



УДК 517.9, 574.34

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-6-653-678>

## Подходы к исследованию мультистабильности пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции

*М. П. Кулаков, Е. Я. Фрисман*

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН  
Россия, 679016 Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4  
E-mail: k\_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Автор для переписки Матвей Павлович Кулаков, k\_matvey@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2020, принята к публикации 31.08.2020, опубликована 30.11.2020

**Цель** работы – исследование пространственно-временной динамики лимитированных популяций с возрастной структурой, заселяющих двумерный ареал и способных на миграцию на большие расстояния. Для этого предложена модель – система нелокально связанных нелинейных двумерных отображений с нелинейной функцией связи. Исследуются условия возникновения разных типов неоднородного пространственного распределения, сочетающие когерентные и некогерентные режимы на разных участках, а также уединенные состояния. **Методы.** Для диагностики и исследования мультистабильного характера разных режимов пространственно-временной динамики использовался показатель синхронизации и параметр порядка. В дополнение предложен способ оценки числа уединенных состояний. При проведении численных экспериментов генерировалось множество случайных начальных условий и на основе этих показателей оценивалась вероятность формирования того или иного режима. **Результаты.** Описано три основных режима. Равномерное распределение с полной или частичной синхронизацией, вероятность формирования которого падает по мере снижения силы и (или) радиуса связи. Неоднородное распределение, с узорами в виде пятен, полос или лабиринтов, соответствующее кластерной синхронизации. Распределение с сильно раздробленными пятнами, но в целом с когерентной динамикой. Показано, что при определенных условиях эти режимы синхронизации сосуществуют. Обнаружено, что независимо от наблюдаемого режима в большинстве случаев пространственно-временная динамика содержит случайно расположенные на ареале одиночные элементы с сильными выбросами численностей (уединенные состояния). **Заключение.** Выявлена парадоксальная ситуация: по мере того как элементы оказываются менее связанными, а их динамика менее согласованной, число уединенных состояний растет. В результате элементы с выбросами все чаще синхронизируются между собой и образуют кластеры, перемешанные с кластерами синхронных популяций с иным типом динамики, либо кластеры на основе уединенных состояний появляются на фоне абсолютно несинхронной динамики.

**Ключевые слова:** метапопуляция, пространственно-временная динамика, нелокальная связь, синхронизация, кластеризация, уединенные состояния, мультистабильность.

**Образец цитирования:** Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Подходы к исследованию мультистабильности пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции // Известия вузов. ПНД. 2020. Т. 28, № 6. С. 653–678.  
<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-6-653-678>

Статья опубликована на условиях лицензии *Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)*.

**Финансовая поддержка.** Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН и частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00073а.

## Approaches to study of multistability in spatio-temporal dynamics of two-age population

*M. P. Kulakov, E. Ya. Frisman*

Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, RAS  
4, Sholom-Aleikhem St., Birobidzhan 679016, Russia  
E-mail: k\_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru

Correspondence should be addressed to Matvey P. Kulakov, k\_matvey@mail.ru

*Received 15.07.2020, accepted 31.08.2020, published 30.11.2020*

**Purpose** of the work is to study spatio-temporal dynamics of limited two-age structured populations that populate a 2D habitat and capable of long-range displacement of individuals. We proposed the model that is the network of nonlocally coupled nonlinear maps with nonlinear coupling function. Conditions for the emergence of different types of heterogeneous spatial distribution, combining coherent and incoherent regimes in different sites and solitary states are studied. **Methods.** In order to study the multistability of the dynamics in space and time, we used the synchronization factor and the order parameter. In addition, the method for estimating a number of solitary states is proposed. During numerical experiments, we generated many random initial conditions and computed these indicators for asymptotic space-time regime, and estimated the probability of a specific scenario. **Results.** Three typical regimes of spatio-temporal dynamics are described. The first one is a homogeneous distribution with full or partial synchronization. The probability of this scenario decreases as the strength and/or radius of coupling decreases. The second is a heterogeneous distribution with spots, stripes or labyrinths patterns, corresponding to cluster synchronization. The last one is highly fragmented spots, but in general with coherent dynamics. It was shown that these regimes coexist under certain conditions. Moreover, in most cases, the spatio-temporal dynamics contains randomly located single elements with outbreak of population size (solitary states) regardless of the observed regime of most others. **Conclusion.** The following paradoxical situation was revealed. As the elements become less coupled and the dynamics more incoherent, the number of solitary states increases. As a result, the elements with outbreak are more often synchronized with each other and form clusters of solitary states mixed with clusters of synchronous populations, or with highly fragmented clusters, or such clusters appear against the background of absolutely non-synchronous dynamics.

*Key words:* metapopulation, spatio-temporal dynamics, nonlocal coupling, synchronization, clustering, solitary states, multistability.

*Reference:* Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Approaches to study of multistability in spatio-temporal dynamics of two-age population. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 28, no. 6, pp. 653–678.  
<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-6-653-678>

*This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

*Acknowledgements.* This work was performed in the framework of the State targets of the Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS and partially supported by the Russian Foundation for Basic Research according to the research project No. 18-04-00073a.

### Введение

Системы и решетки систем связанных нелинейных осцилляторов занимают важное место в нелинейной динамике. Являясь динамическими системами большой размерности они представляют отнюдь не только теоретический интерес, но и находят множество применений в радиофизике [1, 2], нейронауках [3–5], экономике [6–8], популяционной биологии [9–19] и др. Традиционно, исследования этих систем направлены на изучение механизмов синхронизации динамики пространственно разобщенных элементов, а также поиска причин, приводящих к сложным стационарным или нестационарным пространственным структурам (спирали, волны и т.п.). В данной работе изучаются оба этих аспекта в системе миграционно связанных популяций животных, которые проживают на двумерном ареале и способны перемещаться на большие расстояния. В терминах нелинейной динамики это соответствует нелокальной связи между отдельными популяциями или дальнедействующим взаимодействиям, если рассматривать систему популяций или метапопуляцию как физическую систему.

Интерес к системам связанных нелинейных осцилляторов поддерживается постоянно обнаруживаемыми нелинейными феноменами. В ранних работах исследователей интересовали условия устойчивого функционирования пространственно распределенных систем, а также сценарии потери устойчивости, приводящие к квазипериодической и хаотической динамике. Поиск этих условий связан с анализом соответствующих достаточно простых математических моделей, построенных на аппарате связанных обыкновенных дифференциальных уравнений [20–23] или связанных отображений [24–27]. Вскоре исследователей заинтересовали причины синхронизации и десинхронизации колебаний большого числа связанных осцилляторов, приводящие в частности к кластерной синхронизации [28–30], а также их последствиям для реальных систем. Можно упомянуть работу, в которой показано, что полная согласованность динамики миграционно связанных популяций является тревожным симптомом [9]. Было показано, что катастрофическое снижение численности лишь на одном участке увеличивает риск полного вымирания на всем ареале именно в случае полностью синхронной динамики на всех участках.

Другое направление, связанное с поиском причин формирования разного типа пространственных структур, не могло обойти проблему описания расселения живых организмов в пространстве. Так, классическое уравнение Петровского–Колмогорова–Пискунова (за рубежом известное как модель Фишера) описывает именно распространение, как говорят, доминирующего вида животных в неограниченном одномерном пространстве [31, 32]. Хорошо известно, что в условиях ограниченного роста, конечных размеров ареала, а также сложных межвидовых отношений (типа хищник–жертва, ресурс–потребитель или паразит–хозяин) перемещение особей на соседние участки (локальная связь) способно приводить к сложным стационарным пространственно неоднородным структурам (диссипативные структуры), а в ряде случаев – к нестационарным структурам (автоволны). Особого внимания заслуживает классическая работа Алана Тьюринга о причинах морфогенеза неоднородной окраски животных [33], которая заложила основу огромному направлению, связанному с исследованием сложных пространственных узоров в живых системах [34–38]. В этих работах разнообразие узоров объяснялось наличием близкодействующего активатора (медленно перемещающаяся жертва) и дальнедействующего ингибитора (быстро перемещающийся хищник, ограничивающий рост жертвы). Нужно отметить, что данные результаты были получены как в моделях с непрерывным пространством (дифференциальные уравнения в частных производных и интегродифференциальные уравнения), так и в случае дискретного пространства при переходе к решеткам связанных осцилляторов или ансамблям. В целом, результаты в обоих этих подходах хорошо согласуются между собой, а многие методы исследования ансамблей заимствованы у моделей с непрерывным пространством. В частности, критерий диффузионной неустойчивости (бифуркация Хопфа–Тьюринга) успешно используется даже в системах связанных двумерных отображений [19, 37].

Вместе с тем, исследования синхронизации и формирования стационарных и нестационарных пространственных структур в ансамблях оказываются смежными. Естественно, что о пространстве имеет смысл говорить, если выбран способ определения координат связанных осцилляторов такой, что расстояния между разными элементами оказываются разными. Очевидно, что в случае глобальной связи это совершенно не так, так как все элементы равноудалены друг от друга. Однако в случае неглобальной связи осцилляторы расположены на разном расстоянии друг от друга и можно утверждать, что однородному пространственному распределению соответствует полная синхронизация близких и достаточно далеких элементов, а неоднородному, например, пятнистому – частичная или кластерная синхронизация соседних элементов, или разнообразные химерные состояния.

В данном исследовании рассматривается система нелокально связанных нелинейных двумерных отображений, предложенная в [18]. Эта модель описывает пространственно-временную динамику метапопуляции, которая состоит из двух возрастных классов и занимает достаточно

большой двумерный ареал. При этом предполагается, что особи разных поколений взаимодействуют между собой и мигрируют на дальние расстояния от своего родного участка. Рассматривается ситуация, при которой сила воздействия отдельного элемента на другие или поток мигрантов ослабевает по мере удаления от этого элемента, что соответствует диффузии. Можно отметить ряд работ, рассматривающих ситуацию, при которой сила связи между участками сложным образом определяется плотностью особей [13] или расстояниями между местообитаниями [39–41]. В определенном смысле данная работа развивает идеи этих авторов. Проведенное ранее исследование предложенной модели выявило мультистабильность ее пространственно-временной динамики, когда при одних и тех же значениях параметров формируются принципиально разные пространственные структуры, которые отличаются формой узоров, разным количеством когерентных и некогерентных элементов, а также типом динамики в разных частях ареала [18]. В работе методом численного анализа детально исследуется данный феномен. Описаны основные режимы пространственно-временной динамики (однородное распределение, узоры с пятнами, полосами или лабиринтами). Рассмотрен ряд статистических показателей, позволяющий отличать один режим от другого. Обнаруженные ранее [18] в данной модели режимы, содержащие уединенные состояния, а также кластеры на их основе, потребовали разработать простой метод оценки числа элементов с сильными выбросами. В результате удалось определить условия сосуществования типичных режимов пространственно-временной динамики при вариации параметров связи.

### 1. Модель пространственно-временной динамики двухвозрастной метапопуляции

Рассмотрим систему нелокально связанных двухвозрастных популяций, расположенных на двумерном ареале прямоугольной формы (метапопуляция с дальнодействующими взаимодействиями). В этом случае вполне адекватным будет представление ареала в виде двумерной решетки, в узлах которой расположены точечные популяции (субпопуляции). Между разными узлами (местообитаниями) наблюдаются локальные и нелокальные взаимодействия (миграция) в любом направлении, как по граням, так и по различным диагональным направлениям между противоположными узлами. Пронумеруем узлы с помощью двойной индексации  $(i, j)$ :  $i$  – номер строки ( $i = 1, 2, \dots, s$ ),  $j$  – столбца ( $j = 1, 2, \dots, k$ ),  $s$  и  $k$  – размеры решетки. Для описания динамики локальной популяции без учета связи будем использовать двумерное нелинейное отображение, описывающее динамику численности двух смежных поколений быстрорастущих видов животных с коротким жизненным циклом [15, 42–44]. Это, например, мышевидные грызуны или некоторые насекомые. Обозначим через  $x_{i,j}(t)$  и  $y_{i,j}(t)$  относительные численности или плотности младшей (неполовозрелой) и старшей (половозрелой) части популяции в  $t$ -й номер сезона ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ) в  $(i, j)$ -м узле. Одна из моделей, описывающая пространственно-временную динамику такой метапопуляции, имеет следующий вид:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = ay_{i,j}(t) \exp(-\gamma x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)), \\ y_{i,j}(t+1) = rx_{i,j}(t) + vy_{i,j}(t) + \frac{mv}{C} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i, j, g, h) (y_{g,h}(t) - y_{i,j}(t)). \end{cases} \quad (1)$$

В отсутствие миграции ( $m = 0$ ) уравнения (1) описывают ситуацию, при которой численность неполовозрелых особей нелинейно зависит от численности обоих возрастных классов, что соответствует плотностно-зависимой регуляции рождаемости. Старший возрастной класс состоит из выживших в прошлом сезоне половозрелых особей (их доля составляет  $0 \leq v < 1$ ) и тех особей, которые перешли из младшего класса в старший (за счет выживаемости молоди

с интенсивностью  $0 < r \leq 1$ ). Параметр  $a$  в первом уравнении – коэффициент рождаемости. Величина  $\gamma > 0$  определяет степень участия неполовозрелых особей в плотностно-зависимом регулировании рождаемости [42].

Последнее слагаемое второго уравнения системы (1) – разность между числом особей, которые заселяют  $(i, j)$ -е местообитание отовсюду (иммигранты) и покидают свое родное местообитание (эмигранты). Дальнействующие взаимодействия или, другими словами, нелокальная связь предполагает, что из  $(i, j)$ -й территории особи мигрируют на территории, расположенные не далее чем  $P$  участков ( $P > 1$ ), то есть связанными оказываются участки, расположенные в окрестности радиуса  $P$ . Форма этой окрестности определяется характером зависимости значения  $M$  от индексов  $i, j, g$  и  $h$ . Другими словами,  $M$  – это функция связи от целочисленных аргументов, определяемая следующим образом. Если местообитания с номерами  $(i, j)$  и  $(g, h)$  связаны, то  $0 < M \leq 1$ , в противном случае  $M = 0$ . Величина  $C$  – нормирующий коэффициент, рассчитываемый так, чтобы обеспечить строгое равенство между числом особей, покинувших  $(i, j)$ -е местообитание (эмигранты), и теми, кто пополняет каждое  $(g, h)$ -е (иммигранты).

В простейшем случае, если  $M$  принимает лишь два значения (0 или 1), то величина  $C$  равна числу участков, попавших в окрестность радиуса  $P$ , за исключением  $(i, j)$ -го участка, то есть

$$C = \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i, j, g, h) - 1.$$

С другой стороны, несложно доопределить функцию  $M$  таким образом, чтобы  $M(i, j, i, j) = 0$ , тогда

$$C = \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i, j, g, h).$$

В любом случае несложно подсчитать, что, например, для квадратной окрестности (окрестность Мура)  $C = 4P^2 - 1$ , а функция связи имеет вид:  $M = \theta(\max(|i - g|, |j - h|) - P)$ , где  $\theta$  – функция Хевисайда. Для окрестности в форме ромба (окрестность фон Неймана)  $C = (P + 1)^2 + P^2 - 1$  и  $M = \theta(|i - g| + |j - h| - P)$ . Для круговой окрестности  $C < \pi P^2 - 1$  и  $M = \theta((i - g)^2 + (j - h)^2 - P^2)$ . В последних двух случаях, из-за дискретного характера пространства, окрестность оказывается многоугольником. Использование таких окрестностей предполагает, что интенсивность миграции не зависит от расстояния между участками, то есть сила связи между отдельными популяциями постоянна в окрестности радиусом  $P$ , что содержательно некорректно, хотя и рассматривается многими исследователями.

Рассмотрим более реалистичную функцию связи:

$$M(i, j, g, h) = \frac{1}{C} \exp\left(-\frac{(i - g)^2 + (j - h)^2}{P}\right), \quad (2)$$

которая описывает очевидное наблюдение. Чем дальше от источника расположен участок, принимающий эмигрантов, тем труднее туда добраться за короткое время (один шаг модельного времени). Функция (2) – гауссова кривая, которая имеет пологую вершину и точку перегиба. В результате на смежные участки перемещается максимально большое число мигрантов, а в более удаленные местообитания доходит все меньше и меньше особей. Несложно убедиться, что значения функции (2) в точках  $(g, h)$ , расположенных далее чем  $P$  от точки  $(i, j)$ , оказываются существенно меньше, чем  $10^{-6}$ . Поэтому можно пренебречь столь низкими значениями  $M$  и считать, что субпопуляции, расположенные друг от друга далее чем  $P$ , несвязанны (круглая окрестность). В результате параметр  $P$  одновременно с радиусом связи задает характер падения силы связи от расстояния между участками.

Надо отметить, что использование нелинейных функций связи для описания дальнедействующих взаимодействий само по себе не ново. Например, часто используют гиперболическую или экспоненциальную зависимость [39–41], но лишь для одномерных решеток, состоящих из связанных одномерных логистических отображений. Функцию вида (2) можно, например, встретить в работах Тузенкевича с соавторами [45]. Более подробное сравнение разных видов функции связи в модели (1) было проведено в [18].

С учетом перечисленных допущений, модель (1) преобразуется к виду [18]:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = ay_{i,j}(t) \exp(-\gamma x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)), \\ y_{i,j}(t+1) = rx_{i,j}(t) + vy_{i,j}(t) + \frac{mv}{C} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i,j,g,h)(y_{g,h}(t) - y_{i,j}(t)), \\ M(i,j,g,h) = \frac{1}{C} \theta((i-g)^2 + (j-h)^2 - P^2) \exp\left(-\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{P}\right), \end{cases} \quad (3)$$

где функция Хевисайда  $\theta$  необходима для отбрасывания малых значений функции связи. Нормирующая величина  $C$  в этом случае оказывается постоянной, независимой от координат  $(i, j)$ , и находится по формуле:

$$C = \sum_{g=-P}^P \sum_{h=-P}^P \theta(g^2 + h^2 - P^2) \exp\left(-\frac{g^2 + h^2}{P}\right) - 1. \quad (4)$$

Для исключения граничного эффекта в модели (3)–(4) будем использовать периодические граничные условия, то есть будем использовать замену вида:  $g \rightarrow g \bmod s$  и  $h \rightarrow h \bmod k$  в выражении под знаком двойной суммы. В результате ареал имеет форму двумерного тора.

## 2. Примеры динамики

Рассмотрим особенности пространственно-временной динамики метапопуляции, описываемой моделью (3)–(4), выявленные в предыдущих исследованиях [18]. Пусть ареал имеет квадратную форму и состоит из 2500 местообитаний ( $k = s = 50$ ). Зафиксируем следующие значения демографических параметров:  $a = 130$ ,  $r = 0.5$ ,  $v = 0.25$ ,  $\gamma = 0.6$ . В этом случае в точечной популяции в отсутствие миграции ( $m = 0$ ) возможны два типа динамики – колебания с периодом 4 (результат двух последовательных удвоений периода неподвижной точки) и хаотическая динамика (хаотический аттрактор  $C^3$ , возникший в результате бифуркаций 3-цикла). Хаотическому режиму соответствует старший показатель Ляпунова  $\lambda \approx 0.12$ . Другими словами, существуют два потенциально возможных предельных режима локальной популяции, переход к которым зависит от начальных условий. В системе большого числа таких «бистабильных» осцилляторов эти колебания могут определенным образом синхронизироваться, приводя к разным режимам пространственно-временной динамики. В контексте изучения систем миграционно связанных популяций, полная синхронизация соответствует равномерному распределению особей по ареалу, а кластерная синхронизация – пятнистому их распределению.

В связи с чем интересно выяснить, возможно ли сосуществование двух или более пространственных кластеров синхронной динамики (пятен), которые демонстрируют два принципиально разных типа динамики во времени. Например, в первом наблюдается периодическая, а во втором – хаотическая динамика. Надо заметить, что схожие пространственные режимы известны для систем связанных бистабильных осцилляторов: кольцо из осцилляторов ФитцХью–Нагумо [46, 47] и кубических отображений [48–50]. В этих моделях при определенных условиях возможна ситуация, когда динамика первого кластера соответствует первому потенциальному

состоянию, а второго – другому состоянию бистабильного осциллятора. Возможность такого режима в модели (3)–(4) ранее была показана как для специальных, так и случайных начальных условий, а также разных форм окрестностей и функций связи [18]. Кроме того, было показано, что кластерная синхронизация на двумерном ареале реализуется в форме пятен, полос, спиралей, лабиринтных и мозаичных узоров из концентрации численностей. Главная особенность таких простых пространственных структур заключается в том, что динамика в разных частях (разных кластерах) двумерного ареала порой оказывается некогерентной, даже несмотря на тот факт, что все локальные популяции абсолютно идентичные, а связь достаточно сильная [18]. Было показано, что такой режим синхронизации, являющийся по сути химерным состоянием, формируется лишь при определенной силе возмущения начальных состояний каждой субпопуляции. При достаточно слабых случайных возмущениях разные кластеры состоят из элементов, демонстрирующих лишь один тип динамики, то есть они когерентные, а при сильных возмущениях появляются некогерентные кластеры. Поэтому для проведения численных экспериментов, как и прежде, будем генерировать начальные условия с помощью генератора равномерно распределенной случайной величины:

$$x_{i,j} = 0.001, \quad y_{i,j} \sim U [y_{\min}, y_{\max}], \quad (5)$$

где  $y_{\min}$  и  $y_{\max}$  – минимальное (коэффициент сдвига) и максимальное значение численности ( $y_{\max} - y_{\min}$  – коэффициент масштаба). Для анализа режимов пространственно-временной динамики и определения наиболее вероятного из них будем генерировать достаточно много разных начальных условий для каждого набора параметров.

На рис. 1 и последующих, пространственно-временная динамика представлена несколькими способами. Во-первых, в виде мгновенного профиля – трехмерный график значений фазовой переменной  $y_{i,j}(t)$  (численность субпопуляции) в фиксированный момент времени  $t$  в зависимости от пространственных координат  $(i, j)$  (первый столбец на рис. 1), где цветом закодировано значение численности в каждом участке (справа приведена цветовая шкала значений переменных). Во-вторых, в виде среза пространственно-временного профиля асимптотического режима (второй столбец рис. 1) вдоль отмеченного стрелкой направления на мгновенном профиле. Эти срезы представляют собой несколько наложенных друг на друга графиков величины  $y_{i,j}(t)$  в разные моменты времени  $t$  ( $t$  от 10000 до 10200), построенных в зависимости от выбранной пространственной координаты ( $j$  фиксируется, а  $i$  меняется, или наоборот). Каждому значению  $t$  соответствует отдельная линия – зависимость численности старшего возрастного класса  $y_{i,j}$  от ее номера  $i$  или  $j$ . Часть этих графиков сливается. Если из 200 таких остается, например, две линии, то это указывает на устойчивые колебания с периодом 2. Точка пересечения графиков указывает на то, что справа и слева от нее характер колебаний отличается, например, они оказываются противофазными. Если линии параллельны, то колебания полностью синхронны. Такое представление коллективной динамики широко известно и позволяет легко выделить группы или кластеры синхронных элементов, а также визуально оценить период колебаний [29, 30, 39]. Наконец, для демонстрации типа динамики отдельных осцилляторов удобно строить фазовые портреты, приведенные на выносках к срезам на рис. 1. Эти портреты демонстрируют совместную динамику некоторых пар соседних элементов. Если точки на портрете лежат достаточно близко к диагональной линии или перпендикулярно к ней направлению, тогда динамика выбранной пары осцилляторов синхронна или когерентна. Если точки плотно покрывают одну или несколько двумерных областей (облака точек), тогда динамика этих субпопуляций нерегулярная и несвязана между собой, и можно говорить о хаотической динамике этой пары элементов. В обозначении кластеров на рис. 1 верхний индекс равен числу этих областей или облаков, то есть числу компонентов соответствующего хаотического аттрактора. Буква  $C$  обозначает хаос «во времени», число 4 – синхронную периодическую динамику с периодом 4. Если выделяется

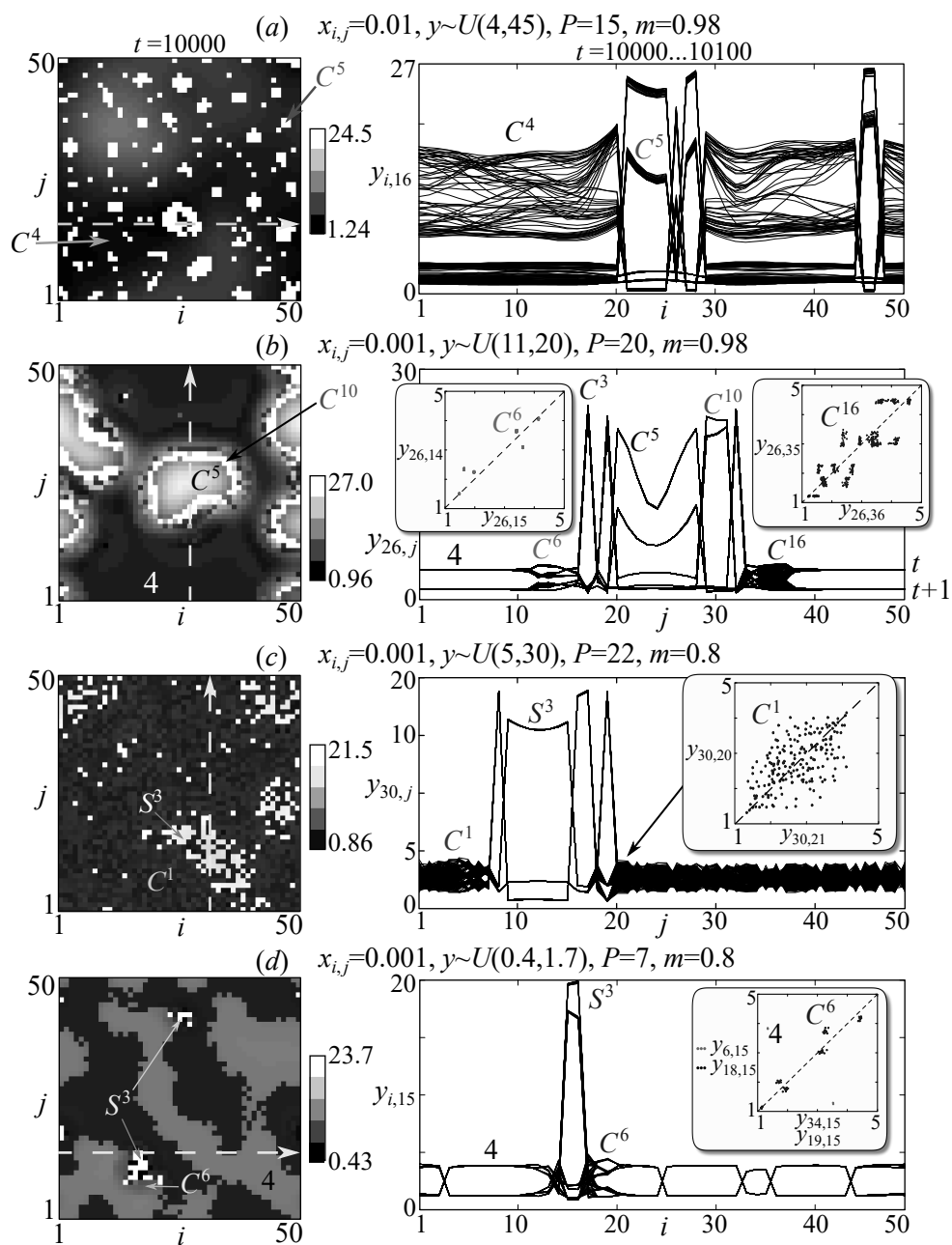


Рис. 1. (a) Примеры кластеров, возникающих в системе (3)–(4) в виде пятен, состоящих из когерентных элементов (кластер  $C^5$ ) на фоне хаотических колебаний в виде пространственных волн (кластер  $C^4$ ) или (b) абсолютно синхронных элементов (кластер 4). (c–d) Кластеры, сформированные из уединенных состояний ( $S^3$ ), на фоне (c) пространственно-временного хаоса ( $C^1$ ) или (d) лабиринтного узора при  $a = 130, s = 0.5, v = 0.25, (a-b) \gamma = 0.5, (c-d) \gamma = 0.6$ . Параметры связи и начальные значения численностей указаны над каждым примером

Fig. 1. (a) Examples of the clusters arising in the system (3)–(4) in the form of spots with coherent elements (cluster  $C^5$ ) against the background of chaotic oscillations in the form of spatial waves (cluster  $C^4$ ), or (b) against the absolutely synchronous elements (cluster 4). (c–d) Clusters of solitary states ( $S^3$ ) against the space-time chaos ( $C^1$ ), or against the labyrinth pattern, with  $a = 130, s = 0.5, v = 0.25, (a-b) \gamma = 0.5, (c-d) \gamma = 0.6$ . Coupling parameters and initial conditions are shown above each example



только одно облако для большого числа осцилляторов, то можно говорить о пространственно-временном хаосе, как в примере на рис. 1, с.

Рис. 1 демонстрирует несколько типичных режимов, которые интересны сосуществованием кластеров с разными динамическими характеристиками. В данных примерах пятна состоят из субпопуляций с синхронной (когерентной) динамикой, но окружены несинхронными популяциями с иными периодом и амплитудой колебаний. Типичность означает, что при разных начальных условиях с равными коэффициентами сдвига и масштаба и одинаковых демографических параметрах формируются схожие пространственно-временные режимы, отличающиеся лишь расположением пятен или полос на ареале.

Появление таких сложных режимов связано с несколькими обстоятельствами. Во-первых, согласно характеру функции связи (4), поток мигрантов падает по мере удаления от каждого местообитания, поэтому кластеры редко состоят из чисто синхронных популяций, синхронизация падает от центра кластера к границам, а между смежными кластерами возникают кластеры с переходным типом динамики (рис. 1, b). Во-вторых, более важно, что динамика локальной двухвозрастной популяции в отсутствие какого-либо расселения обладает мультистабильностью: при разных начальных численностях возникают колебания, которые отличаются амплитудой и периодом, а не только фазой колебаний [15]. В результате, при определенных условиях складывается ситуация, когда в одной части ареала наблюдается синхронизация одних циклов, а в другой – принципиально других. С учетом существенной разницы в размахе колебаний формируемые кластеры хорошо контрастируют на фоне друг друга или на фоне полностью синхронного (см. рис. 1, b) или несинхронного поведения (см. рис. 1, a), или даже пространственно-временного хаоса (см. рис. 1, c).

Наконец, последняя особенность режимов системы (3)–(4) связана с появлением на фоне когерентной динамики одиночных субпопуляций, которые не синхронизируются ни с кем. Элементы с таким динамическим поведением называют уединенными состояниями [47, 50]. По всей видимости, в модели (3)–(4) их появление связано с одним из мультистабильных режимов динамики локальной популяции: 3-цикл или трехкомпонентный хаотический аттрактор (результат серии бифуркаций 3-цикла). С одной стороны, такие субпопуляции характеризуются случайным расположением на ареале (но появляются они не только при случайных начальных условиях). С другой стороны, для них характерен взрывной тип динамики, когда после стремительного роста численности следует столь же стремительное падение. И наконец, они способны синхронизироваться между собой, образуя кластеры  $S^3$ , показанные, например, на рис. 1, d.

### 3. Количественные характеристики пространственно-временной динамики

Для проведения численного анализа будем использовать множество начальных условий, приводящих к разным, в общем-то, мультистабильным режимам пространственно-временной динамики системы (3)–(4). Для их анализа и возможности быстрой идентификации, а также последующего поиска закономерностей будем использовать ряд количественных показателей, характеризующий тип формируемого в каждом случае режима динамики.

Во-первых, **показатель синхронизации** [2, 3, 5, 51], который позволяет идентифицировать режимы близкие к полной синхронизации. Он вычисляется по формуле:

$$R = \frac{\langle F_t^2 \rangle - \langle F_t \rangle^2}{\frac{1}{ks} \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^k (\langle y_{i,j}^2 \rangle - \langle y_{i,j} \rangle^2)}, \quad (6)$$

где  $F_t = 1/(ks) \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^k y_{i,j}(t)$  – среднее значение численностей  $y_{i,j}(t)$  в фиксированный момент времени  $t$  на всем двумерном ареале (усреднение по пространству);

$\langle u \rangle = 1/(T - T_0) \sum_{t=T-T_0}^T u(t)$  – среднее значение величин  $u(t)$  ( $y_{i,j}(t)$ ,  $y_{i,j}^2(t)$ ,  $F_t$  или  $F_t^2$ ) в разные моменты времени (усреднение по времени).

Для исключения переходных процессов выбраны следующие значения времени:  $T = 10000$  и  $T_0 = 200$ . В результате, подсчет показателя (6) производится по 200 последним значениям, порождаемым моделью (3)–(4). По своему смыслу величина  $R$  – это коэффициент корреляции Пирсона между всеми переменными в каждый момент времени. Поэтому  $R$  очень близок к 1 для полностью синхронной динамики, и падает по мере перехода от частичной синхронизации к кластерной, а для некогерентных пространственных режимов близок к нулю.

Во-вторых, **параметр порядка** [52, 53], который позволяет оценить степень близости фаз колебаний разных осцилляторов. Традиционно он рассчитывается по следующей формуле:

$$z_t = \rho_t \exp(i\pi\phi_t) = \frac{1}{ks} \sum_{g=1}^s \sum_{h=1}^k \exp(i\pi y_{g,h}(t)), \quad (7)$$

где  $\rho_t = |z_t|$  – амплитуда,  $\phi_t = \arg(z_t)$  – аргумент или угол параметра порядка,  $i$  – мнимая единица. В формуле (7) фаза колебаний  $\phi$  явно выражена через значение фазовой переменной системы (3)–(4) без какой-либо замены. Так, например, поступали в работе [39].

Геометрический смысл комплексной величины (7) заключается в том, что конец каждого вектора  $v_{g,h}(t) = (\text{Im} \exp(i\pi y_{g,h}(t)), \text{Re} \exp(i\pi y_{g,h}(t)))$  лежит на единичной окружности ( $|v_{g,h}(t)| = 1$ ). Соответственно, чем меньше разброс между значениями переменных  $y_{i,j}$  в момент времени  $t$ , тем ближе эти векторы друг другу. Следовательно, их усреднение оказывается ближе к единичному вектору, то есть  $\rho_t \rightarrow 1$  в случае режима близкого к полной синхронизации. В случае кластерной синхронизации векторы  $v_{g,h}(t)$  образуют несколько групп на единичной окружности в зависимости от периода колебаний и количества кластеров. Соответственно, амплитуда параметра порядка  $\rho_t$  окажется значительно меньше единицы. В случае большого разброса между значениями  $y_{i,j}$ , например, абсолютно несинхронной динамики, точки, задаваемые этими векторами, способны равномерно покрыть окружность, и величина  $\rho_t$  окажется близкой к нулю.

С другой стороны, в разные моменты времени пространственное распределение может существенно отличаться, например, в случае перемежаемости или появления уединенных состояний: в одни моменты оно может казаться равномерным, в другие – рассыпаться на кластеры или демонстрировать режимы, при которых отдельные элементы дают периодические или нерегулярные всплески. Поэтому усреднение величин  $\rho_t$ , обычно применяемое в этом случае, смажет результат вычислений. Будем в дальнейшем рассматривать распределения величин  $\rho_t$ , оценивая их средние значения  $\langle \rho_t \rangle$  и стандартное отклонение  $\pm \sigma(\rho_t)$ , вычисляемые обычным образом.

Вместе с тем, появление единичных уединенных состояний среди полностью синхронных осцилляторов незначительно влияет на значение параметра порядка  $\rho_t$  или показатель синхронизации  $R$ . Поэтому дополнительно будем регистрировать и оценивать количество уединенных состояний, используя методику, основанную на простом наблюдении за мгновенными профилями в разные моменты времени ( $y_{i,j}(t)$  в зависимости от  $i$  и  $j$  при фиксированных  $t$ ). Если в момент  $t$  на профиле диагностируется элемент с выбросом численности, то уже через несколько итераций элементы могут оказаться слабо отличимыми друг от друга, и выброс не фиксируется (правый столбец на рис. 1). Поэтому для диагностики уединенных состояний будем сравнивать состояния всех элементов на отрезке времени, который соответствует устоявшейся динамике. Для этого рассчитаем дисперсию (вариацию) численностей каждой  $i, j$ -й локальной популяции по формуле:

$$\sigma_{i,j}^2 = \frac{1}{T - T_0} \sum_{t=T-T_0}^T (\langle y_{i,j} \rangle - y_{i,j}(t))^2.$$

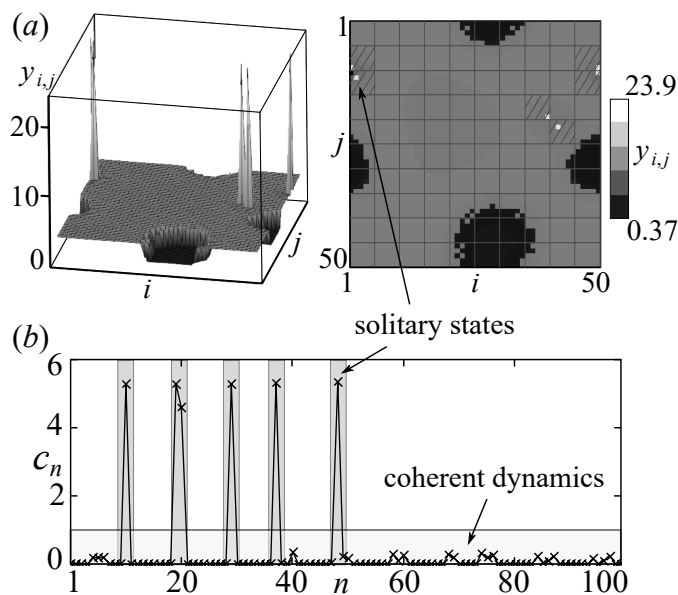


Рис. 2. (a) Пример пространственной структуры, где выделены ячейками с уединенными состояниями ( $S = 6$ ). (b) Относительный размах вариации  $c_n$  в  $n$ -й ячейки ( $d = 5$ ), где выделены группы (высокий серый столбец), внутри которых присутствуют уединенные состояния, а также группы (серая строка) с синхронной (когерентной) динамикой при  $P = 16$ ,  $m = 0.82$ ,  $y_{i,j}(0) \sim U(0.4, 1.7)$ , остальные параметры указаны в тексте

Fig. 2. (a) Example of the spot pattern where the cells with solitary states are highlighted ( $S = 6$ ). (b) The values of the relative range of variation  $c_n$  for  $n$ th cell ( $d = 5$ ) where the cells with solitary states (high gray column) or synchronous (coherent) dynamics (gray horizontal strip) are highlighted at  $P = 16$ ,  $m = 0.82$ ,  $y_{i,j}(0) \sim U(0.4, 1.7)$ , other parameters are shown in the text

В результате осцилляторы, имеющие большие значения  $\sigma_{i,j}^2$  по сравнению с другими, могут быть отнесены к уединенным состояниям с некоторой долей уверенности. Однако в случае нерегулярных колебаний дисперсия соседних элементов без выбросов может значительно отличаться, приводя к ложным срабатываниям. Поэтому будем сравнивать «усредненные» значения дисперсии соседних элементов, попавших в квадратную ячейку с размерами  $d \times d$ . В каждой ячейке рассчитаем относительный размах вариации по формуле:

$$c_n = \frac{\max \sigma_{i,j}^2 - \min \sigma_{i,j}^2}{\langle \sigma_n^2 \rangle},$$

где  $n = 1, 2, \dots, ks/d^2$ ,  $\langle \sigma_n^2 \rangle = \frac{1}{d^2} \sum_{\|i,j\| \leq d} \sigma_{i,j}^2$  – среднее значение вариаций в  $n$ -й ячейки. Величина  $c_n$  нивелирует возможные флуктуации дисперсии соседних элементов.

Опытным путем несложно убедиться, что для элементов (субпопуляций), которые синхронны или когерентны в выбранной ячейке, величина  $0 \leq c_n < 1$  вне зависимости от типа их динамики. Если же в ячейке присутствуют элементы с выбросами, то  $c_n > 1$ . Тогда число уединенных состояний можно оценить снизу как число ячеек, для которых величина  $c_n > 1$ , то есть верна оценка:

$$S \geq \sum_n \theta(c_n - 1), \quad (8)$$

где  $\theta$  – функция Хевисайда. Невозможность точно вычислить число уединенных состояний связана с очевидной причиной: в одной ячейки может располагаться более одного уединенного состояния (рис. 2, b), что зависит от размера ячейки. В работе используется  $d = 5$ .

#### 4. Анализ закономерностей формирования различных режимов пространственно-временной динамики

Используя статистические величины  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$ , проследим за распределением мультистабильных пространственных режимов модели (3)–(4) при вариации параметров связи. Для каждой пары  $P$  и  $m$  будем генерировать 100 различных начальных условий с помощью формулы (5). Здесь и далее зафиксируем значения  $y_{\min}$  и  $y_{\max}$ , и будем использовать следующие начальные условия:  $x_{i,j}(0) = 0.001$ ,  $y_{i,j}(0) \sim U(0.4, 1.7)$ . Значения демографических параметров указаны ранее, а параметры связи будем варьировать. В результате для пары  $P$  и  $m$  будет получено 100 разных временных рядов, порождаемых уравнениями (3)–(4). Для каждого из этих рядов будем вычислять величины  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$  и исследовать законы их распределения. Здесь важно, что из всевозможных значений  $R$  и  $\rho_t$  интересны те, которые достигают максимальных значений (близких к 1), что указывает на однородное или близкое к нему пространственное распределение. От величины  $S$  логично требовать, чтобы она достигала минимальных значений (близких к 0). Поэтому, для первых двух величин построим комплементарные функции распределения вероятностей событий того, что они превосходят некоторое критическое значение  $\rho_{\text{crit}} < 1$  и  $R_{\text{crit}} < 1$ :  $\bar{F}_t(\rho_{\text{crit}}) = p(\rho_t > \rho_{\text{crit}})$  и  $\bar{F}(R_{\text{crit}}) = p(R > R_{\text{crit}})$ , где  $p$  – вероятность отмеченного события. Для распределения числа уединенных состояний  $S$  составим функции распределения вероятностей вида:  $F(S_{\text{crit}}) = p(S \leq S_{\text{crit}})$ . Также будем использовать более традиционную функцию плотности вероятности того, что отмеченные величины лежат в некотором интервале значений. Например, для параметра порядка эта функция имеет вид  $f(\rho_t) = p(a < \rho_t \leq b)$ . Полученные в итоге законы распределения показаны на рис. 3.

Из рис. 3 несложно увидеть, что распределение  $R$  и  $\rho_t$  бимодальное. В случае достаточно сильной связи (рис. 3, а) наиболее часто регистрируемые события (более 75% экспериментов) расположены в правой части полученных распределений. В этих экспериментах отмечались пространственно-временные режимы, близкие к режиму полной взаимной синхронизации, для которого амплитуда параметра порядка больше чем 0.97, а показатель синхронизации не менее чем 0.7. Высокий разброс значений величины  $R$  объясняется регистрируемыми почти в каждом из 75 экспериментов уединенными состояниями. В данном случае величина  $R$  падает быстрее, чем  $\rho$  падает с ростом  $S$ , то есть амплитуда параметра порядка не столь чувствительна к единичным выбросам численностей. Кроме того, различия распределений  $R$  и  $\rho$  статистически значимы согласно критерию  $\chi^2$ . Поэтому следует рассматривать обе величины. В экспериментах из другой части распределения (25% экспериментов) отмечается кластерная синхронизация в виде случайно расположенного единственного большого пятна или полосы, которая тянется через весь ареал (примеры таких пространственно-временных режимов приведены на рис. 4).

При снижении силы связи вероятность высоких значений амплитуды параметра порядка и показателя синхронизации падает, а соответствующий максимум распределения смещается влево. В примере на рис. 3, б в 42% экспериментов пространственная динамика представлена режимами, близкими к полной синхронизации, смешанными с уединенными состояниями, а также совсем небольшими пятнами из уединенных состояний на фоне синхронной динамики. При этом число  $S$  остается небольшим (не более 10), что связано с тем, что  $S$  – это всего лишь оценка снизу, которая равна числу ячеек  $d \times d$  с уединенными состояниями внутри. В результате  $S = 1$ , даже если уединенные состояния плотно заполняют ячейку из  $d^2$  элементов. Среди оставшихся 58% экспериментов преобладают когерентные режимы с большим числом мелких, сильно раздробленных пятен, которые состоят из небольшого числа субпопуляций (часто одной), а случаи с крупными пятнами единичны. В этом случае даже при относительно высоких значениях  $\rho_t$  (так как динамика все же когерентная), показатель  $R$  оказывается близким к нулю, кроме редких случаев, когда все же возникают крупные пятна.

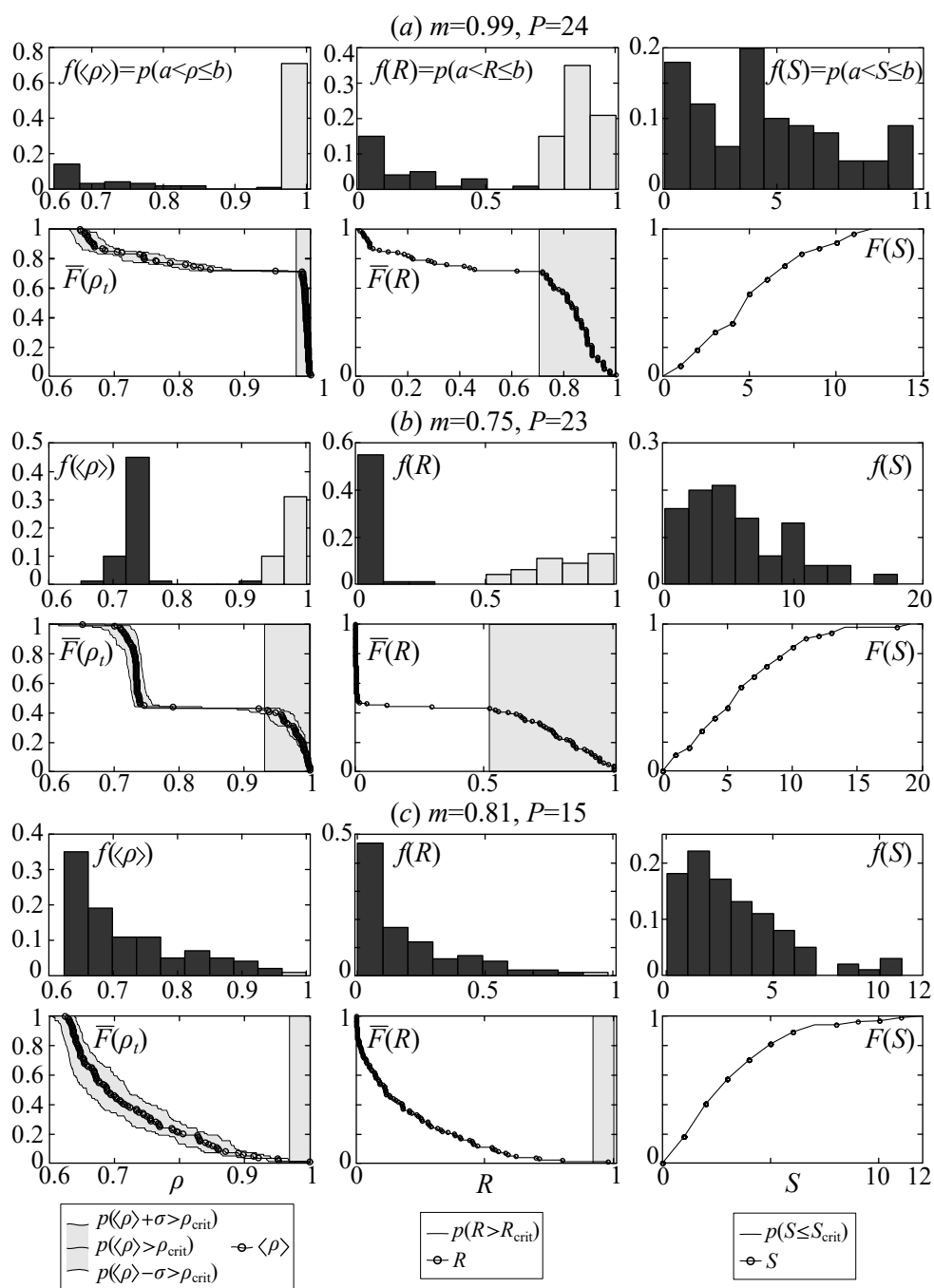


Рис. 3. Функции распределения плотности вероятности (верхний ряд), функции распределения вероятностей (нижний ряд) для величин  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$ , полученных в серии численных экспериментов при одних и тех же значениях параметров. Серым столбцом выделены события с максимально простыми регулярными структурами, линия – закон распределения, круглые маркеры – зарегистрированные значения величин  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$

Fig. 3. Probability density functions (upper row), complementary cumulative distribution functions (bottom row) of random values  $R$ ,  $\rho_t$  and cumulative distribution function of  $S$  obtained from a series of numerical experiments with the same parameters. The gray column marks events with the simplest and most regular structures; the lines are distribution functions; the round markers are registered values of  $R$ ,  $\rho_t$  and  $S$

Для получения полной картины на рис. 3, с показан вид распределений в случае умеренной связи. В этом случае, лишь в одном эксперименте были получены высокие значения  $R$  и  $\rho_t$ , соответствующие полной синхронизации (рис. 4, c). Но и даже в нем присутствует одна субпопуляция с сильным выбросом численности. В оставшихся 99 экспериментах примерно в равных долях регистрируются пятна, полосы и лабиринтные узоры. Вместе с тем  $\rho_t$  не ниже 0.62, поскольку динамика все же остается когерентной, и большинство элементов испытывают колебания с периодом 4, кроме уединенных состояний, характер колебания которых близок к 6-циклу. С другой стороны, чем сложнее закручены полосы в замысловатые лабиринтные узоры и чем сильнее в итоге раздроблен ареал, тем ниже оказывается величина  $R$ , которая в поло-

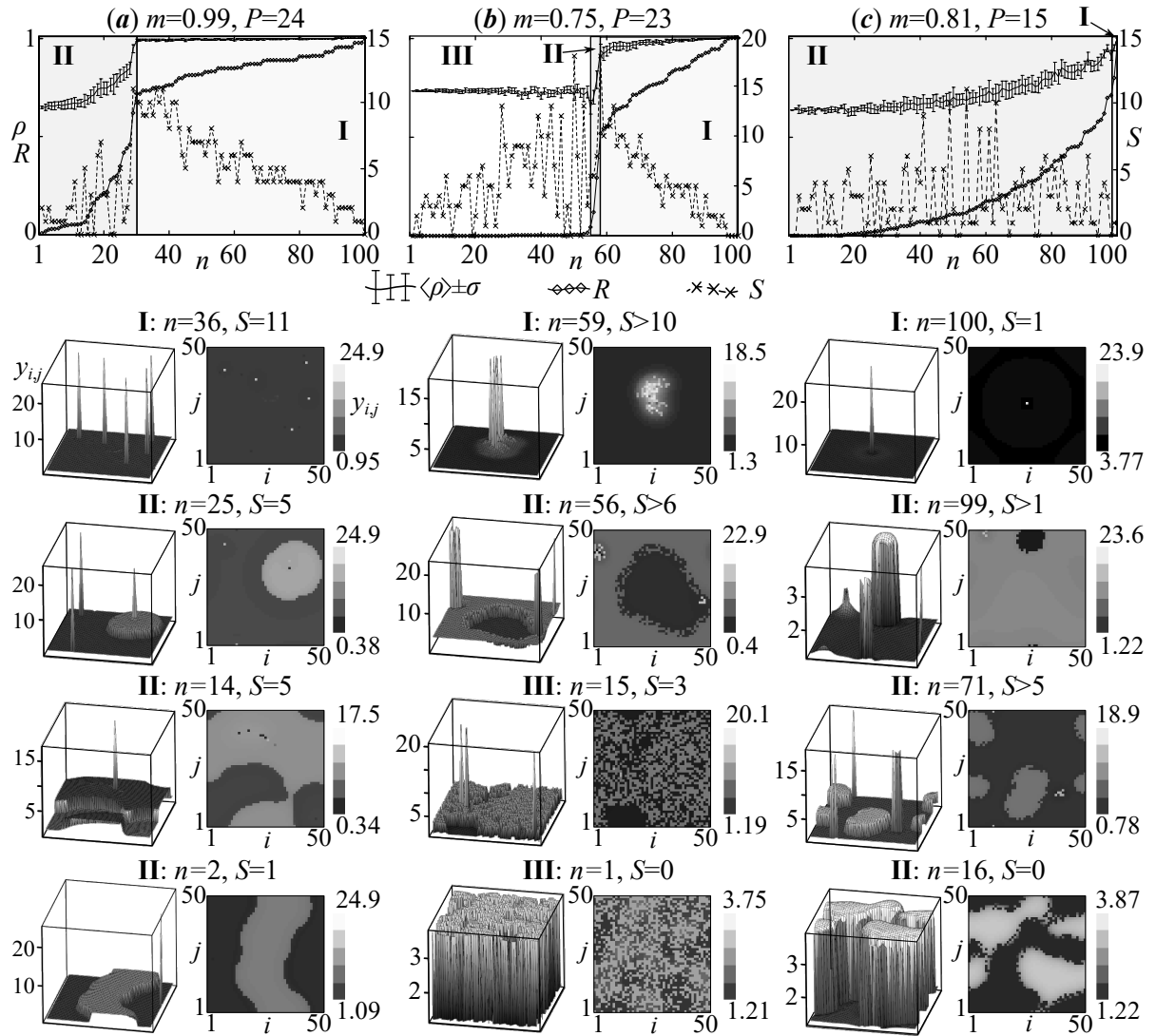


Рис. 4. Верхний ряд – изменение амплитуды параметра порядка  $\rho_t$ , показателя синхронизации  $R$  и числа уединенных состояний  $S$ , наблюдаемых для начальных условий под «номером»  $n$  (ряды отсортированы в порядке роста величины  $\langle \rho_t \rangle$ ) при тех же значениях параметров, что и на рис. 3. Нижние ряды – примеры пространственных структур, соответствующие выделенным областям под номерами I, II и III (разным режимам синхронизации)

Fig. 4. Top row shows the change in amplitude of the order parameter  $\rho_t$  and the synchronization factor  $R$  and the number of solitary states  $S$  observed for the initial conditions with the «number»  $n$  (experiments are sorted by increasing  $\langle \rho_t \rangle$ ) at parameter values as on fig. 3. Bottom rows show the examples of spatial patterns corresponding to selected areas with numbers I, II and III (different synchronization regimes)

вине случаев не превосходит 0.1. Таким образом, амплитуда параметра порядка  $\rho_t$ , вычисляемая по формуле (7), вполне неплохо регистрирует регулярные во времени режимы, то есть оценивает, насколько колебания когерентны, в то время как показатель синхронизации (6) оценивает регулярность формируемых пространственных структур.

Для более подробного анализа связи между значениями  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$  отсортируем их по росту величины  $R$ . В результате, в начале полученного ряда будут располагаться величины, соответствующие численным экспериментам с менее регулярными пространственными структурами, чем расположенные в конце ряда с более простыми регулярными пространственно-временными режимами. На рис. 4 можно выделить минимум три группы экспериментов, обозначенных римскими цифрами. Эти группы отличаются соотношением параметров, характеризующих пространственно-временную динамику ( $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$ ).

В группе I величина  $\langle \rho_t \rangle$  оказывается достаточно близкой к 1, в то время как  $R$  быстро падает по мере «роста» числа  $S$ . В этих экспериментах регистрируется полная синхронизация большинства элементов за исключением тех, которые испытывают сильный выброс численности (уединенные состояния и их кластеры). В группу II входят эксперименты с пятнистым пространственным распределением, при котором возникают пятна, полосы или лабиринтные узоры. При переходе из первой группы во вторую амплитуда параметра порядка  $\langle \rho_t \rangle$  резко падает (рис. 4, а) вследствие того, что возникают кластеры, колебания в которых отличаются фазой. Показатель  $R$  также значительно уменьшается и оказывается тем меньше, чем сложнее пространственное распределение. В группу III попадают эксперименты, соответствующие почти нулевому значению показателя синхронизации  $R$ , при котором отмечается большое число сильно раздробленных пятен, но в целом динамика остается когерентной, так как  $\langle \rho_t \rangle \approx 0.6$ . Наконец, при слабой связи существует группа IV, в которой  $R$  и  $\rho_t$  достигают минимальных значений, а число уединенных состояний достаточно большое. В этих экспериментах примерно половина элементов – это случайно разбросанные на ареале элементы с выбросами. Другая половина – некогерентные элементы, имеющие разнообразные периоды и размах колебаний, но много меньше, чем у элементов с выбросами численностей.

Таким образом, можно попытаться применить анализируемые показатели для идентификации в пространстве параметров области разных режимов пространственно-временной динамики. В простейшем случае можно задать определенные пороговые значения показателей  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$ , соответствующие тому или иному режиму. Однако, так как речь идет о вероятностях достижения показателями определенных значений, а выбор пороговых значений довольно произволен, то границы полученных областей будут довольно условными. Независимо от этого, будет вполне разумным считать, что, если для пары параметров связи  $P$  и  $m$  было зафиксировано определенное число случаев со значением  $\langle \rho_t \rangle > 0.97$  (лучше, чтобы  $\min(\rho_t) = \langle \rho_t \rangle - \sigma > 0.97$ ), то в этой части экспериментов наблюдается полная синхронизация большинства элементов, или близкие к этому состояния с небольшим числом уединенных состояний. На рис. 5, а показана вероятность (частота) такого события в зависимости от параметров связи. На приведенных диаграммах радиус связи  $P$  изменяется от 0 до 24 с шагом 1, сила связи  $m$  – от 0.5 до 1 с шагом 0.01. Число 24 в данном случае – это максимальный радиус, при котором нет самопересечений окрестностей, задаваемых функцией  $M$ . Однако, что важно, даже при  $P = 24$  связь остается неглобальной.

Если регистрируются не единичные эксперименты с иным соотношением показателей  $R$ ,  $\rho_t$  и  $S$ , то можно утверждать, что помимо полностью синхронных режимов возможны иные режимы пространственно-временной динамики. Например, если  $0.6 \leq \langle \rho_t \rangle \leq 0.97$  и  $R > 0.35$ , то логично предположить, что формируются пятна, полосы или лабиринтные узоры. Конечно, для такого режима возможны и более низкие значения показателя синхронизации  $R$ , как в последнем примере на рис. 4, с ( $n = 16$ ), для которого  $R=0.0037$ ,  $\langle \rho_t \rangle = 0.65$ . Но, с одной стороны, такие случаи встречаются нечасто, и им всегда предшествуют эксперименты, для которых  $R > 0.35$

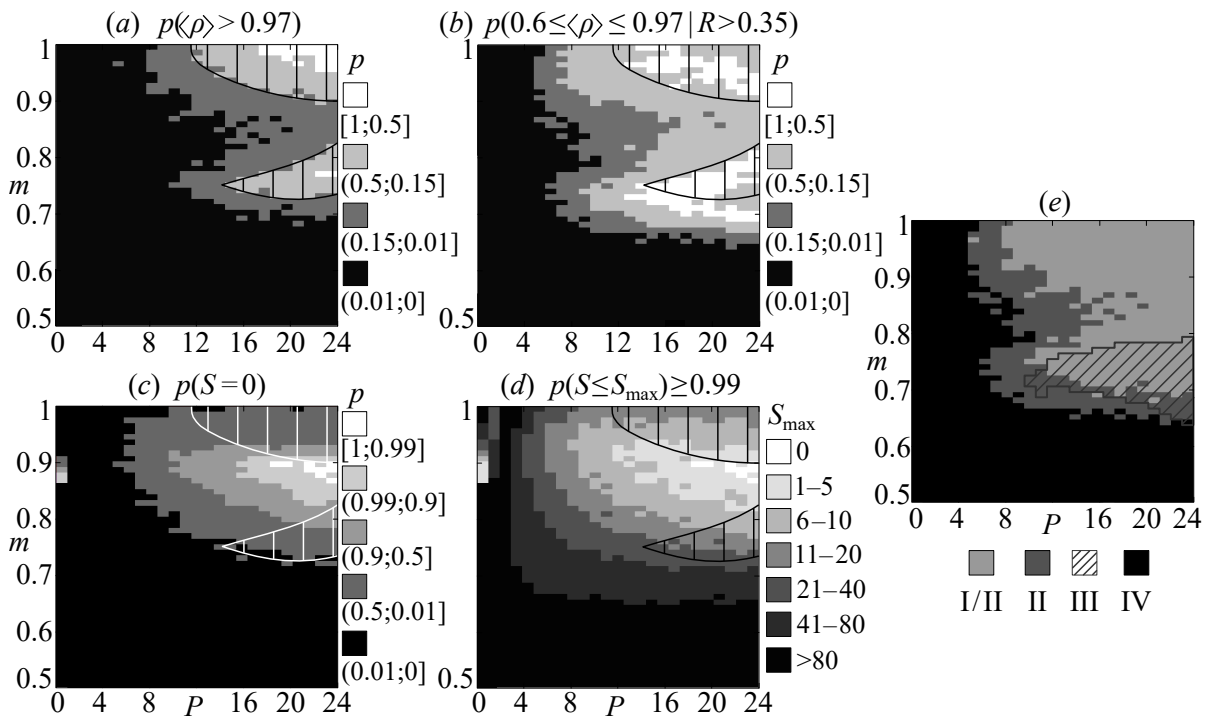


Рис. 5. (a) Вероятность полной синхронизации с высоким показателем порядка  $\langle \rho_t \rangle$  и (b) кластерной синхронизации (пятен, полос или лабиринтов), (c) вероятность того, что в пространственном распределении нет уединенных состояний ( $S = 0$ ), (d) наиболее вероятное (зарегистрированное в 99% случаев) число уединенных состояний, (e) области существования и сосуществования принципиально разных режимов пространственно-временной динамики

Fig. 5. (a) The probability of complete synchronization with high values of order parameter  $\langle \rho_t \rangle$  and (b) cluster synchronization (spots, stripes or labyrinths); (c) the probability that there are no solitary states ( $S = 0$ ); the most probable number of solitary states (found in 99% of cases); the domains of existence and coexistence (multistability) of different regimes of spatio-temporal dynamics

(см. рис. 4, c). С другой стороны, такое пороговое значение позволит избежать ложных срабатываний при автоматической идентификации областей пятнистого пространственного распределения. На рис. 5, b показана зависимость вероятности формирования пятен, полос или лабиринтных узоров в системе (3)–(4) в зависимости от параметров связи. Несложно заметить, что область, где возможна полная синхронизация (I) пересекается с областью кластерной синхронизации (II), то есть эти режимы сосуществуют (рис. 5, e), и примеры рис. 4 демонстрируют этот факт.

К сожалению, для точной идентификации группы экспериментов III, для которых характерны сильно раздробленные пятна, недостаточно только определить пороговые величины показателей  $R$  и  $\langle \rho_t \rangle$ . Как уже указывалось ранее, для таких режимов величина  $R$  достаточно низкая, но и в случаях большого числа небольших пятен или лабиринтов она может достигать столь же низких значений. Кроме того, для режима с сильно раздробленными пятнами параметр  $\langle \rho_t \rangle$  оказывается немного выше, чем у режимов с пятнами, полосами или лабиринтами. Однако довольно удачно, что для экспериментов из группы II отмечается более высокий разброс значений параметра порядка (дисперсия  $\sigma$ ): в моменты времени с максимальным  $\rho_t$  пятнистое распределение более упорядочено, чем с низким  $\rho_t$ . Это обстоятельство, наряду с прочим, связано с тем, что при минимальных  $\rho_t$  имеют место сильные выбросы, и фазовые переменные достигают наибольших своих значений, в то время как при максимальных  $\rho_t$  выбросов нет, и состояние этих элементов мало отличается от соседних (рис. 6, d). Поэтому для идентификации области III



на рис. 5, е необходимо сравнивать все рассматриваемые показатели между собой во всех 100 экспериментах, вручную или автоматически, находя среди них те, что удовлетворяют указанным качественным соотношениям.

Продemonстрируем эту процедуру, произведя «двойную» сортировку величин  $R$  и  $\langle \rho_t \rangle$ . Для начала, как и прежде, отсортируем эксперименты по росту величины  $R$ . Разделим полученный ряд на две части: в первой  $R < 0.01$ , во второй  $R \geq 0.01$ . Каждую часть отсортируем по росту величины  $\langle \rho_t \rangle$ . На рис. 6, а показан полученный таким образом ряд показателей  $R$  и  $\langle \rho_t \rangle$ , где вначале расположены эксперименты, демонстрирующие только режимы с сильно раздробленными пятнами (группа III). Эксперименты из группы II в середине, соответствующие пятнам и полосам, отделяются от группы III скачком в значении  $\langle \rho_t \rangle$ . Если такого скачка нет, то поро-

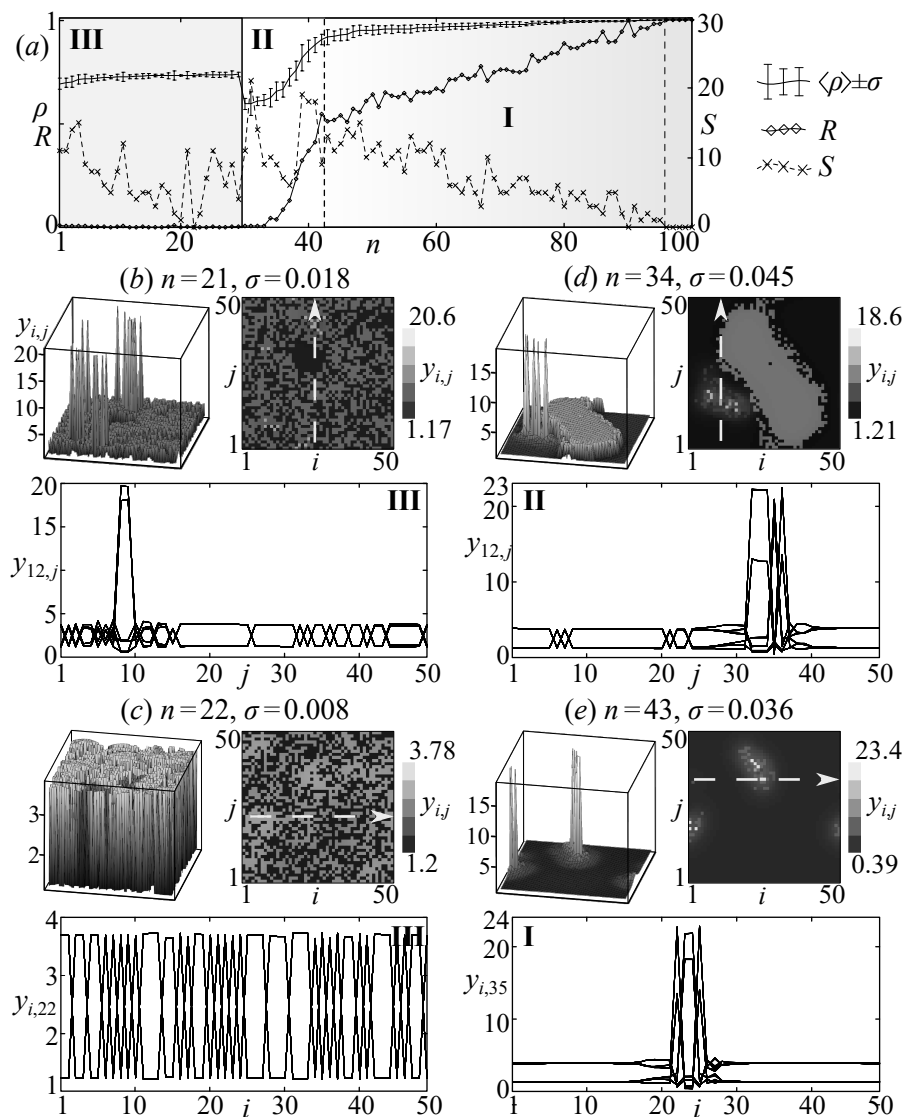


Рис. 6. (а) Значения показателей  $\rho_t$ ,  $R$  и  $S$ , наблюдаемых для начальных условий под «номером»  $n$  (способ сортировки указан в тексте), (b–e) примеры сосуществующих режимов пространственно-временной динамики в системе (3)–(4) при  $m = 0.75$ ,  $S = 21$

Fig. 6. (a) Values of  $\rho_t$ ,  $R$  and  $S$  observed for the initial conditions with the «number»  $n$  (sort order is indicated in the text); (b–e) examples of coexisting patterns in system (3)–(4) with  $m = 0.75$ ,  $S = 21$

вое значение следует изменить, или режимов из группы III попросту нет. В дополнение можно указать, что в данном диапазоне параметров нет четкой границы между группой I и II, как по значениям  $R$  или  $\langle \rho_t \rangle$ , так и по наблюдаемому типу пространственно-временной динамики. Так, в опыте с номером  $n = 42$  наблюдается четкое пятно (кластер), динамика в котором когерентна всем остальным элементам, в то время как в эксперименте с номером  $n = 43$  все элементы полностью синхронны между собой, кроме кластера, сформированного на основе уединенных состояний, который не когерентен окружающим (рис. 6, e). По мере продвижения вправо по графику на рис. 6, a размеры этих кластеров падают и от них остаются лишь единичные элементы с выбросами (падает число  $S$ ), а с номера  $n = 96$  все элементы оказываются абсолютно синхронными ( $\langle \rho_t \rangle = R = 1, S = 0$ ). Таким образом, рис. 5, e показывает важное наблюдение: в области III режим полной синхронизации сосуществует с режимом, в котором появляются крупные пятна или полосы, или они оказываются раздроблены на мелкие кусочки. Иногда среди последних довольно спонтанно формируются более-менее крупные пятна синхронных элементов (рис. 6, b). Таким образом, рис. 6, b–e показывают примеры сосуществования принципиально разных режимов пространственно-временной динамики, которые получены при разных случайных начальных условиях ( $x_{i,j}(0) = 0.001, y_{i,j}(0) \sim U(0.4, 1.7)$ ), то есть они отличаются лишь тем, что были получены в разное время. При других параметрах связи режим синхронизации с четкими крупными пятнами или полосами сосуществует с раздробленными пятнами, а синхронная динамика невозможна (пересечение области II и III).

Для оценки числа уединенных состояний  $S$  по формуле (8) единственным значимым поводом для оценки вероятности появления всплесков численности является их полное отсутствие. Поэтому оценим вероятность (частоту) того, что в пространственном распределении нет уединенных состояний:  $p(S = 0)$ , а также наиболее вероятное (часто встречаемое) их число:  $p(S \leq S_{\max}) = 0.99$ . Результат оценки этих вероятностей показан на рис. 5, c, d, соответственно. Поверх обеих диаграмм нанесены области, в которых чаще всего наблюдаются максимально простые пространственные структуры (преимущественно режимы полной синхронизации). Несложно заметить, что равномерное распределение всегда «разбавлено» небольшим числом уединенных состояний. В то время как в случае пятнистого распределения возможна ситуация, когда уединенные состояния не регистрируются. Такое возможно в небольшой белой области на рис. 5, c, d. Кроме того видно, что снижение радиуса или (и) силы связи приводит к росту вероятности высоких значений величины  $S$ . Как итог, все чаще количество уединенных состояний оказывается достаточно большим. В результате многие из них сближаются, синхронизируются между собой и образуют кластеры с динамическими характеристиками исходных уединенных состояний (период и большая амплитуда колебаний). Причем эти кластеры оказываются перемешанными с пятнами или полосами (кластерами с много меньшей амплитудой колебаний и иным периодом), либо с сильно раздробленными пятнами.

Проведенный анализ позволяет указать на следующие закономерности распределения разных пространственно-временных структур в модели (3)–(4).

1. Регулярные когерентные структуры в виде пятен или полос (группа II) формируются даже при максимальной силе и радиусе связи ( $m = 1, P = 24$ ). Это объясняется тем, что интенсивность потока мигрантов непостоянна и падает по мере роста расстояния между элементами (субпопуляциями), согласно (4). В результате связь никогда не бывает по-настоящему глобальной, при которой должна была бы наступать полная синхронизация, как это часто происходит, например, в решетках связанных логистических отображений или двумерных отображениях [48, 49] с постоянной силой связи, не зависящей от расстояния между элементами ( $M = \text{const}$ ).
2. Механизмы формирования пятен или полос можно проследить, выстроив эксперименты по росту показателя синхронизации  $R$  или средней амплитуды параметра порядка  $\langle \rho_t \rangle$ .

В результате несложно увидеть, что при снижении связи эволюция пятен происходит либо через увеличение их числа, и, соответственно, уменьшение их размера, либо через их слияние и образование полос. Впоследствии эти полосы закручиваются и приобретают форму лабиринтов, спиралей или колец. При таком усложнении пространственных структур динамика, в целом, остается когерентной, то есть колебания в разных кластерах отличаются лишь фазой.

3. При любой силе и радиусе связи появляются субпопуляции с выбросами численностей – уединенные состояния. Их число растет по мере снижения силы или радиуса связи, и в какой-то момент они начинают синхронизироваться и образовывать кластеры, которые существенно отличаются от окружающих. Следует отметить интересное наблюдение. В случае, если фоновые субпопуляции уже давно несинхронны между собой (при низких  $m$  и  $P$ ), и невозможно выделить четкие пространственные узоры, или даже формируется пространственно-временной хаос, то появление кластеров на основе уединенных состояний вновь вносит определенную регулярную пространственную структуру, даже при слабой связи (см. рис. 1, *c*).

### Заключение

Для изучения закономерностей появления разных режимов пространственно-временной динамики предложен подход, основанный на генерации большого числа разных случайных начальных условий и анализе статистических характеристик формируемых пространственных структур. В данном случае, если пространственные структуры (пятна, полосы, лабиринты и т.п.) с близкими показателями возникают в достаточно большом числе испытаний, то можно говорить, что такие структуры типичны или устойчивы к разным возмущениям. С другой стороны, может сложиться ситуация, когда возникает некоторое распределение мультистабильных пространственных структур, проявляющееся в сосуществовании принципиально разных режимов динамики. В качестве статистических характеристик пространственно-временной динамики в работе использовались следующие величины: показатель синхронизации, позволяющий идентифицировать режимы, близкие к полной синхронизации; параметр порядка, позволяющий оценивать степень близости фаз колебаний разных элементов (субпопуляций). В дополнение предложена методика оценки числа уединенных состояний, основанная на том, что такие состояния значительно отличаются по амплитуде от своих соседей. На основе данных статистических величин удалось изучить распределение мультистабильных пространственных режимов при вариации параметров связи.

Установлено, что наиболее типичными пространственными структурами в изучаемой модели динамики структурированной двухвозрастной метапопуляции оказались: полная или частичная синхронизация, вероятность формирования которой падает по мере снижения силы или радиуса связи, а также «чистые» когерентные режимы (пятна или полосы), которые наиболее вероятны в некоторой области пространства параметров. Появление пятен указывает на синхронизацию динамики относительно близких субпопуляций в некоторой окрестности, размер которой прямо зависит от радиуса связи. Появление протяженных полос, которые тянутся через всю территорию, сигнализирует о том, что имеет место синхронизация довольно удаленных субпопуляций вдоль некоторых направлений, что указывает на наличие определенного миграционного коридора, по которому наблюдается наиболее интенсивный поток особей. Кроме того, можно утверждать, что пятна или полосы неотличимы от локальных популяций, динамика которых качественно совпадает с одиночной популяцией. Этот факт, в свое время, был показан в [16]. С точки зрения метапопуляционной биологии пятно – это большая ядерная популяция, а окружающие – это мелкие спутниковые популяции [54].

Показано, что снижение силы или радиуса связи приводит к зашумлению «чистых» режимов и росту вероятности формирования «не чистых» режимов, которые, по сути, являются химерными состояниями. В данном случае зашумление идет двумя способами. Во-первых, пятна или полосы постепенно становятся более раздробленными вдоль своих границ, а затем и внутри возникают несинхронные элементы. Во-вторых, растет число элементов с сильными выбросами численностей. Последнее означает, что независимо от того, формируется ли пятнистое распределение или появляются полосы, или распределение оказывается равномерным, в 99% случаев в пространственном распределении присутствуют субпопуляции с сильными выбросами численностей. Появление уединенных состояний даже на фоне простых регулярных пространственных структур (иногда полностью однородного распределения) вполне вписывается в термин «вспышка массового размножения», характерного для некоторых насекомых (например, для сибирского шелкопряда, саранчи и др.) [55, 56]. Этот экологический феномен аналогично уединенным состояниям характеризуется быстрым нарастанием численности одиночной субпопуляции, после которого следует резкий спад.

### Библиографический список

1. Корнеев И.А., Слепнев А.В., Семенов В.В., Вадивасова Т.Е. Волновые процессы в кольце мемристивно связанных автогенераторов // Известия вузов. ПНД. 2020. Т. 28, № 3. С. 324–340.
2. Xu Y., Jia Y., Ma J., Alsaedi A., Ahmad B. Synchronization between neurons coupled by memristor // Chaos, Solitons & Fractals. 2017. Vol. 104. P. 435–442.
3. Gonze D., Bernard S., Waltermann C., Kramer A., Herzog H. Spontaneous synchronization of coupled circadian oscillators // Biophysical Journal. 2005. Vol. 89, no. 1. P. 120–129.
4. Shen Y., Hou Z., Xin H. Transition to burst synchronization in coupled neuron networks // Physical Review E. 2008. Vol. 77, no. 031920. P. 1–5.
5. Ma J., Xu Y., Wang C., Jin W. Pattern selection and self-organization induced by random boundary initial values in a neuronal network // Physica A: Statistical Mechanics and its Applications. 2016. Vol. 461. P. 586–594.
6. Peng M., Jiang Z., Jiang X., Hu J., Qu Y. Multistability and complex dynamics in a simple discrete economic model // Chaos, Solitons & Fractals. 2009. Vol. 41, no. 2. P. 671–687.
7. Volos C. K., Kyprianidis I. M., Stouboulos I. N. Synchronization phenomena in coupled nonlinear systems applied in economic cycles // WSEAS Trans. Syst. 2012. Vol. 11, no. 12. P. 681–690.
8. Ikeda Y., Aoyama H., Yoshikawa H. Synchronization and the coupled oscillator model in international business cycles // RIETI Discussion Papers. 2013. No. 13-E-089.
9. Earn D.J.D., Levin S.A., Rohani P. Coherence and conservation // Science. 2000. Vol. 290, no. 5495. P. 1360–1364.
10. Yakubu A.-A., Castillo-Chavez C. Interplay between local dynamics and dispersal in discrete-time metapopulation model // Journal of Theoretical Biology. 2002. Vol. 218, no. 3. P. 273–288.
11. Castro M.L., Silva J.A.L., Justo D.A.R. Stability in an age-structured metapopulation model // Journal of Mathematical Biology. 2006. Vol. 52, no. 2. P. 183–208.
12. Wysham D.B., Hastings A. Sudden shift ecological systems: Intermittency and transients in the coupled Ricker population model // Bulletin of Mathematical Biology. 2008. Vol. 70. P. 1013–1031.
13. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009. Vol. 11, no. 2. P. 1005–1016.
14. Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной дина-

- мики миграционно-связанных популяций: Анализ синхронизации циклов // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 1. С. 5–15.
15. Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Мультистабильность в моделях динамики миграционно-связанных популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2014. Т. 10, № 4. С. 407–425.
  16. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Использование эффекта кластеризации в системах связанных отображений для описания динамики метапопуляций // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т. 10, № 1. С. 13–31.
  17. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31.
  18. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Моделирование пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнедействующими взаимодействиями: Синхронизация и кластеризация // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14, № 1. С. 1–18.
  19. Ghorai S., Chakraborty P., Poria S. Bairagi N. Dispersal-induced pattern-forming instabilities in host–parasitoid metapopulations // Nonlinear Dynamics. 2020. Vol. 100. P. 749–762.
  20. Levin S.A. Dispersion and population interactions // The American Naturalist. 1974. Vol. 108, no. 960. P. 207–228.
  21. Логофет Д.О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект) // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. С. 123–129.
  22. Fujisaka H., Yamada T. Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems // Progress of Theoretical Physics. 1983. Vol. 69, no. 1. P. 32–47.
  23. Yamada T., Fujisaka H. Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems. II: The mapping approach // Progress of Theoretical Physics. 1983. Vol. 70, no. 5. P. 1240–1248.
  24. Kaneko K. Transition from torus to chaos accompanied by frequency lockings with symmetry breaking: In connection with the coupled-logistic map // Progress of Theoretical Physics. 1983. Vol. 69, no. 5. P. 1427–1442.
  25. Кузнецов С.П. О модельном описании цепочки связанных динамических систем вблизи точки перехода порядок–беспорядок // Известия вузов. Физика. 1984. Т. 27, № 6. С. 87–96.
  26. Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model // Math. Biosciences. 1993. Vol. 118. P. 25–49.
  27. Udvardi F.E., Raju N. Dynamics of coupled nonlinear maps and its application to ecological modeling // Applied Mathematic and Computation. 1997. Vol. 82. P. 137–179.
  28. Oppo G.-L., Kapral R. Discrete models for the formation and evolution of spatial structure in dissipative systems // Phys. Rev. A. 1984. Vol. 33, no. 6. P. 4219–4231.
  29. Crutchfield J.P., Kaneko K. Phenomenology of spatio-temporal chaos // In book «Directions in Chaos – Volume 1». World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. 1987. P. 272–353.
  30. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // Physica D. 1990. Vol. 41. P. 137–172.
  31. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ, сер. Математика и механика. 1937. Т. 6, № 1. С. 1–26.
  32. Fischer B.A. The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugenica. 1937. Vol. 7. P. 355–369.
  33. Turing A.M. The chemical basis of the morphogenesis // Phil. Trans. R. Soc. London B. 1952. Vol. 237. P. 37–71.

34. *Свирижев Ю.М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
35. *Белинцев Б.Н.* Физические основы биологического формообразования. М.: Наука, 1991. 256 с.
36. *Koch A.J., Meinhardt H.* Biological pattern formation: From basic mechanisms to complex structures // *Rev. Mod. Phys.* 1994. Vol. 66, no. 1481.
37. *Li M., Han B., Xu L., Zhang G.* Spiral patterns near Turing instability in a discrete reaction diffusion system // *Chaos, Solitons & Fractals.* 2013. Vol. 49. P. 1–6.
38. *Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сенина И.Н.* Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov-type model for predator-prey system // *Ecological Complexity.* 2017. Vol. 31. P. 170–180.
39. *Vasconcelos D.B., Viana R.L., Lopes S.R., Batista A.M., Pinto S.E. de S.* Spatial correlations and synchronization in coupled map lattices with long-range interactions // *Physica A.* 2004. Vol. 343. P. 201–218.
40. *Viana R.L., Batista A.M., Batista C.A.S., Iarosz K.C.* Lyapunov spectrum of chaotic maps with a long-range coupling mediated by a diffusing substance // *Nonlinear Dynamics.* 2017. Vol. 87, no. 3. P. 1589–1601.
41. *Batista C.A.S., Viana R.L.* Chaotic maps with nonlocal coupling: Lyapunov exponents, synchronization of chaos, and characterization of chimeras // *Chaos, Solitons & Fractals.* 2020. Vol. 131, no. 109501.
42. *Frisman E.Y., Neverova G.P., Revutskaya O.L.* Complex dynamics of the population with a simple age structure // *Ecological Modelling.* 2011. Vol. 222, no. 12. P. 1943–1950.
43. *Neverova G.P., Kulakov M.P., Frisman E.Y.* Changes in population dynamics regimes as a result of both multistability and climatic fluctuation // *Nonlinear Dynamics.* 2019. Vol. 97, no. 1. P. 107–122.
44. *Zhang L., Zhang C.* Codimension one and two bifurcations of a discrete stage-structured population model with self-limitation // *Journal of Difference Equations and Applications.* 2018. Vol. 24, no. 8. P. 1210–1246.
45. *Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya.* Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // *Ecol. Modelling.* 1990. Vol. 52. P. 207–223.
46. *Shepelev I.A., Vadivasova T.E., Bukh A.V., Strelkova G.I., Anishchenko V.S.* New type of chimera structures in a ring of bistable FitzHugh–Nagumo oscillators with nonlocal interaction // *Physics Letters A.* 2017. Vol. 381, no. 16. P. 1398–1404.
47. *Rybalova E., Anishchenko V.S., Strelkova G.I., Zakharova A.* Solitary states and solitary state chimera in neural networks // *Chaos.* 2019. Vol. 29, no. 071106.
48. *Shepelev I.A., Bukh A.V., Vadivasova T.E., Anishchenko V.S., Zakharova A.* Double-well chimeras in 2D lattice of chaotic bistable elements // *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* 2018. Vol. 54. P. 50–61.
49. *Стрелкова Г.И., Анищенко В.С.* Пространственно-временные структуры в ансамблях связанных хаотических систем // *УФН.* 2020. Т. 190. С. 160–178.
50. *Шепелев И.А., Вадивасова Т.Е.* Уединенные состояния в 2D-решетке бистабильных элементов при глобальном и близком к глобальному характере взаимодействия // *Нелинейная Динамика.* 2017. Т. 13, № 3. С. 317–329.
51. *Gopal R., Chandrasekar V.K., Venkatesan A., Lakshmanan M.* Observation and characterization of chimera states in coupled dynamical systems with nonlocal coupling // *Phys. Rev. E.* 2014. Vol. 89, no. 052914.
52. *Kuramoto Y., Nishikawa I.* Statistical macrodynamics of large dynamical systems. Case of a

phase transition in oscillator communities // *Journal of Statistical Physics*. 1987. Vol. 49, no. 3–4. P. 569–605.

53. *Restrepo J.G., Ott E., Hunt B.R.* Onset of synchronization in large networks of coupled oscillators // *Physical Review E*. 2005. Vol. 71, no. 036151.
54. *Hanski I.A., Gaggiotti O.E.* (ed.). *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, 2004. 696 p.
55. *Barbosa P., Schultz J.C.* *Insect Outbreaks*. Academic Press, Inc., 1987. 578 p.
56. *Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В.* Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: Модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 264 с.

## References

1. Korneev I.A., Slepnev A.V., Semenov V.V., Vadivasova T.E. Wave processes in a ring of memristively coupled self-excited oscillators. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 28, iss. 3, pp. 324–340 (in Russian).
2. Xu Y., Jia Y., Ma J., Alsaedi A., Ahmad B. Synchronization between neurons coupled by memristor. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2017, vol. 104, pp. 435–442.
3. Gonze D. Bernard S., Waltermann C., Kramer A., Herzel H. Spontaneous synchronization of coupled circadian oscillators. *Biophysical Journal*, 2005, vol. 89, no. 1, pp. 120–129.
4. Shen Y. Hou Z., Xin H. Transition to burst synchronization in coupled neuron networks. *Physical Review E*, 2008, vol. 77, no. 031920, pp. 1–5.
5. Ma J., Xu Y., Wang C. Jin W. Pattern selection and self-organization induced by random boundary initial values in a neuronal network. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2016, vol. 461, pp. 586–594.
6. Peng M. et al. Multistability and complex dynamics in a simple discrete economic model. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2009, vol. 41, no. 2, pp. 671–687.
7. Volos C. K., Kyprianidis I. M., Stouboulos I. N. Synchronization phenomena in coupled nonlinear systems applied in economic cycles. *WSEAS Trans. Syst.*, 2012, vol. 11, no. 12, pp. 681–690.
8. Ikeda Y., Aoyama H., Yoshikawa H. Synchronization and the coupled oscillator model in international business cycles. *RIETI Discussion Papers*, 2013, no. 13-E-089.
9. Earn D.J.D., Levin S.A., Rohani P. Coherence and Conservation. *Science*, 2000, vol. 290, no. 5495, pp. 1360–1364.
10. Yakubu A.-A., Castillo-Chavez C. Interplay between local dynamics and dispersal in discrete-time metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, 2002, vol. 218, no. 3, pp. 273–288.
11. Castro M.L., Silva J.A.L., Justo D.A.R. Stability in an age-structured metapopulation model. *Journal of Mathematical Biology*, 2006, vol. 52, no. 2, pp. 183–208.
12. Wysham D.B., Hastings A. Sudden shift ecological systems: Intermittency and transients in the coupled Riker population model. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2008, vol. 70, pp. 1013–1031.
13. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2009, vol. 11, no. 2, pp. 1005–1016.
14. Kulakov M.P., Axenovich T.I., Frisman E.Ya. Approach to the description a spatial dynamics of migration-related populations. *Regional problems*, 2013, vol. 16, no 1, pp. 5–15 (in Russian).
15. Kulakov M.P., Neverova G.P., Frisman E.Y. Multistability in dynamic models of migration coupled populations with an age structure. *Russian Journal of Nonlinear Dynamic*, 2014, vol. 10, no. 4, pp. 407–425 (in Russian).

16. Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Using clustering by coupled map lattices for metapopulation dynamics simulation. *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2015, vol. 10, no. 1, pp. 220–233 (in Russian).
17. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Clustering and chimeras in the model of the spatial-temporal dynamics of agestructured populations. *Russian Journal of Nonlinear Dynamic*, 2018, vol. 14, no. 1, pp. 13–31 (in Russian).
18. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Modeling the spatio-temporal dynamics of a population with age structure and long-range interactions: synchronization and clustering. *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2019, vol. 14, no 1. pp. 1–18 (in Russian).
19. Ghorai S., Chakraborty P., Poria S. Bairagi N. Dispersal-induced pattern-forming instabilities in host–parasitoid metapopulations. *Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 100, pp. 749–762.
20. Levin S.A. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist*, 1974, vol. 108, no. 960, pp. 207–228.
21. Logofet D.O. Is migration able to stabilize the ecosystem? (Mathematical aspect). *Biology Bulletin Reviews*, 1978, vol. 39, pp. 123–129 (in Russian).
22. Fujisaka H., Yamada T. Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems. *Progress of Theoretical Physics*, 1983, vol. 69, no. 1, pp. 32–47.
23. Yamada T., Fujisaka H. Stability theory of synchronized motion in coupled-oscillator systems. II: The mapping approach. *Progress of Theoretical Physics*, 1983, vol. 70, no. 5, pp. 1240–1248.
24. Kaneko K. Transition from torus to chaos accompanied by frequency lockings with symmetry breaking: In connection with the coupled-logistic map. *Progress of Theoretical Physics*, 1983, vol. 69, no. 5, pp. 1427–1442.
25. Kuznetsov S.P. Model description of a chain of coupled dynamic systems near order-disorder phase transitions. *Soviet Physics Journal*. 1984, vol. 27, pp. 522–530 (in Russian).
26. Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model. *Math. Biosciences*, 1993, vol. 118, pp. 25–49.
27. Udawadia F.E., Raju N. Dynamics of coupled nonlinear maps and its application to ecological modeling. *Applied Mathematic and Computation*, 1997, vol. 82, pp. 137–179.
28. Oppo G.-L., Kapral R. Discrete models for the formation and evolution of spatial structure in dissipative systems. *Phys. Rev. A*, 1984, vol. 33, no. 6, pp. 4219–4231.
29. Crutchfield J.P., Kaneko K. Phenomenology of spatio-temporal chaos. In book «*Directions in Chaos – Volume 1*». World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. 1987, pp. 272–353.
30. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D*, 1990, vol. 41, pp. 137–172.
31. Kolmogorov A.N., Petrovsky I.G., Piskunov N.S. The study of the diffusion equation, coupled with an increase in the amount of substance, and its application to one biological problem. *MSU Bulletin. Series A. Mathematics and Mechanics*, 1937, vol. 6, no. 1, pp. 1–26 (in Russian).
32. Fischer B.A. The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugenica*, 1937, vol. 7, pp. 355–369.
33. Turing A.M. The chemical basis of the morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 1952, vol. 237, pp. 37–71.
34. Svirezhev Yu.M. Nonlinear Waves, Dissipative Structures and Catastrophes in Ecology. Nauka, Moscow, 1987 (in Russian).
35. Belintsev B.N. Physical Foundations of Biological Morphogenesis. Nauka, Moscow, 1991 (in Russian).



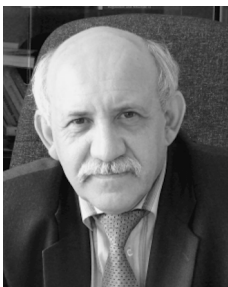
36. Koch A.J., Meinhardt H. Biological pattern formation: From basic mechanisms to complex structures. *Rev. Mod. Phys.*, 1994, vol. 66, no. 1481.
37. Li M., Han B., Xu L., Zhang G. Spiral patterns near Turing instability in a discrete reaction diffusion system. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2013, vol. 49, pp. 1–6.
38. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator-prey system. *Ecological Complexity*, 2017, vol. 31, pp. 170–180.
39. Vasconcelos D.B., Viana R.L., Lopes S.R., Batista A.M., Pinto S.E. de S. Spatial correlations and synchronization in coupled map lattices with long-range interactions. *Physica A*, 2004, vol. 343, pp. 201–218.
40. Viana R.L., Batista A.M., Batista C.A.S., Iarosz K.C. Lyapunov spectrum of chaotic maps with a long-range coupling mediated by a diffusing substance. *Nonlinear Dynamics*, 2017, vol. 87, no. 3, pp. 1589–1601.
41. Batista C.A.S., Viana R.L. Chaotic maps with nonlocal coupling: Lyapunov exponents, synchronization of chaos, and characterization of chimeras. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2020, vol. 131, no. 109501.
42. Frisman E.Y., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex dynamics of the population with a simple age structure. *Ecological Modelling*, 2011, vol. 222, no. 12, pp. 1943–1950.
43. Neverova G.P., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Changes in population dynamics regimes as a result of both multistability and climatic fluctuation. *Nonlinear Dynamics*, 2019, vol. 97, no. 1, pp. 107–122.
44. Zhang L., Zhang C. Codimension one and two bifurcations of a discrete stage-structured population model with self-limitation. *Journal of Difference Equations and Applications*, 2018, vol. 24, no. 8, pp. 1210–1246.
45. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants. *Ecological Modelling*, 1990, vol. 52, pp. 207–223.
46. Shepelev I.A., Vadivasova T.E., Bukh A.V., Strelkova G.I., Anishchenko V.S. New type of chimera structures in a ring of bistable FitzHugh–Nagumo oscillators with nonlocal interaction. *Physics Letters A*, 2017, vol. 381, no. 16, pp. 1398–1404.
47. Rybalova E., Anishchenko V.S., Strelkova G.I., Zakharova A. Solitary states and solitary state chimera in neural networks. *Chaos*, 2019, vol. 29, no. 071106.
48. Shepelev I.A., Bukh A.V., Vadivasova T.E., Anishchenko V.S., Zakharova A. Double-well chimeras in 2D lattice of chaotic bistable elements. *Commun. Nonlinear. Sci. Numer. Simulat.*, 2018, vol. 54, pp. 50–61.
49. Strelkova G.I., Anishchenko V.S. Spatio-temporal structures in ensembles of coupled chaotic systems. *Advances in Physical Sciences*, 2020, vol. 63, no. 2. pp. 160–178.
50. Shepelev I.A., Vadivasova T.E. Solitary states in a 2D lattice of bistable elements with global and close to global interaction. *Russian Journal of Nonlinear Dynamic*, 2017, vol. 13, no. 3, pp. 317–329 (in Russian).
51. Gopal R., Chandrasekar V.K., Venkatesan A., Lakshmanan M. Observation and characterization of chimera states in coupled dynamical systems with nonlocal coupling. *Phys. Rev. E*, 2014, vol. 89, no. 052914.
52. Kuramoto Y., Nishikawa I. Statistical macrodynamics of large dynamical systems. Case of a phase transition in oscillator communities. *Journal of Statistical Physics*, 1987, vol. 49, no. 3–4, pp. 569–605.
53. Restrepo J.G., Ott E., Hunt B.R. Onset of synchronization in large networks of coupled oscillators. *Physical Review E*, 2005, vol. 71, no. 036151.

54. Hanski I.A., Gaggiotti O.E. (ed.). Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Academic Press, 2004.
55. Barbosa P., Schultz J.C. Insect Outbreaks. Academic Press, Inc, 1987.
56. Isaev A.S., Palnikova E.N., Sukhovolsky V.G., Tarasova O.V. Population Dynamics of Forest Phyllophagous Insects: Models and Forecasts. Moscow, Publ. KMK, 2015 (in Russian).



*Кулаков Матвей Павлович* – родился в Биробиджане (1982). Окончил Биробиджанский государственный педагогический институт (2004). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук по специальности «биофизика» (2018). Старший научный сотрудник лаборатории математического моделирования популяционных и экологических систем Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН. Научные интересы связаны с использованием методов нелинейной динамики, качественной теории дифференциальных уравнений, бифуркаций, хаоса и синхронизации для изучения особенностей функционирования пространственно распределенных живых систем: популяций животных и биологических сообществ.

Россия, 679016 Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4  
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН  
E-mail: k\_matvey@mail.ru



*Фрисман Ефим Яковлевич* – родился в 1948 году в Сталинабаде (ныне Душанбе). Окончил Новосибирский государственный университет (1971). В 1982 году защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности «генетика», а в 1989 году – доктора биологических наук по специальности «биофизика». В 2011 году избран членом-корреспондентом Российской академии наук по специальности «общая биология». После окончания университета работал в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН: занимал должности от стажера-исследователя до заведующего лабораторией. С 2002 по 2018 – директор Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН. Ныне – научный руководитель этого института. Автор более 200 публикаций по общим вопросам математического моделирования и по конкретным моделям экологических и популяционных систем. Научные интересы связаны с моделированием динамики популяционных и экологических систем, математической популяционной генетикой и задачами оптимального управления.

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