Математическая биология и биоинформатика
2019. Т. 14. № 2. С. 588–611. doi: 10.17537/2019.14.588

==========**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ** ==========

УДК: 574.34, 517.925.4

Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник-жертва», связанных миграциями хищника

Кулаков М.П.*, Курилова Е.В., Фрисман Е.Я.*****

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

Аннотация. Изучается модель динамики двух неидентичных миграционно связанных сообществ типа хищник-жертва с лимитированием роста численности жертв и насыщением хищника согласно функциональному отклику Холлинга II типа. Приводятся стационарные состояния системы и исследуются сценарии потери их устойчивости. Показано, что в ряде областей параметрического пространства модели происходит формирование тонических и пачечных колебаний, при которых изменение численности двух сообществ состоит из отрезков медленной тонической динамики (как части быстро-медленного цикла) и регулярно появляющихся всплесков пачечной динамики численностей. В медленной части динамика второго сообщества, как правило, следует за медленными изменениями в первом сообществе. Быстрая часть цикла оказывается синхронизированной лишь по фазе с быстро-медленным циклом первого сообщества. В работе, особое внимание уделено описанию сценариев перехода между разными типами пачечной активности. Эти типы отличаются между собой не столько размерами, формой и числом быстрым всплесков численностей в пачке, сколько очередностью появления этих всплесков относительно быстро-медленного цикла. В типичном случае начало пачечной активности (раскачивающиеся быстрые колебания) приходится на минимальную численность жертв на первом участке, соответствующее квазивымиранию. После резкого роста численности жертв первого сообщества, быстрые колебания сменяются затухающими во втором сообществе. Интересен другой случай, когда пачечная активность возможна только после полного восстановления жертв и достижения хищниками определенной численности на первой территории. Показано, что переходы между разными типами пачек сопровождаются сменой периода колебаний, а также степенью синхронизации.

Ключевые слова: *хищник-жертва, миграция, синхронизация, бифуркация, тонические и пачечные колебания.*

ВВЕДЕНИЕ

Одним из центральных направлений в теоретической популяционной биологии является изучение систем типа хищник-жертва, паразит-хозяин, ресурс-потребитель и т.п. [1]. Интерес связан не только с решением фундаментальных задач, посвященных изучению механизмов функционирования живых систем, но и с расширяющимся

*k_matvey@mail.ru
**katkurilova@mail.ru
***frisman@mail.ru

спектром применения моделей динамики подобных сообществ. Например, в последнее десятилетие актуальными являются эколого-эпидемиологические модели, которые описывают распространение инфекции в сообществах, взаимодействующих по принципу хищник-жертва, в которых хищник с разной интенсивностью поедает больных и здоровых особей [2, 3]. Интересны результаты, связанные с моделированием пространственно-временной динамики в случае миграции хищников, следующих за перемещениями жертв (таксис) [4, 5, 6]. Классической задачей в популяционной биологии является исследование математических моделей групп сообществ, связанных между собой трофическими связями и взаимодействующих по принципу хищник-жертва [7]. Здесь в последнее время получено много интересных результатов.

С другой стороны, вызывают особый интерес сложные нелинейные явления, наблюдаемые в математических моделях популяций, сообществ живых организмов, биохимических системах, моделях клеточной активности и др. В частности исследуются условия синхронного или асинхронного поведения динамики [8], механизмы возникновения странных, в том числе, гомоклинических аттракторов [9, 10], закономерности формирования сложных пространственно-временных структур [4, 11] и др. При казалось бы теоретическом характере подобных работ, нельзя не отметить, что глубокое понимание математических закономерностях и динамических эффектов, постоянно обнаруживаемых в таких системах, может оказаться решающим в понимании процессов происходящих на молекулярном и клеточном уровне, в сообществах живых организмов, популяциях и т.д. Например, ряд процессов, связанных с переключением между тонической и пачечной активностью (медленное изменение и быстрые всплески мембранного потенциала) ионных каналов в нейронах, успешно описывается довольно абстрактной на первый взгляд теорией локальных и глобальных бифуркаций в системах обыкновенных дифференциальных уравнений [12, 13, 14, 15, 16].

Другое интересное направление изучения сообществ типа хищник-жертва – это исследование особенностей синхронизации и десинхронизации на разных территориях, а также однородное и неоднородное распределение особей по ареалу [17, 18, 19]. В этом случае группа сообществ описывается в виде системы двух и более связанных осцилляторов – автоколебательных элементов (подсистем).

Наше исследование направлено на изучение динамики развития двух взаимосвязанных сообществ, обитающих на сопредельных территориях и функционирующих по принципу хищник-жертва. Сообщества отличаются скоростями роста численности жертв и связаны между собой миграцией хищников. Динамика каждого из сообществ описывается при помощи уравнений Базыкина [20, 21] (в зарубежной литературе известна как модель Розенцвейг – Макартура [22]) и представляет собой автоколебательную систему. Ранее нами были выявлены некоторые простые условия возникновения и разрушения синхронных колебаний численностей, изучено влияние миграционного взаимодействия между сообществами на динамику каждой популяции. Рассмотрен частный случай равенства скоростей роста численности жертв в обоих сообществах. В этом случае обнаружено некоторое бифуркационное значение миграционного параметра, при котором синхронизация наступает максимально быстро, показано, что переход через это значение ведет к стремительному увеличению времени достижения полной синхронизации [23]. При изучении условий частичной и полной синхронизации динамики неидентичных сообществ обнаружена зависимость, соответствующая функциональному отклику Холлинга II типа [24], когда низкая численность хищников или (и) жертв влечет за собой увеличение доли съеденных жертв. Также описана ситуация, когда наличие на сопредельной территории сообщества с высокой скоростью воспроизводства численности жертв приводит к уничтожению

(истощению) соседнего сообщества (с низкой скоростью воспроизводства) [23].

Настоящая работа посвящена изучению периодических режимов динамики миграционно связанных сообществ, возникающих при частичной синхронизации колебаний их численностей. Так как изначально рассматриваются неидентичные сообщества, то для них разными оказываются скорости изменения численностей, собственные периоды колебаний и типичные времена. В результате комбинация этих колебаний приводит к образованию сложных пространственно-временных структур, объединяющих в себе как быстрые всплески численностей (пачечная динамика), так и медленные релаксационные колебания численностей (тоническая динамика), которые характеризуются различным соотношением синхронной и несинхронной динамики в определенные периоды времени.

1. Модель динамик двух неидентичных связанных сообществ

Рассмотрим два сообщества, взаимодействующих по принципу хищник-жертва и обитающих на сопредельных территориях. Обозначим через X_1, Y_1 и X_2, Y_2 соответственно общую численность популяции жертвы и хищника в первом и втором сообществе в момент времени t. Предполагается, что условия существования, а так же внутривидовая и межвидовая конкуренция в обоих сообществах не имеют существенных различий. Сообщества отличаются только максимальными скоростями размножения популяции жертвы, обозначенными A_1 и A_2 соответственно. Это отражает ситуацию, когда на сопредельных территориях существуют два разных вида жертв, имеющих одинаковую пищевую ценность для хищника.

Предполагается, что связь между сообществами (далее именуемыми подсистемами) осуществляется за счет миграции хищников, причем количество мигрантов из сообщества пропорционально численности хищников в нем. Коэффициенты пропорциональности (коэффициенты миграций) одинаковы для обеих подсистем, т.е. связь симметричная. Гибель особей в процессе миграции неявно включается в общую смертность. Внешние факторы, влияющие на развитие сообществ, не учитываются.

Таким образом, уравнения динамики численности двух миграционно-связанных сообществ хищник-жертва, в случае лимитирования роста численности жертвы и насыщения хищника, имеют вид [23]:

$$\begin{cases} \dfrac{dX_1}{dt} = A_1 X_1 \dfrac{K - X_1}{K} - \dfrac{B X_1 Y_1}{1 + H X_1}, \\ \dfrac{dY_1}{dt} = -C Y_1 + \dfrac{S X_1 Y_1}{1 + H X_1} + M\left(Y_2 - Y_1\right), \\ \dfrac{dX_2}{dt} = A_2 X_2 \dfrac{K - X_2}{K} - \dfrac{B X_2 Y_2}{1 + H X_2}, \\ \dfrac{dY_2}{dt} = -C Y_2 + \dfrac{S X_2 Y_2}{1 + H X_2} + M\left(Y_1 - Y_2\right), \end{cases} \tag{1}$$

где K – устойчивая равновесная численность популяции жертв в каждом местообитании в отсутствии хищника, B – удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций, C – естественная смертность хищника, S/B – коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу, H – коэффициент насыщения хищника, M – коэффициент миграции хищника.

Для уменьшения числа независимых параметров введем замену переменных: $X_i(t) = Cx_i(\tau)/s$, $Y_i(t) = A_i y_i(\tau)/b$ и характерного времени в каждой подсистеме: $t_i = \tau/A_i$ ($i = 1, 2$). В результате система уравнений (1) с восемью параметрами преобразуется в

следующую систему с пятью параметрами:

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = x_1\left(1 - ax_1\right) - \dfrac{x_1 y_1}{1 + hx_1} = f_1\left(x_1, y_1\right), \\ \dfrac{dy_1}{dt} = -c_1 y_1 + \dfrac{c_1 x_1 y_1}{1 + hx_1} + c_1 m\left(\dfrac{c_1}{c_2} y_2 - y_1\right) = f_2\left(x_1, y_1, y_2\right), \\ \dfrac{dx_2}{dt} = x_2\left(1 - ax_2\right) - \dfrac{x_2 y_2}{1 + hx_2} = f_3\left(x_2, y_2\right), \\ \dfrac{dy_2}{dt} = -c_2 y_2 + \dfrac{c_2 x_2 y_2}{1 + hx_2} + c_2 m\left(\dfrac{c_2}{c_1} y_1 - y_2\right) = f_4\left(x_2, y_1, y_2\right), \end{cases} \tag{2}$$

где $h = HC/S$ – новый коэффициент насыщения хищника, $a = C/KS$ – коэффициент самолимитирования жертвы, $c_i = C/A_i$ – относительная скорость снижения (убыли) численности хищников (смертности) и $mc_i = M/A_i$ – коэффициент миграции хищников ($i = 1, 2$).

Такая замена приводит к тому, что два неидентичных сообщества, с разными скоростями роста численности жертв, оказываются подобны сообществам, отличающимся смертностью хищников. Получившуюся асимметричность связи в системе (2), т.е. несовпадение темпов оттока особей покидающих одну территорию (эмигрантов) и притока особей на другую (иммигранты), можно интерпретировать как присутствие смертности в ходе миграции. Причем диспропорция (c_1/c_2) между числом эмигрантов и иммигрантов растет (отлична от единицы) по мере роста различий в смертности хищников.

В представленном виде каждая из подсистем (1) или (2) представляет собой модель Базыкина [20, 21]. В зарубежной литературе за ней закрепилось другое название – модель Розенцвейга – Макартура с логистическим законом роста численности жертв и функциональным откликом по Холлингу II типа [22]. Модель (1) и ее модификации встречается у некоторых исследователей [17, 18, 25, 26], которые, к сожалению, ограничиваются локальным анализом устойчивости и изучением условий однородного распределения особей по ареалу. Данное исследование концентрируется на случае неоднородного распределения, которое проявляется в сложных нелинейных эффектах, связанных с эволюцией периодических режимов, при которых сообщества оказываются несинхронными, либо демонстрируют частичную синхронизацию.

Выполненное ранее исследование эффектов синхронизации регулярных колебаний, возникающих в системе (2), выявило несколько особенностей [23]. Во-первых, полная синхронизация циклов на разных территориях в такой системе возможна в случае сильной связи ($m > 0.5$), даже при значительной разнице между сообществами ($c_1 \ll c_2$). Однако это приводит к единственно возможному типу динамики – предельному циклу. Во-вторых, снижение силы связи приводит к очень быстрой десинхронизации, при которой каждое сообщество испытывает колебания численности с собственным ритмом. При этом даже мало отличающиеся сообщества ($c_1 \approx c_2$) неспособны к полной синхронизации при слабой связи. В результате чего формируется двухчастотный предельный цикл с иррациональным отношением частот (числа вращения). Другими словами, было показано, что при слабой связи ($m < 0.01$) синхронизация, фактически, возможна лишь для идентичных сообществ. В целом, перечисленные результаты хорошо согласуются с результатами других авторов [17, 18, 25, 26]. Однако, дальнейшее исследование модели (2) показало, что слабо связанные неидентичные сообщества способны, по крайней мере, к частичной синхронизации именно в случае большой разницы между значениями смертности хищников. В этом случае, периоды оказываются кратными. Причем таким образом, что в разные моменты времени наблюдаются участки

с синфазной или противофазной динамикой популяций жертв и хищников на разных территориях, а также с разным соотношением их численности. Кроме того описанные в [27] режимы динамики представлены чередующимися участками медленного «дрейфа» траектории и быстрых ее «срывов».

В общем, данная работа продолжает исследование, начатое в [27]. Далее подробно исследуются механизмы формирования описанного типа динамики в случае слабой связи между сильно отличающимися сообществами. Остановимся на случае, когда вторая территория отличается высокой смертностью хищника, т.е. $c_1 \ll c_2$.

Вообще говоря, в случае значительной разницы между сообществами модель (2) относится к классу быстро-медленных систем, в которых присутствуют процессы, протекающие в разных временных масштабах. Из вида модели можно сделать предположение о наличии, по крайней мере, трех масштабов. С одной стороны каждое сообщество способно флуктуировать (демонстрировать колебания численности) с собственным периодом. С другой, в уравнении динамики хищников на первой территории присутствует малый параметр ($0 < c_1 \ll 1$), а на второй большой ($c_2/c_1 \gg 1$). В результате динамика модели (2) при определенных условиях может содержать несколько (более двух) быстрых и медленных участков.

Для начала, кратко опишем результаты локального анализа устойчивости и основные механизмы формирования периодических решений.

2. Особые точки системы (2) и анализ локальной устойчивости

Состояния равновесия (особые точки) системы (2) удовлетворяют следующей системе алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} x_1\left(1-ax_1\right)-\dfrac{x_1y_1}{1+hx_1}=0, \\ -c_1y_1+\dfrac{c_1x_1y_1}{1+hx_1}+c_1m\left(\dfrac{c_1}{c_2}y_2-y_1\right)=0, \\ x_2\left(1-ax_2\right)-\dfrac{x_2y_2}{1+hx_2}=0, \\ -c_2y_2+\dfrac{c_2x_2y_2}{1+hx_2}+c_2m\left(\dfrac{c_2}{c_1}y_1-y_2\right)=0. \end{cases} \tag{3}$$

Несложно показать, что система (3) имеет несколько решений, соответствующих следующим особым точкам: тривиальной – с нулевыми численностями всех популяций, полутривиальным – с нулевыми численностями одной или нескольких популяций на разных территориях, а также нетривиальным – с полностью ненулевыми численностями. В таблице 1 приведены координаты особых точек, имеющие биологический смысл при указанных в правом столбце значениях параметров, т.е. только с неотрицательными координатами. Остальные точки опущены.

Полутривиальные точки находятся довольно просто в виде частных решений системы (3) при условии равенства нулю одной или нескольких переменных ($\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = 0, \bar{y}_1 = 0$ или $\bar{y}_2 = 0$). Такие точки соответствуют существованию жертв в отсутствии хищника лишь на одной территории (точки A_1 или A_2), либо одновременно на обеих территориях (точка A_3). Интересны другие возможные полутривиальные стационарные состояния – B_1 и B_2, при которых жертва присутствует лишь на одной территории, а хищник за счет постоянной миграции между двумя сообществами присутствует на обеих территориях, но с разными численностями.

Нетривиальные состояния равновесия находится следующим образом.

Путем тождественных преобразований системы (3) несложно показать, что все

Таблица 1. Состояния равновесия системы (2)

Обозначение особой точки	Координаты точки	Условия неотрицательности (существования)
Тривиальная		
A_0	$(0;0;0;0)$	всегда
Полутривиальные		
A_1	$(1/a;0;0;0)$	$a>0, h\geq 0$
A_2	$(0;0;1/a;0)$	$a>0, h\geq 0$
A_3	$(1/a;0;1/a;0)$	$a>0, h\geq 0$
B_1	$\left(\frac{1+2m}{\beta_1};\frac{(1+m)\beta_2}{\beta_1^2};0;\frac{c_2 m\beta_2}{c_1\beta_1^2}\right)$, где $\beta_1=1-h+m-2hm$, $\beta_2=\beta_1-a-2am$	$h\geq 0$, $\beta_1\neq 0$
B_2	$\left(0;\frac{c_1 m\beta_2}{c_2\beta_1^2};\frac{1+2m}{\beta_1};\frac{(1+m)\beta_2}{\beta_1^2}\right)$	$h\geq 0$, $\beta_1\neq 0$
Нетривиальные		
E_0	$\left(\bar{x}_1^{(0)};\bar{y}_1^{(0)};\bar{x}_2^{(0)};\bar{y}_2^{(0)}\right)$	см. ниже
E_1	$\left(\bar{x}_1^{(1)};\bar{y}_1^{(1)};\bar{x}_2^{(1)};\bar{y}_2^{(1)}\right)$	
E_2	$\left(\bar{x}_1^{(2)};\bar{y}_1^{(2)};\bar{x}_2^{(2)};\bar{y}_2^{(2)}\right)$, $\bar{y}_2<0$	

координаты $\bar{x}_1$ нетривиальных точек E находятся как корни кубического уравнения вида:

$$c_2\left(1-a\bar{x}_1\right)\left(\alpha\bar{x}_1-\beta_1\right)^2+c_1 m\left(\alpha_1-\beta_1\bar{x}_1+a\left(1+2m\right)-\beta_1\right)=0, \tag{4}$$

где $\alpha=(1-h)(1-h-2hm)$, $\beta_1=1-h+m-2hm$. Значение $\bar{y}_1$ однозначно находится из первого уравнения системы (3) и имеет вид:

$$\bar{y}_1=\left(1-a\bar{x}_1\right)\left(1+h\bar{x}_1\right). \tag{5}$$

Аналогично, зная значения $\bar{x}_1$ и $\bar{y}_1$ из последних двух уравнения системы (3) легко найти значение $\bar{y}_2$:

$$\bar{y}_2=\frac{c_2\bar{y}_1\left(1-a\bar{x}_1\right)\left(1+m-\beta_0\bar{x}_1\right)}{c_1 m}, \tag{6}$$

где $\beta_0=1-h-hm$. Подставляя (5) и (6) в последнее уравнения системы (3) значение $\bar{x}_2$ вычисляется из выражения вида:

$$\bar{x}_2=\frac{1+2m-\beta_1\bar{x}_1}{\beta_1+\left((hm)^2-\beta_0\right)\bar{x}_1}. \tag{7}$$

Таким образом, значения удовлетворяющие системе уравнений (4)–(7) являются координатами нетривиальных особых точек системы (3). Как известно любое кубическое уравнение имеет одно действительное и два комплексных, либо три действительных корня. Тогда можно утверждать, что в системе (2) существует не более трех нетривиальных решений (особых точек), условия существования которых следуют из анализа уравнения (4). Сложнее привести аналитические условия того, что найденные таким образом особые точки биологически значимы, т.е. имеют неотрицательные координаты. Можно отметить, что в тех диапазонах

параметров, которые используются ниже для численных экспериментов, точка E_2 имеет отрицательную координату численности хищника на второй территории, а E_0 и E_1 имеют полностью неотрицательные координаты.

Для исследования устойчивости по Ляпунову всех найденных точек будем анализировать корни характеристического многочлена вида:

$$\Delta(\lambda) = |\lambda I - J| = \lambda^4 + b_1\lambda^3 + b_2\lambda^2 + b_3\lambda + b_4,$$

где J – матрица Якоби системы (2), вычисленная в стационарной точке, λ – собственные числа матрицы J, I – единичная матрица. Матрица J определяется как

$$J = Df(\bar{x}) = \begin{bmatrix} f_{11} & f_{12} & f_{13} & f_{14} \\ f_{21} & f_{22} & f_{23} & f_{24} \\ f_{31} & f_{32} & f_{33} & f_{34} \\ f_{41} & f_{42} & f_{43} & f_{44} \end{bmatrix},$$

где $f_{ij} = (\partial f_i/\partial x_j)|_{x=\bar{x}}$ $(i, j = 1, \ldots, 4)$ – значения частных производных правой части системы (2) в исследуемой стационарной точке. Известно [28], что коэффициенты полинома $\Delta(\lambda)$ определяются как:

- $b_1 = -\text{trace}(J) = -f_{11} - f_{22} - f_{33} - f_{44}$ и $b_4 = \det(J)$ – след и детерминант матрицы Якоби J;
- $b_2 = \begin{vmatrix} f_{11} & f_{12} \\ f_{21} & f_{22} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} f_{11} & f_{13} \\ f_{31} & f_{33} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} f_{11} & f_{14} \\ f_{41} & f_{44} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} f_{22} & f_{23} \\ f_{32} & f_{33} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} f_{22} & f_{24} \\ f_{42} & f_{44} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} f_{33} & f_{34} \\ f_{43} & f_{44} \end{vmatrix}$ – суммы главных миноров первого порядка матрицы J;
- $b_3 = -\begin{vmatrix} f_{22} & f_{23} & f_{24} \\ f_{32} & f_{33} & f_{34} \\ f_{42} & f_{43} & f_{44} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} f_{11} & f_{13} & f_{14} \\ f_{31} & f_{33} & f_{34} \\ f_{41} & f_{43} & f_{44} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} f_{11} & f_{12} & f_{14} \\ f_{21} & f_{22} & f_{24} \\ f_{41} & f_{42} & f_{44} \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} f_{11} & f_{12} & f_{13} \\ f_{21} & f_{22} & f_{23} \\ f_{31} & f_{32} & f_{33} \end{vmatrix} -$ минус сумма главных миноров второго порядка матрицы J.

Из-за громоздкого вида стационарных точек (особенно нетривиальных) аналитически вывести условия устойчивости затруднительно. Поэтому ограничимся численными расчетами. Для этого будем варьировать коэффициенты системы (2), вычислять координаты всех особых точек (в том числе с отрицательными координатами) и для каждой из них собственные значения λ_i $(i = 1, \ldots, 4)$ якобиана J. Если действительная часть всех собственных чисел отрицательна, т.е. $Re\,(\lambda_i) < 0$, то точка устойчива, в противном случае – не устойчива. Дополнительно несложно оценить тип точки: седло, фокус, седло-фокус и т.п., что позволит построить полный фазовый портрет.

3. Анализ устойчивости и бифуркация Андронова – Хопфа

Для проведения численных экспериментов и исследования устойчивости выберем следующие значения параметров: $a = 0.1$, $h = 0.5$, $c_1 = 0.002$, $c_2 = 0.5$, $m = 0.005$. В этом случае при $m = 0$ в каждой из изолированных подсистем системы (2) реализуются периодические режимы – устойчивый предельный цикл. Предельные циклы имеют разные частоты, зависящие от значения параметров c_i $(i = 1, 2)$. Каждый из них концентрируется вокруг точки B_1 или B_2 для первой и второй подсистем соответственно.

Надо отметить, что выбранные здесь начальные значения скорости снижения численности хищников (естественной смертности) первого $c_1 = 0.002$ и второго $c_2 = 0.5$ сообщества указывают на то, что обитающие на первой территории жертвы имеют большую скорость роста численности, по сравнению с жертвами, обитающими на второй

территории. Этот факт прямо следует из выполненного ранее перехода от системы (1) к (2) и замены параметров $c_i = C/A_i$ $(i = 1, 2)$. Назовем первое сообщество сильным, а второе слабым.

Будем далее варьировать значения параметров a и c_1 в окрестности указанных выше значений, наблюдая при этом за устойчивостью всех особых точек и типом динамического поведения. В качестве начальных численностей будем использовать координаты точек, взятые из окрестности полутривиальных или нетривиальных особых точек с неотрицательными координатами. В результате можно построить ряд бифуркационных диаграмм приведенных на рисунках 1 и 2. На рисунке 1 в центре цветом выделены области устойчивости точек: сначала устойчива нетривиальная точка E_0, затем B_1, затем E_1. В белой и серой области устойчивых точек нет и возможны только периодические или апериодические решения.

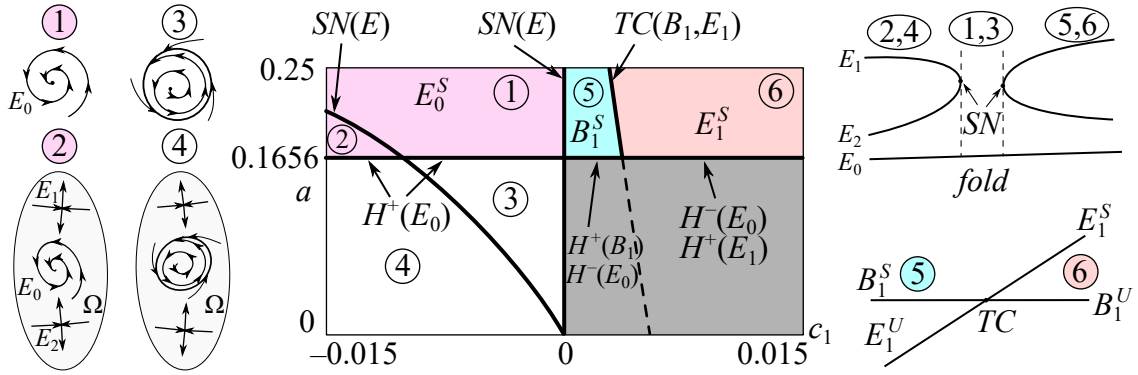

Рис. 1. Бифуркационная диаграмма системы (2). Слева качественные фазовые портреты в областях 1–4. Справа одномерные бифуркационные диаграммы, демонстрирующие простейшие бифуркации коразмерности один: SN – седло-узловая, TC – транскритическая. Смысл остальных обозначений раскрыт в тексте.

В рамках рассматриваемой задачи интересно понять не только условия устойчивости особых точек, при которых динамика сообществ оказывается максимально простой и будет наблюдаться монотонное стремление к стационарному состоянию (в случае точки типа узел) или затухающие колебания (точка типа фокус). Важнее понять и описать условия возникновения периодических, квазипериодических или даже сложных хаотических режимов динамики. Также важно изучить условия синхронизации или десинхронизации этих режимов для разных сообществ, когда будет наблюдаться равномерное или неравномерное распределение хищников и жертв на обеих территориях.

Основным, но не единственным, механизмом формирования периодических решений в модели (2) является бифуркация Андронова – Хопфа, связанная с появлением вокруг стационарной точки предельного цикла. Воспользуемся следующей версией критерия такой бифуркации для 4-мерных систем обыкновенных дифференциальных уравнений.

Теорема 1. *Бифуркация Андронова – Хопфа возникает тогда и только, тогда, когда:*

а) $\Phi = b_1 b_2 b_3 - b_1^2 b_4 - b_3^2 \equiv 0$ *и* $(d\Phi(\epsilon)/d\epsilon)|_{\epsilon=\epsilon_0} \neq 0$ *(*ϵ *– бифуркационный параметр), т.е. функция* Φ *проходит через ноль и меняет свой знак,*

б) $b_1 b_3 > 0$*, т.е. коэффициенты* b_1 *и* b_3 *имеют один знак [28].*

Надо отметить, что данная «короткая» формулировка теоремы не отвечает на вопрос, возникает ли устойчивый цикл в результате суперкритической бифуркации или же возникает неустойчивый цикл в результате субкритической бифуркации. Для четырехмерных динамических систем с непрерывным временем существует ряд

дополнительных условий, накладываемых на характер зависимости коэффициентов b_i от бифуркационных параметров и их производных, позволяющих ответить на этот вопрос [28]. Однако численные расчеты позволяют быстрее оценить устойчивость формируемого цикла без привлечения дополнительных критериев и анализа функций b_i.

На основе приведенной выше теоремы несложно построить несколько линий, соответствующих возникновению устойчивых и неустойчивых предельных циклов. На рисунке 1 линия суперкритической бифуркации Андронова – Хопфа обозначена как H^+, субкритическая как H^-, а в скобках указана точка, испытывающая данную бифуркацию. Например, при $c_1 < 0$, если параметры системы (2) выходят из области 1 или 2 и попадают в область 3 или 4, рождается устойчивый предельный цикл вокруг точки E_0 с некоторым бассейном притяжения Ω, однако численности хищников и жертв в отдельных частях этого периодического решения будут отрицательными.

Важно отметить, что тройка нетривиальных особых точек в биологически значимой области ($c_1 > 0$) появляется в результате седлоузловой бифуркации (схематичная диаграмма в правом верхнем углу рис. 1), в тот момент, когда в полиноме (4) появляется три действительных положительных корня. Слева от линии $c_1 = 0$ в области 3 полином (4) имеет лишь один корень, а в области 4, при пересечении линии $SN(E)$, в полиноме (4) вновь появляются 3 действительных корня. Но как было сказано, в этой области численности оказываются отрицательными, поэтому данную часть параметрического пространства мы не будем рассматривать далее.

Рассмотрим подробнее область биологически значимых параметров с неотрицательными численностями ($c_1 > 0$).

При движении параметров из области 5 и пересечении линии $H^+(B_1)$, которая совпадает с линией $H^-(E_0)$, рождается устойчивый цикл вокруг точки B_1, обозначим его как L_1, и неустойчивый седловой цикл вокруг E_0, его обозначим как L^U. В свою очередь при пересечении линии $H(E_1)$, формируется устойчивый цикл вокруг точки E_1, обозначим его как L_2. При приближении к линии $TC(B_1, E_1)$ точки B_1 и E_1 сближаются, на самой линии они сливаются и обмениваются устойчивостью. Такое качественное изменение типов устойчивости точек соответствует транскритической бифуркации. Очень похоже, что в серой области на рисунке 1 аналогичным образом циклы, рожденные из этих двух точек, также обмениваются устойчивостью, таким образом, что слева от линии TC устойчив цикл L_1 и неустойчив L_2, а справа наоборот.

Вообще говоря, седлоузловая и транскритическая бифуркация может быть обнаружена в результате анализа поведения координат нетривиальных особых точек, например, при изменении числа действительных корней полинома (4), а также координат полутривиальных точек (необходимое условий). Кроме того, эти бифуркации сопровождаются сменой знаков собственных чисел, которая возможна, если $b_4 = \det J = 0$ (достаточное условие).

Для построения бифуркационных диаграмм на рисунке 1 был использован как собственный набор программ, так и открытая система исследования бифуркаций динамических систем MatCont [29]. С помощью нее были обнаружены следующие бифуркации: седло-узловая бифуркация предельных циклов (LPC), Неймарка – Сакера (NS) и удвоения периода (PD), а также седло-узловая бифуркация Андронова – Хопфа (ZH), отмеченные на рисунке 2,а.

4. Бифуркации периодических решений приводящие к канардам

В отмеченной на рисунке 1 серой области дальнейшие изменения модельных траекторий, в первую очередь, связаны с эволюцией периодических решений и рядом глобальных бифуркаций. Рассмотрим их подробнее.

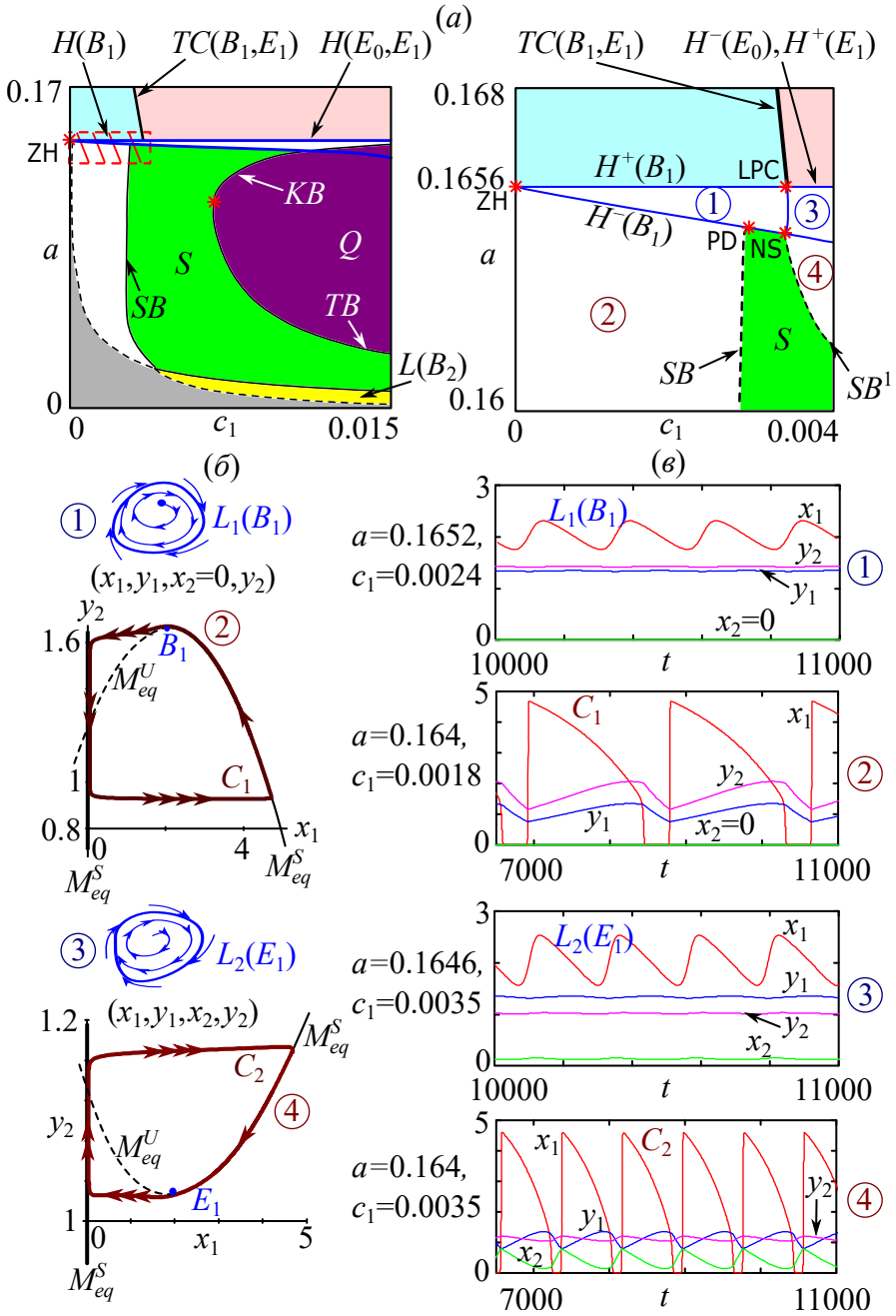

Рис. 2. Детализированная бифуркационная диаграмма системы (2) (**а**), фазовые портреты (**б**) и примеры динамики разных периодических решений: предельные циклы L_1 и L_2, предельные релаксационные циклы или канарды C_1 и C_2 при указанных значениях параметров (остальные приведены в тексте), которые соответствуют пронумерованным на диаграмме областям (**в**).

Для начала отметим, что формируемые вокруг точек B_1 и E_1 циклы L_1 и L_2 оказываются асимптотически устойчивыми в достаточно узком диапазоне параметра a. Область их устойчивости заключена между двумя синими линиями на рисунке 2,а слева. При пересечении параметров линий $H^-(B_1)$ и $H^-(E_1)$ (рис. 2,а), которые исходят из точки ZH (седло-узловая бифуркация Андронова – Хопфа), эти циклы теряют устойчивость и формируются релаксационные предельные циклы, известные также как быстро-медленный цикл, канард или уточное решение [30, 31]. Обозначим их как C_1 и C_2. На рисунках 2,б и 2,в показаны примеры фазовых портретов и

примеры динамики, демонстрирующие ключевые отличия между двумя этими типами периодических решений. Неустойчивые циклы L_1 и L_2 реализуемые вокруг точек B_1 и E_1 и расположенные между линиями M_{eq}^S и M_{eq}^U, могут быть обнаружены лишь численно.

Из характера динамики видно, что для циклов L_1 или L_2 скорость движения в фазовом пространстве относительно постоянна. В то время у канардов C_1 и C_2 на разных частях цикла имеются медленные (дрейф) и быстрые скачкообразные изменения численности (срывы). На фазовом портрете скорость обозначена числом стрелок – чем больше стрелок, тем выше скорость изменения численности. Кроме того несложно заметить, что простой цикл L_1 и канард C_1 отличаются от цикла L_2 и канарда C_2, в первую очередь, соотношением хищников и жертв на обеих территориях. В первом случае циклы L_1 и C_1 характеризуются нулевой или очень близкой к нулю численностью жертв на второй территории, независимо от начальных численностей (область 1 и 2 на рис. 2,а). Во втором случае (в области 3 и 4) цикл L_1 или C_1 по-прежнему может быть обнаружен, но он оказывается неустойчив к трансверсальным возмущениям численностей. Это означает, что он формируется строго при $x_2(0) = 0$, однако слабое отклонение этой численности от нуля приводит систему (2) к другому асимптотически устойчивому циклу – L_2 или C_2, для которого численности всех популяций ненулевые. Кроме того, в первом случае (L_1 или C_1), динамика численности хищников на обеих территориях оказывается синфазной и совместный рост их числа приводит к падению численности жертв. Во втором случае (L_2 или C_2), динамика хищников оказывается противофазной, а динамика жертв синфазной.

На диаграмме, приведенной на рисунке 2,а, цветом выделено несколько областей соответствующих разным типам динамики. В белой области реализуется предельный цикл L_1 или канард C_1. При значениях параметров из узкой желтой области на рисунке 2,а формируется длиннопериодический цикл вокруг полутривиальной точки B_2, который характеризуется нулевой численностью жертв на первой территории. Снижение смертности хищника c_1 или самолимитирования жертв a приводит к экспоненциальному росту периода колебаний (рис. 4,а), в результате которого, в серой области отсутствуют всякие колебания, и численность всех сообществ медленное падает.

В зеленой области, в частности, реализуется канард C_2 (область 4), а также многочастотные периодические режимы, сочетающие в себе быстрые пачечные и медленные тонические изменения численностей взаимодействующих сообществ. Такие циклы, преимущественно, формируются в результате бифуркаций циклов C_1 и C_2. В пурпурной области в результате сложного каскада бифуркаций формируются квазипериодические режимы (область Q), которые характеризуются тем, что модельная траектория плотно покрывает такие множества как тор (при пересечении линии TB) или бутылка Клейна (линии KB), а периоды колебаний сообществ на разных территориях связаны иррациональным отношением. По всей видимости, появление таких режимов связано с бифуркацией Неймарка – Сакера. Далее по мере роста смертности хищника c_1 наблюдается только такой тип динамики, и лишь при $c_1 \to c_2$ формируются простые синхронные режимы динамики двух сообществ.

Множество численных экспериментов показывает, что области S и Q достаточно неоднородны. В первой области одночастотные периодические решения на основе канардов чередуются с многочастотными, во второй, квазипериодические режимы с бесконечно большим периодом чередуются с резонансными циклами с конечным периодом в соответствии со сценарием Неймарка – Сакера или буфуркацией разрушения тора.

Рассмотрим подробнее обнаруженные в этих двух областях сложные режимы и укажем возможный механизм их формирования.

5. Сценарий формирования быстрых всплесков численностей как результат бифуркации канардов

Опишем появление режимов динамики в системе (2), которые сочетают в себе пачечные режимы, т.е. быстрые всплески (спайки), и тонические режимы, т.е. медленные изменения численностей взаимодействующих сообществ. Траектории таких режимов концентрируются вокруг нескольких особых точек: B_1, E_1 и E_0. Они возникают и меняют свою конфигурацию в зависимости от вариации значений параметров модели.

На линии SB на рисунке 2,а происходит следующая цепочка трансформаций периодической орбиты. В системе (2) существует два вида релаксационных предельных циклов (канардов) – C_1 и C_2. Вместе с тем, вокруг полутривиальной B_2 и нетривиальной E_0 точки с неотрицательными координатами при определенных условиях наблюдаются седловые циклы с небольшими периодами. Это означает, что при некоторых начальных численностях модельная траектория может оказаться в окрестности данных неустойчивых циклов. Тогда, при условии устойчивости канардов C_1 или C_2 (в области 1 и 4 на рис. 2,а), в динамике будет наблюдаться переходный процесс, сопровождающийся быстрыми затухающими колебаниями, вызванные этими седловыми циклами. Причем в области 1, где число жертв на второй территории в асимптотическом случае равно нулю, при данной переходной динамике их число будет ненулевым. Модельная траектория во время этого «скользит» по поверхности параболической формы – неустойчивому инвариантному многообразию M_{PO} в форме воронки с краем из седлового цикла $L^U(E_0)$. Дойдя до «вершины» воронки траектория скачком достигает плоскости $M_0 = \{(x_1, y_1, y_2) \in R^3 | x_2 = 0\}$ и в динамике устанавливается устойчивый релаксационный предельный цикл C_1. После этого траектория самостоятельно никогда не возвращается на многообразие M_{PO}. Данный тип динамики проиллюстрирован на рисунке 4,а, где синяя линия – переходная, коричневая – установившаяся динамика.

Рост смертности хищника c_1 на первой территории приводит к последовательности существенных трансформаций фазовой траектории (рис. 3), для изучения которой можно исследовать одну из медленных подсистем модели (2) методом сингулярных возмущений [32]. В этом случае можно убедится, что в медленной подсистеме наблюдаются две бифуркации – седло-узловая (SN) и суперкритическая бифуркации Андронова – Хопфа (H^+). В результате первой в фазовом пространстве медленной системы появляется складка (рис. 2,б), состоящая из устойчивой и неустойчивой ветви – M_{eq}^S и M_{eq}^U. На «верхней» ветви ($x_1 \gg 0$) в определенный момент рождается устойчивый предельный цикл, который соответствует тому, что в полной системе (2) многообразие M_{PO} оказывается устойчивым, и модельная траектория одновременно включает в себя канард C_1 и быстрый цикл на M_{PO} (рис. 3,б). В результате, при движении фазовой точки наблюдается гистерезисный эффект: при высокой начальной численности жертв на первой территории возникает пачечный режим с быстрыми всплесками численности, а при около нулевой численности – медленная тоническая динамика на поверхности плоскости $x_2 = 0$. Достигнув пороговых значений численности, определяемых геометрией складки M_{eq}, происходит быстрый взрывной переход между двумя этими режимами (аттракторами медленной подсистемы). На графиках динамики численности на рисунке 3 серым цветом выделен момент перехода или переключения, который соответствует появлению регулярных, с четким периодом, всплесков численности жертв на второй территории (спайкам), на которой до этого момента они практически отсутствовали. Здесь важно подчеркнуть, что при строгом равенстве нулю этой численности ($x_2 = 0$) формируется лишь релаксационный цикл C_1 из-за вида третьего уравнения системы (2), несмотря на то, что оно связано с четвертым. Поэтому, данный периодический режим характеризуется очень низкой, но

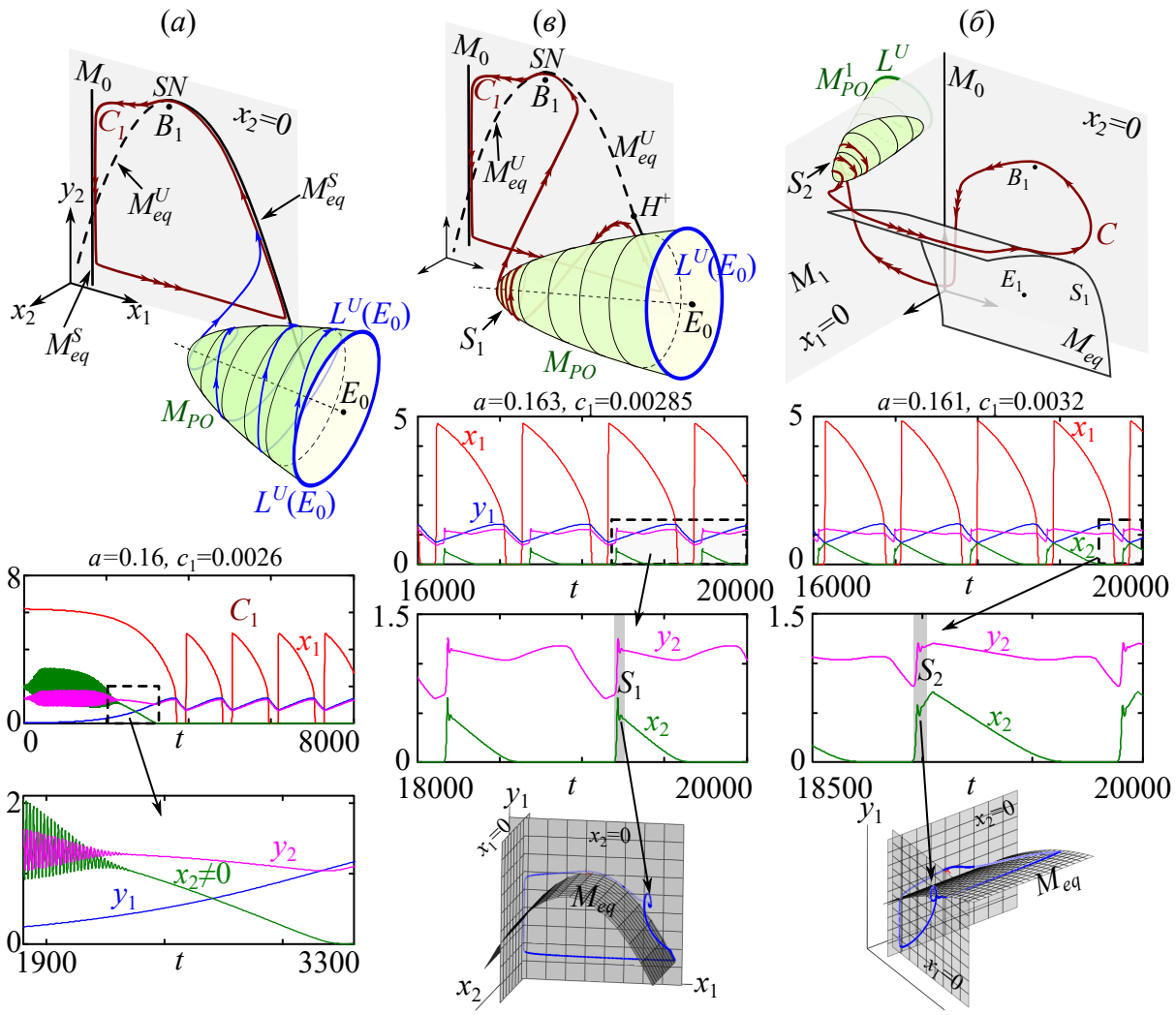

Рис. 3. К сценарию появления быстрых всплесков (спайков) численностей в модели (2). Примеры динамики численности, демонстрирующие всплески и следующие за ними затухающие колебания, при указанных значениях параметров (остальные значения приведены в тексте). Каждый из примеров соответствует одному из приведенных над ним качественных фазовых портретов: формируется канард (**а**) , а в переходной динамике отмечены затухающие колебания, справа (**б**) и слева от канарда (**в**) рождается устойчивый быстрый цикл.

ненулевой численностью жертв на второй территории. В этом случае пачечная динамика, обозначенная как S_1, реализуется на части многообразия M_{PO}, а тоническая C_1 на плоскости M_0. На бифуркационной диаграмме, изображенной на рисунке 2,а, область таких режимов обозначена буквой S.

Согласно классификации предложенной в [13] этот сценарий формирования пачечной динамики относится к типу «Складка/Хопф» по типу первой и последней бифуркации в медленной подсистеме (заключительных фаз пачечной динамики). На графиках численности пачечная динамика соответствует затухающим колебаниям, вписанным в треугольник. Поэтому, в этом случае, часто, говорят о треугольной форме пачки [16], и любая трансформация ее формы указывает на существенные преобразования фазового пространства. Изменения размеров пачки, которые происходят при вариации параметров, свидетельствуют лишь об изменении числа витков на многообразии.

Вместе с тем, в области 4 на рисунке 2,а, где возможен другой релаксационный цикл

C_2, переходная динамика в модели (2) также может содержать неустойчивый цикл на M_{PO}. Однако в этом случае устойчивой траектории с быстрыми пачечными циклами не формируется, а наблюдается только лишь медленный цикл C_2. Установлено, что появлению траектории с быстрыми всплесками численности предшествует «комбинация» канардов C_1 и C_2 между собой, а также формирование другого инвариантного многообразия M^1_{PO}, на котором реализуется быстрый цикл «прижатый» к плоскости $M_1 = \{(x_1, y_1, y_2) \in R^3 | x_1 = 0\}$. Здесь этот цикл формируется уже в тот момент, когда численность жертв на первой территории близка к нулю.

При приближении к линии SB^1, изображенной на рисунке 2,а, сначала формируется новый релаксационный цикл C, сочетающий в себе свойства канардов C_1 и C_2. Для него характерно, что траектория при движении последовательно посещает несколько разных двумерных поверхностей, которые соответствуют разному соотношению взаимодействующих видов: плоскость M_0 и M_1, где число жертв, соответственно, на второй и первой территории близко к нулю, а также поверхность M_{eq} (нуль-изоклина одной из быстро-медленных подсистем), на которой до этого располагался канард C_2. Далее многообразие M^1_{PO} приобретает устойчивость и формируется периодическая траектория сложной формы, которая проходит по всем перечисленным областям (рис. 3,в). Тот факт, что направление движения вдоль цикла сохраняется, но, по сравнению с предыдущим случаем, быстрый цикл S_2 на многообразии M^1_{PO} реализуется слева, свидетельствует о том, что всплеск численности жертв на второй территории и следующий за этим пачечный режим происходят до всплеска численности жертв на первой территории (рис. 3,в). В отличие от предыдущего случая, когда всплеск на первой территории предшествовал всплеску на второй, а быстрый цикл располагался справа относительно канарда (рис. 3,б). В этом случае пачка по-прежнему имеет треугольную форму, однако она оказывается перевернутой из-за расходящихся колебаний и усеченной вначале из-за того, что быстрый цикл рождается не мягко из точки (вершина M^1_{PO}), а довольно жестко.

С ростом смертности хищника c_1 или при снижении самолимитирования жертв a размер пачки растет (увеличивается число витков на M_{PO} или M^1_{PO}) и сокращается интервал между ними. В целом это приводит к тому, что период рассматриваемой траектории падает и, в общем-то, довольно гладко. Гладкость нарушается при пересечении некоторых бифуркационных границ. Например, при переходе от канарда C_1 к циклу L_2, которые изначально имеют разные периоды. Это происходит при движении между областями $2 \to S \to 3$ или $2 \to S \to 4 \to 3$ на рисунке 2,а. Данный факт проиллюстрирован на рисунке 4,а. Интересно, что появление быстрых всплесков численностей и пачек в динамике не приводит к резкому изменению периода.

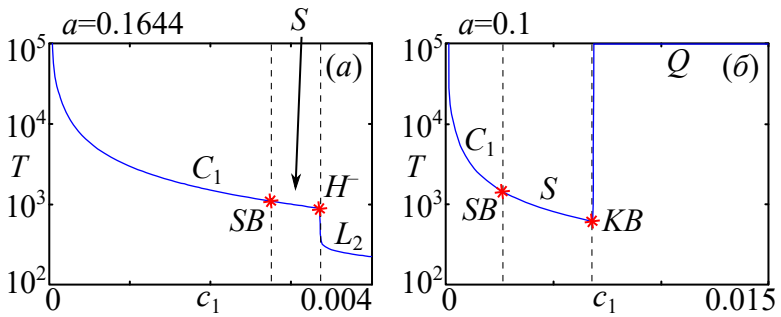

Рис. 4. Зависимость периода цикла в системе (2) при изменении параметра c_1. Звездочками отмечены основные бифуркации периодических режимов. Здесь SB – появление всплесков численности (рождение спайков), KB – формирование траектории на бутылке Клейна.

Как уже отмечалось, при $c_1 \to 0$ период релаксационного цикла неограниченно растет, и при численных расчетах в какой-то момент наблюдается один возможный тип динамики – крайне медленное монотонное падение численностей всех популяций к нулю, как часть большого цикла с неограниченно большим периодом (рис. 4). Наконец, после бифуркации Неймарка – Сакера траектория не способна вернутся в ту же точку фазового пространства и можно говорить, что период, вычисленный по формуле $\|x(t+T) - x(t)\| < \epsilon$ ($x = (x_1, y_1, x_2, y_2)^T$), не определен, и численно оцененный период T резко возрастает (рис. 4,б).

6. Сценарий «удвоения» пачек

Дальнейшее изменение параметров из области S на рисунке 2,а приводит к тому, что модельная траектория значительно трансформируется. Новый тип траектории содержит оба быстрых движения справа и слева от «комбинированного» канарда C. Циклы S_1 и S_2 оказываются связанны между собой резким всплеском и медленным снижением численности жертв (рис. 5,а). Большая часть режимов динамики из области S на рисунке 2,а представлена именно такого типа траекториями, которые в наиболее типичном случае можно вписать в следующую схему. Траектория с медленного цикла C притягивается к плоскости M_1, формируются раскачивающие колебания численности хищников и жертв на второй территории (на многообразии M^1_{PO}). Вместе с этим, численность жертв на первой территории продолжает крайне медленно падать до минимальных значений относительной численности, равных $10^{-6} - 10^{-9}$. Одновременно с этим колебания хищников и жертв на второй территории достигают максимального размаха (на многообразии M^1_{PO}), число жертв на первой территории резко с взрывным характером возрастает, и раскачивающие колебания сменяются затухающими (на многообразии M_{PO}), а число жертв вследствие более интенсивного их поедания падает. Таким образом, образуются два колебательных пачечных режима S_1 и S_2, соединенные между собой одним единственным способом – через медленную и быструю часть тонического цикла C. Это приводит к, своему рода, «удвоению» пачечной динамики (рис. 5) при сохраняющемся регулярном характере колебаний. В этом случае в динамике можно выделить три значимых периода: медленный – часть цикла C и два быстрых – циклы S_1 и S_2. На графиках динамики численности это проявляется в возникновении выделенных на рисунке 5,в пачек усеченной ромбовидной формой с быстрыми всплесками численности ($S_1 + S_2$), чередующиеся с тоническим циклом, как часть комбинированного канарда C.

По всей видимости, множества M_{PO} и M^1_{PO} – ветви одного многообразия, на котором реализуются пачечная динамика, соответствующая быстрым всплескам численностей. С одной стороны в проекции на подпространство (x_1, x_2, y_2) эти ветви, как и циклы S_1 и S_2, расположены обособленно и связаны медленным циклом C (рис. 5,а). С другой, в проекции (y_1, x_2, y_2) эти ветви вложены друг в друга, таким образом, что траектория с канарда C попадает на внутреннюю ветвь устойчивого многообразия M^1_{PO}, «протыкая» внешнюю ветвь M_{PO}. Далее она скользит по поверхности M^1_{PO} и в динамике наблюдаются расходящиеся колебания. В месте максимального сближения ветвей M^1_{PO} и M_{PO} траектория притягивается к внешней ветви M_{PO} и наблюдаются затухающие колебания. Здесь ошибочно может показаться, что при проектировании на подпространство (y_1, x_2, y_2) ветви многообразия пересекаются, так как траектория «протыкает» внешнюю ветвь M_{PO} (рис. 5,а справа). Однако в четырехмерном пространстве это не так, поскольку, при другом проектировании, M^1_{PO} и M_{PO} удалены друг от друга на большое расстояние (рис. 5,а слева).

Надо отметить, что при вариации параметров a и c_1 форма пачек претерпевает

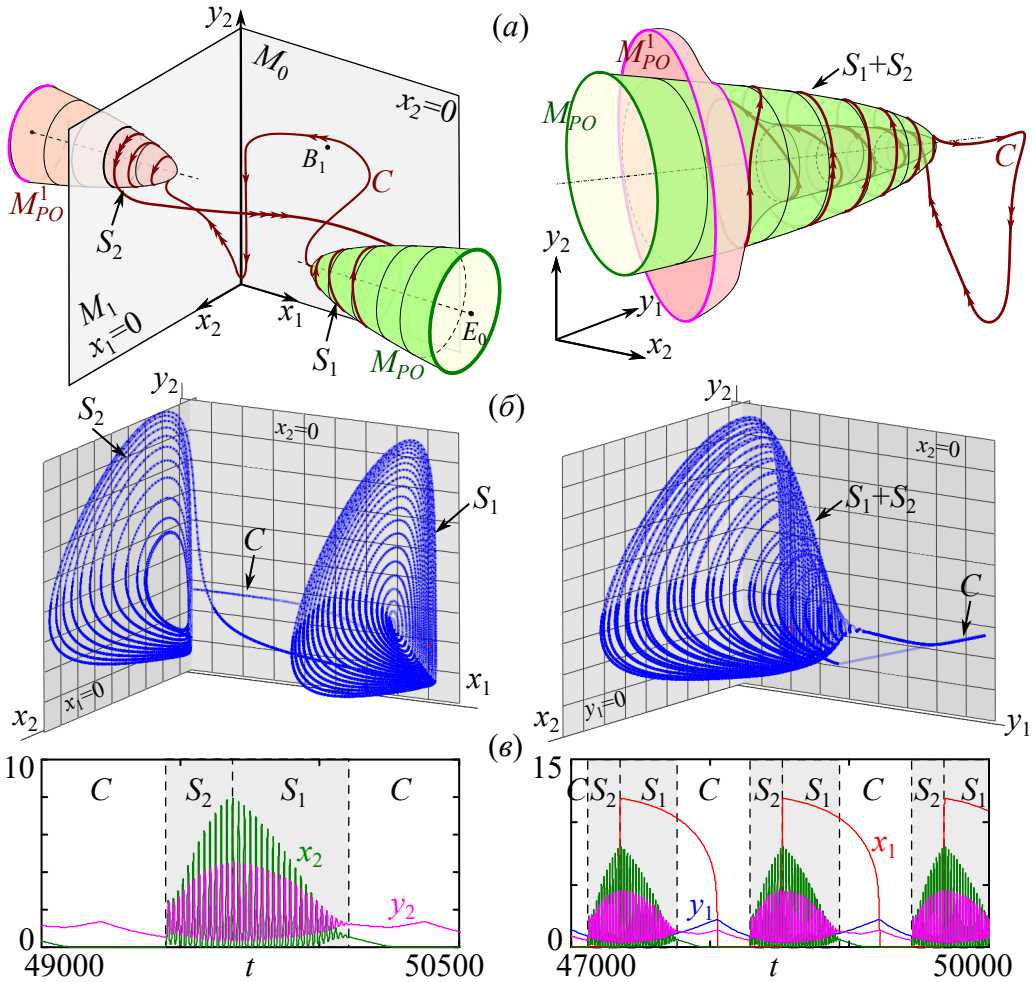

Рис. 5. Пример сценария «удвоения» пачек (**а**) и пример динамики системы (2) при $a = 0.08$, $c_1 = 0.004$, демонстрирующий данный сценарий: **б** – фазовый портрет при проектировании в разные подпространства, **в** – динамика численностей хищников и жертв, соответствующая этому сценарию.

значительные изменения. Пример такого перехода показан на рисунке 6, который сопровождается существенными качественными перестройками в фазовом пространстве, а также сменой очередности следования периодов быстрой пачечной и медленной тонической динамики. В данном случае треугольная пачка возможна только после всплеска численности жертв на первой территории (рис. 6,а). Ромбовидные пачки регистрируются после полного восстановления жертв первого сообщества (рис. 6,в), либо начальный этап с расходящимися колебаниями (S_2) немного сдвигается и возможен до того, как первое сообщество восстановится (рис. 6,б). Однако, в этом случае формируется еще одно быстрое движение – затухающие колебания S_2', либо пачка оказывается усеченной, как в прошлом случае (рис. 5). Интересно, что расположение пачек относительно всплеска численности жертв на первой территории (x_1) связано с тем насколько синхронными являются два сообщества. Например, в случае треугольной или усеченной формы пачки, динамика хищников в медленной части цикла всегда синфазная: численности хищников на обеих территориях растут с одинаковым темпом по мере падения числа жертв и синхронно снижаются после достижения жертвами критически низких значений численности. Однако, в случае ромбовидных пачек их динамика, как правило, противофазная и лишь на отдельных коротких участках цикла она вновь оказывается синфазной. Данный факт заметен на графиках численности, а также на

проекции медленной части цикла на плоскость (y_1, y_2) (правый столбец рис. 6). В данном случае для синхронных участков (рис. 6,а) верно: $y_1 = ry_2$ ($r \approx 1$), для несинхронных: $y_1 = w - vy_2$ ($w > 0$, $v > 0$) (рис. 6,в).

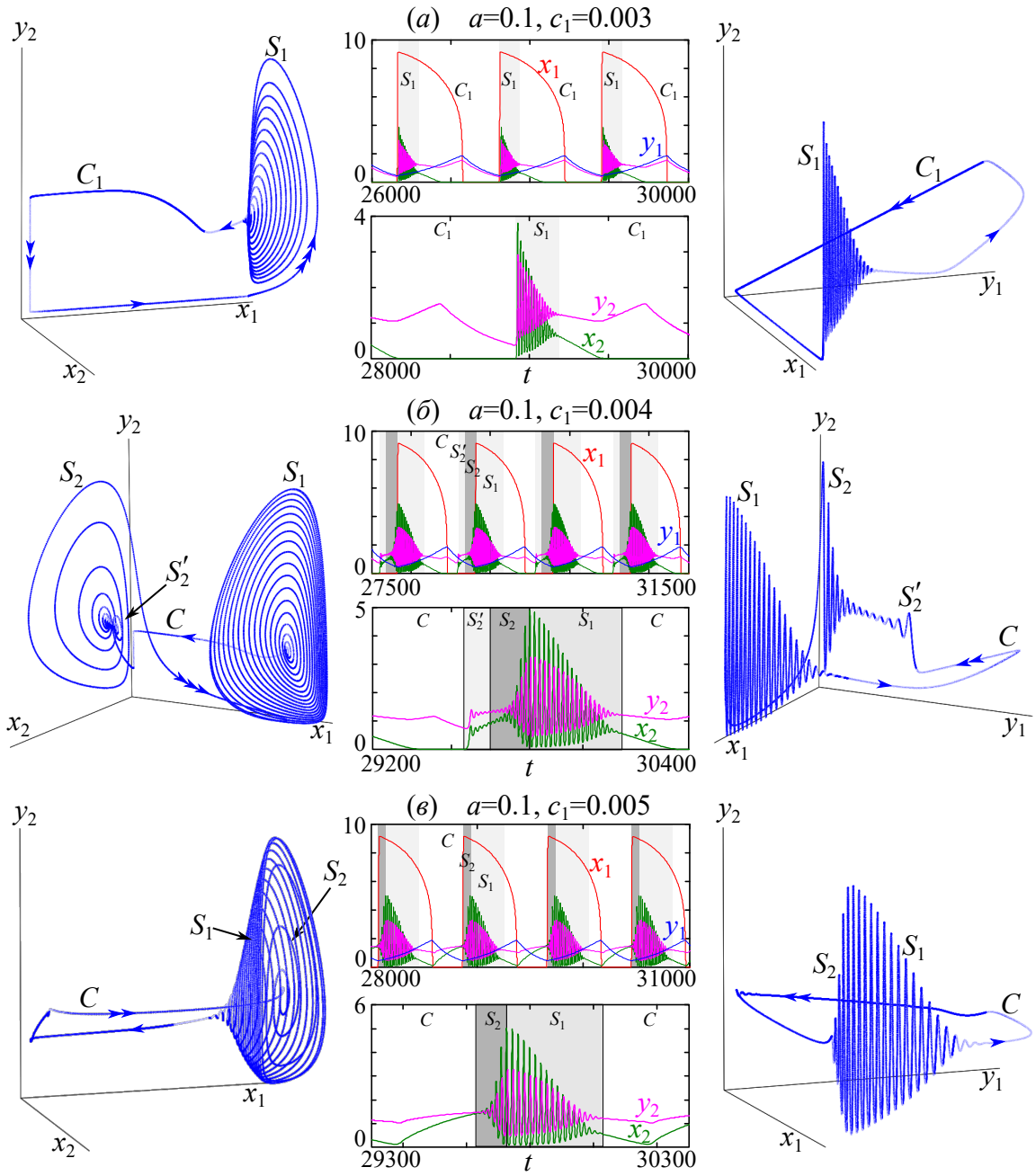

Рис. 6. Изменение формы пачек в динамике системы (2) при указанных значениях параметров: **а** – треугольная, **б** и **в** – ромбовидные пачки. Большой пачке предшествует маленькая (затухающие колебания S_2') (**б**), на рисунке **в** такие колебания отсутствуют.

Несложно убедиться, что в случае обоих видов ромбовидных пачек формируемая регулярная траектория целиком лежит на множествах типа бутылка Клейна или тор, но в области регулярных решений (S на рис. 2,а) движется по ним одним единственным образом. Это проявляется в том, что все регистрируемые частоты оказываются кратными друг другу. Дальнейшее изменение параметров a и c_1, сопровождаемое переходом из области S в Q на рис. 2,а, приводит к тому, что периоды колебаний двух сообществ оказываются связанными иррациональными соотношениями. В результате формируется

квазипериодическая динамика, а поверхность бутылки Клейна плотно заполнена единственной замкнутой траекторией. Однако на это требуется бесконечно большое время. На рисунке 7 приведены примеры такой динамики. В этом случае, «внешнее горлышко» бутылки (вершина ветви M_{PO}) с плотно обвивающей ее траекторией втекает» во «внутреннее горлышко» (ветвь M^1_{PO}). Далее траектория из внутренней части бутылки «вытекает» на внешнюю поверхность, «скользя» по нему, и квазипериодический цикл замыкается (рис. 7,а). Снижение самолимитирования жертв a приводит к тому, что в некоторые моменты времени внешние поверхности бутылки соприкасаются (рис. 7,б), «проникают» друг друга, далее поверхности выворачиваются и траектория обвивает множество типа тор (рис. 7,в).

Изменение структуры квазипериодического аттрактора можно проследить по виду отображений последований или сечений Пуанкаре. Здесь в качестве секущей плоскости удобно выбрать плоскость, проходящую через точку B_1 и перпендикулярную координатным осям. В итоге уравнение секущей плоскости имеет вид: $\pi = \{(y_1, x_2, y_2) \in R^3 | \, x_1 = (1+2m)/(1-h+m-2hm)\}$ (при выбранных значениях параметров $x_1 = 2.02$). В результате можно увидеть, что в случае квазипериодической траектории на бутылке Клейна в сечении формируется две удаленные друг от друга инвариантные кривые (рис. 6,а). Для тора кривые вложены друг в друга (рис. 6,б), а для переходного случая кривые пересекаются (рис. 6,в). В случае строго регулярной периодической траектории на сечении будет лишь две точки независимо от размера пачки. Здесь интересно, что при проектировании на пространство (y_1, x_2, y_2) две эти инвариантные кривые лежат на противоположных частях двумерного множества, где траектории с внешней части тора «втекают» во внутреннюю. В эти моменты времени на первой территории численности жертв оказываются равными ($x_1 = 2.02$), а численности хищников достигают максимальной или минимальной численности.

Как видно из графиков на рисунке 7 для значений параметров из области Q два слабо связанных неидентичных сообщества оказываются абсолютно несинхронными друг другу в широком диапазоне параметров. Синхронизации не происходит даже при существенном сокращении разницы между ними. В данном случае оказывается, что каждое из них колеблется с собственной частотой, определяемой величиной c_i. Первое сообщество испытывает медленные колебания численности и наблюдается канард, второе – быстрые двухчастотные колебания. Однако в ряде случаев периоды оказываются кратными величинами, в отображении Пуанкаре наблюдается резонансный цикл, а модельной траекторией оказывается многочастотный предельный цикл, который неплотно покрывает тор или бутылку Клейна. Однако области их существования в области Q достаточно узкие.

Вместе с тем, численные расчеты показывают, что полная синхронизация оказывается возможной, если различия между сообществами превысят некоторую величину, т.е. при $|c_1 - c_2| = \epsilon \approx 0$. Стоит повторить, что для параметров вне области Q (рис. 2,а) динамика численности сообществ на разных территориях частично синхронная. Это проявляется в полном совпадении периодов и фаз колебаний (в белой области на рис. 2,а), либо полной согласованности интервалов между пачечной и тонической динамикой (в области S), хотя в самой пачке синхронизации нет.

Интересно, что в этой модели не обнаружены траектории, покрывающие такие множества как «чайная кружка», которыми, в частности, описывают структуру спиральных аттракторов в трехмерной модификации модели Розенцвейга – Макартура, описывающей динамику систем типа жертва-хищник-суперхищник. [9]. По всей видимости, в системе (2) такого рода траектории, в принципе, могут сформироваться на основе единственного быстрого цикла S_1 и канарда C или C_1, однако обнаружить этого,

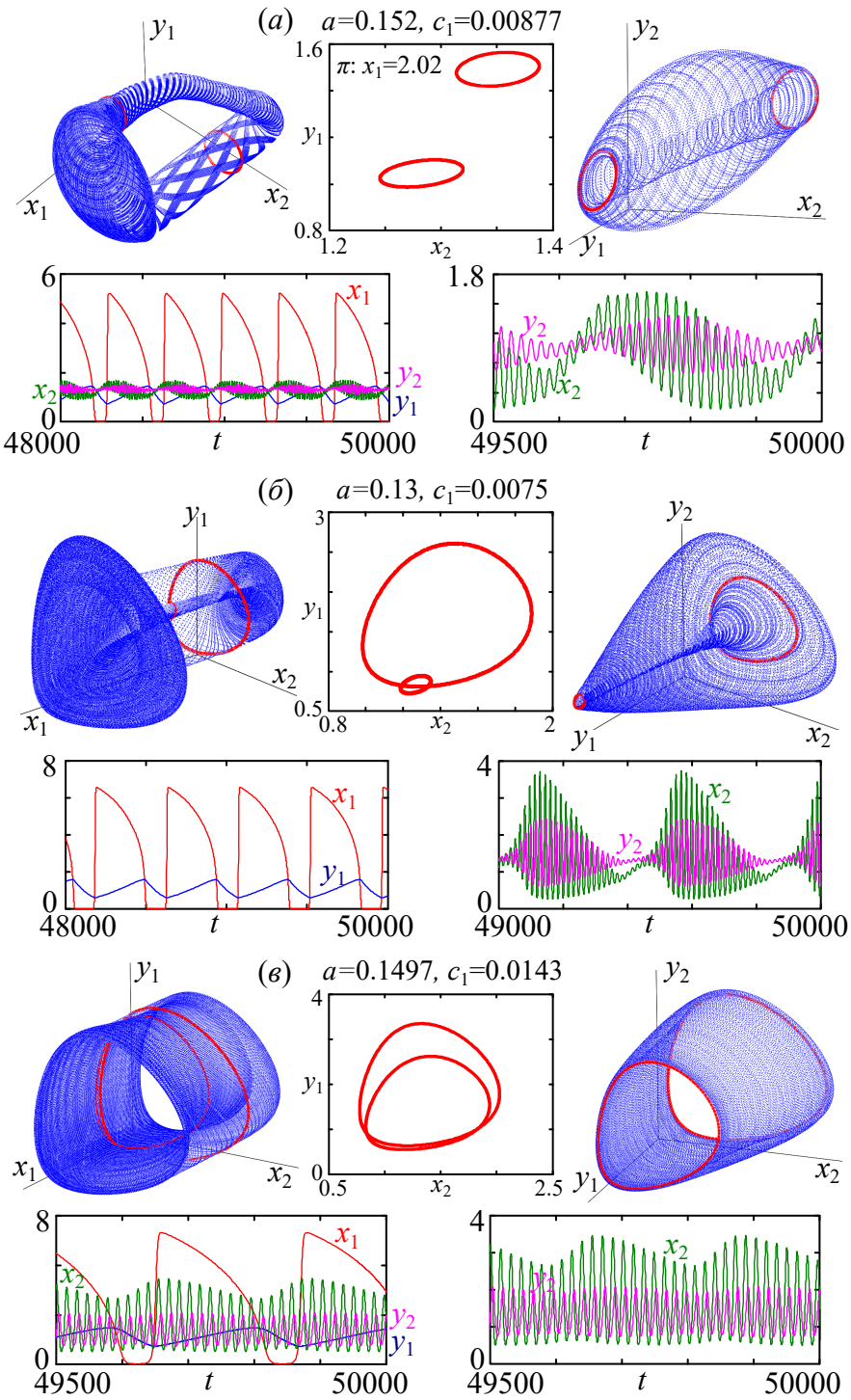

Рис. 7. Квазипериодическая динамика, при которой траектория покрывает бутылку Клейна (**а, б**) и тор (**в**). В центре – сечение Пункаре плоскостью π. Место пересечения плоскости π и модельной траектории – две инвариантные кривые, демонстрирующие структуру аттрактора: две обособленные кривые – бутылка, две вложенные – тор.

пока, не удалось.

Обсуждение

В системах миграционно связанных неидентичных сообществ типа хищник-жертва, которые состоят из слабого и сильного сообщества, обнаружено несколько интересных

закономерностей.

Во-первых, сильное сообщество с малой скоростью убыли хищников c_1 (что эквивалентно высокой скорости воспроизводства жертв), ожидаемо, подавляет более слабое – жертвы очень часто присутствуют лишь на первой территории. Причем таким образом, что жертвы слабого (второго) сообщества уничтожаются хищниками практически полностью (их численность стремится к нулю). Такое соотношение численностей верно как в стационарном случае, т.е. в области устойчивости, так и после потери устойчивости при формировании периодических режимов динамики. В случае колебаний пик развития жертв, ожидаемо, приходится на момент минимальной численности хищников обоих сообществ. И наоборот, прирост численности хищников приводит к значительному сокращению жертв на первой территории. Вместе с тем отсутствие жертв во втором сообществе не влияет на перемещение хищников между территориями. В результате динамика численностей хищников обоих сообществ оказывается полностью синхронной или близка к ней (совпадают частоты и фазы, но не амплитуды). Это указывает, на особую буферную роль второй территории, на которой хищники присутствуют лишь за счет иммиграции, а естественное их воспроизводство при отсутствии популяции жертв там невозможно. Можно предположить, что за счет различий в смертности, хищник выжидает там оптимальной численности жертв. В модели (2) такое поведение возможно в белой области на рисунке 2,а, где возникают как простые предельные циклы, так и релаксационные предельные режимы (быстро-медленный цикл или канард). Последние интересны тем, что при таких режимах жертвы могут быть почти истреблены (но не до нуля), после чего следует длительный период восстановления их численности, а численность хищника катастрофически падает. Далее жертвы быстро восстанавливают свою численность и вновь становятся объектом потребления хищника.

Во-вторых, увеличение смертности хищника в сильном сообществе приводит сначала к появлению популяции жертв на второй территории, после чего сообщества могут начать успешно сосуществовать. Однако в случае периодических режимов их сосуществование ограничено некоторым периодом времени. В одни моменты сильное сообщество по-прежнему подавляет слабое и жертвы на первой территории истребляются практически полностью. В другие периоды, что удивительно, наоборот – в сильном сообществе вследствие обострившейся конкуренции, жертвы оказываются элиминированы, в то время как в слабом численность жертв достигает максимума. Естественно, что подобное поведение возможно благодаря миграции хищников между двумя сообществами, которые съев всех жертв на одной территории, переключаются на поедание жертв на другой. В результате динамика хищников на разных территориях оказывается противофазной. Такие режимы наблюдаются в области S на рисунке 2,а, и представлены быстро-медленным циклом, включающим в себя более двух временных масштабов (это канард C_2 и комбинированный канард C). И наконец, два этих этапа чередуются с периодом успешного сосуществования сообществ. Именно в этот момент в их динамике формируются быстрые всплески численности и наблюдаются пачки. В терминах синхронизации это означает, что два сообщества теряют синхронизацию и ведут себя независимо друг от друга. В этом случае, первое демонстрирует медленный релаксационный цикл, второе – расходящиеся или (и) затухающие быстрые колебания или спайки. Однако строго согласованным остается период следования пачек, которые возникают после стремительного восстановления жертв первого сообщества. С другой стороны для канардов C_2 или C пачечная динамика, как правило, предвосхищает стремительный рост жертв на первой территории. После того как жертвы полностью восстановятся колебания исчезают и сообщества устойчиво сосуществуют какое-то время.

Качественно такая динамика соответствует сценарию «Складка/Хопф» [13], который является наиболее простейшим для системы (2). В этом случае можно выделить лишь два типичных времени – быстрое и медленное. В медленной подсистеме при этом наблюдается две бифуркации: седло-узловая (типа складка) и мягкая (суперкритическая) Андронова – Хопфа, которыми начинается и заканчивается фаза пачечной динамики. Но в большинстве случаев (в большей части области S на рисунке 2,а) пачечные режимы представляют собой быстрые колебания другого типа – это комбинация расходящихся и затухающих пачечных режимов, связанных медленным тоническим канардом (C_2 или C). Здесь расходящиеся колебания, связанные с восстановлением жертв на второй территории, как правило, предшествуют восстановлению жертв первого сообщества. После чего они сменяются затухающими колебаниями и два сообщества сосуществуют. В этом случае в системе существует более двух типичных времен, таким образом, что бифуркационный анализ пачечной динамики в полной многомерной системе становится нетривиальной задачей. Например, в работе [16, 31, 33] показано, что в некоторых трехмерных системах обыкновенных дифференциальных уравнений (модель Хиндмарш – Роуз и ряд других) необходимо выделять три разные временные шкалы, для каждой из которых строится своя медленная и быстрая подсистема, а также три слоя медленных и быстрых многообразий, вложенных друг в друга. В данной работе можно предположить, что затухающие колебания – результат мягкой бифуркации Хопфа в системе с медленным временем, а расходящиеся – жесткой (субкритической) бифуркации Хопфа в системе с супер медленным временем. Два этих цикла заканчиваются седло-узловой бифуркацией предельных циклов, либо гомоклинической бифуркацией. Такая сложная комбинация фазовых перестроек, очевидно, связана с тем, что рассматриваемая система – четырехмерная, и содержит «скрытые» для трехмерных систем пути развития ее фазовых траекторий (рис. 5). Кроме того надо обратить внимание, что пачечные режимы не ограничиваются перечисленными в статье, и на самом деле в области S на рисунке 2,а динамические режимы достаточно разнообразны. Обнаружены другие формы пачек, например, чисто трапециевидные. Такая динамика интересна тем, что расходящиеся колебания – результат мягкой бифуркации Хопфа, которые формируются только после восстановления жертв на первой территории, а численность жертв слабого сообщества ни когда не достигает крайне низких значений, как в случае усеченной формы пачки. Вопрос формирования такого разнообразия пачечной динамики требует дальнейшего детального изучения.

В-третьих, по мере того как различие между сообществами падает, формируются квазипериодические режимы, не содержащие периодов синхронной динамики. В этом случае сообщества оказываются несинхронными друг другу, и каждое из них колеблется с собственным ритмом – сильное демонстрирует длиннопериодные колебания (канард), слабое – быстрые всплески численности (спайки). Конечно, из-за миграции хищников они продолжают оказывать влияние друг на друга и колебания сильного модулируют быстрые циклы слабого. В результате, модельная траектория плотно обвивает такие структуры как тор или бутылка Клейна. Однако, сообщества вновь оказываются синхронными в момент, когда различия в смертности хищников превосходят некоторую пороговую величину. Этому предшествует длительное сближение периодов колебаний двух сообществ. В процессе чего периоды могут вновь оказаться кратными, и динамика будет содержать синхронные участки, как в прошлом случае. Однако это возможно в достаточно узких диапазонах параметров – языках синхронизации Арнольда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты, полученные при изучении системы двух связанных неидентичных сообществ хищник-жертва, посвящены двум аспектами ее динамического поведения – синхронизации и периодической динамики, содержащей медленные тонические и быстрые пачечные циклы. Для обоих этих явлений важно было выделить ведущий параметр, определяющий эволюцию динамических режимов и, как результат, тип пространственно-временной динамики. Показано, что этим параметром, в большей части, является разница в смертности жертв на разных территориях. Другие параметры, как правило, определяют устойчивость режимов динамики. Неожиданно оказалось, что две связанные системы хищник-жертва, отличающиеся скоростью роста жертв, качественно эквивалентны системам, отличающимся смертностью хищников на разных территориях. Причем таким образом, что случай высокой смертности хищника эквивалентен низкой рождаемости жертв, и наоборот – низкой смертности хищника соответствует высокая рождаемость жертв.

Показано, что по мере роста разницы между смертностью хищника, динамика сменяет несколько типов режимов, характеризуемых периодом колебаний на разных территориях, соотношением численностей и степенью синхронизации. При равных смертностях наблюдается полная синхронизация, которая с ростом различий быстро сменяется несинхронной квазипериодической динамикой на обеих территориях. Далее следует динамика, в которой периоды частичной синхронизации сменяются пачечной активностью с быстрыми всплесками численностей слабого сообщества (с большой смертностью хищника).

Наконец, если различия в смертности максимальны, то слабое сообщество полностью подавляется сильным. Как итог, жертва присутствует только на первой территории, и формируется быстро-медленный цикл с большим периодом. При крайне низкой смертности хищника в сильном сообществе складывается очень неблагоприятная и опасная ситуация. Во-первых, хищник продолжает мигрировать на территорию, на которой для него практически нет пропитания. Во-вторых, смертность хищника на второй территории значительно превышает его смертность на первой. В результате система может легко выродится, и численность на обеих территориях медленно сойдется к нулю. Может показаться, что в этом случае предложенная модель теряет смысл. Но, возможно такое свойство указывает на особую стабилизирующую роль второй территории (при ее наличии), на которой происходит ограничение и сдерживание роста хищника в условиях его низкой смертности на первой территории.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН и частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-51-45004 ИНД_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

1. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151. doi: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151.
2. Mukhopadhyay B., Bhattacharyya R. Role of predator switching in an eco-epidemiological model with disease in the prey. *Ecological Modelling*. 2009. V. 220. No. 7. P. 931–939. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.01.016.

3. Saifuddin Md., Biswas S., Samanta S., Sarkar S., Chattopadhyay J. Complex dynamics of an eco-epidemiological model with different competition coefficients and weak Allee in the predator. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2016. V. 91. P. 270–285. doi: 10.1016/j.chaos.2016.06.009.
4. Comins H.N., Hassell M.P., May R.M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Animal Ecology*. 1992. V. 61. P. 735–748. doi: 10.2307/5627.
5. Говорухин В.Н., Моргулис А.Б., Тютюнов Ю.В. Медленный таксис в модели хищник-жертва. *Доклады Академии наук*. 2000. Т. 372. № 6. С. 730–732.
6. 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. V. 31. P. 170–180. doi: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001.
7. Křivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition. *Theoretical Population Biology*. 2006. V. 70. P. 421–430. doi: 10.1016/j.tpb.2006.07.004.
8. Shen Y. Hou Z., Xin H. Transition to burst synchronization in coupled neuron networks. *Physical Review E*. 2008. V. 77. No. 031920. P. 1–5. doi: 10.1103/PhysRevE.77.031920.
9. Баханова Ю.В., Казаков А.О., Коротков А.Г. Спиральный хаос в моделях типа Лотки-Вольтерры. *Журнал средневолжского математического общества*. 2017. Т. 19. № 2. С. 13–24. doi: 10.15507/2079-6900.19.201701.013-024.
10. Bakhanova Y.V., Kazakov A.O., Korotkov A.G., Levanova T.A., Osipov G.V. Spiral attractors as the root of a new type of ”bursting activity” in the Rosenzweig–MacArthur model. *Eur. Phys. J. Special*. 2018. V. 227. P. 959–970. doi: 10.1140/epjst/e2018-800025-6.
11. Huang T., Zhang H. Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator–prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2016. V. 91. P. 92–107. doi: 10.1016/j.chaos.2016.05.009.
12. Izhikevich E.M. Neural excitability, spiking and bursting. *International Journal of Bifurcation and Chaos*. 2000. V. 10. No. 06. P. 1171–1266. doi: 10.1142/S0218127400000840.
13. Izhikevich E.M. Synchronization of Elliptic Bursters. *SIAM REVIEW*. 2001. V. 43. No. 2. P. 315–344. doi: 10.1137/S0036144500382064.
14. Shilnikov A. Cymbalyuk G. Homoclinic bifurcations of periodic orbits en a route from tonic-spiking to bursting in neuron models. *Regular and Chaotic Dynamics*. 2004. V. 9. No. 3. P. 281–297. doi: 10.1070/RD2004v009n03ABEH000281.
15. Belykh V.N., Belykh I.V., Colding-Jørgensen M., Mosekilde E. Homoclinic bifurcations leading to the emergence of bursting oscillations in cell models. *Eur. Phys. J. E*. 2000. No. 3. P. 205–219. doi: 10.1007/s101890070012.
16. Коломиец М., Шильников А. Методы качественной теории для модели Хиндмарш-Роуз. *Нелинейная динамика*. 2010. Т. 6. № 1. С. 23–52. doi: 10.20537/nd1001003.
17. Jansen V.A.A. The Dynamics of Two Diffusively Coupled Predator–Prey Populations. *Theoretical Population Biology*. 2001. V. 59. No. 2. P. 119–131. doi: 10.1006/tpbi.2000.1506.
18. Liu Y. *The Dynamical Behavior of a Two Patch Predator-Prey Model*. Theses, Dissertations, & Master Projects, 2010. 46 p.
19. Saha S., Bairagi N., Dana S.K. Chimera states in ecological network under weighted mean-field dispersal of species. *Front. Appl. Math. Stat*. 2019. V. 5. No. 15. P. 1–11. doi: 10.3389/fams.2019.00015.
20. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. Москва: Наука, 1985. 182 с.

21. Bazykin A.D. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. Eds. A.I. Khibnik and B. Krauskopf. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd, 1998. 216 p. doi: 10.1142/2284.
22. Rinaldi S., Muratori S. Slow-fast limit cycles in predator-prey models. *Ecological Modelling*. 1992. V. 61. P. 287–308. doi: 10.1016/0304-3800(92)90023-8.
23. Курилова Е.В., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Последствия синхронизации колебаний численностейв двух взаимодействующих сообществах типа хищник – жертва» при насыщении хищникаи лимитировании численности жертвы. *Информатика и системы управления*. 2015. Т. 45. № 3. С. 24–34.
24. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*. 1959. V. 91. P. 385–398. doi: 10.4039/Ent91385-7.
25. Ghosh S., Bhattacharyya S. A two-patch prey-predator model with food-gathering activity. *J. Appl. Math. Comput*. 2011. V. 37. P. 497–521. doi: 10.1007/s12190-010-0446-z.
26. Kang Y. Sasmal S.K., Messan K. A two-patch prey-predator model with predator dispersal driven by the predation strength. *Mathematical Biosciences and Engineering*. 2017. V. 14. No. 4. P. 843–880. doi: 10.3934/mbe.2017046.
27. Курилова Е.В., Кулаков М.П. Сложные режимы в модели миграционно связанных сообществ «хищник-жертва» с быстрыми и медленными циклами. *Региональные проблемы*. 2019. Т. 22. № 1. С. 12–19. doi: 10.31433/2618-9593-2019-22-1-12-19.
28. Asada T., Yoshida H. Coefficient criterion for four-dimensional Hopf bifurcations: a complete mathematical characterization and applications to economic dynamics. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2003. V. 18. P. 525–536. doi: 10.1016/S0960-0779(02)00674-4.
29. Dhooge A., Govaerts W., Kuznetsov Yu.A., Meijer H.G.E., Sautois B. New features of the software MatCont for bifurcation analysis of dynamical systems. *Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems*. 2008. V. 14. No. 2. P. 147–175. doi: 10.1080/13873950701742754.
30. Benoît E., Callot J.L., Diener F., Diener M. Chasse au canard. *Collectanea Mathematica*. 1981. V. 31–32. P. 37–119.
31. Ersöz E.K., Desroches M., Mirasso C.R., Rodrigues S. Anticipation via canards in excitable systems. *Chaos*. 2019. V. 013111. No. 29. doi: 10.1063/1.5050018.
32. Fenichel N. Geometric Singular Perturbation Theory for Ordinary Differential Equations. *Journal of Differential Equations*. 1979. V. 31. P. 53–98. doi: 10.1016/0022-0396(79)90152-9.
33. Desrochesy M., Kirk V. Spike-Adding in a Canonical Three-Time-Scale Model: Superslow Explosion and Folded-Saddle Canards. *SIAM J. Applied dynamical systems*. 2018. V. 17. No. 3. P. 1989–2017. doi: 10.1137/17M1143411.

Рукопись поступила в редакцию 08.11.2019.
Переработанный вариант поступил 04.12.2019.
Дата опубликования 09.12.2019.