

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Е.Я. Фрисман, Г.П. Неверова, О.Л. Ревуцкая, М.П. Кулаков

Исследуется модель динамики численности популяции с сезонным характером размножения. Предполагается, что популяция может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Параметры модели (коэффициенты рождаемости и выживаемости) представлены экспоненциальными функциями численностей обеих возрастных групп, и, тем самым, осуществляется плотностно-зависимая регуляция роста популяции. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что плотностно-зависимые факторы регуляции роста популяции могут привести к возникновению колебаний численности и к хаотическому поведению популяции.

Ключевые слова: Модели популяционной динамики, дискретные во времени модели, возрастная структура, плотностно-зависимые факторы, устойчивость, бифуркации, динамические режимы, хаос.

Введение

Открытие циклических и хаотических режимов в простейших моделях динамики биологических популяций [1–5] дало новый импульс исследованиям природы популяционных колебаний. Обоснование и развитие матричных моделей популяций [6–11] позволяют подробно описывать и исследовать роль и значение возрастной структуры и стадийности развития для поддержания и эволюции популяционной цикличности [12–14]. Наиболее впечатляющими здесь оказываются различные эффекты нелинейности, проявляющиеся уже в простейших моделях популяций с возрастной структурой, представленной всего двумя возрастными группами особей [15–19].

В данной работе продолжено исследование математической модели динамики численности двухвозрастной популяции [4,16,17]. В отличие от предшествующих работ, в которых предполагалось, что на рождаемость или выживаемость определенного возрастного класса влияет только его численность (или численность всей популяции), здесь анализируются случаи, когда коэффициенты рождаемости и выживаемости являются функциями численности обеих возрастных групп. Такая постановка

задачи в полном виде до сих пор не рассматривалась, ее исследование позволяет проследить качественную картину изменения динамического поведения предлагаемой модели (сценарии переходов от устойчивой динамики к периодическим, квазипериодическим или хаотическим режимам) в зависимости от вида плотностной регуляции численности и интенсивности конкурентного давления двух возрастных классов друг на друга.

1. Уравнения динамики

Исследуемая модель соответствует ситуации, когда популяция может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Предполагается, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей – до состояния младшего возраста. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей [16]. Описанная ситуация характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения. Примерами могут служить мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны, белчьи и т.п.), быстросозревающие рыбы (такие как навага, корюшка и др.), многие насекомые, двух- и трехлетние растения [16,17,20]. Именно мышевидные грызуны, быстросозревающие виды рыб и насекомые обладают сложной флуктуирующей динамикой и являются наиболее частыми объектами исследований в экспериментальной и яркими примерами в теоретической популяционной биологии.

При условии, что на развитие популяции оказывают влияние плотностно-зависимые факторы, уравнения динамики численности двухвозрастной лимитированной популяции имеют вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n)y_n, \\ y_{n+1} = s(x_n, y_n)x_n + v(x_n, y_n)y_n, \end{cases} \quad (1)$$

где x – численность младшего возрастного класса; y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции; n – номер периода размножения; $a(x, y)$ – функция, характеризующая зависимость рождаемости от численностей возрастных классов; $s(x, y)$, $v(x, y)$ – функции, определяющие зависимость выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей от соответствующих численностей.

Предполагается, что функции $a(x, y)$, $s(x, y)$, $v(x, y)$ монотонно убывают и стремятся к нулю при бесконечном возрастании каждого из аргументов. Тем самым осуществляется плотностно-зависимое лимитирование роста численности популяции. Действительно, поскольку здесь рассматривается изолированная популяция, населяющая некоторый фиксированный ареал, плотность населения (численность на единицу площади) оказывается пропорциональной (и в этом смысле «синонимичной») численности. Рост численности сопровождается пропорциональным увеличением плотности населения и вызывает цепочку событий (таких, как известный и хорошо изученный стресс-синдром [20]), приводящих в итоге к падению рождаемости или выживаемости.

Далее рассмотрим и сравним поведение этой модели в следующих важных частных случаях.

- Лимитирующие факторы роста численности популяции воздействуют только на рождаемость популяции: $s(x_n, y_n) = s = \text{const}$, $v(x_n, y_n) = v = \text{const}$.

- Действие лимитирующих факторов сосредоточено на стадии неполовозрелого возрастного класса: $a(x_n, y_n) = a = \text{const}$, $v(x_n, y_n) = v = \text{const}$.

- Лимитирующие факторы роста численности популяции действуют только в репродуктивной части популяции: $a(x_n, y_n) = a = \text{const}$, $s(x_n, y_n) = s = \text{const}$.

Функции, характеризующие зависимость значений параметров a , s и v от численности возрастных классов популяции, выбраны по аналогии с моделью Рикера:

$$a(x, y) = ae^{-\alpha x - \beta y}, \quad s(x, y) = e^{-\alpha x - \beta y}, \quad v(x, y) = e^{-\alpha x - \beta y},$$

где a – репродуктивный потенциал популяции, α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на соответствующий демографический параметр. Для фиксированных значений параметров естественны следующие ограничения: $a > 0$, $0 < v \leq 1$, $0 < s \leq 1$.

2. Плотностное лимитирование рождаемости

Рождаемость многих животных, особенно мелких млекопитающих, заметно снижается по мере увеличения численности популяции. Это обычно является основным проявлением стресс-синдрома, приводящего к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов. Подобная картина наблюдается у видов, подверженных сильным колебаниям численности, например, у леммингов, полевок и др. [20]. Данной ситуации соответствует следующий частный случай модели (1):

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \exp(-\alpha x_n - \beta y_n), \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n. \end{cases} \quad (2)$$

При переходе к безразмерным переменным $\beta x \rightarrow x$ и $\beta y \rightarrow y$ модель (2) сводится к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \exp(-\gamma x_n - y_n), \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n, \end{cases} \quad (3)$$

где $\gamma = \alpha/\beta$. Исследование системы упрощается, если ввести параметры $r = as$ и $b = \gamma/s$. Параметр r в этом случае характеризует репродуктивный потенциал популяции, параметр b – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства. Система (3) может иметь единственное ненулевое (нетривиальное) стационарное решение

$$\bar{x} = \frac{1-v}{s(b-vb+1)} \ln \frac{r}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{b-vb+1} \ln \frac{r}{1-v} \quad (4)$$

с условиями существования $r \neq 0$, $r \geq 1-v$, $0 \leq v < 1$, $v < (1+b)/b$.

Устойчивость решения (4) определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению

$$\lambda^2 + \lambda \left(\frac{b(1-v)}{1+b(1-v)} \ln \frac{r}{1-v} - v \right) + \frac{1-v}{1+b(1-v)} \left(bv - b - 1 - (1+bv) \ln \frac{r}{1-v} \right) = 0.$$

Область устойчивости ограничивается следующими поверхностями:

$$\lambda = 1 : \quad r = 1 - v,$$

$$\lambda = -1 : \quad r = (1 - v) \exp \left(\frac{2v(b - bv + 1)}{(b + bv - 1)(1 - v)} \right), \quad (5)$$

$$|\lambda| = 1 : \quad r = (1 - v) \exp \left(\frac{(2 - v)(b - bv + 1)}{(1 - v)(1 - bv)} \right). \quad (6)$$

Граница области устойчивости $r = 1 - v$ совпадает с условием существования нетривиального равновесия. При ее пересечении вглубь области устойчивости нулевое решение теряет устойчивость, и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение (4).

Как видно из рис. 1, *а*, *б*, чем больше значение коэффициента b , тем меньше площадь фигуры, образованной осями координатной плоскости (v, r) и кривой (5). Соответственно, с ростом параметра b потеря устойчивости решения (4) при переходе через границу $\lambda = -1$ происходит при более низких значениях репродуктивного потенциала популяции.

Для кривой (6) наблюдается противоположная ситуация, а именно с ростом параметра b область между осями координатной плоскости (v, r) и границей устойчивости $|\lambda| = 1$ расширяется (рис. 1, *в*). Соответственно, потеря устойчивости ненулевого равновесного решения происходит при более высоких значениях коэффициента r .

Несложно показать, что кривые (5) и (6) в полосе $0 < v < 1$ имеют точку пересечения только при $3/4 < b < 1$.

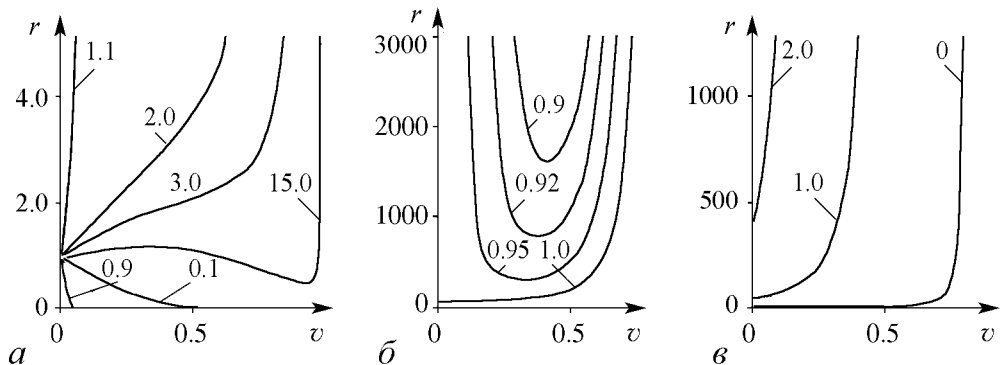


Рис. 1. Кривые, ограничивающие область устойчивости нетривиального решения системы (3) в полосе $0 \leq v < 1$ при фиксированных значениях параметра b (указаны на соответствующих кривых); *а*, *б* – график функции (5), *в* – график функции (6)

Изменение области устойчивости нетривиального равновесия системы (3) в координатах $(v; r)$ при вариациях значений параметра b представлено на рис. 2. В зависимости от того, каким способом происходит потеря устойчивости ненулевого решения системы (3), можно выделить три диапазона значений параметра b .

1. $0 \leq b \leq 3/4$. В этом отрезке значений параметра b кривые (5) и (6) не имеют точек пересечения. Область устойчивости ограничивается одной кривой (6) и существенно увеличивается с ростом параметра b .

Потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых, которые при дальнейшем удалении

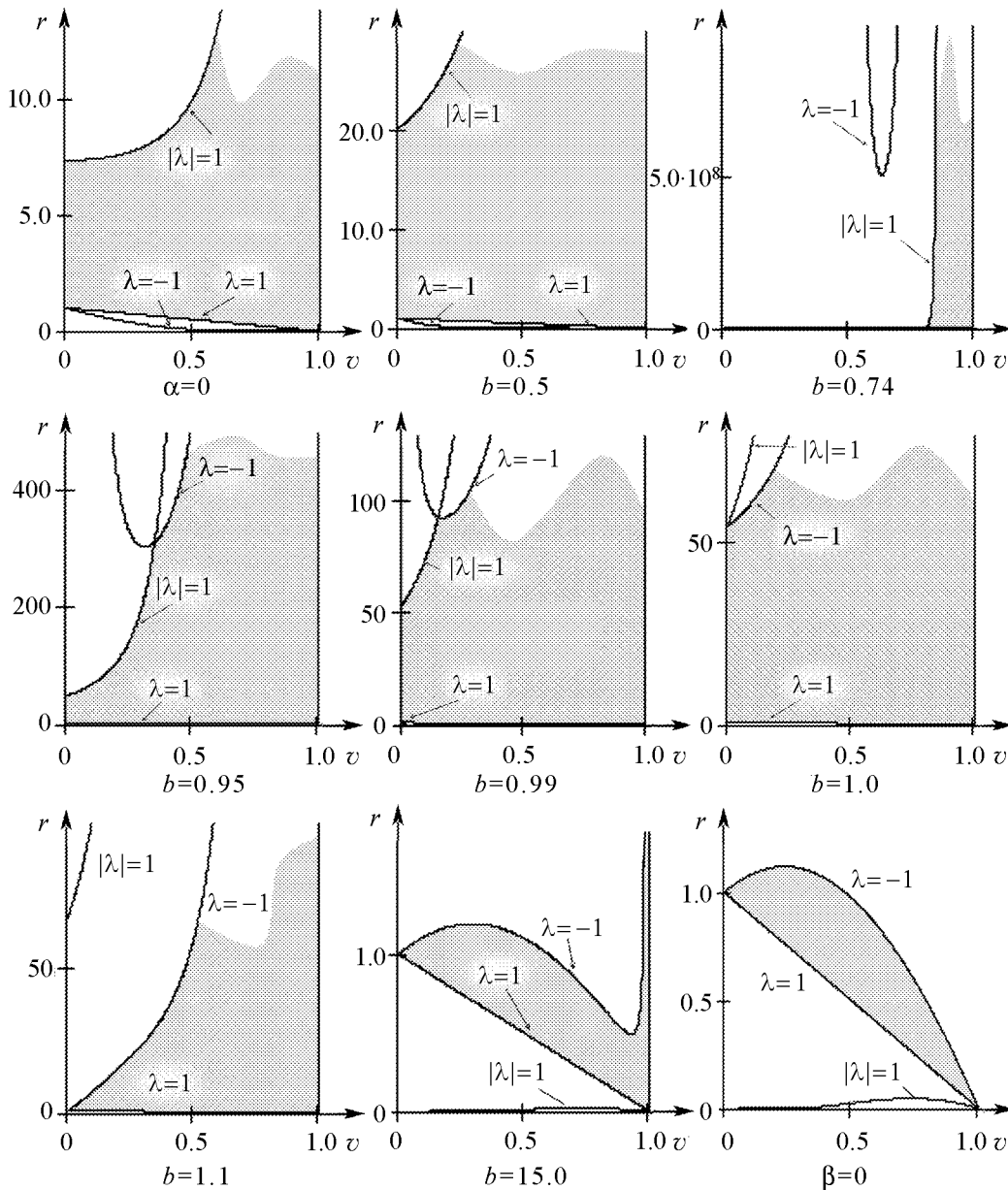


Рис. 2. Область устойчивости нетривиального решения системы (3) при фиксированных значениях параметра b

параметров v и r от границы устойчивости разрушаются с образованием весьма сложных предельных структур.

Таким образом, уменьшение рождаемости с ростом численности взрослых особей является эффективным механизмом регулирования численности, но может привести к возникновению достаточно сложно организованных колебаний численности. Лимитирование рождаемости молодью, а именно снижение рождаемости с ростом численности младшего возрастного класса, приводит к существенному увеличению области устойчивости равновесной численности популяции. Потеря устойчивости происходит с увеличением параметра r (тем скорее, чем меньше параметр выживаемости v).

На рис. 3 представлена бифуркационная диаграмма системы (3) для диапазона $0 \leq b \leq 3/4$, демонстрирующая зависимость предельного распределения численности младшего возрастного класса (x) от величины параметра r . Диаграмма дополнена «портретами» аттракторов, которые соответствуют конкретным значениям параметра r . Для визуализации области регулярного, квазипериодического и хаотического поведения на рис. 3 представлен график значений старшего показателя Ляпунова (λ) и размерности аттрактора (D). Показатели Ляпунова были вычислены по алгоритму Бенеттина, размерность аттрактора находилась по формуле Каплана-Йорке [21,22].

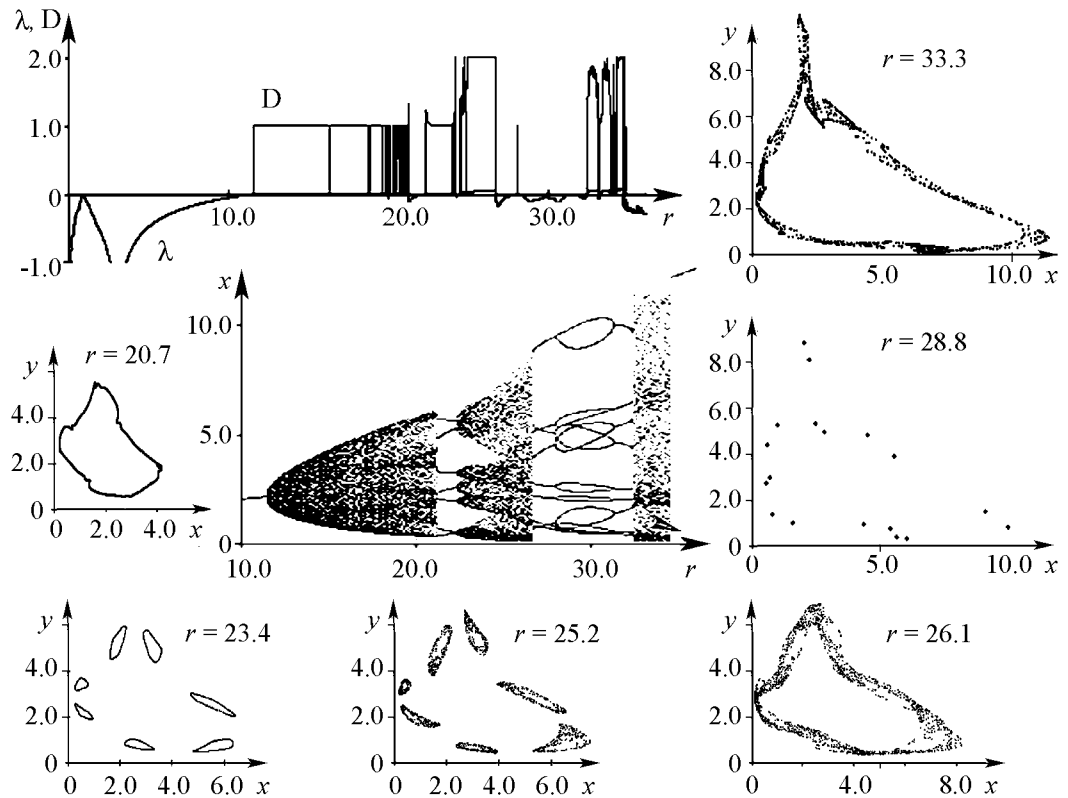


Рис. 3. Изменение размерности аттрактора и старшего показателя Ляпунова в зависимости от значения параметра r ; бифуркационная диаграмма динамической переменной x при изменении параметра r и значениях $b = 0.2$ и $v = 0.1$; аттракторы системы (3), соответствующие конкретным значениям параметра r

Бифуркационная диаграмма и график размерности хорошо дополняют друг друга. Потеря устойчивости приводит к предельному циклу (инвариантной кривой) размерности 1, а далее наблюдаются серии переходов инвариантных кривых, циклов конечной длины, аттракторов различной размерности, включая аттракторы максимальной размерности два.

2. $3/4 < b < 1$. При переходе параметра b через бифуркационное значение $b = 3/4$ добавляется новая граница области устойчивости (6), которая с ростом параметра b приводит к ее сужению (см. рис. 2). Потеря устойчивости нетривиального равновесия через эту границу происходит при переходе одного из собственных чисел через (-1) и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Вместе с тем при $3/4 < b < 1$ сохраняется граница области устойчивости (6), соответствующая $|\lambda| = 1$.

Таким образом, дальнейший рост ограничения рождаемости молодью приводит к уменьшению области устойчивости равновесной численности популяции. При этом меняется качественная картина потери устойчивости: появляется и увеличивается с ростом параметра b зона значений параметров v и r , переход в которую сопровождается потерей устойчивости равновесия и появлением 2-цикла.

3. $b \geq 1$. Область устойчивости ограничивается одной кривой (5) и существенно уменьшается с ростом параметра b (см. рис. 2). Потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через (-1) и сопровождается рождением предельного 2-цикла. С ростом значений параметра b происходит сужение области устойчивости.

В случае $\beta = 0$ потеря устойчивости происходит через границу $\lambda = -1$. За этой границей изменения численности возрастных классов носят характер расходящихся колебаний с периодом в 2 года. Численность детей при этом в годы минимумов достигает нуля, а в годы максимумов экспоненциально растет. Колебания численности взрослых происходят асинхронно с колебаниями приплода, причем и минимумы и максимумы экспоненциально растут, но с разными скоростями, и амплитуда колебаний увеличивается.

Проведенное исследование показывает, что падение рождаемости с ростом численности взрослых особей оказывается эффективным механизмом регуляции роста численности, но при росте репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию. Именно этот механизм является, по-видимому, определяющим в поведении численности мелких млекопитающих, таких как лемминги и некоторые полевки [23].

Если коэффициент рождаемости уменьшается еще и ростом численности приплода, то такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при слабом воздействии, не превосходящим регуляторную роль взрослых особей. В этом случае значительно увеличивается зона параметрической устойчивости популяции. Возможно, это происходит в популяциях крупных млекопитающих, самки которых перестают размножаться в течение значительного периода «воспитания» потомства. Наиболее характерный пример – прайд львов.

Регуляция интенсивности рождаемости преимущественно численностью приплода оказывается неэффективной: небольшое повышение репродуктивного потенциала позволяет популяции «ускользнуть» и перейти к экспоненциальному росту, который приведет к формированию новых механизмов сдерживания.

3. Плотностное лимитирование выживаемости молоди

Наиболее распространенным механизмом регулирования уровня численности является уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Ранее случай двухвозрастной модели при плотностном лимитировании выживаемости младших возрастов был изучен довольно основательно. В работах [15–17] приведен ряд результатов исследования частного случая модели (1), когда выживаемость молоди линейно или экспоненциально зависит от численности самих младших возрастов. Однако для многих животных выживаемость молоди определяется не только (и не столько) численностью молоди, но зависит и от численности взрослых особей. Крайним случаем здесь является каннибализм (например, у некоторых видов рыб), когда взрослые особи частично питаются собственным приплодом, снижая тем самым численность своих популяций [24]. Другой интересный пример зависимости выживаемости приплода от численности взрослых особей описан для популяций полевок, обитающих на севере Скандинавии. Оказалось, что «качество потомства», определяющее его выживаемость, существенно зависит от плотности населения взрослых особей и падает с ее увеличением из-за дефицита ресурсов жизнедеятельности у самок в период беременности и лактации (материнский эффект) [25].

Уравнения динамики популяции, регуляция роста которой осуществляется путем снижения выживаемости молоди, имеют вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n \exp(-\alpha x_n - \beta y_n) + vy_n. \end{cases} \quad (7)$$

Модель (7) при замене переменных $\alpha x \rightarrow x$ и $\alpha y \rightarrow y$ сводится к

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n \exp(-x_n - \rho y_n) + vy_n, \end{cases} \quad (8)$$

где $\rho = 1/\gamma = \beta/\alpha$ – параметр, характеризующий соотношение интенсивности лимитирования выживаемости младшей возрастной группы за счет половозрелых особей и самолимитирования. Исследование системы упрощается, если вместо параметра ρ ввести параметр $c = \rho/a$. Единственное ненулевое стационарное решение (8)

$$\bar{x} = \frac{1}{1+c} \ln \frac{a}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{a(1+c)} \ln \frac{a}{1-v} \quad (9)$$

существует при $a \geq 1-v$ и $0 \leq v < 1$.

Устойчивость этого решения определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению

$$\lambda^2 - \lambda \left(\frac{c(1-v)}{1+c} \ln \frac{1-v}{a} + v \right) - (1-v) \left(1 + \frac{1}{1+c} \ln \frac{1-v}{a} \right) = 0.$$

Границы области устойчивости определяются следующими уравнениями:

$$\lambda = 1 : \quad a = a_1 = 1 - v,$$

$$\lambda = -1 : \quad a = a_2 = (1 - v) \exp \left(\frac{2v(1 + c)}{(c - 1)(1 - v)} \right), \quad (10)$$

$$|\lambda| = 1 : \quad a = a_3 = (1 - v) \exp \left(\frac{(2 - v)(1 + c)}{1 - v} \right). \quad (11)$$

Граница области устойчивости $a = 1 - v$ совпадает с условием существования нетривиального равновесия. При ее пересечении вглубь области устойчивости нулевое решение теряет устойчивость, и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение. Поведение кривых (10), (11) в зависимости от значений параметра c представлено на рис. 4.

Кривая (10) при $0 < c < 1$ лежит вне области существования нетривиального равновесия («под» прямой $a = 1 - v$). Если $c > 1$, кривая (10) пересекает область существования (полосу $0 \leq v < 1$), монотонно возрастая по v (от 1 при $v = 0$) и стремясь к бесконечности при $v \rightarrow \infty$. Скорость роста по v зависит от параметра c и убывает с ростом этого параметра. Кривые с большим значением c лежат «под» кривыми с меньшим значением (рис. 4, а).

Кривая (11) пересекает область существования нетривиального равновесия при любом значении параметра $c > 0$, монотонно возрастает по v (от $a = \exp(2(1 + c))$ при $v = 0$), стремясь к бесконечности при $v \rightarrow \infty$. Скорость роста по v зависит от параметра c и возрастает с ростом этого параметра. Кривые с большим значением c лежат «над» кривыми с меньшим значением (рис. 4, б).

Таким образом, легко проследить изменение области устойчивости системы (8) в координатах $(v; a)$ при изменении параметра c (рис. 5).

В зависимости от того, каким способом происходит потеря устойчивости нетривиального решения системы (8) можно выделить следующие диапазоны значений параметра c .

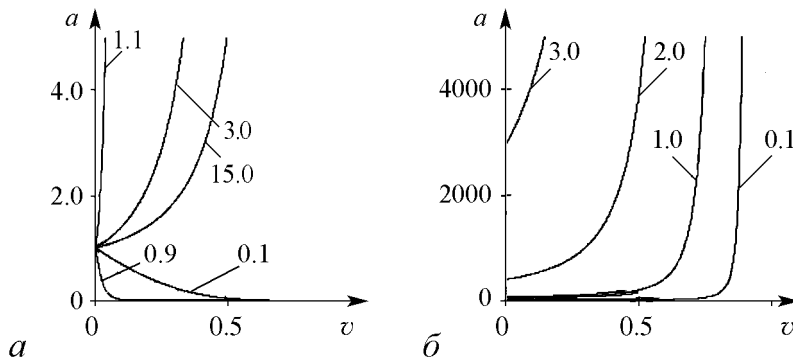


Рис. 4. Кривые, ограничивающие область устойчивости нетривиального решения системы (8), при фиксированных значениях параметра c (указаны на соответствующих кривых), а – график функции (10), б – график функции (11)

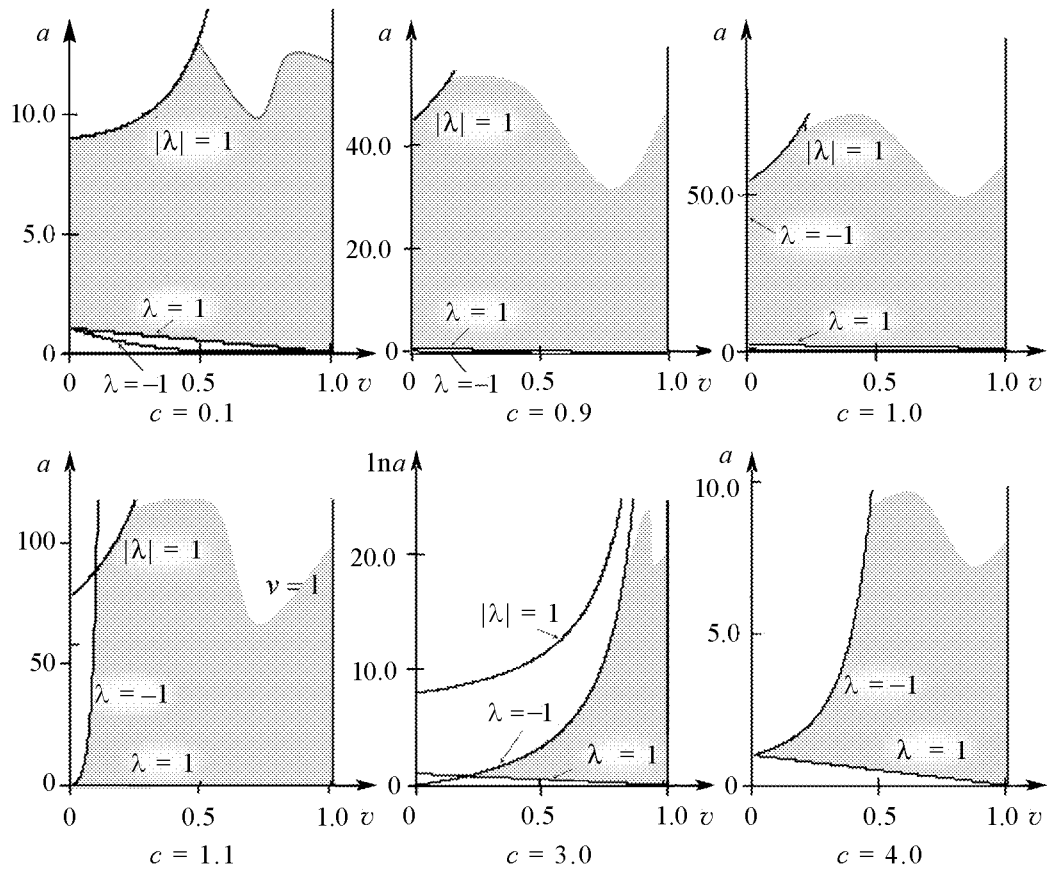


Рис. 5. Область устойчивости нетривиального решения системы (8) при фиксированных значениях параметра c

1. $0 < c \leq 1$. В этом случае область устойчивости ограничивается одной кривой (11) и существенно увеличивается с ростом параметра c . Потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1.

Таким образом, добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и лимитирование взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых) приводит, наряду с уменьшением равновесной численности популяции, к существенному увеличению области ее устойчивости. Качественная картина потери устойчивости при этом не меняется. Потеря устойчивости происходит при росте параметра рождаемости a (тем скорее, чем меньше параметр выживаемости v) или при убывании выживаемости (при больших значениях рождаемости).

2. $1 < c < 3$. При переходе параметра c через бифуркационное значение $c = 1$, добавляется новая граница области устойчивости (10), которая с ростом параметра c приводит к существенному ее сужению. Потеря устойчивости нетривиального равновесия через эту границу происходит при переходе одного из собственных чисел через (-1) и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Вместе с тем при $1 < c < 3$ сохраняется граница области устойчивости (11), соответствующая $|\lambda| = 1$, которая пересекается с кривой (10) при $v = 2(c - 1) / (c + 1)$.

Таким образом, дальнейший рост ограничения выживаемости младшей группы взрослыми особями приводит, наряду с уменьшением равновесной численности популяции, к существенному уменьшению и области ее устойчивости. При этом меняется качественная картина потери устойчивости: появляется большая зона значений параметров v и a , увеличивающаяся с ростом параметра c , переход в которую сопровождается потерей устойчивости, и появлением 2-цикла.

3. $c \geq 3$. Кривая (11) находится выше (10). Следовательно, в этом случае область устойчивости ограничивается одной кривой (10) и существенно уменьшается с ростом параметра c . Потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через (-1) и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Самолимитирование выживаемости младшего возрастного класса практически не играет роли, и поведение системы качественно аналогично частному случаю системы (7) при $\alpha = 0$.

Результаты численного эксперимента. Наглядное представление о динамических режимах системы (8) при $0 < c \leq 1$ дает карта динамических режимов [22], построенная на плоскости параметров (a, v) для начального условия $x_0 = 0.3, y_0 = 0.1$ и $c = 0.1$. Карта динамических режимов дополнена бифуркационными диаграммами для различных значений параметра выживаемости молоди v (рис. 6). Это позволяет

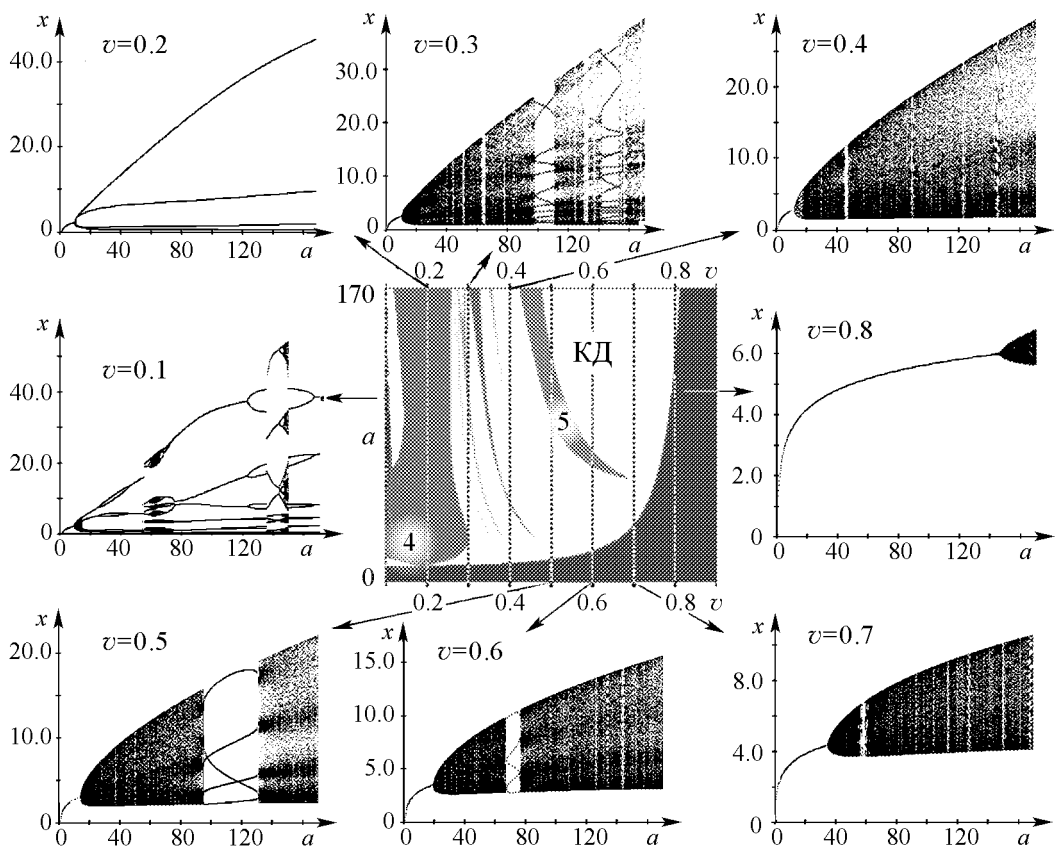


Рис. 6. Карта динамических режимов системы (8) для начального условия $x_0 = 0.3, y_0 = 0.1, c = 0.1$ на плоскости параметров $(a \in [0; 170], v \in [0.1; 0.9])$; КД – квазипериодическая динамика

визуально оценить, какие режимы динамики наблюдаются при различных значениях параметра a . Бифуркационные диаграммы динамической переменной x при изменении параметра $a \in [0; 170]$ демонстрируют срезы динамических режимов при конкретных значениях параметра v .

Потеря устойчивости, происходящая при некотором критическом значении параметра рождаемости, сопровождается, как правило, возникновением аperiodических режимов. Исключением является возникновение конечного 4-цикла при $v = 0.2$. Вместе с тем, в областях сложной динамики имеется множество окон периодичности – интервалов значений параметра a , где реализуется устойчивый цикл конечного периода (в системе существуют ярко выраженные устойчивые циклы периода 4 и 5).

Дополнительно были найдены показатели Ляпунова и определена размерность аттракторов, которая оказалась равной 1 для большинства аperiodических режимов. Аттракторы дробной размерности (большей 1), наблюдались в диапазоне значений $0 < c \leq 1$ либо при малых значениях параметра выживаемости старшего возрастного класса, либо при очень высоких значениях параметра рождаемости.

Бифуркационная диаграмма, демонстрирующая усложнение динамики через каскад бифуркаций удвоения периода при $c \geq 3$ представлена на рис. 7.

Диаграмма дополнена графиками старшего показателя Ляпунова и размерности аттрактора. Возникающие в этом случае хаотические структуры имеют размерность чуть больше единицы. Причем с ростом значений параметра a размерность аттрактора медленно увеличивается. На рисунке приведен также наиболее часто встречающийся здесь тип аттрактора, который характеризуется большими размахами значений численности между крайними точками и напоминает аттрактор Эно (Хенона) [22].

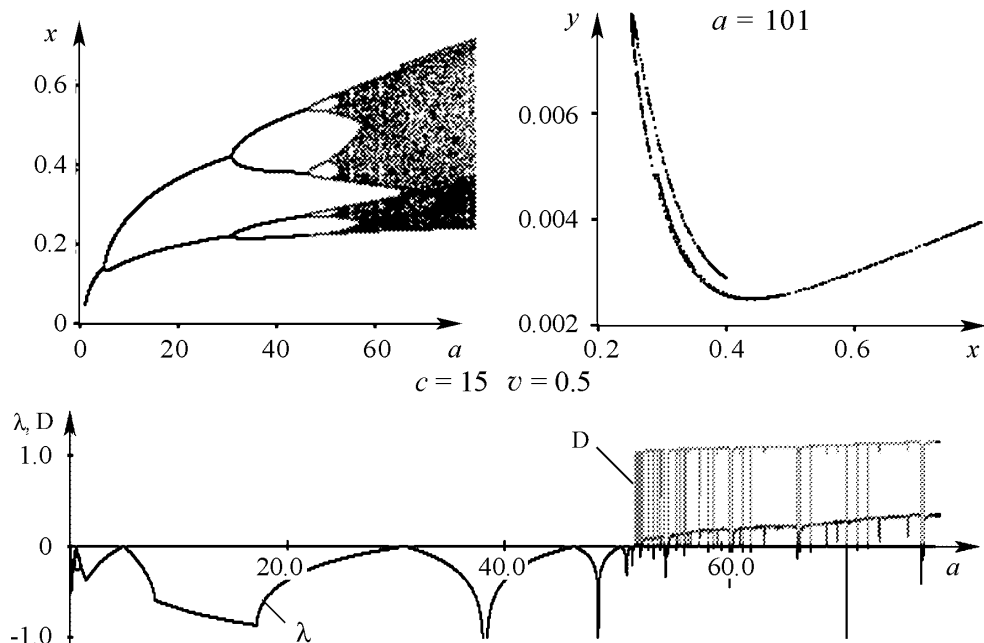


Рис. 7. Бифуркационная диаграмма и графики зависимости старшего показателя Ляпунова и размерности аттрактора от значений параметра a

4. Плотностная регуляция выживаемости репродуктивных возрастов

В предыдущих исследованиях [16] было показано, что когда плотностная регуляция роста численности осуществляется на уровне половозрелых возрастных групп, потеря устойчивости равновесного состояния сопровождается появлением 2-цикла. Однако область значений параметров, для которой характерно сложное поведение (наличие циклов и, возможно, хаоса), оказывается весьма небольшой. Усложним функцию выживаемости взрослых особей добавлением зависимости от плотности молодежи и взрослых.

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n s + \exp(-\alpha x_n - \beta y_n) y_n. \end{cases} \quad (12)$$

Исследование модели (12) при замене переменных $\beta x \rightarrow x$ и $\beta y \rightarrow y$ сводится к исследованию следующей системы:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = x_n s + \exp(-\gamma x_n - y_n) y_n, \end{cases} \quad (13)$$

где $\gamma = \alpha/\beta$ параметр, характеризующий отношение интенсивности лимитирования выживаемости старшей возрастной группы за счет лимитирования младшего возрастного класса и самолимитирования. Система (13) может иметь единственное ненулевое стационарное решение, определяемое уравнениями

$$\bar{x} = \frac{a}{a\gamma + 1} \ln \frac{1}{1 - as}, \quad \bar{y} = \frac{1}{a\gamma + 1} \ln \frac{1}{1 - as}. \quad (14)$$

Условия существования решения (14) удовлетворяют неравенствам $as < 1$, $0 < s < 1$, и его устойчивость определяется значениями собственных чисел уравнения

$$\lambda^2 + \lambda(1 - as) \left(\frac{1}{a\gamma + 1} \ln \frac{1}{1 - as} - 1 \right) + \frac{a\gamma(1 - as)}{1 + a\gamma} \ln \frac{1}{1 - as} - as = 0.$$

Удобным параметром для исследования области устойчивости нетривиального равновесия (14) является величина $h = a\gamma$. Границы области устойчивости ненулевого стационарного решения определяются следующими поверхностями:

$$\lambda = 1 : \quad a = \frac{1}{s}, \quad (15)$$

$$\lambda = -1 : \quad a = \frac{1}{s} \left(1 - \exp \left(2 \cdot \frac{h+1}{h-1} \right) \right), \quad (16)$$

$$|\lambda| = 1 : \quad as + \frac{h(1 - as)}{h + 1} \ln(1 - as) + 1 = 0. \quad (17)$$

В зависимости от значений параметра h можно выделить следующие изменения области устойчивости системы (13).

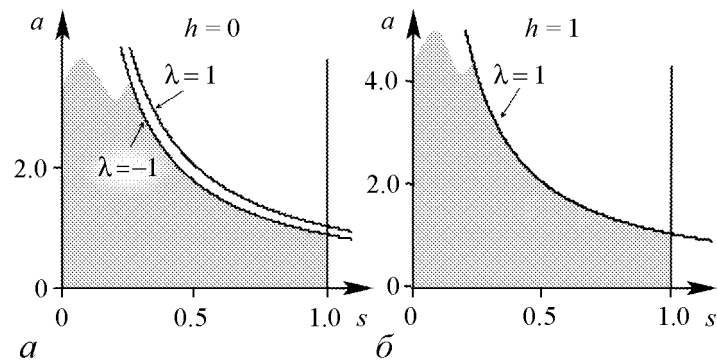


Рис. 8. Область устойчивости модели (13) при фиксированных значениях параметра h

При $h < 1$, кривая (16) располагается под графиком (15) (рис. 8). Чем ближе h к 1, тем меньше расстояние между кривыми (15) и (16). Следовательно, потеря устойчивости нетривиального равновесия происходит через границу $\lambda = -1$ и сопровождается удвоением периода, до момента перехода через $\lambda = 1$ (рис. 8). Дальнейшее движение в область неустойчивости сопровождается уходом траекторий на бесконечность. Причем значение $h = 0$ соответствует предельному случаю модели (12), когда $\alpha = 0$.

При $h \geq 1$ потеря устойчивости нетривиального равновесия происходит, когда один из корней характеристического уравнения равен единице, и сопровождается уходом траекторий на бесконечность.

Таким образом, уменьшение выживаемости половозрелых особей с ростом численности популяции не может служить эффективным механизмом сдерживания популяционного роста.

Заключение

Проведенное исследование динамического поведения популяции при различных механизмах регуляции роста численности показало, что наиболее эффективными механизмами регуляции являются: уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Неудивительно, что именно эти механизмы регуляции численности широко представлены в природных популяциях. Уменьшение рождаемости с ростом плотности населения фиксируется у многих млекопитающих, особенно мелких, у некоторых птиц, пресмыкающихся и амфибий. Падение выживаемости приплода, прямо или опосредованно связанное с ростом его численности, также широко распространено, в том числе у крупных млекопитающих. Вместе с тем, мы видим, что именно такая регуляция роста численности при увеличении потенциальных репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию. Мы только-только начинаем осознавать эволюционные возможности развития экологически лимитированных популяций, обладающих возрастной структурой [26–28]. Сценарии их генетического и динамического развития очень впечатляют и весьма далеки до полного понимания и описания.

Зона параметрической устойчивости популяции может существенно увеличиться, если коэффициент рождаемости будет уменьшаться не только с ростом численности половозрелых особей, но еще и с ростом численности приплода. Однако такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при слабом воздействии, не превосходящим регуляторную роль взрослых особей. Аналогично, увеличивает область параметрической устойчивости популяции добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и небольшое лимитирование взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых). Вместе с тем, регуляция выживаемости молодежи преимущественно взрослыми особями оказывается малоэффективной: область устойчивости сильно сужается, и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные биениям.

Регуляция интенсивности рождаемости исключительно численностью приплода также оказывается весьма ограниченной: небольшое повышение репродуктивного потенциала позволяет популяции «ускользнуть» и перейти к экспоненциальному росту, который приведет к формированию новых механизмов регулирования.

Не может служить эффективным механизмом сдерживания популяционного роста и уменьшение выживаемости половозрелых особей, происходящее с ростом плотности населения популяции. Хотя такой механизм в той или иной форме представлен у многих животных, он, по-видимому, служит иным целям (оптимизации процесса расселения, экологической регуляризации и т.п.) нежели ограничению роста численности.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-II-CO-06-006, № 09-I-P15-01, № 09-I-OBH-12) и РФФИ (проект № 09-04-00146).

Библиографический список

1. *Ricker W.E.* Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. Vol. 11, № 5. P. 559.
2. *May R.M.* Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press, 1974.
3. *May R.M.* When two and two make four: nonlinear phenomena in ecology // *Proc. R. Soc. London.* 1986. B228, N1252, C. 241.
4. *Шануро А.П.* К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // В сб.: Управление и информация. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 96.
5. *Шануро А.П., Луннов С.П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М: Наука, 1983. 132 с.
6. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika.* 1945. Vol. 33, № 3. P. 183.
7. *Leslie P.H.* Some further notes on the use of matrices in population mathematics// *Biometrika.* 1948.

8. *Lefkovich L.P.* The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*, 1965. Vol. 21. P. 1.
9. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
10. *Логофет Д.О.* К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами // *Журнал общей биологии*. 1991. Т. 52, № 6. С. 793.
11. *Логофет Д.О., Белова И.Н.* Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // *Фундаментальная и прикладная математика*. Москва. 2007. Т. 13, № 4. С. 145.
12. *Hastings A.* Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability, and chaos // *Theor. Popul. Biol.* 1992. Vol. 41, № 3. P. 388.
13. *Lebreton J.D.* Demographic models for subdivided populations: The renewal equation approach // *Theor. Popul. Biol.* 1996. Vol. 49, № 3. P. 291.
14. *Kooi B.W. and Koopman S.A.L.M.* Discrete event versus continuous approach to reproduction in structured population dynamics // *Theor. Popul. Biol.* 1999. Vol. 56, № 1. P. 91.
15. *Шапиро А.П.* Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции // *Исследования по математической популяционной экологии*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 3.
16. *Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В.* Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами // *Математические исследования в популяционной экологии*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4.
17. *Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // *Обозрение прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1, № 6. С. 988.
18. *Недорезов Л.В., Неклюдова В.Л.* Непрерывно-дискретная модель динамики численности двухвозрастной популяции. *Сибирский экологический журнал*, 1999, Т. 4. С. 371.
19. *Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В.* Дискретно-непрерывная модель динамики численности двуполой популяции // *Сибирский математический журнал*. 2003. Т. 44, № 3. С. 650.
20. *Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. С. 416.
21. *Неймарк Ю.И., Ланда П.С.* Стохастические и хаотические колебания. М.: Наука, 1987. С. 424.
22. *Кузнецов С.П.* Динамический хаос. М.: Физматлит, 2001. С. 296.
23. *Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.* Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
24. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 357 с.
25. *Inchausti P., and Ginzburg L.R.* 1998. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // *Journal of Animal Ecology* 67: 180–194.

26. *Charlesworth B.* Natural selection on multivariate traits in age-structured populations // Proc. R. Soc. Lond. B. 1993. P. 47.
27. *Ferriere R., Gatto M.* Chaotic population dynamics can result from natural selection // Proc. R. Soc. Lond. B 1993. P. 33.
28. *Фрисман Е.Я., Жданова О.Л.* Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. 2009. Т. 45, № 9. С. 1277.

*Институт комплексного анализа
региональных проблем ДВО РАН*

*Поступила в редакцию 29.05.2009
После доработки 6.10.2009*

DYNAMIC MODES OF TWO-AGE POPULATION MODEL

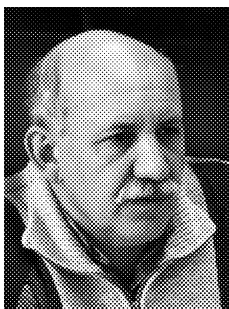
E.Ya. Frisman, G.P. Neverova, O.L. Revutskaya, M.P. Kulakov

In this paper we research a mathematical model of dynamics for the population number. We considered the population of the two-age classes by the beginning of the next season: the younger, one including not reproductive individuals, and the senior class, consisting of the individuals participating in reproduction. The model parameters (birth rate and survival rates) represent the exponential functions of the both age groups numbers. According to this supposition the density-dependent factors restrict the development of population. Analytical and numerical analysis of the model is made. We investigate the dynamic modes of the model. It is shown that density-dependent factors of regulation for the population number can lead to generation of fluctuations and chaotic dynamics behavior of the population.

Keywords: Population models equations, discrete-time systems, age distribution, density-dependent, stability, bifurcations, dynamic modes, chaos.

Фрисман Ефим Яковлевич – родился в 1948 году в Сталинабаде (ныне Душанбе), окончил Новосибирский государственный университет (1971). После окончания НГУ работал в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН, где с 1988 года заведовал лабораторией математического моделирования экологических систем. С 2002 года – директор Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (Биробиджан). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук (1982) в Институте цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск) и доктора биологических наук (1989) в Институте биофизики ДВО РАН (Красноярск) в области математической популяционной биологии и теории эволюции. Автор 4-х монографий (две вышли в издательстве «Наука» и две – в ДВО АН СССР). Опубликовал более 120 научных работ по общим вопросам математического моделирования и по конкретным моделям экологических и популяционных систем. Соровский профессор.

679016, Еврейская автономная область, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: frisman@mail.ru





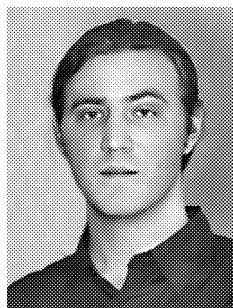
Неверова Галина Петровна – родилась в 1982 году, окончила факультет математики и информатики в Биробиджанском государственном педагогическом институте (ныне Дальневосточная государственная социально-гуманитарная академия) в 2004 году. В 2007 году окончила очную аспирантуру Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН по специальности «Биофизика». Работает младшим научным сотрудником в лаборатории математического моделирования динамики региональных систем ИКАРП ДВО РАН. Основные научные интересы сосредоточены в области математического моделирования экологических систем. Опубликовала 10 работ по исследуемой тематике.

679016, Еврейская автономная область, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: galina.nev@gmail.com



Ревуцкая Оксана Леонидовна – родилась в 1982 году, окончила факультет математики и информатики в Биробиджанском государственном педагогическом институте (ныне Дальневосточная государственная социально-гуманитарная академия) в 2004 году. В 2007 году окончила очную аспирантуру Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН по специальности «Биофизика». Работает младшим научным сотрудником в лаборатории математического моделирования динамики региональных систем ИКАРП ДВО РАН. Основные научные интересы сосредоточены в области математического моделирования экологических систем. Опубликовала 10 работ по исследуемой тематике.

679016, Еврейская автономная область, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: oksana-rev@mail.ru



Кулаков Матвей Павлович – родился в 1982 году, окончил факультет математики и информатики в Биробиджанском государственном педагогическом институте (ныне Дальневосточная государственная социально-гуманитарная академия). Работает младшим научным сотрудником в лаборатории математического моделирования динамики региональных систем ИКАРП ДВО РАН. Основные научные интересы сосредоточены в области математического моделирования экологических систем, нелинейной динамики, синхронизации, теории колебаний.

679016, Еврейская автономная область, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
E-mail: k_matvey@mail.ru