^{(2)} \exp(-\gamma x_n^{(2)} - y_n^{(2)}) \\ y_{n+1}^{(2)} = sx_n^{(2)} + \nu y_n^{(2)}(1-m) + \nu y_n^{(1)}m \end{cases}, \quad (1)$$

где  $x_n^{(1)}$  и  $y_n^{(1)}$ ,  $x_n^{(2)}$  и  $y_n^{(2)}$  – численности неполовозрелого и половозрелого возрастных классов в первой и второй субпопуляциях соответственно;  $m$  – коэффициент миграции особей репродуктивных классов популяций ( $0 \leq m \leq 1$ );  $a$  – максимальный коэффициент рождаемости (репродуктивный потенциал особей в условиях неограниченности ресурсов); параметр  $\gamma$  выражает долю воздействия соответствующего возрастного класса на плотностное лимитирование рождаемости.

Аналитическое исследование показало, что в системе (1) помимо единственного нетривиального состояния равновесия возможно существование устойчивого цикла длины 3 (или 3-цикл), возникающего в результате касательной бифуркации. Причем область значений параметров модели, при которых существует устойчивый 3-цикл, пересекается с областью существования и устойчивости нетривиального состояния равновесия. Таким образом, оба данных режима возможны одновременно и реализуются в зависимости от начальных значений численности. Это приводит к тому, что динамика системы двух популяций, связанных миграциями, приобретает сложный мультистабильный характер (рис. 1).

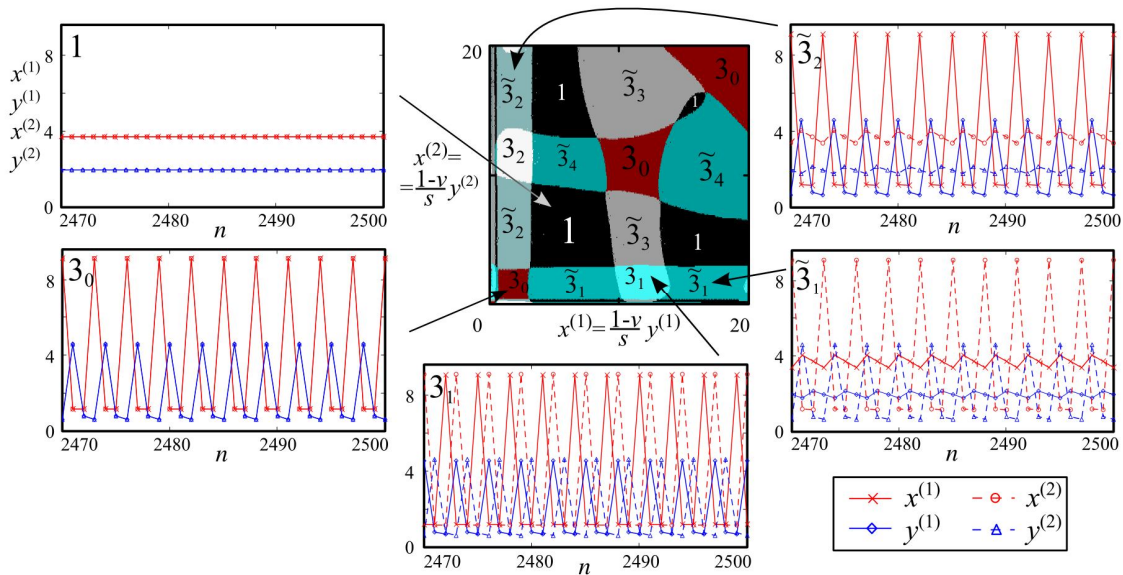


Рис. 1. Бассейн притяжения нетривиального состояния равновесия, синхронных и несинхронных циклов длины 3; примеры асимптотической динамики численности, демонстрирующие данные режимы, при  $b = \gamma/s = 0.5$ ,  $r = 17$ ,  $v = 0.05$ ,  $s = 0.5$  и  $m = 0.2$ .

Детальное исследование данного явления показало, что, несмотря на симметричную миграционную связь и идентичные популяционные параметры, на сопредельных территориях возможно формирование циклов не только с разными периодами и фазами колебаний, но и с различными амплитудами, примеры которых представлены на рисунке 1, где 1 – устойчивая динамика;  $3_0$  – синхронный цикл длины 3;  $3_1$  и  $3_2$  – несинхронные циклы, отличающийся от  $3_0$  сдвигом фазы на 1 и 2;  $\tilde{3}_1$ ,  $\tilde{3}_2$  и т.д. – несинхронные циклы с разными амплитудами.

Рассмотрены сценарии потери устойчивости как нетривиального состояния равновесия, так и 3-цикла. Установлено, что они отличаются для синхронных и несинхронных режимов и существенно зависят от вклада младшего возрастного класса в плотностное лимитирование рождаемости, равное  $b = \gamma/s$ . Выделено два пороговых его значения  $\underline{b}_m$  и  $\overline{b}_m$ , которые  $\underline{b}_m \rightarrow 3/4$  и  $\overline{b}_m \rightarrow 1$  при  $m \rightarrow 0$ . В результате параметрическое пространство можно разделить на три части, в каждой из которых потеря устойчивости идет по различным сценариям.

При минимальной вкладе младшего класса в плотностное лимитирование рождаемости ( $0 \leq b \leq \underline{b}_m$ ) потеря устойчивости состояния равновесия и 3-цикла идет по сценарию Неймарка-Саккера (образование предельной инвариантной кривой). В данном случае области притяжения полностью синхронных режимов занимают меньшую часть фазового пространства, чем бассейны несинхронных режимов, за счет чего миграционная связь значительно сужает область устойчивости. Когда данный вклад соразмерен или близок к вкладу старшего возрастного класса ( $\underline{b}_m < b < \overline{b}_m$ ), сохраняется бифуркация Неймарка-Саккера, но только для состояния равновесия, а 3-цикл теряет устойчивость только через каскад удвоения периода. В указанном случае отмечены самая большая пло-

щадь области устойчивости и самый богатый спектр возможных мультистабильных режимов динамики численности метапопуляции.

В случае, когда вклад младшего возрастного класса в процесс лимитирования рождаемости превосходит влияние старшего ( $b \geq \bar{b}_m$ ), возможна лишь бифуркация удвоения периода (рис. 2), причем таким образом, что при небольших значениях параметра  $b$  (не намного превышающих единицу) сохраняется мультистабильность, связанная с рождением цикла длины 3, а при больших значениях  $b$  потеря устойчивости нетривиального состояния равновесия приводит лишь к одному из режимов – синхронному или несинхронному. Когда вклад, вносимый старшим возрастным классом в плотностное лимитирование рождаемости, становится пренебрежительно малым при  $b \gg \bar{b}_m$ , тогда, помимо сильного уменьшения области устойчивости, метапопуляция становится «очень бедной» на динамические режимы. 3-цикл отсутствует, а потеря устойчивости – это удвоение периода и рождение противофазного 2-цикла.

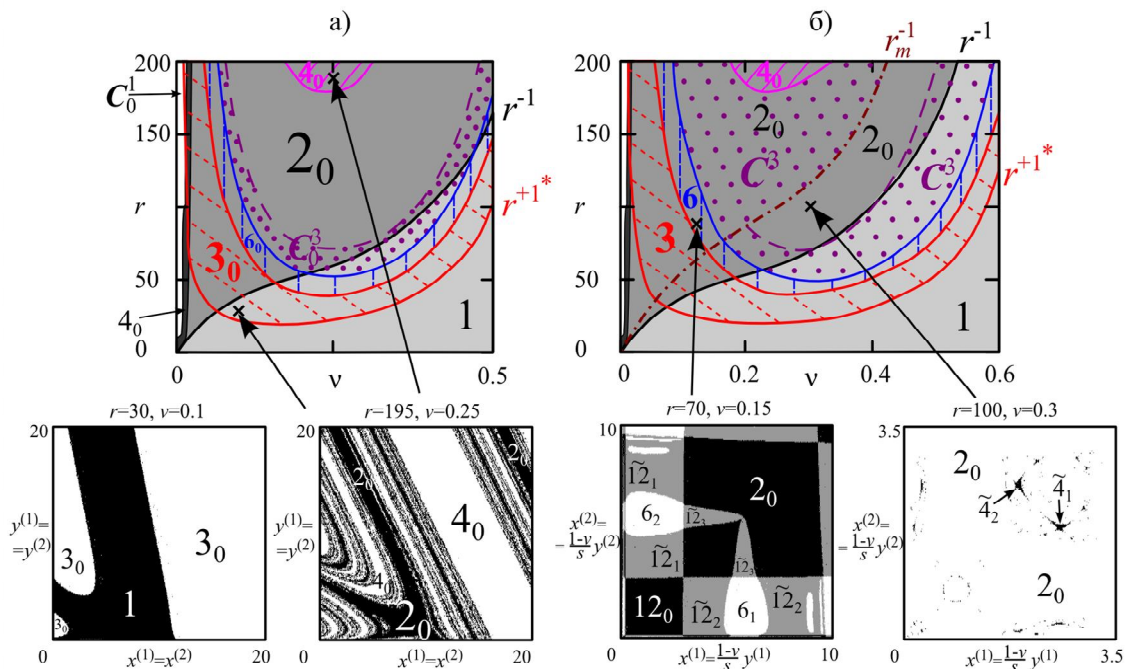


Рис. 2. Карта а) синхронных и б) несинхронных динамических режимов (сверху), где  $C_0^1$  и  $C_0^3$  – синхронная и  $C^3$  – несинхронная хаотическая динамика. Бассейны притяжения (снизу) некоторых циклов системы (2) при  $b = 1.01 \geq \bar{b}_m$ ,  $s = 0.5$ ,  $m = 0.2$ .

Описанные трансформации механизмов потери устойчивости в рассматриваемой модели (1), а также формирования и разрушения синхронных циклов сопровождаются изменением размеров и размерностей областей устойчивости и притяжения, которые зачастую имеют раздробленную или даже фрактальную структуру (рис. 2).

Таким образом, в моделях динамики численности миграционно-связанных двухвозрастных популяций существуют ситуации, когда при одних и тех же значениях демографических параметров популяции демонстрируют различные (а иногда и принципиально различные) режимы динамики численности.

В простейшем случае это различные фазы колебаний. Однако наиболее интересно одновременное сосуществование устойчивых циклов разных длин или даже сосуществование нерегулярной динамики и циклов конечной длины. В результате в таких популяциях незначительные изменения начальной численности (равно как и текущей) способны изменить тип наблюдаемого динамического режима, вызвав перескок численности из одного бассейна притяжения в другой.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» и РФФИ (проект № 14-01-31443 мол\_а).*

## **НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К МАТЕМАТИЧЕСКОМУ МОДЕЛИРОВАНИЮ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ**

*О. П. Люлякин<sup>1</sup>, Д. А. Саранча<sup>1</sup>, Р. В. Тращев<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Вычислительный центр им. А. А. Дородницына РАН

<sup>2</sup>Институт фундаментальных проблем биологии РАН

Стремление довести процесс моделирования сложных малоизученных эколого-биологических объектов с неполной информацией об их свойствах до генерации гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления приводит к необходимости использования всех резервов моделирования в комплексных исследованиях (КОИС) [1, 2].

Такие исследования включают в себя всю последовательность операций: сбор, анализ и переработку исходной биологической информации; обоснование выбора объекта, переменных и уравнений для его описания; выбор явления для раскрытия свойств объекта – «тестирующего явления»; обоснование и построение детальных имитационных моделей, анализ их свойств и проведение вычислительных экспериментов; формирование имитационной системы – набора сопряженных моделей как детальных, проясняющих и уточняющих отдельные аспекты изучаемого явления, так и упрощенных для описания в целом свойств исходной (основной) имитационной модели; формулирование гипотез о ведущих механизмах исследуемого явления.

Обоснование упрощенных (аналитических) моделей осуществляется посредством совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов на основании редукции (упрощения) базовых имитационных моделей. В рамках комплексных исследований возможна постановка и решение «обратной имитационной задачи»: выбор таких (экологически допустимых) постулатов исходной имитационной модели, которые позволили бы получить формулы, связывающие упрощенную модель с исходной имитационной.

Метод был разработан при построении модели «растительность-лемминги-песцы» (РЛП). Он включает в себя процедуру обоснования упрощенной модели в виде разностного уравнения и формул, связывающих данное