



## СИНХРОНИЗАЦИЯ И ХАОС В МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

*Д.Э.Постнов, А.Г.Баланов, В.И.Черняков*

Рассматривается микробиологическая система, состоящая из нескольких популяций бактерий и вирусов, связанных между собой через общий источник ресурсов питания. Обсуждается динамика как дифференциальных моделей, так и предлагаемых моделей с дискретным временем. Показано возникновение сложных колебательных режимов за счет свойств связи между осцилляторами с собственной регулярной динамикой. Демонстрируется механизм возникновения пространственной неоднородности стационарных характеристик колебаний в одномерном массиве изучаемых моделей популяций.

### Введение

В течение последних десятилетий динамика популяций стала важной дисциплиной математической биологии и одним из интересных разделов нелинейной динамики. С одной стороны, она важна для понимания закономерностей функционирования реальных биологических, микробиологических и экологических систем. С другой – изучение типов моделей и способов связи, характерных для живых систем, служит развитию самой нелинейной динамики.

Модели динамических систем биологического происхождения были в числе первых наглядных примеров рождения хаоса [1–3]. К настоящему времени имеется немало интересных работ, описывающих сложную динамику экологических систем [4–8], физиологические процессы [9–12], модели эпидемий [13–15], микробиологические системы [16,17].

Сам стиль общности подхода, столь характерный для нелинейной динамики как науки, предполагает переход к неким обобщенным моделям, демонстрирующим изучаемый эффект. Де-факто, большинство актуальных задач нелинейной динамики решаются сегодня с использованием ограниченного числа хорошо себя зарекомендовавших модельных систем таких, как уравнения Лоренца, система Ресслера или осциллятор Дуффинга. В большом числе случаев такой подход достаточно адекватен. Однако там, где речь идет о сопоставлении результатов с поведением реальных систем, вопрос о специфике применяемых моделей становится весьма важным. Примером может служить изучение динамики связанных нейронов (для обзора см. [18]). Обилие используемых моделей (порядка 12) говорит само за себя.

Как правило, реалистичный подход к моделированию живых систем требует учета большого числа переменных (например, видов в экосистеме). Кроме того,

большую роль играет адекватный выбор управляющих параметров и диапазона их изменения, поскольку многие из них в живых системах трудноизменяемы или просто недоступны исследователю.

В данной работе мы показываем, как введение биологически обоснованной связи между популяциями с собственной регулярной динамикой приводит к развитию и эволюции хаотических режимов.

Достигнутое на основе исследования дифференциальной модели понимание особенностей функционирования изучаемой системы позволяет записать модельное отображение, реализующее определенный уровень представлений о роли и специфике связи. Сопоставление динамики модели с дискретным временем и результатов исследования дифференциальной модели дает возможность оценить адекватность такого подхода.

## 1. Модель

В качестве базовой модели мы используем уравнения двухуровневой биологической системы, которые включают в качестве переменных концентрации ресурсов питания, бактерий и вирусов-бактериофагов. Предполагается, что среда обитания представляет собой проточный реактор – хемостат, в котором с одного конца обеспечен непрерывный приток свежего питательного раствора, а с другого – удаление с раствором как неиспользованных ресурсов, так и части бактерий и вирусов. По-видимому, впервые подобная модель микробиологической системы была использована в [17].

Еще в 1950 году в [19] была предложена зависимость, описывающая рост бактерий на питательном растворе,

$$dB/dt = vBS/(S+K), \quad (1)$$

где  $B$  и  $S$  – концентрации бактерий и питательного раствора, соответственно. Параметр  $v$  задает максимальную скорость роста бактерий, когда еды в избытке, а  $K$  – концентрацию питательных ресурсов, когда скорость роста составляет половину от максимальной. В этом случае размножение бактерий в хемостате описывается следующими уравнениями:

$$\dot{B} = [vS/(K+S)]B - \rho B, \quad (2)$$

$$\dot{S} = \rho\sigma - \rho S - \gamma BvS/(K+S),$$

где  $\rho$  – приток/отток питательного раствора,  $\sigma$  – концентрация поступающего свежего раствора, а  $\gamma$  – параметр потребления раствора бактериями.

Если на колонии бактерий поселяются вирусы, то они с вероятностью  $\alpha$  встречаются с бактериями и с вероятностью  $\omega$  поражают их. В случае заражения бактерия в течение времени  $\tau$  пребывает в инфицированном состоянии, концентрация таких бактерий –  $I$  (если вирус встречается с уже инфицированной клеткой, то сам он погибает). По прошествии времени  $\tau$  инфицированная клетка разрушается, высвобождая  $\beta$  новых вирусов.

Вышесказанное приводит к следующей системе уравнений:

$$\dot{B} = [vS/(K+S)]B - \rho B - \alpha\omega BP,$$

$$\dot{I} = \alpha\omega BP - \rho I - I/\tau, \quad (3)$$

$$\dot{P} = \varphi - \rho P - \alpha BP - \alpha IP + \beta I/\tau,$$

$$\dot{S} = \rho\sigma - \rho S - \gamma BvS/(K+S),$$

где концентрация вирусов обозначена через  $P$ , а  $\varphi$  – некоторое небольшое начальное их количество.

В данной работе мы использовали типичные значения параметров, взятые из работ [16,20],  $\nu=0.024$  мин<sup>-1</sup>,  $\gamma=0.01$  нг,  $K=10$  мкг/мл,  $\omega=0.8$ ,  $\tau=30$  мин,  $\beta=100$ .

Параметр  $\varphi=10^{-6}$  мл<sup>-1</sup>мин<sup>-1</sup>, характеризующий попадание в реактор вирусов из внешней среды, был выбран достаточно малым. Концентрации  $B$ ,  $I$ ,  $P$  были нормированы на  $10^6$  мл<sup>-1</sup>. По этой причине взамен типичного значения  $10^{-9}$  мл/мин было использовано  $\alpha=10^{-3}$  мл/мин.

На базе уравнений (3) могут быть рассмотрены случаи различной конфигурации исследуемой микробиологической системы. Так, в [16] рассмотрен случай, когда несколько популяций бактерий разного вида конкурируют в борьбе за общий источник питания. Подобная модель демонстрирует так называемую «хаотическую иерархию», когда увеличение числа конкурирующих популяций сопровождается ростом порядка гиперхаоса – увеличением числа положительных ляпуновских показателей.

В рамках данной работы мы исследуем другой практически важный случай – последовательную связь через потребляемые ресурсы, которая может быть отнесена к так называемой «food chain» – цепи питания. В этом случае количество получаемых популяцией ресурсов питания определяется деятельностью другой популяции (или нижестоящего вида в сложной экосистеме). Применительно к системе (3) достаточно модифицировать последнее уравнение

$$\begin{aligned} dB_i/dt &= \nu B_i S_i / (S_i + K) - B_i (\rho - \alpha \omega P_i), \\ dI_i/dt &= \alpha \omega B_i P_i - \rho I_i - I_i / \tau, \\ dP_i/dt &= \varphi - P_i [\rho + \alpha (B_i + I_i)] + \beta I_i / \tau, \\ dS_i/dt &= \rho (S_{i-1} + \sigma_i - S_i) - \gamma \nu B_i S_i / (S_i + K). \end{aligned} \tag{4}$$

Здесь индекс  $i=1 \dots N$  обозначает номер популяции в исследуемой структуре, а член  $(S_{i-1} + \sigma_i)$  задает структуру получаемого ею потока питательных ресурсов.

Система (4) описывает динамику  $N$  последовательно соединенных хемостатов, когда единый поток питания используется для поддержания жизнедеятельности нескольких популяций (считается, что уносимые потоком из каждой популяции бактерии и вирусы отфильтровываются). Другая возможная интерпретация структуры связи в (4) – пространственно протяженная экосистема в виде цепи озер, соединенных протоками. В этом варианте  $\sigma_i$  описывает количество пищевых ресурсов, попадающих непосредственно в  $i$ -ое озеро.

Итак, мы имеем дело с моделью, достаточно типичной для биологических и экологических систем, в которой парциальная подсистема обладает всеми чертами уравнений типа хищник–жертва, а способ связи отражает специфику реальных систем. В частности, уровень связи всегда конечен по причине того, что популяция не может израсходовать ресурсы полностью. Кроме того, несмотря на формально аддитивное включение переменной  $S_{i-1}$  предыдущей популяции в модель (4), связь управляет неким эффективным параметром возбуждения парциальной подсистемы, влияя на процессы возбуждения или подавления колебаний.

## 2. Динамика дифференциальных моделей

**2.1. Динамика популяции бактерий при внешней модуляции потока питания.** Возможное поведение единичной популяции (3) сводится либо к состоянию равновесия, либо к предельному циклу при  $\sigma > 7.0152$ . Неавтономный случай представляет собой минимальное усложнение модели одной популяции, приводящее к появлению сложной динамики. Предположим, что источник питания периодически отключается от хемостата. Концентрация питательного субстрата на входе при этом скачком меняется от некоторого значения  $\sigma$  до 0 (и наоборот). Как

оказалось, этого достаточно для появления каскада бифуркаций удвоения и хаотических режимов в широком диапазоне значений частоты модуляции.

Ниже детально рассмотрен более общий случай гармонической модуляции входной концентрации  $\sigma$

$$\sigma = \sigma_0 \{1 - 1/2 m [1 + \sin(\Omega t)]\}, \quad (5)$$

где  $\Omega$  – частота модуляции. Выражение (5) задает изменение  $\sigma(t)$  в диапазоне от  $(1-m)\sigma_0$  до  $\sigma_0$ . Таким образом, параметр  $m$  определяет амплитуду переменной компоненты  $\sigma(t)$  с учетом того, что в отсутствие модуляции ( $m=0$ )

$$\sigma(t) \equiv \sigma_0. \quad (6)$$

При этом, поскольку  $\sigma(t)$  всегда неотрицательна, то должно выполняться соотношение  $0 \leq m \leq 1$ .

Результаты численного эксперимента представлены на рис. 1, где приведена бифуркационная диаграмма устойчивых колебательных режимов на плоскости параметров  $(\Omega, m)$ . Для малых  $m$  наблюдаемая картина вполне соответствует классическому случаю неавтономного осциллятора при слабой связи [21]. При вариации  $\Omega$  здесь наблюдаются сменяющие друг друга области сильных и слабых (на рисунке не показаны) резонансов. Однако при увеличении  $m$  до значений  $m > 0.2$  вскрывается сложная структура сосуществующих регулярных и квазипериодических движений.

Повторяющаяся бифуркационная структура областей синхронизации схематично приведена на рис. 2. Как можно видеть, для малых  $m$  граница существования синхронного режима ограничена линиями седло-узловых бифуркаций  $SN_1$  и  $SN_2$ . Однако левая граница области синхронизации при этом не является обычным переходом от резонансного тора к эргодическому, поскольку последний существует и справа от  $SN_1$ .

В целом структура рис. 2 сформирована линиями седло-узловых и «седло-седловых» (седло-узловая бифуркация для уже седловых циклов) бифуркаций трех циклов. Всюду седловой цикл  $C_s$  существует внутри треугольной зоны. Цикл  $C_1$  устойчив выше линии бифуркации рождения тора  $T_2$  и исчезает, сливаясь с  $C_s$  на линии  $SN_1$ . «Посторонний» цикл  $C_2$  (синхронный режим для предыдущего, более низкочастотного резонанса) устойчив выше линии  $T_2$  и исчезает, сливаясь с  $C_s$  на линии  $SN_3$  как устойчивый и на линии  $SSN_1$  как дважды

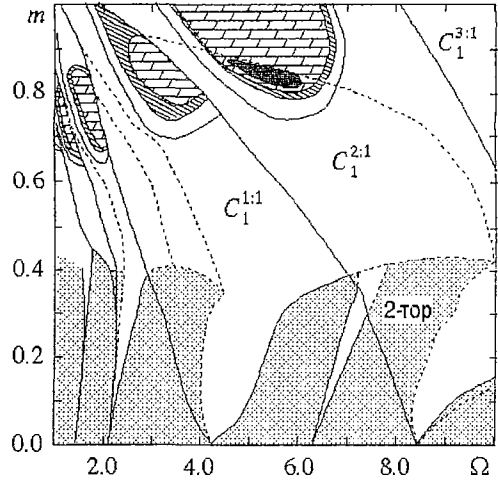


Рис. 1. Диаграмма режимов для неавтономной модели популяции бактерий. Штриховые линии ограничивают области сосуществующих режимов

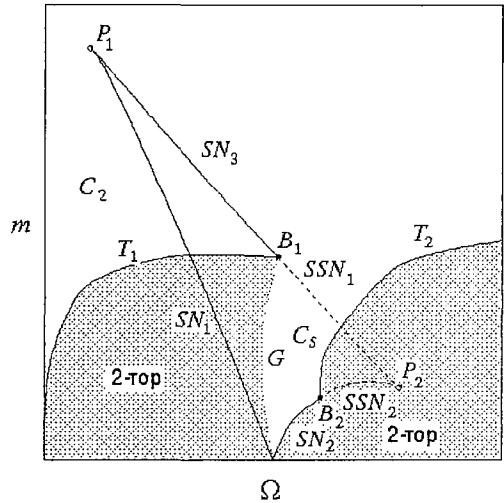


Рис. 2. Типичная бифуркационная структура области синхронизации.  $SN_i$  – линии седло-узловой бифуркации;  $SSN_i$  – линии той же бифуркации для пары из седлового и дважды седлового циклов;  $T_i$  – линии бифуркации рождения тора;  $G$  – линия нелокальной бифуркации (гетероклиническое касание);  $P_{1,2}$  – точки вершины сборки (трехкратное равновесие);  $B_{1,2}$  – точки Такемы – Богданова (два мультипликатора цикла равны единице)

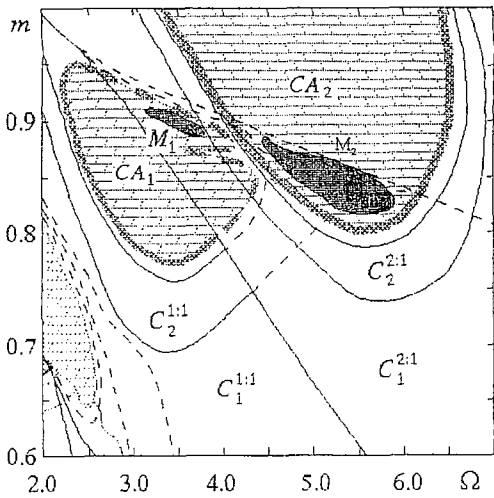


Рис. 3. Детальная структура режимов в области больших  $m$  (увеличенная область бифуркационной диаграммы на рис. 1).  $M_{1,2}$  - зоны метастабильного хаоса (см. текст)

седловой. Линия  $SSN_2$  соответствует слиянию и исчезновению цикла  $C_s$  как седлового и  $C_1$  как дважды седлового. Вся структура в целом дополняется двумя точками вершин структур типа сборки ( $P_1$  и  $P_2$ ) в углах треугольной области, а также так называемыми точками Такенса - Богданова  $B_1$  и  $B_2$ , в которых цикл имеет два единичных мультипликатора. Линия  $G$  соответствует нелокальной бифуркации появления гетероклинической траектории. Здесь двумерный тор, сосуществующий в этой области с циклами  $C_1$  и  $C_s$ , касается границы своей области притяжения, которая представляет собой устойчивое многообразие  $C_s$ . При этом инвариантная кривая его сечения размыкается, и тор перестает существовать, как таковой. Заметим, что область, образованная линиями  $SSN_1$ ,  $SSN_2$  и  $T_2$ , соответствует трехмерному тору, поскольку

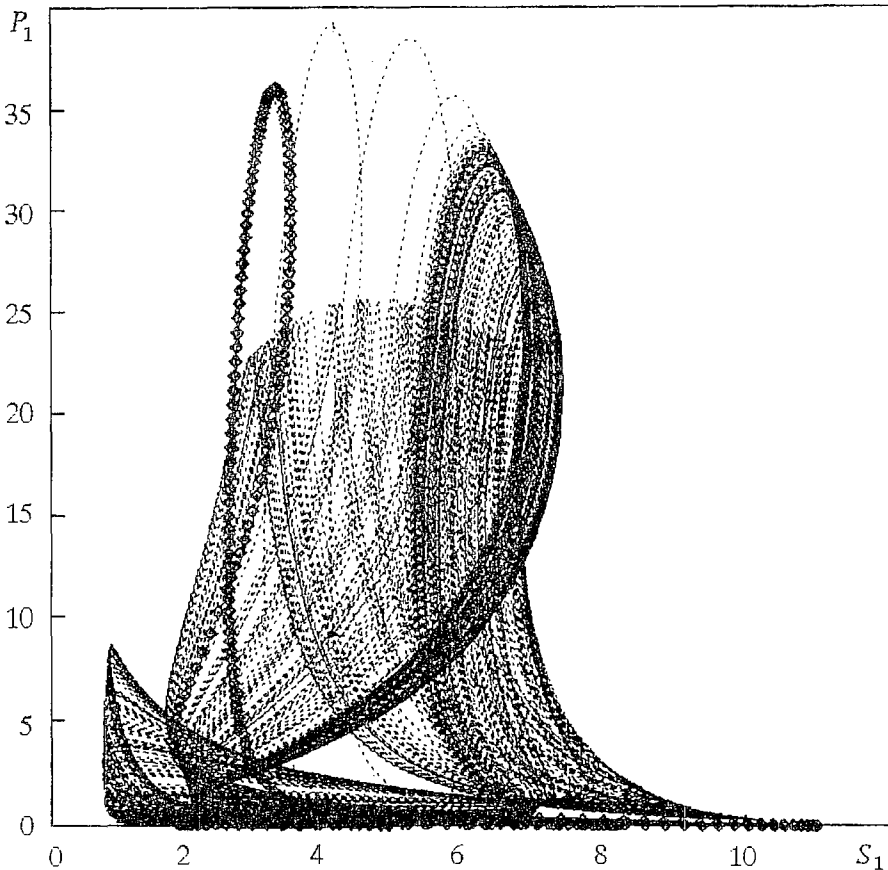


Рис. 4. Метастабильный хаос - после долгого вращения на потерявшем устойчивость хаотическом множестве траектория выходит на регулярный режим (выделен ромбами)

резонансный двумерный тор (на поверхности которого лежат  $C_1$  и  $C_s$ ) продолжает существовать, в то время как новая бифуркация рождения тора происходит на  $T_2$ .

Мы наблюдали описанную выше структуру для нескольких областей наиболее сильных резонансов. Базируясь на ряде работ по исследованию систем химического происхождения типа реакции–диффузии [22–25] или модели регуляции инсулина в человеческом организме [12], можно заключить, что подобный способ устройства резонансных зон в области сильной связи является типичным для систем химического или биологического происхождения. В нашем случае специфично расположена линия  $G$  гетероклинической бифуркации. По этой причине классический вариант структуры языка Арнольда не наблюдается даже при предельно малой глубине модуляции  $m$ .

Зоне больших  $m$  на диаграмме рис.1 соответствуют перекрывающиеся области бифуркаций удвоения периода и хаотических режимов. На рис. 3 приведена детальная диаграмма небольшой области вблизи резонансов 1:1 и 2:1. Хорошо видно, что два каскада удвоений на базе циклов  $C_1^{1:1}$  и  $C_1^{2:1}$  и соответствующие хаотические режимы лежат на разных «листьях» структуры типа сборка. Нас будут интересовать области  $M_1$  и  $M_2$ . На их границе «распухание» хаотического аттрактора при вариации управляющего параметра приводит к нелокальной бифуркации, связанной с касанием аттрактором области своего притяжения. При этом, подобно рассмотренному выше случаю для двумерного тора, хаотическое множество перестает быть притягивающим. Таким образом, зоны  $M_1$  и  $M_2$  на рис. 3 могут трактоваться как «дырки» в поверхности сборки. В отличие от случая квазипериодического режима, траектория может оставаться на уже потерявшем устойчивость хаотическом множестве неопределенно долгое время – случай так называемого «метастабильного хаоса» [26]. Подобная ситуация иллюстрируется рис. 4. Интересно, что в масштабе времени исходной микробиологической системы подобный, в сущности, переходный процесс может длиться месяцы или даже годы, после чего концентрации бактерий и вирусов выйдут на устойчивый колебательный режим с примерно суточной периодичностью.

**2.2. Динамика двух связанных популяций.** Рассмотренный выше случай неавтономной модели динамики популяций вирусов и бактерий важен для понимания возможных путей возникновения типичных колебательных режимов (в особенности сложных). Однако лишь часть из них имеет отношение к исходной микробиологической системе. В этом разделе мы рассматриваем более реальный случай, а именно, модель двух связанных по потоку питания популяций.

Для этого в (4) достаточно положить  $N=2$ ,  $S_0=0$ . При этом  $\sigma_1$  и  $\sigma_2$  характеризуют количество ресурсов питания, получаемых непосредственно каждой из популяций. Полученные результаты представлены на рис. 5, где на плоскости параметров  $(\sigma_1, \sigma_2)$  представлена бифуркационная диаграмма основных режимов рассматриваемой системы. Здесь может быть выделено четыре основных зоны.

При достаточно малых  $\sigma_1$  и  $\sigma_2$  обе популяции достигают состояния равновесия, поскольку количество ресурсов питания недостаточно для возбуждения колебаний. Линия  $H_1$  соответствует бифуркации Андронова – Хопфа. На ней возникают автоколебания во второй популяции, тогда как парциальный режим первой остается прежним. По этой причине область параметров справа от  $H_1$  и ниже линии  $T_1$  соответствует единственному предельному циклу. С точки зрения восьмимерного фазового пространства это значит, что фазовая траектория «вложена» в четырехмерное подпространство. Заметим, что влияние первой популяции все же проявляется в зависимости бифуркационного значения  $\sigma_1$  от  $\sigma_2$ , поскольку даже находясь в равновесии, первая популяция потребляет некоторое количество ресурсов, остаток от которых добавляется к  $\sigma_2$ .

Линия  $T_1$  соответствует рождению тора. При  $\sigma_1 \approx 7.0152$  выполняются

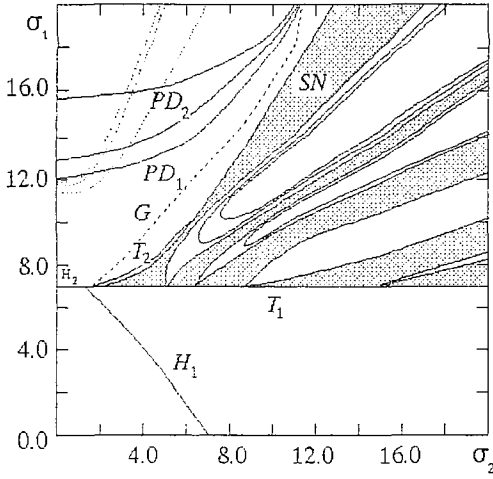


Рис. 5. Бифуркационная диаграмма для модели двух связанных популяций:  $H_1$  – линии бифуркации Хопфа;  $PD_i$  – линии бифуркации удвоения;  $T_i$  – соответствует бифуркациям рождения тора;  $G$  и  $SN$  – линии нелокальной бифуркации гетероклинического касания и седло–узловой бифуркации, соответственно

условия возбуждения автоколебаний во второй популяции. Как результат, в системе в целом возникает квазипериодический режим. Заметим, что в автономной популяции период колебаний практически линейно зависит от  $\sigma$ . В соответствии с этим на линии  $T_1$  берет начало счетное множество резонансных областей, наиболее крупные из которых приведены на рис. 5. Как само наличие этих областей, так и последовательность бифуркаций удвоения внутри них представляются достаточно ожидаемыми в подобной системе в соответствии с результатами предыдущего раздела. По этой причине сконцентрируем свое внимание на области основного резонанса, которая имеет качественно отличную структуру.

Эта область опирается на линию  $H_2$ , которая соответствует бифуркации Андронова – Хопфа в первой популяции. Вследствие однонаправленного характера связи, родившиеся там колебания играют роль внешнего воздействия для второй популяции (для

$\sigma_1 < \sigma_0$  она будет вести себя как передемпфированный осциллятор). Однако при достаточно больших  $\sigma_1$  становятся возможными собственные колебания и во второй популяции. В результате, в большей части области синхронизации существуют как минимум два цикла периода один, а при  $\sigma > 11.5$  можно обнаружить соответствующие каскады удвоения периода. Два из них изображены на рис. 5. Важно отметить, что наблюдаемая ситуация в корне отличается от хорошо известного случая мультистабильности при взаимодействии систем с удвоениями, когда многообразие возможных синхронных режимов определяется различными вариантами «зацепления» фаз колебаний [27–29]. Напротив, здесь сосуществуют режимы, близкие по конфигурации и расположенные в фазовом пространстве весьма схожим образом (рис. 6).

Можно видеть, что структура основной области резонанса в исследуемом случае весьма далека от классической. Так, в основании этой области лежит конечной длины отрезок линии бифуркации Хопфа. Структура границы этой области также весьма своеобразна. Для  $\sigma_1 < 10.0$  при возрастании  $\sigma_2$  синхронный периодический режим теряет устойчивость через бифуркацию рождения тора на

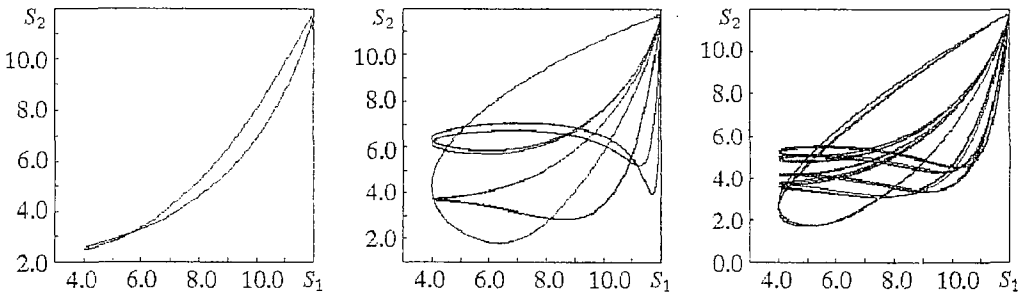


Рис. 6. Три сосуществующих решения для  $\sigma_1=12.03$ ,  $\sigma_2=0.0$

линии  $T_2$ , а затем исчезает, сливаясь с седловым циклом. Для достаточно больших  $\sigma_1$  граница области синхронизации имеет характер, уже обсуждавшийся в предыдущем разделе: устойчивый периодический режим исчезает, сливаясь с седловым циклом, однако тор сосуществует с ним в некоторой области параметров и исчезает через гетероклиническую бифуркацию на линии  $G$  рис.5.

### 3. Модели с дискретным временем

Результаты предыдущего раздела убеждают в том, что даже в случае весьма несложной динамики парциальной подсистемы (устойчивый предельный цикл либо состояние равновесия) исследуемый тип связи приводит к разнообразным квазипериодическим и хаотическим режимам уже в случае двух популяций. Заметим, что воздействие на популяцию (осциллятор) осуществляется через модуляцию единственного параметра: количество поступающих ресурсов питания. По этой причине представляется интересным описать особенности динамики изучаемой системы с помощью простейших отображений, опираясь на качественное описание характера взаимодействия популяций. Особенное значение такой подход [30] приобретает при рассмотрении структур, состоящих из значительного числа популяций, когда высокая размерность дифференциальной модели резко затрудняет детальное численное исследование. Кроме того, подобная упрощенная модель неизбежно носит обобщенный характер, что позволяет оценить типичность наблюдаемых эффектов.

**3.1. Построение модельного отображения.** Построение модели с дискретным временем основано на том, что каждая популяция может рассматриваться в качестве квазигармонического осциллятора, характеристики колебаний которого (частота и амплитуда) определяются средней концентрацией поступающих ресурсов питания. Данное предположение не в последнюю очередь основано на том, что объем хемостата играет роль интегратора, усредняя во времени входную концентрацию. Взаимодействие квазигармонических осцилляторов традиционно описывается моделями с дискретным временем типа отображения окружности [31]. В нашем случае, однако, как взаимная расстройка по частоте, так и сила взаимодействия косвенно определяются соотношением общих потоков питательных ресурсов и амплитуд колебаний в связанных популяциях.

Определим общее количество ресурсов  $f^i$ , получаемых  $i$ -ой ( $i=1, \dots, N$ ) популяцией, через рекуррентное соотношение

$$f^i = \sigma^i + r f^{i-1} - a^{i-1}/2, \quad (7)$$

где учтено, что концентрация ресурсов питания на выходе каждой популяции есть входная концентрация, уменьшенная на величину, определяемую как среднее от размаха колебаний концентрации в хемостате (в приближении квазигармонических колебаний это и есть  $a^i/2$ ). Коэффициент  $r \leq 1$  отражает тот факт, что популяция потребляет некоторое количество питательных ресурсов и в том случае, когда их количество недостаточно для возбуждения автоколебаний ( $a^i=0$ ). При исследовании автоколебательных режимов положим  $r=1.0$ .

В общем виде зависимость амплитуды колебаний в подсистеме от  $f^i$  может быть задана отображением вида

$$a_{n+1}^i = f^i A(a_n^i), \quad (8)$$

где функция последования  $A$  должна отвечать следующим условиям.

1. При малых  $f^i < f_{cr}^i$  отображение (8) должно иметь единственную устойчивую неподвижную точку в нуле  $a_n^i=0$  (колебания концентрации вирусов и бактерий отсутствуют).



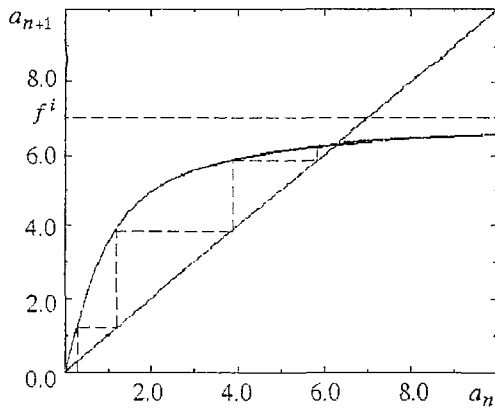


Рис. 7. Вид функции последования  $A(a_n)$  для отображения амплитуд в модели с дискретным временем (12)

2. При превышении порога  $f^i > f_{cr}^i$  рождается единственная (кроме нулевой) всюду устойчивая неподвижная точка  $a_n^i > 0$ , что соответствует наличию в популяции устойчивых периодических колебаний.

3. При больших значениях притока питательных ресурсов размах колебаний в системе ограничивается величиной  $f^i$ ,  $\lim_{f_i \rightarrow \infty} a_n^i = f^i$ .

Указанным выше условиям удовлетворяет выбор

$$A(a_n^i) = (2/\pi) \arctan(a_n^i). \quad (9)$$

Отображение для амплитуды колебаний при этом принимает вид, показанный на рис.7.

Величина расстройки по частотам между популяциями  $\Omega^i$  может быть введена из соображения близости к линейной зависимости частоты колебаний от величины  $f^i$ . Тогда

$$\Omega^i = \beta(f^i - f^{i-1}), \quad (10)$$

где  $\beta$  – масштабный коэффициент.

Наконец, параметр связи  $K^i$  разумно принять пропорциональным «глубине модуляции» поступающего в популяцию потока питания, которая выражается соотношением (11) с масштабным коэффициентом  $\gamma$

$$K^i = \gamma a^{i-1} / f^i. \quad (11)$$

Теперь можно записать отображение для взаимной фазы  $\phi$  двух соседних популяций

$$\begin{aligned} f_n^i &= \sigma^i + r f_n^{i-1} - a_n^{i-1} / 2, \\ a_{n+1}^i &= (2/\pi) f_n^i \arctan(a_n^i), \end{aligned} \quad (12)$$

$$\phi_{n+1}^i = \phi_n^i + \beta(f_n^i - f_n^{i-1}) + \gamma[a_n^{i-1} / (2\pi f_n^i)] \sin(\phi_n^i) \bmod{2\pi}.$$

Совокупность выражений (12) задаст модель с дискретным временем, описывающую динамику  $i$ -ой популяции бактерий и вирусов, связанной с  $(i-1)$ -ой популяцией общим потоком питания. Фактически построенное отображение отражает динамику однонаправленно связанных существенно неизохронных осцилляторов с относительно «слабой» нелинейностью. Разумеется, использованные нами предположения о свойствах единичной популяции и особенностях связи носят весьма обобщенный характер. По этой причине такая модель не претендует на детальное описание режимов функционирования исходной микробиологической системы. Однако представляется интересным выяснить, в какой мере именно такой подход способен отразить характерные особенности динамики изучаемых систем.

**3.2. Динамика модели с дискретным временем для случая двух популяций.** Случай двух связанных популяций реализуется системой (12) при условиях  $N=2$ ,  $a_0=0$ ,  $f^0=0$ . Поскольку в уравнениях присутствуют два масштабных коэффициента  $\gamma$  и  $\beta$ , первоочередной задачей является их выбор в соответствии с целью моделирования (4). Будем использовать как опорную информацию набор

колебательных режимов, наблюдаемый в случае  $\sigma_2=0, \sigma_1=0\dots 20.0$ .

На диаграмме рис. 8 приведены результаты исследования отображения (12) на плоскости параметров  $(\beta, \sigma_1)$ . Очевидно, выбор различных значений  $\beta$  соответствует изменению степени неизохронности исходной модели популяции (осциллятора). Большим значениям  $\beta$  (большая расстройка частот) при увеличении  $\sigma_1$  соответствует переход к квазипериодическому режиму  $Q$ . Значение  $\beta=0.0397$  соответствует точке бифуркации коразмерности 2 – это вершина сборки, наличие которой отражает факт сосуществования двух семейств циклов, включая каскады удвоений и хаотические режимы на их базе. Очевидно, с учетом результатов раздела 2, случаю исследуемой дифференциальной модели более соответствует  $\beta < 0.0397$ . Наблю-

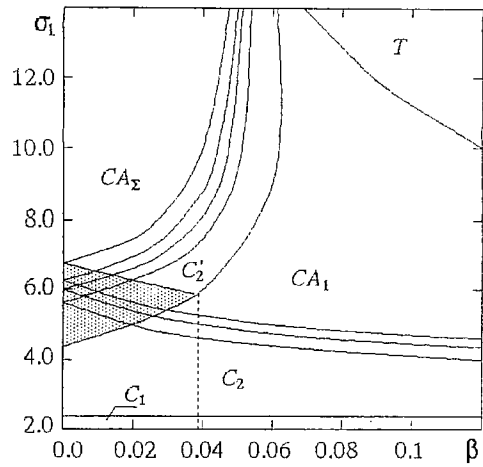


Рис. 8. Основные режимы динамики отображения (12) в плоскости параметров  $(\beta, \sigma_1)$  для  $\gamma=14.0$ :  $C_i$  –  $i$ -тактные циклы; штриховкой выделена область сборки, в которой сосуществуют два семейства режимов на базе  $C_2$  и  $C_2'$ ;  $CA_\Sigma$  – объединенный аттрактор на базе обоих семейств

даемые при вариации  $\sigma_1$  режимы отображены на однопараметрической диаграмме рис. 9, а, построенной в полярных координатах  $(a_2, \varphi_2)$ . Такое отображение динамики системы представляется достаточно удобным, поскольку  $a_2$  монотонно растет с увеличением управляющего параметра  $\sigma_1$ , а локализация точек на окружности позволяет наглядно оценить структуру режима. Как можно видеть, увеличению  $\sigma_1$  от 0 до 6.05 отвечает эволюция синхронных периодических режимов, включающая каскад бифуркаций удвоения и рождения хаотического аттрактора, локализованного на небольшой части окружности. Эволюция этого семейства завершается потерей устойчивости хаотическим режимом и «переключением» системы на другое семейство, существующее при значениях  $\sigma_1 \geq 4.49$ . При  $\sigma_1 > 7.05$  хаотический режим захватывает области (по фазе  $\varphi_2$ ) обоих

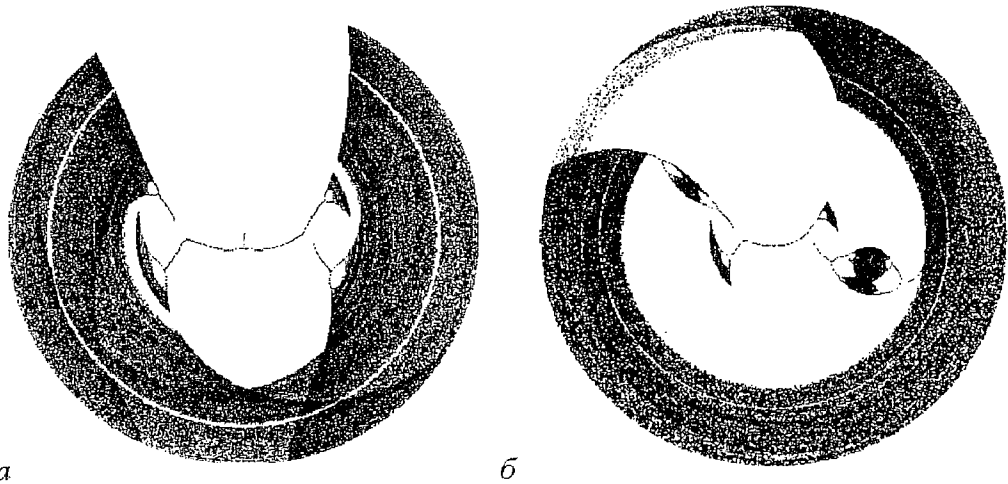


Рис. 9. Однопараметрические диаграммы в полярных координатах  $(a_2, \varphi_2)$  для  $\beta=0.03$ : а –  $\gamma=14.0$ , б –  $\gamma=13.0$

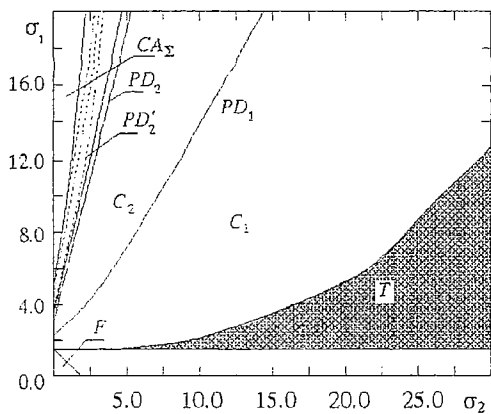


Рис. 10. Бифуркационная диаграмма для дискретной модели двух связанных популяций. Серым цветом выделена область существования квазипериодических решений (многочисленные области резонансов не показаны).  $PD_i$  и  $PD'_i$  определяют линии бифуркаций удвоения на базе сосуществующих семейств циклов

хорошо соответствуют эволюции режимов дифференциальной модели (14) при  $\sigma_2=0$ . С целью уточнения степени схожести динамики этих двух систем была построена бифуркационная диаграмма на плоскости параметров  $(\sigma_2, \sigma_1)$ . Сравнивая рис. 10 и 5, нетрудно убедиться в качественной эквивалентности разбиения плоскости параметров на типы режимов. Так, область  $F$  соответствует режиму  $a_1=a_2=0$ , который соотносится с отсутствием колебаний в обеих популяциях. При  $\sigma_1 > 1.5$  в зависимости от  $\sigma_2$  наблюдаются сосуществующие каскады удвоений, относительно широкая область регулярных режимов периода 1 и 2 или область квазипериодического режима с многочисленными узкими языками резонансов. Интересно, что как для дифференциальной модели, так и для модели с дискретным временем характерно уменьшение порядка резонанса по мере увеличения  $\sigma_2$ . Этот факт еще раз подтверждает, что основная зона синхронизации не является резонансом 1:1 в привычном понимании.

Итак, сравнение бифуркационных диаграмм систем, построенных на базе дифференциальной модели (4) и отображения (12), позволяет заключить, что бифуркационная диаграмма модели с дискретным временем (12) имеет качественно эквивалентное разбиение плоскости параметров на типы режимов. Это свидетельствует о достаточной корректности предположений, использованных для ее построения.

**3.3. Структуры из большого числа популяций.** Результаты исследования дискретной модели в случае  $N=2$  вселяют оптимизм по поводу возможности моделирования систем, включающих большое число популяций. Однако к этому следует подходить с осторожностью. В приближении (12) квазипериодический или хаотический режим рассматривается как слабая модуляция колебаний популяции. Это позволяет считать, что неавтономная система реагирует именно на среднее количество поступающих ресурсов. Как результат, динамика взаимной фазы  $\phi$ , определяется усредненными характеристиками, а не тонкой структурой сигнала. В итоге модель (12) априори допускает наличие сколь угодно многомерных торов без их разрушения или же гиперхаоса высокого порядка, поскольку для получения временной зависимости фазы  $\phi_n$  для  $n$ -ой ячейки необходимо сложить все фазовые сдвиги

семейств, занимая все большую часть окружности.

Таким образом, для выбранных значений параметра  $\gamma$  и  $\beta$  при вариации  $\sigma_1$  для модели (12) характерно наличие двух сосуществующих семейств регулярных и хаотических режимов, а также жесткий переход к объединенному хаотическому режиму, включающему области обоих семейств. Заметим, что переход к объединенному хаотическому режиму является самостоятельным кризисом, а не эволюцией хаоса на базе удвоений. В доказательство приведем диаграмму для  $\gamma=13.0, \beta=0.03$  (рис. 9, б), на которой слабо развитый хаос на базе обоих семейств и объединенный хаотический аттрактор разделены зонами регулярных режимов.

В целом, результаты исследования дискретной модели при  $\gamma=14.0, \beta=0.03$

$$\phi_n(t) = \sum_{i=1}^n \phi_i(t). \quad (13)$$

Поскольку в уравнениях (12) обратная связь  $\phi \rightarrow a_i$  отсутствует, достаточно квазипериодического поведения в каждой ячейке, чтобы размерность результирующего режима могла расти без ограничений!

В случае, рассмотренном в предыдущем разделе, указанная проблема не актуальна, однако для построения моделей более сложной структуры уравнение относительно  $a_i$  в (12) должно быть дополнено членом, содержащим  $\phi_i$ .

Исследование такой модифицированной модели представляется весьма интересным в свете задач эволюции многомерных торов и гиперхаотических режимов, однако выходит за рамки данной работы. Ниже мы кратко рассмотрим в приближении (12) другую интересную задачу для случая больших  $N$ .

Предположим, что мы имеем бесконечно протяженную цепочку отображений вида (12). Будем считать, что текущее время достаточно велико и в каждой ячейке достигнут установившийся режим, характеризуемый стационарной амплитудой  $a_i$ . В этих условиях возможно перейти к отображению по пространственной координате  $i$ , где  $i$  – номер ячейки в цепочке связанных отображений вида (12).

Для количества питательных ресурсов в  $(i+1)$ -ой ячейке согласно (7) имеем

$$f_{i+1} = \sigma + rf_i - a_i/2, \quad (14)$$

где  $\sigma_i = \sigma$  принято одинаковым для всех ячеек. В установившемся режиме колебаний с учетом (8) и (9) можно записать

$$f_i = (\pi/2)(a_i/\arctan a_i) = F(a_i). \quad (15)$$

Обозначим обратную функцию от  $F(a_i)$  через  $\Psi(f_i) = F^{-1}(a_i)$  и подставим в (14)

$$f_{i+1} = \sigma + rf_i - \Psi(f_i)/2. \quad (16)$$

Соотношение (16) задает отображение, в котором  $i$  соответствует номеру ячейки в цепочке, а  $f_i$  описывает установившуюся величину концентрации ресурсов питания. Явный вид  $\Psi(f_i)$  нетрудно получить численно.

На рис. 11, а приведен вид функции последования для отображения (16) при трех различных значениях параметра  $\sigma$ , а на рис. 11, б – соответствующие графики 20 итераций при начальном значении  $f_0 = 0$ . Можно видеть, что как для достаточно больших, так и для малых  $\sigma$  отображение (16) имеет единственную и устойчивую неподвижную точку. При этом вдоль цепочки достигается стационарное значение

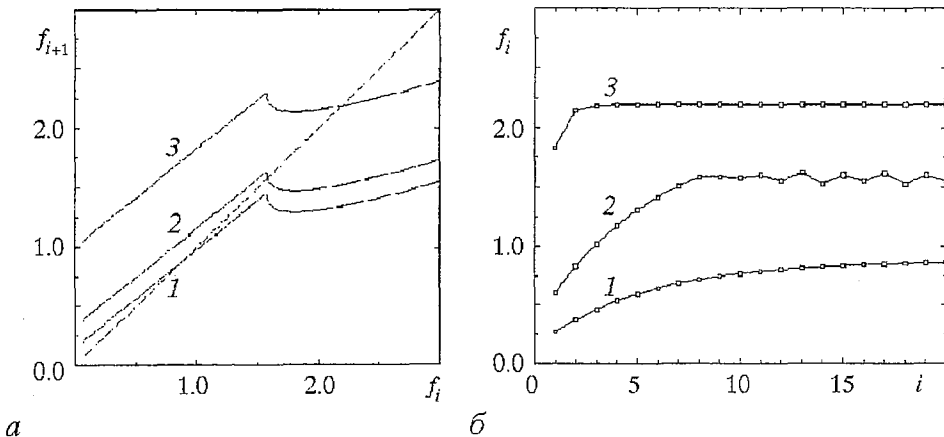


Рис. 11. Вид функции последования (а) и графики 20 итераций (б) для отображения (16) по номеру ячейки  $i$ . 1 –  $\sigma=0.20$ , 2 –  $\sigma=0.33$ , 3 –  $\sigma=1.0$

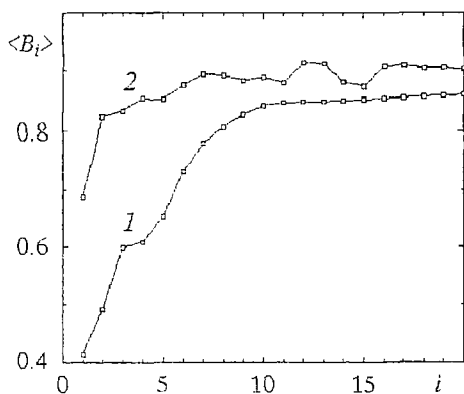


Рис. 12. Изменение средней концентрации бактерий вдоль цепочки из 20 популяций (дифференциальная модель из 80 уравнений). 1 -  $\sigma=5.0$ , 2 -  $\sigma=18.0$

был экспериментально обнаружен в одномерном массиве хаотических осцилляторов с диффузионной связью [32]. Таким образом, отображение (16) демонстрирует неспецифичный для конкретных моделей популяционной динамики механизм. В данном случае особый интерес представляет то, что факт наличия подобного пространственно неоднородного режима следует из достаточно общих предположений о логике функционирования исследуемой системы.

## Выводы

В рамках данной работы мы старались показать, к каким особенностям динамики приводит учет специфических черт микробиологических моделей популяций. В рассмотренных случаях такими чертами можно считать существенную неизохронность осциллятора и способ связи подсистем, близкий к параметрической модуляции. Именно эти предпосылки и были использованы при построении модели с дискретным временем. Хорошее качественное соответствие динамики дифференциальной модели (4) и отображения (16) позволяет использовать последнее при решении актуальных задач динамики популяций, а именно: какие режимы функционирования характерны для систем с большим числом компонентов (популяций или видов). Центральными здесь являются проблемы, связанные с путями эволюции многомерных торов или с порядком гиперхаоса.

Авторы выражают свою благодарность профессору Датского Технического университета Е. Mosekilde, сотрудничество с которым инициировало данную работу.

## Библиографический список

1. May R.M. Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles and Chaos // Science 186 (1974) 645-667.
2. May R.M. Simple Mathematical Models with very Complex Dynamics // Nature 261 (1976) 459-467.
3. May R.M. and Oster G.F. Bifurcations and Dynamical Complexity in Simple Ecological Models // American Naturalist 110 (1976) 573-599.
4. Gilpin M.E. Spiral Chaos in a Predator Prey Model // American Naturalist 107 (1979) 306-308.
5. Scheffer M. Should We Expect Strange Attractors Behind Plankton Dynamics -

and if so, Should we Bother? // *J. Plankton Res.* 13 (1991) 1291–1305.

6. *Doveri F., Scheffer M., Rinaldi S., Muratori S., and Kuznetsov Y.* Seasonality and Chaos in a Plankton–Fish Model // *Theor. Population Biol.* 43 (1993) 159–183.

7. *Liberth M., Barfred M., and Mosekilde E.* Dynamics of a Food–Web Model of an Aquatic Ecosystem // *Open Systems and Information Dynamics.* 1995.

8. *McCauley E. and Murdoch W.W.* Cyclic and Stable Populations: Plankton as a Paradigm // *American Naturalist.* 129 (1987) 97–121

9. *Kaufman M. and Thomas R.* Model Analysis of the Basis of Multistationarity in the Humoral Immune Response // *J. Theor. Biol.* 129 (1987) 141–162.

10. *Layne S.P., Spouge J.L., and Dembo M.* Quantifying the Infectivity of Human Immunodeficiency Virus // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86 (1989) 4644–4648.

11. *Nowak M. and May R.M.* AIDS Pathogenesis: Mathematical Models of HIV and SIV Infections // *AIDS* 7 Suppl. 1 (1993) S3–S18.

12. *Sturis J., Knudsen C., O'Meara N.M., Thomsen J.S., Mosekilde E., Van Cauter E., Polonsky K.S.* Phase-locking regions in a forced model of slow insulin and glucose oscillations // *Chaos* 5(1), (1995) 193–199.

13. *Aron J.L. and Schwartz I.B.* Seasonality and Period–Doubling Bifurcations in an Epidemic Model // *J. Theor. Biol.* 110 (1984) 665–679.

14. *Schaffer W.M.* Order and Chaos in Ecological Systems // *Ecology* 66 (1985) 93–106.

15. *Schaffer W.M. and Kot M.* Chaos in Ecological Systems: The Coals that Newcastle Forgot // *Trends in Ecological Evolution* 1 (1986) 58–63.

16. *Baier G., Thomsen J.S., Mosekilde E.* Chaotic hierarchy in a model of competing populations // *J.Theor.Biol.* 163(1993) 593–607.

17. *Levin B.R., Stewart F.M., and Chao L.* Resource–Limited Growth, Competition and Predation: A Model and Experimental Studies with Bacteria and Bacteriophage // *American Naturalist* 111 (1977) 3–25.

18. *Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Суцник М.М., Рубчинский Л.Л.* Синхронизация в нейронных ансамблях // *УФН.* 1996. Т. 166, № 4. С. 365.

19. *Monod J.* La technique de culture continue: Theorie et applications // *Ann. Inst.Pasteur* 79(1950) 390–410.

20. *Mosekilde E., Stranddorf H., Thomsen J.S., and Baier G.* A Hierarchy of Complex Behaviors in Microbiological Systems // *Cooperation and Conflict in General Evolutionary Processes* / Eds J.L. Casti and A. Karlqvist. John Wiley (1994).

21. *Арнольд В.И., Абрамович В.С., Ильашенко Ю.С., Шильников Л.П.* Теория бифуркаций. Серия: Итоги науки и техники. Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. М.: ВИНТИ, 1986.

22. *Kevrekidis I.G., Schmidt L.D., Aris R.* Some common features of periodically forced reacting systems // *Chemical Engineering Science.* 1986. Vol.41, № 5. P.1263.

23. *Kevrekidis I.G., Aris R., Schmidt L.D.* Forcing an entire bifurcation diagram: case studies in chemical oscillators // *Physica* 23D (1986) P. 391.

24. *Taylor M.A. and Kevrekidis I.G.* Some common dynamic features of coupled reacting systems // *Physica D* 51(1991) P. 274.

25. *Knudsen C., Sturis J., and Thomsen J.S.* Generic bifurcation structures of Arnol'd tongues in forced oscillators // *Phys.Rev A.*1991. Vol. 44(6). P. 3503.

26. *Anishchenko V.S.* Dynamical chaos – models and experiments. Singapore: World Scientific, 1995.

27. *Anishchenko V.S., Vadivasova T.E., Postnov D.E., Safonova M.A.* Synchronization of chaos // *Int. J. Bifurcation and Chaos.* 1992. Vol. 2, № 3. P. 633.

28. *Анищенко В.С., Вадивасова Т.Е., Сафонова М.А.* Вынужденная и взаимная синхронизация хаоса // *Радиофизика и электроника.* 1991. № 2. С.338.

29. *Anishchenko V.S., Vadivasova T.E., Postnov D.E., Sosnovtzeva O.V., Chua L.O., Wu C.W.* Dynamics of nonautonomous Chua's circuit // *Int.J. Bifurcation and Chaos.* 1995. Vol.5, № 6. P. 1525.

30. *Бутенин Н.Б., Неймарк Ю.И., Фужаев Н.А.* Введение в теорию нелинейных колебаний. М.: Наука, 1987.

31. Мун Ф. Хаотические колебания. М.: Мир, 1990.

32. Anishchenko V.S., Postnov D.E., Sosnovtseva O.V., Khovanov I.A. Dynamics of the Chain of unidirectional coupled Chua's circuit. Differential Equations: Bifurcations and Chaos // The Abstracts of the School-Conference. Inst. of Math., Ukrainian Ac. Sc. Kiev, 1994. P. 8.

Саратовский государственный  
университет

Поступила в редакцию 24.02.97  
после переработки 10.04.97

## SYNCHRONIZATION AND CHAOS IN POPULATION DYNAMICS MODELS

*Postnov D.E., Balanov A.G., Cherniakov V.I.*

We consider a microbiological system consisting of several bacteria-virus populations which are coupled via the flow of resources. The behavior of both continuous time mathematical models and discrete time ones is discussed. The origin of complex behavior due to properties of coupling between the oscillators with regular dynamics is illustrated. While studying the one-dimensional array of discrete time population models we reveal the mechanism of rise of spatial inhomogeneity of stationary oscillatory regimes characteristics.



*Постнов Дмитрий Энгелевич* в 1983 году окончил физический факультет Саратовского государственного университета по специальности «радиофизика и электроника», до 1987 года – инженер кафедры радиофизики СГУ. В 1990 году окончил аспирантуру при той же кафедре, защитив кандидатскую диссертацию «Регулярные и хаотические процессы в системах взаимодействующих нелинейных осцилляторов». С 1991 года работал старшим преподавателем кафедры радиофизики Саратовского университета, с 1995 года занимает должность доцента на той же кафедре. Автор 25 научных работ, опубликованных в отечественной и зарубежной печати.



*Баланов Александр Геннадьевич* – родился в 1973 году. Окончил физический факультет СГУ (1995). Работает инженером на кафедре радиофизики. Область научных интересов – нелинейная динамика и стохастические процессы. Автор 3 научных работ.



*Черняков Владислав Игоревич* – родился в 1975 году. В 1992 поступил на физический факультет СГУ. В настоящее время является студентом 5 курса, выполняет дипломную работу на кафедре радиофизики.