

УДК: 51-7: 574.34

Математическое моделирование динамики локальных однородных популяций с учетом эффектов запаздывания

©2015 Неверова Г.П. *, Фрисман Е.Я. **

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан, 679016, Россия*

Аннотация. Исследуется модель динамики численности лимитированной однородной популяции. Предполагается, что происходит уменьшение величины необходимых ресурсов, в связи с их потреблением предыдущими поколениями, т.е. реализуется плотностно зависимая регуляция численности с запаздыванием. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что в системе наблюдается явление мультирежимности: при одних и тех же значениях демографических параметров популяция может демонстрировать различные типы динамики, либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую. Результаты исследования позволяют заключить, что зависимость популяционной динамики от интенсивности восстановления ресурсов, необходимых для жизнедеятельности вида, приводит к тому, что популяция в большинстве случаев демонстрирует квазипериодическую динамику. При этом двухгодичные колебания возможны в достаточно узком диапазоне значений параметров и, как правило, реализуются, когда ограничение роста численности осуществляется преимущественно через плотностно-зависимую регуляцию в текущем году.

Ключевые слова: популяционная динамика, плотностно-зависимая регуляция с запаздыванием, математическое моделирование, мультирежимность, бассейны притяжения, листовертка листовенничная (*Zeiraphera diniana* Gn.).

ВВЕДЕНИЕ

«Золотой век» математической биологии начался в первой половине XX века феерическим всплеском работ, надолго определивших последующее развитие теоретической экологии и математической популяционной генетики, основы синтетической теории эволюции [1–7 и другие]. Математической базой этих работ были изящные модели, построенные на основе систем дифференциальных уравнений и удачно описывающие многие популяционные феномены, наблюдающие в природных биологических сообществах: колебания численностей, конкурентное вытеснение, полиморфное разнообразие и многое другое.

В начале 70-х годов, в основном благодаря базовым работам Р. Мэя [8, 9] и А.П. Шапиро [10, 11], математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффектными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях. С одной стороны, эти модели представлялись более адекватными при описании динамики видов, характеризующихся сезонным периодом размножения. С другой – рекуррентные уравнения легко анализировались численно,

* galina.nev@gmail.com

** frisman@mail.ru

благодаря использованию быстро развивающейся вычислительной техники. Неожиданно оказалось, что эти «простенькие» модели обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов, весьма сложно эволюционирующих при изменении параметров модели.

Вместе с тем, неоднократные попытки непосредственного применения простейших моделей, основанных на рекуррентных уравнениях, к описанию и прогнозу динамики численности конкретных природных популяций часто оказывались малопродуктивными: модельные кривые, отлавливая тенденции изменения численности, плохо описывали конкретную динамику численности реальных популяций [11–15 и другие].

В ряде случаев модельное описание удавалось существенно улучшить, если ввести в уравнения эффекты запаздывания [16–22]. Как отмечается, плотностно-зависимая регуляция с запаздыванием возникает в природных популяциях в результате межвидового взаимодействия или же в случаях, когда высокая плотность популяции негативно сказывается на воспроизводстве следующего поколения [20, 23, 24]. Наиболее убедительные результаты были получены для модели Рикера (Морана-Рикера) и ее модификации с запаздыванием [21, 25–29]. В частности, в работах [28, 29] была предпринята попытка описания и анализа динамики численности листовертки листовенничной (*Zeiraphera diniana* Gn.) на основе модели Рикера при различных значениях лага. При этом акцент делался на оценку качественных и количественных показателей, характеризующих качество аппроксимации эмпирических данных модельными.

Следует отметить, что, не смотря на большое количество работ, имеющих отношение к модели Морана-Рикера [30–33 и другие], обстоятельного обоснования и исследования модификации данной модели при введении запаздывания, как и анализа возникающих в этом случае динамических режимов, до сих пор не проводилось. В данной публикации приводятся результаты, позволяющие заполнить некоторые из этих пробелов. На основе полученных аналитических и численных исследований мы дополнили анализ динамики численности листовертки листовенничной (*Zeiraphera diniana* Gn.), опубликованный в работах [28, 29].

Итак, исследуется модифицированная модель Морана–Рикера, которая в общем виде может быть представлена уравнением:

$$x_{n+1} = ax_n \exp\left(-\sum_{i=0}^m b_i x_{n-i}\right), \quad (1)$$

где x_n – численность популяции, с которой она вступает в n -ый период размножения, a ($a > 0$) – репродуктивный потенциал популяции. Множитель $\exp(-\sum_{i=0}^m b_i x_{n-i})$ характеризует экологическое лимитирование роста численности популяции, m – величина временного лага – число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности.

При $m = 0$ уравнение (1) сводится к классической и хорошо исследованной модели Рикера [30, 34, 35]

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n).$$

Параметр b_0 играет роль масштабирующего коэффициента, определяется интенсивностью плотностно-зависимого экологического лимитирования и косвенно характеризует емкость экологической ниши, поскольку при $x_n = 1/b_0$ численность следующего поколения достигает максимума, возможного для данной популяции. Заметим, что здесь неявно предполагается, что каждое поколение «получает» одинаковый объем экологических ресурсов, необходимых для жизнедеятельности, независимо от предыдущей истории (динамики численности) популяции. Это может

быть справедливо для тех видов, ресурсная база которых может полностью восстановиться за время, протекающее между периодами размножения. В противном случае необходимо явно учитывать уменьшение ресурсов, вызванное их потреблением предыдущими поколениями. В качестве одного из подходов здесь может быть рассмотрено уравнение (1), учитывающее влияние предыдущих поколений на изменение численности популяции. В рамках данной статьи мы сосредоточимся на исследовании особенностей динамического поведения модели (1) для следующих значений временного лага 1, 2, 3.

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $m = 1$

При $m = 1$ уравнение (1) принимает вид:

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1}). \quad (2)$$

Параметр b_1 характеризует степень уменьшения величины необходимых ресурсов, связанного с их потреблением предыдущим поколением. Уменьшение ресурсов, может быть, в частности, интерпретировано, как эквивалентное уменьшение репродуктивного потенциала текущего поколения. Параметр b_0 как и прежде характеризует интенсивность плотностно-зависимого экологического лимитирования в условиях ограничения ресурсов, приходящихся на одну особь популяции. Поскольку $m = 1$, то неявно предполагается, что за время, протекающее между двумя сезонами размножения, ресурсы, необходимые для жизнедеятельности популяции, способны полностью восстановиться.

Несложная замена переменных $y_n = x_{n-1}$ позволяет свести модель (2) к системе двух уравнений без запаздывания с тремя параметрами:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 y_n), \\ y_{n+1} = x_n. \end{cases} \quad (3)$$

Переход к новой системе координат $b_0 x_n \rightarrow x_n$, $b_0 y_n \rightarrow y_n$ (т.е. переход к относительным значениям численностей путем соответствующего масштабирования) сводит систему (3) к двухпараметрической, имеющей вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n - \rho \cdot y_n), \\ y_{n+1} = x_n, \end{cases}, \quad \text{где } \rho = b_1 / b_0. \quad (4)$$

Параметр ρ в этом случае характеризует относительный «вклад» предыдущего поколения в экологическое плотностно-зависимое лимитирование воспроизводства популяции. При $\rho = 0$ такого вклада нет и уравнения (4) сводятся к классической модели Морана–Рикера.

Если $\rho = b_1 / b_0 < 1$ (т. е. $b_1 < b_0$), то вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции не превосходит вклада текущего поколения, а ресурсы, используемые популяцией для жизнедеятельности, успевают существенно восстановиться за время, протекающее между сезонами размножения. При $\rho = b_1 / b_0 > 1$ ($b_1 > b_0$) наоборот, вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции больше вклада текущего поколения, и чем больше ρ относительно 1, тем меньше ресурсов достанется следующему поколению.

Вернемся к исследованию модели (4): данная система имеет два решения тривиальное и нетривиальное. Нулевая неподвижная точка существует всегда и устойчива при $a < 1$. Ненулевое стационарное решение

$$\bar{x} = \bar{y} = \frac{1}{1+\rho} \ln a \quad (5)$$

существует и положительно при $a > 1$, монотонно увеличивается с ростом параметра a (при любом фиксированном значении $\rho > 0$) и монотонно убывает с ростом параметра ρ (при любом фиксированном значении $a > 1$).

Традиционный метод нахождения области устойчивости стационарной точки основан на следующем утверждении [11]: корни уравнения $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$ принадлежат кругу $|\lambda| < 1$, если и только если

$$|p| - 1 < q < 1. \quad (6)$$

Неравенства (6) определяют на плоскости (p, q) «треугольник устойчивости», границы которого задаются прямыми:

$$q = -1 - p, \text{ вдоль этой прямой одно из собственных чисел } \lambda \text{ равно } 1;$$

$$q = p - 1, \text{ вдоль этой прямой одно из собственных чисел } \lambda \text{ равно } -1;$$

$q = 1$, вдоль этой прямой $\lambda_1 \lambda_2 = 1$, причем на отрезке, ограничивающем область (треугольник) устойчивости ($-2 < p < 2$), собственные числа являются комплексными и сопряженными: $\lambda_1 = \exp(i\varphi)$, $\lambda_2 = \exp(-i\varphi)$.

В данном случае $p = \frac{\ln a}{1+\rho} - 1$, $q = \frac{\rho \cdot \ln a}{1+\rho}$, поэтому границы области устойчивости неподвижной точки (5) определяются следующими соотношениями:

$$\lambda = 1: \quad a = 1, \quad (7)$$

$$\lambda = -1: \quad a = \exp\left(\frac{2(\rho+1)}{\rho-1}\right), \quad (8)$$

$$q = 1: \quad a = \exp\left(\frac{\rho+1}{\rho}\right). \quad (9)$$

Область устойчивости неподвижной точки (5) представлена на рис. 1. Граница области устойчивости (7) совпадает с условием существования нетривиального равновесия. При ее пересечении вглубь области устойчивости нулевое решение теряет устойчивость и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение. Следовательно, для любых значений ρ при $a < 1$, система (4), также как и классическая модель Рикера, демонстрирует вырождение популяции. Как видно, границы (8) и (9) в плоскости параметров (ρ, a) имеют точку пересечения $(1/3, e^4)$, абсцисса которой разделяет между собой два сценария потери устойчивости. При $\rho < 1/3$ потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, при $\rho > 1/3$ по сценарию Неймарка–Сакера, при $\rho = 1/3$ наблюдается простейшая бифуркация коразмерности два: резонанс 1:2.

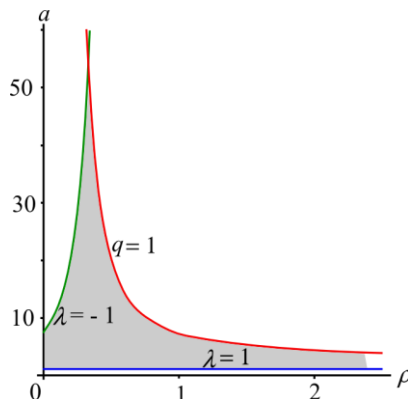


Рис. 1. Область устойчивости нетривиального равновесия (5).

Рассмотрим подробнее особенности динамического поведения системы (4) при различных значениях параметра ρ .

1. $\rho < 1/3$. Здесь потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через -1 и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Данный сценарий потери устойчивости нетривиального равновесия системы (4) идентичен уравнению Рикера, в котором потеря устойчивости также реализуется по сценарию Фейгенбаума. Ордината точки пересечения кривой (8) и оси ординат соответствует значению репродуктивного потенциала, при котором в модели Рикера наблюдается бифуркация удвоения периода и составляет e^2 . Рост значений параметра ρ от 0 до $1/3$, хотя и приводит к некоторому уменьшению равновесного значения численности (5), но при этом существенно расширяет диапазон его устойчивости, поскольку колебательные режимы динамики численности возникают при гораздо более высоких значениях репродуктивного потенциала.

2. $\rho > 1/3$. При таких значениях параметра ρ потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых. Здесь рост значений параметра ρ приводит к быстрому сужению диапазона устойчивости, т.е. возникновение сложно организованных колебаний численности происходит при более низких значениях репродуктивного потенциала. При этом следует отметить, что когда $\rho \leq 1$ область устойчивости нетривиального решения системы (4) не меньше области устойчивости классической модели Рикера. Однако при $\rho > 1$ переход к квазипериодической динамике происходит при значениях репродуктивного потенциала меньше e^2 . Следовательно, как только вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции начинает превосходить вклад текущего поколения, так при все более низких значениях репродуктивного потенциала возникают колебания численности.

Для анализа возможных динамических режимов модели (4) были построены карты (рис. 2). Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров (ρ, a) выполнялось 5000 итераций отображения (4), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом.

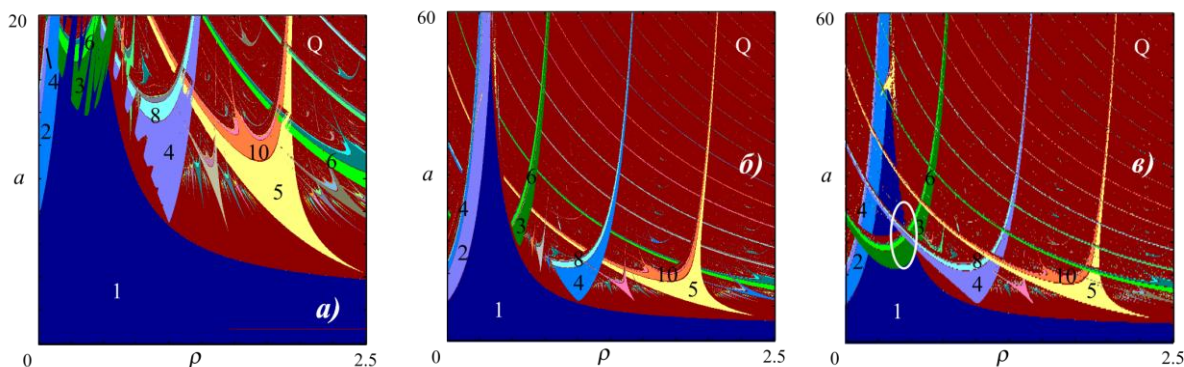


Рис. 2. Карты динамических режимов: а) при начальном приближении $x_0 = y_0 = 10$, б) при начальном приближении, принадлежащем бассейну притяжения устойчивого равновесия; в) при начальном приближении, принадлежащем бассейну притяжения цикла длины 3. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, Q – квазипериодическая динамика.

Как видно, в рамках данной модели одновременно сосуществует несколько динамических режимов, т.е. наблюдается мультирежимность [36–38]. Так, при одних и тех же значениях демографических параметров в зависимости от выбора начального приближения может реализовываться либо устойчивая динамика, либо трехгодичные

колебания (рис. 2). Цикл длины 3 рождается в результате касательной бифуркации. Известно, что в классической модели Рикера цикл длины 3 возникает в зоне хаотической динамики, на рис. 2,б и в видно, что к оси ординат подходит зона зеленого цвета, соответствующая циклу длины 3. При этом относительно небольшой рост значений параметра ρ приводит к тому, что трехгодичные колебания возникают при все более и более низких значениях репродуктивного потенциала. Кроме этого, сравнение рис. 2,б и в позволяет заключить, что в области нерегулярной динамики в зависимости от выбора начального условия могут проявляться как хаотические, так и трехгодичные колебания, либо двухгодичные и трехгодичные. Увеличение значений параметра ρ приводит к одновременному сосуществованию стационарного состояния с циклом длины 3 и его последующими бифуркациями. С дальнейшим ростом параметра ρ смена динамического режима может произойти только в области квазипериодической динамики. На рис. 2,в в области, выделенной овалом, видно, что возможно одновременное сосуществование трех динамических режимов, а именно устойчивого равновесия и циклов длины 3 и 4. В рамках данной модели существует два разных цикла длины 4, один возникает в результате бифуркации цикла длины 2 по сценарию Фейгенбаума, а другой в результате касательной бифуркации.

Таким образом, чем сильнее воспроизводство популяции зависит от изменений экологической ниши местообитания вызванных предыдущем поколением, тем драматичнее становится ее поведение. Область устойчивости сужается, и рост репродуктивного потенциала ведет к квазипериодическим колебаниям. Однако возможны и строго периодические колебания при значениях параметров, соответствующих языкам Арнольда, опирающимся на линию бифуркации Неймарка–Сакера.

В работах [28, 29] модель Морана–Рикера с лагом в один год была применена к описанию динамики численности листовертки листовенничной (*Zeiraphera diniana Gn.*), и были получены следующие оценки коэффициентов модели (3): $a = 8.2996$, $b_0 = 2.205 \cdot 10^{-3}$, $b_1 = 0.02214$, $\rho = b_1 / b_0 \approx 10.05$. Этим значениям соответствует асимптотический режим, близкий к циклу длины 9, что, как отмечают авторы, хорошо согласуется с результатами наблюдений. Вследствие того, что в модели (3) возникает мультирежимность, определенный интерес представляет дополнение этих оценок параметрическим портретом и картой динамических режимов (рис. 3).

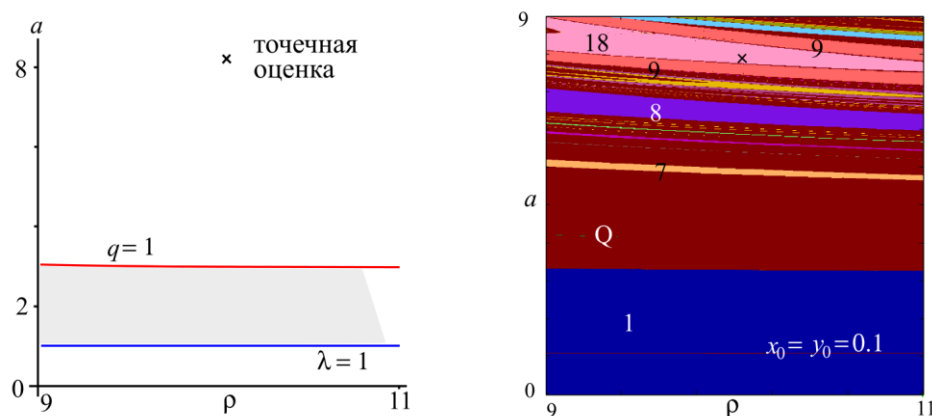


Рис. 3. Параметрический портрет системы (3), дополненный точечной оценкой, соответствующей значениям коэффициентов $a = 8.2996$, $\rho = b_0/b_1 \approx 10.05$, и картой динамических режимов. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, Q – квазипериодическая динамика.

Как видно на рис. 3, точечная оценка параметров находится в окне периодичности, которое вклинивается в зону квазипериодической динамики и соответствует колебаниям с периодом 18. Цикл длины 18 возникает в результате бифуркации

удвоения периода цикла длины 9, при этом раздвоившиеся элементы цикла близки к друг другу. Дополнительно для этих же значений параметров был построен бассейн притяжения. Оказалось, что при $a = 8.2996$, $\rho = b_0/b_1 \approx 10.05$, начальное приближение не оказывает влияния на тип достигаемого асимптотического режима. Следует отметить, что такая проверка имеет смысл, поскольку в ряде случаев наблюдается ситуация, когда вариация начального условия приводит либо к периодическим, либо к квазипериодическим колебаниям.

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $m = 2$

При $m = 2$ уравнение (1) принимает вид:

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1} - b_2 x_{n-2}). \quad (10)$$

По аналогии с предыдущим случаем замена переменных $y_n = x_{n-1}$, $z_n = x_{n-2}$, $b_0 x_n \rightarrow x_n$, $b_1 y_n \rightarrow y_n$, $b_2 z_n \rightarrow z_n$ позволяет свести уравнение (10) к системе трех уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n - \rho y_n - \beta z_n) \\ y_{n+1} = x_n \\ z_{n+1} = y_n \end{cases}, \quad (11)$$

где $\rho = b_1 / b_0$, $\beta = b_2 / b_0$.

Границы области устойчивости нетривиального равновесия модели (11)

$$\bar{x} = \bar{y} = \bar{z} = \frac{1}{1+\rho+\beta} \ln a, \quad a > 0$$

находятся на основе характеристического многочлена

$$\lambda^3 + \frac{\ln a - 1 - \rho - \beta}{1 + \rho + \beta} \lambda^2 + \frac{\rho \ln a}{1 + \rho + \beta} \lambda + \frac{\beta \ln a}{1 + \rho + \beta} = 0.$$

Поскольку у многочлена третьей степени один из корней всегда действителен, то границы области устойчивости системы (11) определяются на основе следующих гипотез:

1) наибольший по модулю корень действителен и равен 1:

$$\lambda = 1: \quad a = 1, \quad (12)$$

$$\lambda = -1: \quad a = \exp\left(-2 \frac{1 + \rho + \beta}{\rho - \beta - 1}\right); \quad (13)$$

2) действительный корень по модулю меньше 1, а комплексные по модулю равны 1:

$$q = 1: \quad a = \exp\left(\frac{1}{2} \frac{(-\rho - \beta \pm \sqrt{\rho^2 + 2\rho\beta + 5\beta^2 - 4\beta})(1 + \rho + \beta)}{\beta^2 - \beta}\right). \quad (14)$$

Срезы области устойчивости, образуемые поверхностями (12–14) в плоскости параметров (a, ρ) при различных значениях параметра β представлены на рис. 4.

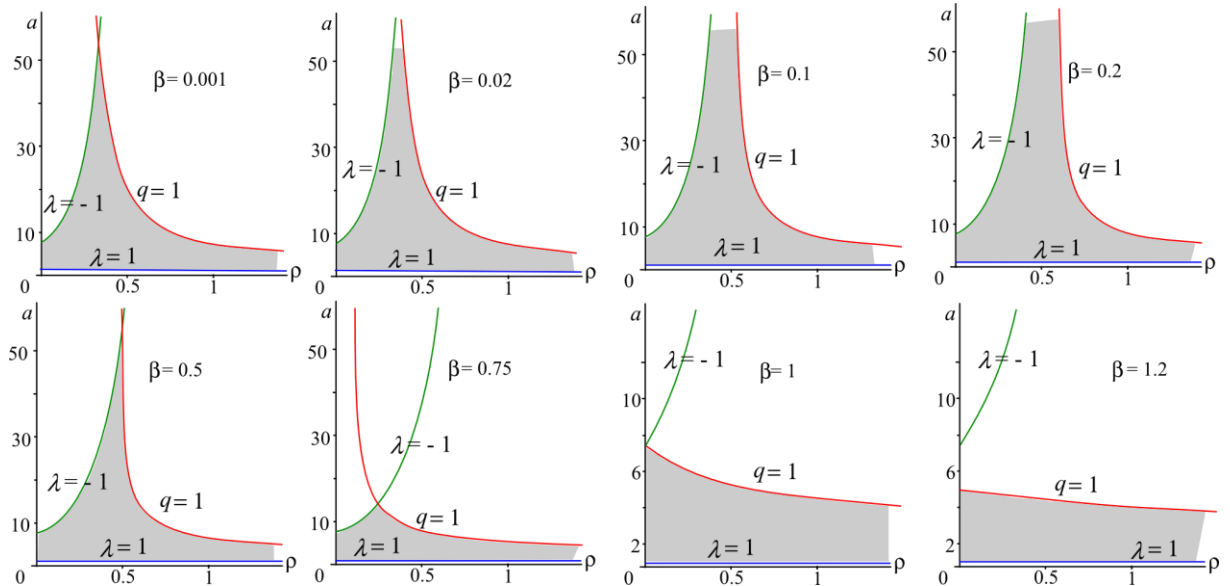


Рис. 4. Срезы области устойчивости нетривиального равновесия системы (11) в плоскости параметров (ρ, a) при различных значениях коэффициента β .

Анализ изменения срезов области устойчивости системы (11) в зависимости от вида ее деформаций и возможных бифуркационных переходов позволяет выделить следующие диапазоны значений параметра β :

1. $0 < \beta \leq 0.25$. Здесь, как и при $\beta = 0$, потеря устойчивости возможна по двум сценариям. Причем рост значений параметра β приводит к существенному расширению области устойчивости, т.е. стабилизация численности может наблюдаться при весьма высоком репродуктивном потенциале.

2. $0.25 < \beta \leq 0.5$. Дальнейший рост значений параметра β ведет уже к сокращению площади области устойчивости. При $\beta = 0.5$ ее размер соизмерим со случаем, когда $\beta = 0$, при этом типы бифуркационных переходов остаются прежними.

3. $0.5 < \beta < 1$. Здесь с ростом значений параметра β продолжается уменьшение области устойчивости. При этом диапазон значений коэффициента ρ , при которых потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, сужается. Здесь еще существуют значения параметра ρ , при которых область устойчивости не меньше области устойчивости классической модели Рикера.

4. $\beta \geq 1$. Рост значений параметров ρ и β приводит к сужению области устойчивости, она меньше размеров области устойчивости классической модели Рикера. Более того, в этом диапазоне значений параметра β потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума становится невозможной. При этом потеря устойчивости и переход к квазипериодическим колебаниям может наблюдаться при достаточно низком репродуктивном потенциале.

Следует отметить, что в данной системе в каждой точке по линии пересечения параметрических поверхностей (13) и (14) ($0 \leq \beta < 1$) возникает бифуркация коразмерности два: бифуркация флип-Неймарк-Сакера [39].

Следующим естественным этапом развития исследования стало построение карт динамических режимов, соответствующих срезам области устойчивости на рис. 4 (рис. 5). Как видно по картам, рост значений коэффициента β ведет к немонотонному изменению площади области устойчивости нетривиального равновесия: сначала наблюдается ее расширение, с последующим быстрым сужением. Цикл длины 3, возникающий вследствие касательной бифуркации, наблюдается при более высоких значениях репродуктивного потенциала. При этом цикл длины 3, сосуществующий со

стационарным ненулевым решением, сменяется циклами с периодами 4 и 5, которые с увеличением β также возникают при все более и более высоком репродуктивном потенциале. На рис. 5 видно, что модель (11) имеет два разных цикла длины 4, также как и при $m=1$. Здесь особо примечательно то, что при одних и тех же значениях демографических параметров могут одновременно существовать оба цикла длины 4 (рис. 5; случаи, когда $\beta=0.1$ и $\beta=0.2$). Особого внимания требует карта динамических режимов, располагающаяся по центру рис. 5 ($\beta=0.5$). Здесь наблюдается эффект очень похожий на ситуацию, описываемую в работе [40], когда небольшая часть границы, соответствующей потере устойчивости по сценарию Фейгенбаума, отвечает не удвоению периода, а жесткому переходу через мультипликатор -1 . С дальнейшим ростом значений параметра β ($\beta \geq 1$) область устойчивости нетривиального равновесия сужается и колебательные режимы возможны только в области нерегулярной динамики. Таким образом, существенная зависимость динамики численности популяции от состояния экологической ниши местообитания ведет к возникновению квазипериодических колебаний при достаточно низком репродуктивном потенциале. При этом площадь срезов области устойчивости существенно уступает размерам области устойчивости классической модели Рикера.

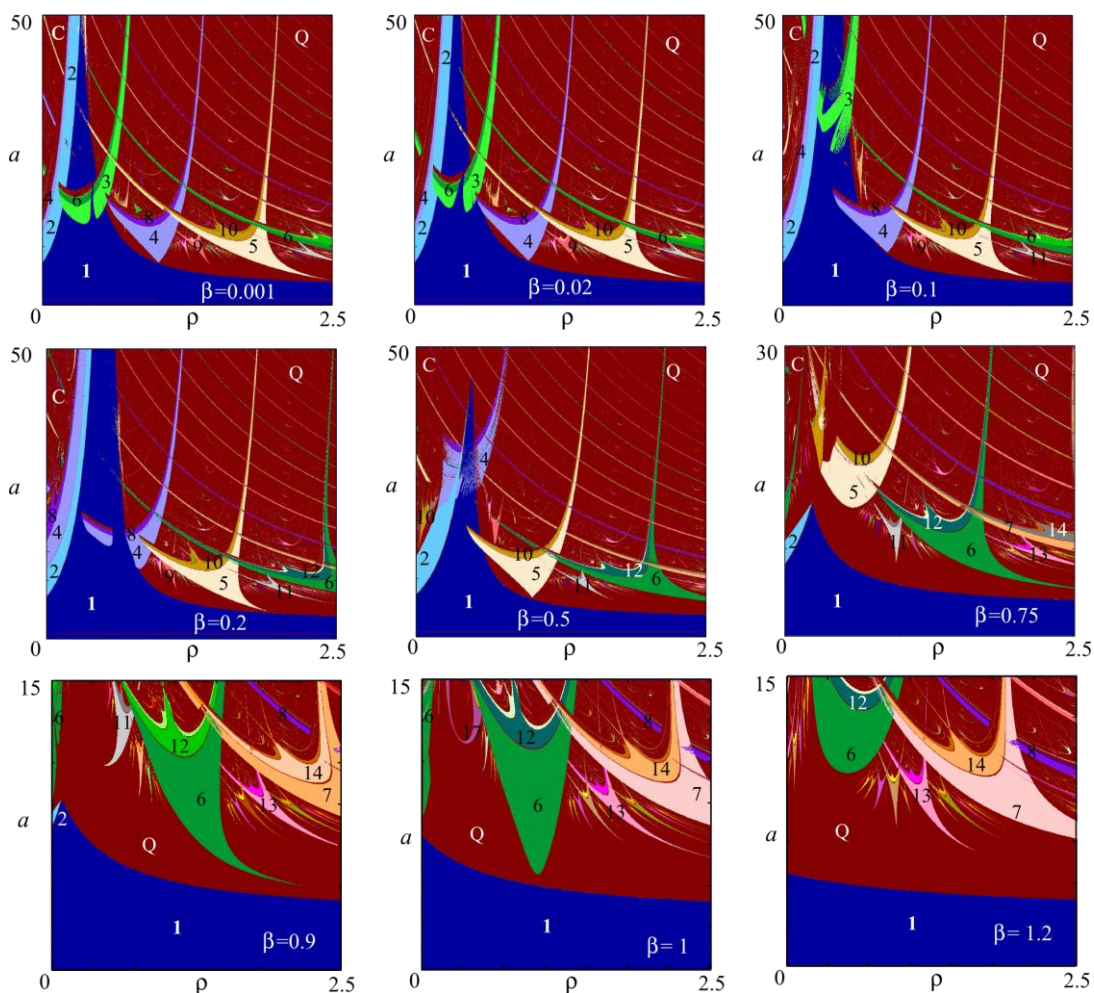


Рис. 5. Карты динамических режимов в плоскости параметров (ρ, a) при фиксированном начальном условии $x_0 = y_0 = z_0 = 0.1$, соответствующие различным значениям коэффициента β . Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика.

По аналогии с предыдущим случаем рассмотрим результаты работ [28, 29], в которых для $m=2$ приведены следующие оценки параметров модели и начального

приближения $x_0 = 4.96 \cdot 10^{-14}$, $y_0 = 3.77 \cdot 10^{-15}$, $z_0 = 0.072$, $a = 20.076$, $b_0 = 0.008155$, $b_1 = 0.0017$, $b_2 = 0.021$. Значения получены по временному ряду динамики популяции листовертки лиственничной. Как отмечают авторы результаты применения модели (11) плохо согласуются с реальными данными. Дополним эти оценки параметрическим портретом и картой динамических режимов, где $\rho = b_1 / b_0 \approx 0.208$, $\beta = b_2 / b_0 \approx 2.575$ (рис. 6).

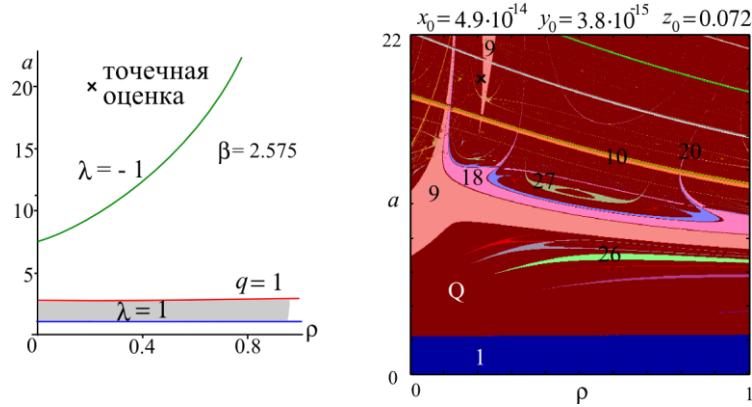


Рис. 6. Параметрический портрет системы (11) дополненный точечной оценкой, соответствующей значениям коэффициентов $a = 20.076$, $\rho = 0.208$, $\beta = 2.575$, и карта динамических режимов. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, Q – квазипериодическая динамика.

Как видно, точечная оценка находится в зоне квазипериодической динамики, что совпадает с результатом работы [28, 29]. Однако ее дополнение картой динамических режимов, позволяет заключить, что оценка находится вблизи окна периодичности, соответствующего циклу длины 9. Следовательно, небольшая вариация значения параметра ρ может привести к смене динамического режима, а именно переходу от квазипериодической динамики к периодическим колебаниям. В частности, при округленном значении параметра $b_0 \approx 0.0082$ наблюдается девятилетний цикл. Следует отметить, что элементы 9-цикла располагаются на аттракторе, формируемом системой при $b_0 = 0.008155$ (рис. 7). Таким образом, динамические режимы системы (11) демонстрируют определенную чувствительность к значениям коэффициента b_0 , характеризующего воздействие плотностно-зависимых факторов на процесс воспроизводства в текущем году.

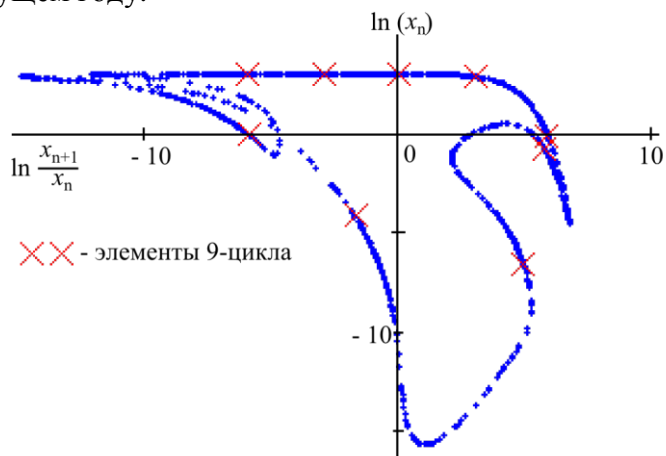


Рис. 7. Фазовые портреты, формируемые системой (10) при $b_0 = 0.008155$ (хаотический аттрактор) и $b_0 = 0.0082$ (9-цикл).

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $m = 3$

При $m = 3$ уравнение (1) принимает вид:

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1} - b_2 x_{n-2} - b_3 x_{n-3}). \quad (15)$$

По аналогии с предыдущими случаями, замена переменных $y_n = x_{n-1}$, $z_n = x_{n-2}$, $p_n = x_{n-3}$, $b_0 x_n \rightarrow x_n$, $b_0 y_n \rightarrow y_n$, $b_0 z_n \rightarrow z_n$, $b_0 p_n \rightarrow p_n$ позволяет свести уравнение (15) к четырехкомпонентной системе:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n - \rho y_n - \beta z_n - \gamma p_n) \\ y_{n+1} = x_n \\ z_{n+1} = y_n \\ p_{n+1} = z_n \end{cases}, \quad (16)$$

где $\rho = b_1 / b_0$, $\beta = b_2 / b_0$, $\gamma = b_3 / b_0$. Модель (16) имеет единственное ненулевое равновесие:

$$\bar{x} = \bar{y} = \bar{z} = \bar{p} = \frac{\ln a}{1 + \rho + \beta + \gamma}, \quad (17)$$

где $a > 0$, $\rho > 0$, $\beta > 0$, $\gamma > 0$. Условия для бифуркаций коразмерности один находятся на основе характеристического многочлена $\lambda^4 - S\lambda^3 + H\lambda^2 - L\lambda + J = 0$ системы, состоящей из четырех уравнений, и имеют вид [39]:

касательная бифуркация, $\lambda = 1$: $H = S + L - J - 1$;

бифуркация удвоения периода, $\lambda = -1$: $H = -S - L - J - 1$;

бифуркация Неймарка–Сакера, $\lambda = e^{\pm i\theta}$: $(S - L)(L - SJ) = (1 - J)^2 (H - J - 1)$.

Для системы (16) коэффициенты полинома принимают следующий вид:

$$S = \frac{1 + \rho + \beta + \gamma - \ln a}{1 + \rho + \beta + \gamma}, \quad H = \frac{\rho \ln a}{1 + \rho + \beta + \gamma}, \quad L = \frac{\beta \ln a}{1 + \rho + \beta + \gamma}, \quad J = \frac{\gamma \ln a}{1 + \rho + \beta + \gamma}.$$

Соответственно условием касательной бифуркации является гиперплоскость $a = 1$. При переходе через нее тривиальное равновесие теряет устойчивость и рождается устойчивая ненулевая точка. Условием бифуркации удвоения периода является гиперповерхность:

$$a = \exp\left(\frac{2(1 + \rho + \beta + \gamma)}{1 + \beta - \gamma - \rho}\right).$$

Условие бифуркации Неймарка–Сакера имеет сложный вид, поэтому мы его приводить не будем. По аналогии с предыдущими случаями построим срезы области устойчивости, образуемые гиперповерхностями в плоскости параметров (ρ, a) при различных значениях параметров β и γ . При анализе срезов области устойчивости сосредоточимся на изучении влияния значений коэффициента γ на деформацию области устойчивости при следующих фиксированных значениях параметра β : 0.001, 0.1, 0.5 (рис. 8). Этих вариантов достаточно, поскольку при $\beta \geq 1$ для любых значений γ и ρ потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка–Сакера, при этом рост значений параметра γ ведет к сужению области устойчивости.

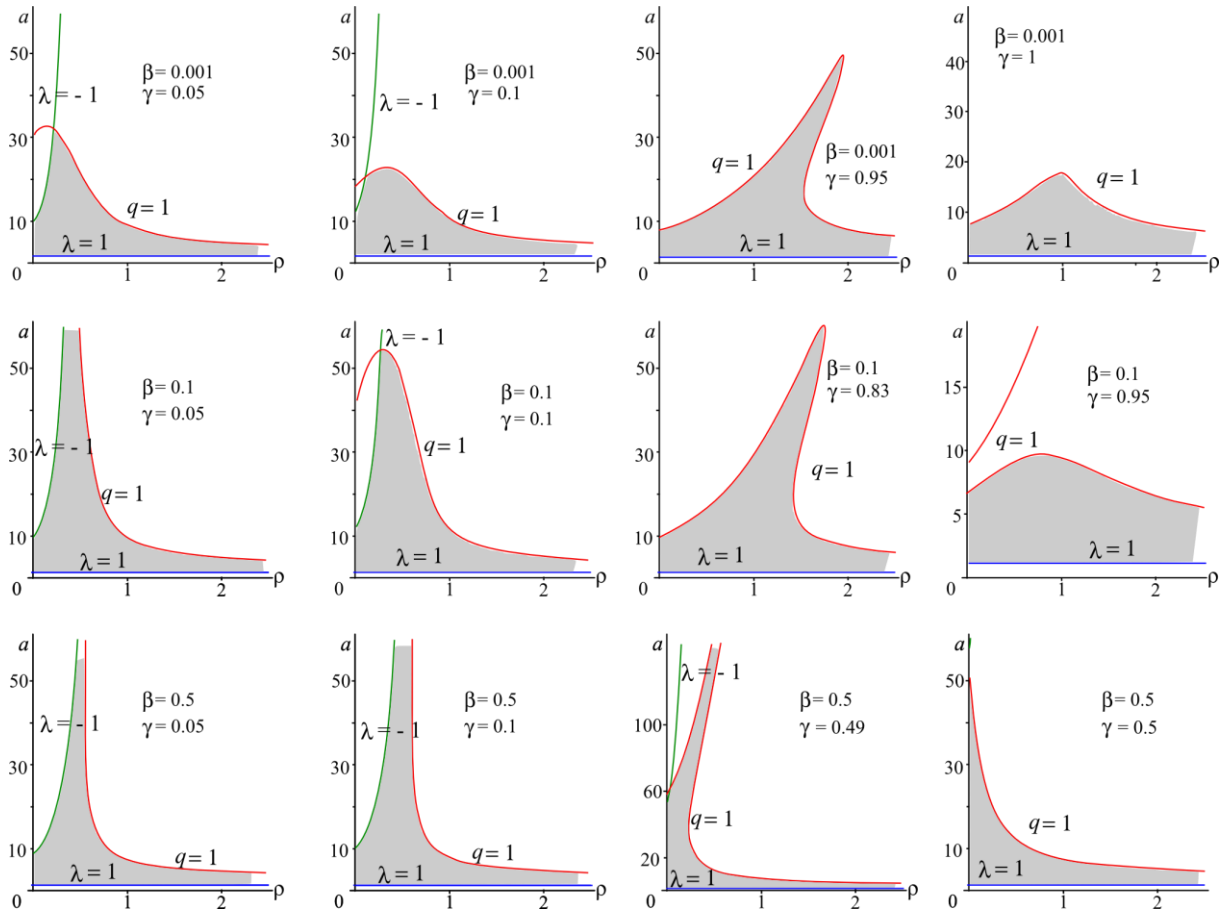


Рис. 8. Срезы области устойчивости нетривиального равновесия системы (16) в плоскости параметров (ρ, a) при различных значениях коэффициентов β и γ .

Как видно, рост значений параметра γ приводит к существенному изменению срезов области устойчивости. Здесь наиболее примечательным моментом является то, что с ростом репродуктивного потенциала возможен переход «порядок-хаос-порядок», при этом, чем больше значение β , тем при более низких значениях γ такой сценарий возможен. Чем больше β , тем при более высоких γ сохраняется возможность потери устойчивости по сценарию Фейгенбаума. В целом создается впечатление, что для модели (16) потеря устойчивости через удвоение периода возможна в достаточно узком диапазоне значений параметров β и γ . Возникающие динамические режимы, соответствующие срезам области устойчивости при $\beta = 0.1$, представлены на рис. 9.

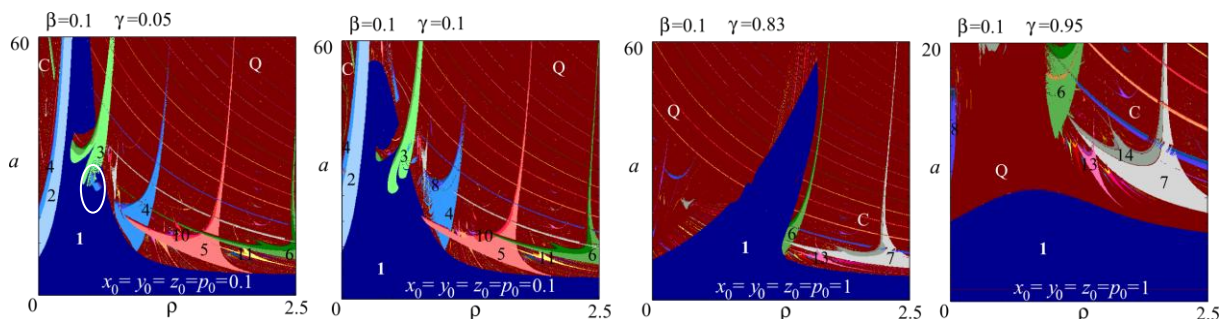


Рис. 9. Карты динамических режимов в плоскости параметров (ρ, a) при $\beta = 0.1$, соответствующие различным значениям коэффициента γ . Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика.

Здесь, как и ранее, наблюдается одновременное существование нескольких динамических режимов, а именно периодических или нерегулярных колебаний в паре

со стационарным состоянием. Кроме этого, видно, что возможно сосуществование 3-х динамических режимов, которые на карте динамических режимов при $\beta=0.1$ и $\gamma=0.05$ выделены овалом. Следует отметить, что для карты динамических режимов при $\beta=0.1$ и $\gamma=0.83$ наблюдается сильная чувствительность к начальному условию. В частности при начальном условии $x_0 = y_0 = z_0 = p_0 = 0.1$ выступ области устойчивости, погруженный в область нерегулярной динамики, полностью перекрывается квазипериодическими режимами, и область устойчивости принимает вид схожий со случаем, когда $\beta=0.1$ и $\gamma=0.95$.

При $\gamma \geq 1$ в зоне устойчивости нетривиального равновесия других режимов динамики не обнаружено, потеря устойчивости происходит только по сценарию Неймарка-Сакера, при этом языки Арнольда, соответствующие периодическим изменениям численности, наблюдаются в зоне нерегулярной динамики, вследствие чего одновременно могут сосуществовать периодические режимы и хаотическая динамика.

Результаты применения модели (16) к описанию динамики природной популяции, опубликованные в работах [28, 29], демонстрируют плохое соответствие модельных и реальных данных. На наш взгляд, это связано с чувствительностью динамических режимов к вариации значений коэффициентов модели. В частности, как и в предыдущем случае при $m=2$, точечная оценка параметров располагается рядом с языком Арнольда, соответствующему циклу длины 9 (рис. 10).

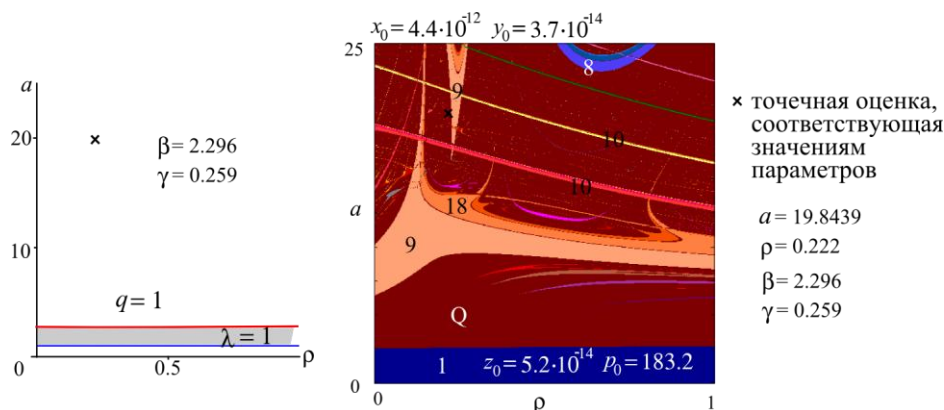


Рис. 10. Параметрический портрет системы (16) и карта динамических режимов, соответствующие точечной оценке параметров, представленной в работах [28, 29]. Цифры на карте соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, Q – квазипериодическая динамика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Явный учет факторов запаздывания, обусловленных вкладом ряда предыдущих поколений в экологическое лимитирование процессов воспроизводства, приводит к существенному усложнению поведения математических моделей динамики локальных популяций. В моделях наблюдается явление мультирежимности: при одних и тех же значениях популяционных параметров воспроизводства, в зависимости от начальных условий (или изменения значений текущей численности популяции в связи со случайным воздействием внешних факторов) популяция может демонстрировать различные типы динамики, либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую. Результаты исследования позволяют заключить, что зависимость популяционной динамики от скорости восстановления ресурсов, необходимых для жизнедеятельности вида, приводит к тому, что популяция в большинстве случаев демонстрирует квазипериодическую динамику. При этом двухгодичные колебания возможны в достаточно узком диапазоне значений демографических параметров, и, как правило, реализуются, когда ограничение роста численности осуществляется преимущественно

через плотностно-зависимую регуляцию в текущем году. Таким образом, учет в классической модели Рикера факторов запаздывания приводит к существенному изменению ее динамических режимов. Более того, в этом случае система демонстрирует чувствительность динамических режимов к значениям коэффициента, характеризующего воздействие плотностно-зависимых факторов на процесс воспроизводства.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-29-02658 офи_м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part 1. *Trans. Camb. Philos. Soc.* 1924. V. 23. P. 19–41.
2. Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimor: Williams and Wilkins, 1925.
3. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. *Журнал экспериментальной биологии. Серия А.* 1926. Т. 2. С. 3–54.
4. Fisher R.A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930.
5. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931. V. 16. P. 97–159.
6. Volterra V. *Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthiers-Villars, 1931.
7. Kostitzin V.A. *La Biologie Mathematique*. Paris: A. Colin, 1937. 236 p.
8. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*. 1974. V. 186. P. 645–647.
9. May R.M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. *J. Theor. Biol.* 1975. V. 51. № 2. P. 511–524.
10. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях. В: *Управление и информация*: выпуск 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 96–118.
11. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М.: Наука, 1983. 134 с.
12. Недорезов Л.В. Анализ динамики численности сосновой пяденицы с помощью дискретных математических моделей. *Математическая биология и биоинформатика*. 2010. Т. 5. № 2. С. 114–123. doi: 10.17537/2010.5.114
13. Тарасов М.В., Малышева Н.С., Самофалова Н.А., Елизаров А.С., Вагин Н.А. Применение дискретных моделей для прогнозирования популяционной динамики золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis*. *Ученые записки. Электронный научный журнал Курского государственного университета*. 2012. № 4 (24). Ч. 2.
14. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала. В: *Биологические ресурсы Дальнего Востока России. Комплексный региональный проект ДВО РАН*. Под ред. Журавлева Ю.Н. М.: КМК, 2007. С. 184–202.
15. Ревуцкая О.Л. Анализ влияния запасов корма на динамику численности популяции белки (на примере Еврейской автономной области). *Региональные проблемы*. 2010. Т. 13. № 2. С. 37–44.
16. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П. *Динамика численности лесных насекомых*. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
17. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г. *Популяционная динамика лесных насекомых*. М.: Наука, 2001. 347 с.

18. Недорезов Л.В. *Моделирование вспышек массовых размножений насекомых*. Новосибирск: Наука, 1986. 125 с.
19. Nedorezov L.V. *Chaos and Order in Population Dynamics: Modeling, Analysis, Forecast*. Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing, 2012.
20. Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*. 1990. V. 344. P. 660–663.
21. Turchin P. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
22. Berryman A.A., Turchin P. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos*. 2001. V. 92. P. 265–270.
23. Prout T., McChesney F. Competition Among Immatures Affects Their Adult Fertility: Population Dynamics. *The American Naturalist*. 1985. V. 126. № 4. P. 521–558.
24. Williams D.W., Liebhold A. Detection of Delayed Density Dependence: Effects of Autocorrelation in an Exogenous Factor. *Ecology*. 1995. V. 76. № 3. P. 1005–1008.
25. Turchin P., Wood S.N., Ellner S.P., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth. *Ecology*. 2003. V. 84. № 5. P. 1207–1214.
26. Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W., Turchin P., Ellner S.P., McCauley E., Nisbet R.M., Wood S.N. Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1789–1805.
27. Bechtol W.R., Kruse G.H. Analysis of a Stock-Recruit Relationship for Red King Crab off Kodiak Island, Alaska. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*. 2009. V. 1. P. 29–44.
28. Sadykova D.L., Nedorezov L.V. Larch bud moth dynamics: can we explain periodicity of population fluctuations by the time lag dependence in birth rate? *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast*. 2013. V. 2. № 4. P. 154–181.
29. Nedorezov L.V., Sadykova D.L. Dynamics of larch bud moth populations: application of Moran-Ricker models with time lag. *Ecological Modelling*. 2015. V. 297. P. 26–32.
30. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла*. М.: Наука, 1979. 168 с.
31. Переварюха А.Ю. Переход к устойчивому хаотическому режиму в новой модели динамики популяции в результате единственной бифуркации. *Вестник Удмуртского Университета*. 2010. Т. 2. С. 117–126.
32. Шлюфман К.В., Фишман Б.Е., Фрисман Е.Я. Особенности динамических режимов одномерной модели Рикера. *Известия высших учебных заведений: Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 2. С. 12–28.
33. Башкирцева И.А. Анализ стохастически возмущенных равновесий и индуцированных шумом переходов в нелинейных дискретных системах. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2013. Т. 5. № 4. С. 559–571.
34. Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics. *Biometrics*. 1950. V. 6. № 3. P. 250–258.
35. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board of Canada*. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.
36. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования. *Математическая биология и биоинформатика*. 2014. Т. 9. № 2. С. 414–429. doi: 10.17537/2014.9.414.
37. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом. *Доклады Академии наук*. 2015. Т. 460. № 4. С. 488–493.
38. 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.

39. Кузнецов А.П., Седова Ю.В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства. *Известия высших учебных заведений: Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 5. С. 26–43.
40. Кузнецов А.П., Кузнецов С.П., Поздняков М.В., Седова Ю.В. Универсальное двумерное отображение и его радиофизическая реализация. *Нелинейная динамика*. 2012. Т. 8. № 3. С. 461–471.

Материал поступил в редакцию 25.05.2015, опубликован 28.08.2015.