



ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК: 51-76:574.3

MSC 2010: 37G35

Модель динамики численности двухвозрастной популяции: устойчивость, мультистабильность и хаос

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

В работе исследуется модель динамики численности популяции с простой возрастной структурой. Предполагается, что регуляция роста численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молодежи, когда с увеличением плотности популяции наблюдается рост смертности младших особей. Показано, что плотностно-зависимая регуляция выживаемости младшего возрастного класса может приводить к колебаниям численности популяции. Более того, в параметрическом пространстве предложенной модели существуют области мультистабильности, в которых в зависимости от начальных значений численностей реализуются разные динамические режимы. В рамках локальной популяции обнаруженная мультистабильность позволяет по-новому взглянуть на проблему возникновения и исчезновения флуктуаций численности.

Ключевые слова: математическое моделирование, популяционная динамика, возрастная структура, плотностно-зависимая регуляция, устойчивость, бифуркации, динамические режимы, мультистабильность, хаос

Получено 22 августа 2016 года

После доработки 14 октября 2016 года

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-31-00218 мол_а.

Ревуцкая Оксана Леонидовна

oksana-rev@mail.ru

Кулаков Матвей Павлович

k_matvey@mail.ru

Фрисман Ефим Яковлевич

frisman@mail.ru

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

679016, Россия, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

Неверова Галина Петровна

galina.nev@gmail.com

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

679016, Россия, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН

690041, Россия, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

1. Введение

Флуктуации динамики численности популяций являются одним из интереснейших экологических феноменов. Важным этапом в понимании механизмов, вызывающих популяционные колебания, стало применение рекуррентных уравнений к изучению и моделированию динамики численности тех биологических видов, жизнедеятельность которых носит четко выраженный сезонный характер. Рекуррентные уравнения позволили объяснить резкие колебания численности популяций при сравнительно постоянных внешних условиях [6, 12, 14, 20, 22]. Оказалось, что периодические колебания, наблюдаемые в живых системах, могут определяться не только внешними воздействиями, но и внутренними свойствами самой системы.

Детально описанным и адекватным инструментом исследования являются двумерные модели популяционной динамики [6, 12, 14, 17, 20]. В целом двумерные отображения представляют собой один из наиболее важных объектов изучения в теории динамических систем и теории бифуркаций, независимо от их приложения к описанию конкретных динамических систем (радиофизических, биофизических систем, моделей популяционной биологии или др.) [2, 3]. Наиболее популярным в литературе примером двумерного отображения является отображение Эно и его модификации [2, 3], в которых наблюдается мультистабильность. Так, в работах [21, 23–25] показано, что в области устойчивости нетривиальной неподвижной точки системы Эно сосуществуют несколько устойчивых аттракторов, а именно: стационарное состояние и цикл длины 3. Аналогично вышеуказанным работам, для некоторых дискретных моделей динамики численности структурированных популяций также было обнаружено наличие мультистабильности [8, 9, 16].

Настоящая работа посвящена выявлению и изучению эффектов мультистабильности, возникающих в моделях динамики численности структурированных популяций с сезонным характером размножения. В рамках данного исследования рассматривается модель двухвозрастной популяции, в которой регуляция численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молодежи, когда с увеличением плотности (численности) популяции наблюдается рост смертности младших особей. Предполагается, что численности обеих возрастных групп, но с различной степенью интенсивности, влияют на выживаемость молодежи. Данная статья направлена на развитие и дополнение результатов предшествующих исследований [6, 7, 12] и продолжает цикл работ, связанных с изучением режимов динамики численности лимитированной популяции с простой возрастной структурой [10, 11, 17].

2. Уравнения динамики численности двухвозрастной лимитированной популяции

Рассмотрим популяцию, динамика численности которой может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего в себя неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Предполагается, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей — до состояния младшего возраста. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть взрослые особи однородны. Описанная ситуация характерна для организмов с небольшим временем жизни, включающим два–три периода размножения. Примерами

могут служить мелкие млекопитающие (белочки, мышевидные грызуны и т. п.), быстросозревающие рыбы (такие как навага, корюшка и др.), многие насекомые [1, 15]. Перечисленные виды обладают сложной флуктуирующей динамикой и достаточно часто выступают в качестве объектов исследований в популяционной биологии.

Предполагается, что на развитие популяции оказывают влияние плотностно-зависимые факторы, при этом наиболее чувствительным к плотности населения популяционным параметром является выживаемость неполовозрелых особей. Один из примеров зависимости выживаемости приплода от численности взрослых особей описан для популяций полевок, обитающих на севере Скандинавии. Оказалось, что «качество потомства», определяющее его выживаемость, существенно зависит от плотности населения взрослых особей и падает с ее увеличением из-за дефицита ресурсов жизнедеятельности у самок в период беременности и лактации (материнский эффект) [19]. Крайним случаем здесь является каннибализм (например, у некоторых видов рыб), когда взрослые особи частично питаются собственным приплодом, снижая тем самым численность своих популяций [5].

Уравнения динамики численности двухвозрастной популяции при условии, что на развитие младшего возрастного класса популяции оказывают влияние плотностно-зависимые факторы, имеют вид

$$\begin{cases} X_{n+1} = aY_n, \\ Y_{n+1} = s(X_n, Y_n)X_n + vY_n, \end{cases} \quad (2.1)$$

где n — номер сезона размножения, X ($X > 0$) — численность младшего возрастного класса, Y ($Y > 0$) — численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, a ($a > 0$) — коэффициент рождаемости популяции, v ($0 < v \leq 1$) — коэффициент выживаемости взрослых особей.

Для описания плотностно-зависимой регуляции выживаемости молодежи был выбран дискретный аналог уравнения Ферхюльста (так называемое логистическое отображение), который позволяет учесть процессы самолимитирования и конкурентные взаимоотношения между возрастными классами:

$$s(X, Y) = 1 - \alpha X - \beta Y, \quad (2.2)$$

где α ($\alpha \geq 0$) и β ($\beta \geq 0$) — коэффициенты, характеризующие интенсивность конкурентного воздействия неполовозрелых и половозрелых особей на выживаемость молодежи.

Уравнение Ферхюльста и его модификации применяются для описания как популяционных характеристик (например, рождаемости и выживаемости), так и в целом динамики численности популяций. В частности, дискретный аналог логистической модели был вполне успешно использован для описания выживаемости северных морских котиков [13, 18]. Другим примером применения данной модели (как в классическом, так и несколько модифицированном виде) может выступать аппроксимация временных рядов, описывающих динамику плотности некоторых видов насекомых [4].

Исследование системы (2.1)–(2.2) упрощается, если ввести новый параметр $\rho = \beta/\alpha$; при этом переход к безразмерным переменным $\alpha X \rightarrow x$, $\alpha Y \rightarrow y$ позволяет свести исследуемую модель к трехпараметрической:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ y_{n+1} = (1 - x_n - \rho y_n)x_n + vy_n. \end{cases} \quad (2.3)$$

3. Область допустимых значений модели

Использование модели (2.3) для описания популяционной динамики реальных популяций приводит к следующему эффекту: для крайне высоких значений численности приплода или взрослых особей величина выживаемости молоди оказывается отрицательной и, как следствие, возможно появление отрицательных значений численности. В связи с этим, на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. С целью получения условий, ограничивающих область допустимых значений, рассмотрим уравнения (2.3) как отображение точек на плоскости в себя:

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} ay_n \\ (1 - x_n - \rho y_n)x_n + vy_n \end{pmatrix}. \quad (3.1)$$

Модельная траектория системы (2.3) длины n представляет собой решение (x_n, y_n) отображения (3.1), итерированного n раз при конкретных начальных значениях (x_0, y_0) , которое может быть найдено из выражения

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = F^n \begin{pmatrix} ay_0 \\ (1 - x_0 - \rho y_0)x_0 + vy_0 \end{pmatrix}. \quad (3.2)$$

Следовательно, модель (2.3) имеет содержательный биологический смысл, если на каждом шаге n итерирования выполняется условие

$$0 \leq s(x_n, y_n) = 1 - x_n - \rho y_n \leq 1, \quad (3.3)$$

где (x_n, y_n) есть решение системы (3.2).

Нарушение условия (3.3) может привести к двум ситуациям, при которых рассматриваемая модель (2.3) теряет биологический смысл. Во-первых, в зависимости от начальных значений численности величина выживаемости молоди может оказаться отрицательной и по модулю меньше 1, то есть $-1 < s(x_n, y_n) < 0$; как следствие, в системе возможно появление отрицательных значений численности. Во-вторых, значение выживаемости молоди может принять значение по модулю больше 1, то есть $|s(x_n, y_n)| > 1$, что ведет к разбеганию фазовых траекторий системы (2.3) на бесконечность.

Рассмотрим деформацию области допустимых значений модели (2.3), вызванную ростом значений популяционных параметров (рис. 1). Как видно на рисунке 1, область допустимых значений системы (2.3) весьма сложно зависит от значений параметров. В частности, можно видеть, что с ростом коэффициента рождаемости a область значений начальных условий, при которых система (2.3) имеет биологический смысл (область S на рис. 1), уменьшается (рис. 1а–с). При этом зона (область ND на рис. 1), в которой значения функции $s(x_n, y_n)$ могут быть отрицательными, но по модулю меньше 1, то есть $-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$, также сужается, причем настолько, что границы, между которыми она располагается, практически «прилипают» друг к другу (рис. 1с).

С ростом коэффициента выживаемости взрослых особей v область биологически значимых параметров сужается, однако зона, где выживаемость молоди принимает отрицательные значения, расширяется (рис. 1а, d). Увеличение значений параметра ρ , обозначающего рост вклада в конкуренцию взрослых особей, приводит к немонотонному изменению площади области ND ($-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$): наблюдается рост с последующим ее уменьшением. При этом множество начальных условий, при которых система биологически значима,

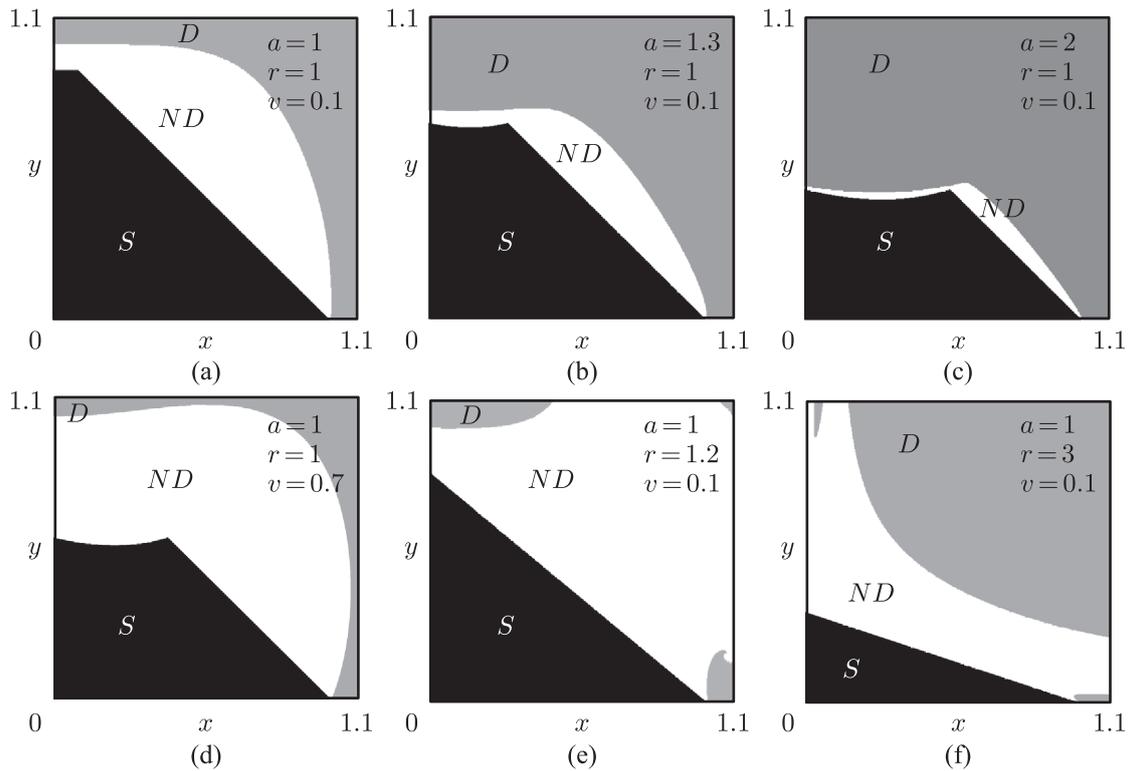


Рис. 1. Области допустимых и недопустимых значений фазовых переменных модели (2.3), изображенные как области значений функции $s(x_n, y_n)$, при различных значениях параметров; $0 \leq s(x_n, y_n) \leq 1$ (область S), $-1 < s(x_n, y_n) < 0$ (область ND), $|s(x_n, y_n)| > 1$ (область D).

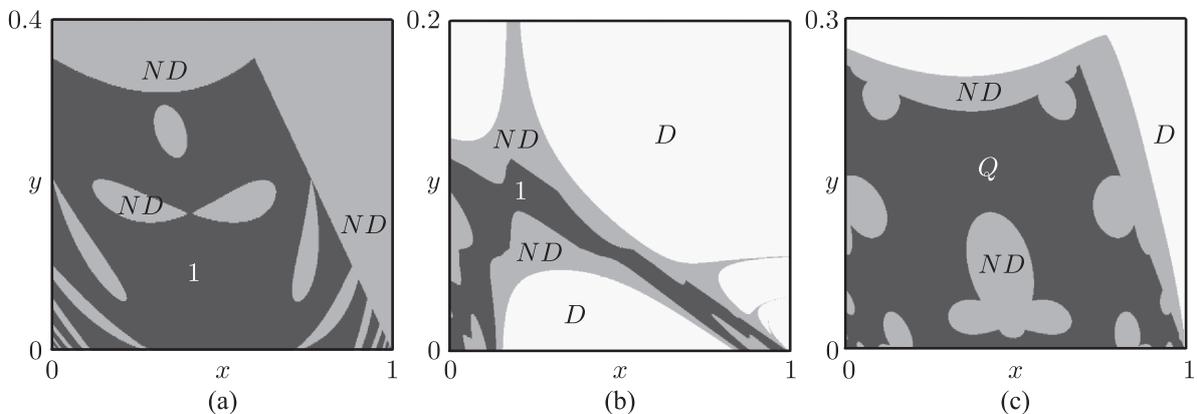


Рис. 2. Бассейны притяжения модели (2.3) с учетом областей недопустимых значений D (область убегания траекторий на бесконечность) и ND (область, где $-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$) при различных значениях параметров: (а) $a = 1.9, \rho = 1.15, v = 0.8$, (б) $a = 2.8, \rho = 7, v = 0.8$, (с) $a = 3.5, \rho = 1.2, v = 0.3$. Цифрами обозначены периоды циклов, Q — область квазипериодической динамики.

то есть $0 \leq s(x_n, y_n) \leq 1$, существенно сокращается, а область разбегания траекторий, то есть $|s(x_n, y_n)| > 1$ (область D на рис. 1), наоборот, расширяется (рис. 1е, ф).

Заметим, что в ряде случаев область допустимых значений системы (2.3) перестает быть односвязной и может иметь весьма причудливую форму (рис. 2), однако это не отменяет тенденций, выявленных ранее. Как видно на рисунке 2, области, для которых усло-



вие (3.3) не выполняется и выживаемость оказывается отрицательной, могут располагаться внутри области допустимых значений, как отдельные изолированные острова. Более того, эти множества могут представлять собой сложно организованные структуры, в которых даже небольшая вариация начальных условий может привести к тому, что система выйдет из области допустимых значений.

Далее в настоящей работе представлено детальное исследование динамических режимов системы (2.3). При реализации численных экспериментов отдельно отмечаются области, где выживаемость молоди может принимать отрицательные значения на некотором шаге и где траектории системы убегают на бесконечность.

4. Условия устойчивости стационарного решения

Система (2.3) имеет два решения: тривиальное и нетривиальное. Единственная ненулевая неподвижная точка имеет координаты

$$\bar{x} = (a + v - 1)/(a + \rho), \quad \bar{y} = (a + v - 1)/(a(a + \rho)) \quad (4.1)$$

и существует при $a + v > 1$ и $a \neq \rho$, $a \neq 0$.

Устойчивость решения (4.1) определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих характеристическому уравнению [3, 14]

$$\lambda^2 + (a(\rho - v) - \rho)/(a + \rho)\lambda + (a^2 - (1 - v)(2a + \rho))/(a + \rho) = 0.$$

Границы области устойчивости неподвижной точки (4.1) задаются тремя соотношениями; во-первых, это граница, соответствующая транскритической бифуркации, $\lambda = 1$:

$$a = 1 - v; \quad (4.2)$$

во-вторых, это граница, соответствующая бифуркации удвоения периода, $\lambda = -1$:

$$a = 1/2(\rho - 3v + 1 \pm \sqrt{((\rho^2 - 10\rho v + 9v^2) - 2(3v + \rho)) + 1}); \quad (4.3)$$

в-третьих, это граница, соответствующая бифуркации Неймарка – Сакера, $q = 1$:

$$a = 1/2(3 + \sqrt{4(2\rho - v((\rho - v) + 3)) + 9}) - v. \quad (4.4)$$

Область устойчивости, сформированная кривыми (4.2)–(4.4) в плоскости параметров (ρ, a) при различных значениях коэффициента v , представлена на рисунке 3.

Граница области устойчивости $a = 1 - v$ (4.2) совпадает с условием существования нетривиального равновесия. Если $a + v < 1$, то система (2.3) имеет единственную нулевую неподвижную точку, которая является глобально устойчивой (при этих значениях параметров популяция вырождается). При изменении параметров системы и пересечении прямой $a + v = 1$ (уже при $a + v > 1$) нулевое решение теряет устойчивость и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение (4.1). В зависимости от того, каким способом происходит потеря устойчивости ненулевого решения (4.1), можно выделить следующие диапазоны значений параметра ρ и соответствующие им режимы. Если $\rho \leq (4\sqrt{v(v+1)} + 5v + 1)$, то потеря устойчивости (при изменении параметров модели и переходе через границу области устойчивости) реализуется по сценарию Неймарка – Сакера: динамика численности

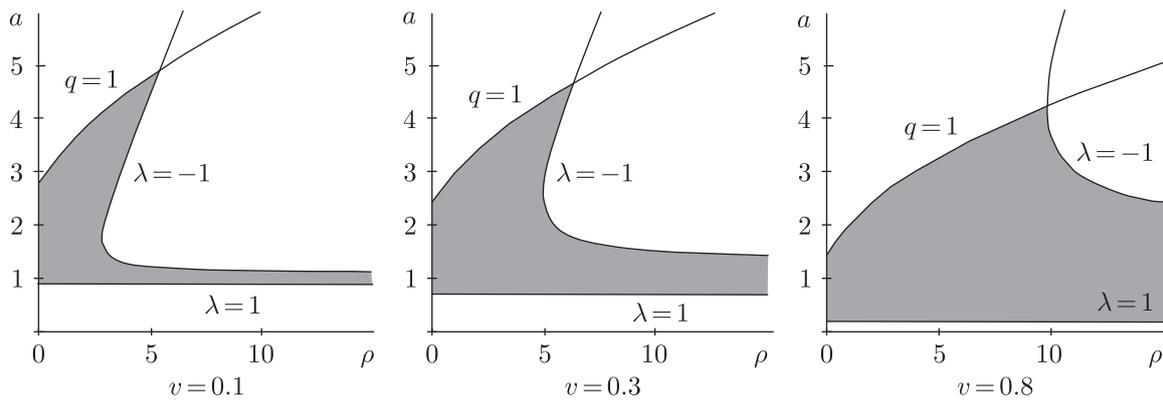


Рис. 3. Область устойчивости нетривиального решения (4.1) системы (2.3) при различных значениях параметра v .

возрастных классов переходит в квазипериодический режим. При $\rho > (v + 2)(5 - v)/(2 - v)$ потеря устойчивости неподвижной точки происходит по сценарию Фейгенбаума: возникают устойчивые колебания численности, сопровождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода. Параметр v ограничен и принимает значения от 0 до 1; на основе этого несложно показать, что при $\rho \leq (4\sqrt{v(v + 1)} + 5v + 1)|_{v=0} = 1$ потеря устойчивости всегда реализуется по сценарию Неймарка – Сакера, а при $\rho > (v + 2)(5 - v)/(2 - v)|_{v=1} = 12$ — по сценарию Фейгенбаума.

В интервале значений параметра ρ , $(4\sqrt{v(v + 1)} + 5v + 1) < \rho < (v + 2)(5 - v)/(2 - v)$, потеря устойчивости возможна по двум сценариям: как через границу $\lambda = -1$, так и через $q = 1$. Увеличение параметра v сужает диапазон значений коэффициента ρ , в котором с увеличением коэффициента рождаемости может наблюдаться следующая цепочка динамических режимов: стационарное состояние – двухгодичные колебания – стационарное состояние – квазипериодические колебания.

Примечателен тот факт, что при $v = 0.8$ весь диапазон значений параметра ρ , удовлетворяющий двойному неравенству $(4\sqrt{v(v + 1)} + 5v + 1) < \rho < (v + 2)(5 - v)/(2 - v)$, «схлопывается» в точку $\rho^* = (v + 2)(5 - v)/(2 - v)|_{v=0.8} = 9.8$. Соответственно, при $v \geq 0.8$ весь интервал значений ρ можно разделить на две части: $\rho < \rho^*$ (потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка – Сакера) и $\rho > \rho^*$ (потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума). Следует отметить, что при любых значениях параметра v в точке $\rho = \rho^*$ наблюдается простейшая бифуркация коразмерности два — резонанс 1 : 2 [3].

5. Возможные режимы динамики и мультистабильность

Для изучения режимов динамики, возникающих в системе (2.3), были построены карты асимптотических динамических режимов. Данные карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров (ρ, a) выполнялось 5000 итераций отображения (2.3), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. На рисунке 4 представлена карта асимптотических динамических режимов модели (2.3) при фиксированном начальном условии. Она дополнена бассейна-



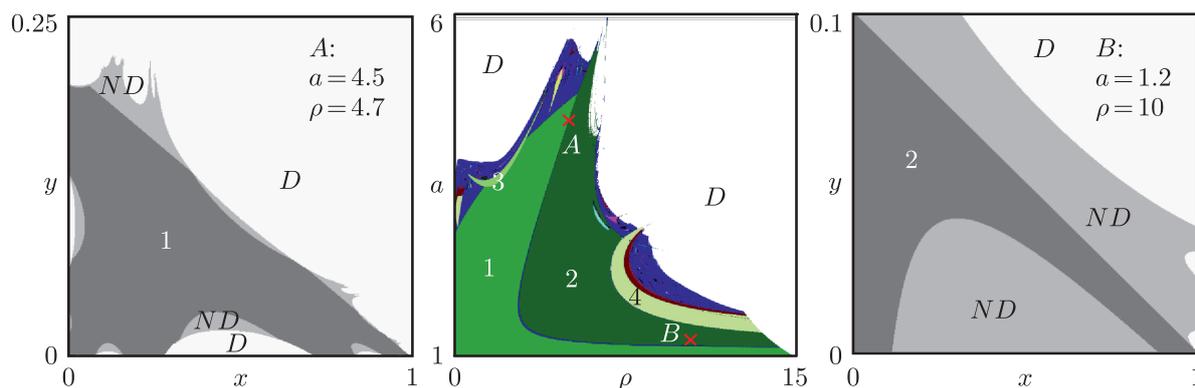


Рис. 4. Карта динамических режимов системы (2.3) при $v = 0.1$, дополненная бассейнами притяжения модели (2.3). Цифрами обозначены периоды циклов, D — область разбегания траекторий, ND — область, где $-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$.

ми притяжения модели, которые иллюстрируют множество начальных условий, соответствующих областям допустимых (биологически значимых) и недопустимых (биологически незначимых) значений.

При этом в каждой точке карты, соответствующей конкретному динамическому режиму, вариация начальных условий может существенно изменить ситуацию. В частности, для точек A и B , зафиксированных в разных частях карты, на бассейнах притяжения видно, что выбор начального условия может привести к отрицательным значениям выживаемости молоди или разбеганию траекторий (рис. 4).

Как видно на рисунках 3–4, асимптотические динамические режимы, представленные на карте, согласуются с результатами аналитического исследования модели. Так, потере устойчивости по сценарию Неймарка–Сакера соответствует переход от стационарного состояния к квазипериодическим колебаниям. При переходе через границу $\lambda = -1$ можно наблюдать каскад бифуркаций удвоения периода.

На рисунке 5 проиллюстрированы увеличенные фрагменты карты динамических режимов (рис. 4) и карты, которые отображают спектр показателей Ляпунова (для двумерных систем их два — λ_1, λ_2). В соответствии с величинами λ_1, λ_2 выделяются следующие типы режимов динамики: периодический P ($\lambda_2 < \lambda_1 < 0$), квазипериодический Q ($\lambda_1 = 0, \lambda_2 < 0$), хаотический C ($\lambda_1 > 0 > \lambda_2$), гиперхаотический HC ($\lambda_1 > \lambda_2 > 0$).

На первых двух картах (рис. 5а–с) отрисованы основные языки Арнольда, выстроенные вдоль границы области устойчивости, соответствующей бифуркации Неймарка–Сакера. Увеличенные фрагменты карты ляпуновских показателей (рис. 5d–f) позволяют видеть, что языки Арнольда погружены в область квазипериодических режимов (Q_1). При увеличении коэффициента рождаемости (a), в области перекрытия языков сначала возникает хаос (C_1), а позднее — гиперхаос (HC_1). На рисунках 5а–b можно видеть, что внутреннее устройство основных (наиболее крупных) языков Арнольда, в частности резонансных 4- и 5-циклов, отличается.

Эволюция внутреннего устройства резонансного 4-цикла происходит по фейгенбаумовскому сценарию, при этом данный язык представляет собой совокупность областей удвоенного периода (рис. 5а). В отличие от 4-цикла, линия удвоения внутри резонансного 5-цикла (в центральной верхней части языка) претерпевает разрыв с образованием вторичной линии бифуркации Неймарка–Сакера (рис. 5b). В этом случае из каждого элемента 5-цикла возникает инвариантная кривая.

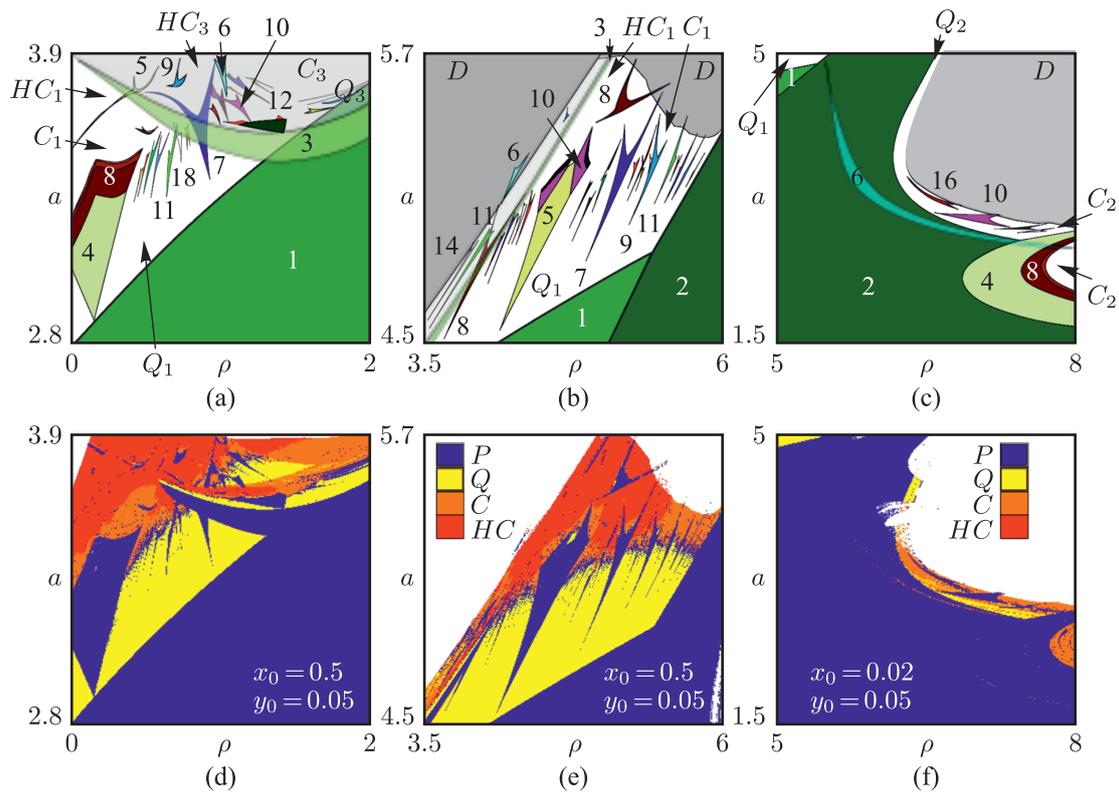


Рис. 5. Карты динамических режимов (а)–(с) и карты ляпуновских показателей (d)–(f) системы (2.3) на плоскости параметров (ρ, a) при $v = 0.1$. Цифрами обозначены периоды циклов, P — область периодических режимов, Q — область квазипериодических режимов, C — область хаоса, HC — область гиперхаоса, D — область разбегания траекторий.

На рисунках 5а–с можно видеть, что на плоскости рассматриваемых параметров (ρ, a) существуют области перекрытия резонансных циклов разной длины, соответствующие одновременной реализации нескольких режимов (в зависимости от начальных условий), или, другими словами, мультистабильности. Здесь возможно сосуществование циклов различных периодов (языков Арнольда), отвечающих резонансам на инвариантной кривой в области квазипериодических режимов Q_1 . К таким можно отнести, например, сосуществование 11- и 18-циклов, 7- и 10-циклов (рис. 5а) и 8- и 11-циклов (рис. 5б). Более того, совместно с 2-циклом сосуществует 6-цикл и режимы, возникшие в результате его бифуркации (12-, 24-циклы и т. д.) (рис. 5с). Однако 2-цикл и 6-цикл одновременно реализуются в области отрицательных значений выживаемости.

Рассмотрим более подробно область мультистабильности, в которой сосуществуют 1- и 3-циклы. На карте динамических режимов данная мультистабильность проявляется следующим образом: язык Арнольда периода 3 лежит поверх области устойчивости нетривиального равновесия (рис. 5а–б). Несложно показать, что цикл длины 3 возникает в результате касательной (или седло-узловой) бифуркации. На рисунке 6 представлено «рождение» и развитие 3-цикла. Кривые являются графиками трижды итерированных модельных уравнений (3.1), нанесенных поверх бассейнов притяжения модели (2.3). Как видно, в момент зарождения 3-цикла кривые имеют единственную точку пересечения, соответствующую нетривиальному равновесию, и три точки «касания» — полуустойчивые седловые неподвижные точки (рис. 6а). Дальнейший рост значений параметров ведет к распаду по-

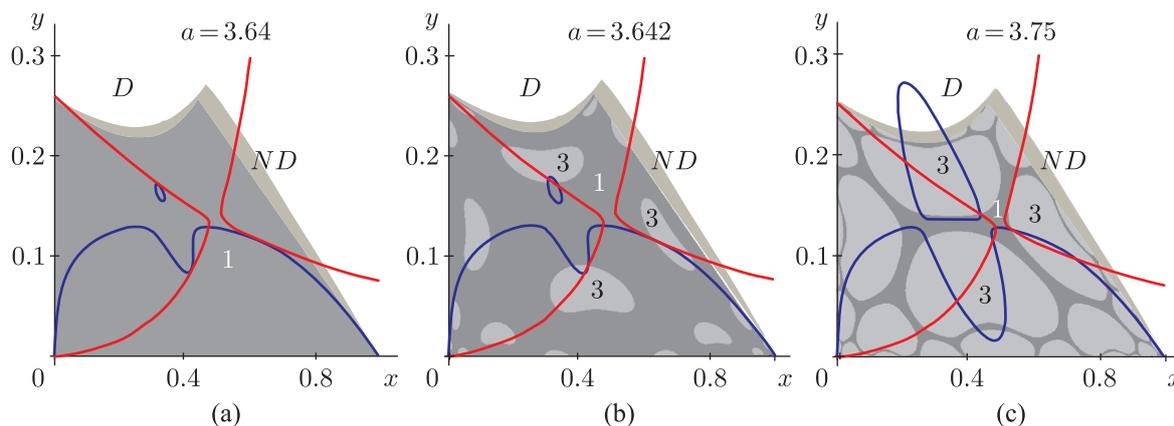


Рис. 6. Графическое решение системы трижды итерированного отображения (3.1) и соответствующие бассейны притяжений решений при различных значениях a и фиксированных $v = 0.1$, $\rho = 2.15$. Цифрами обозначены периоды циклов, D — область разбегания траекторий, ND — область, где $-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$.

луустойчивых точек на устойчивый и неустойчивый 3-цикл, в результате чего в бассейне притяжения стационарного состояния появляются области притяжения 3-цикла (рис. 6b). При этом с ростом значений коэффициента рождаемости a 3-цикл захватывает практически все пространство допустимых значений системы (рис. 6c). Неустойчивый цикл длины три располагается на границах бассейнов притяжения, в то время как устойчивый находится «внутри» своего бассейна притяжения в отдалении от бассейна притяжения устойчивого равновесия.

Более детально данную смену режимов динамики можно проследить на бифуркационной диаграмме (рис. 7).

Как видно, при росте величины коэффициента рождаемости при одних начальных условиях в системе возникают 3-циклы, которые в дальнейшем бифурцируют через образование трех предельных инвариантных кривых Q_3 (рис. 7a), а при других начальных численностях неподвижная точка теряет устойчивость и в системе наблюдается квазипериодическая динамика Q_1 (рис. 7b).

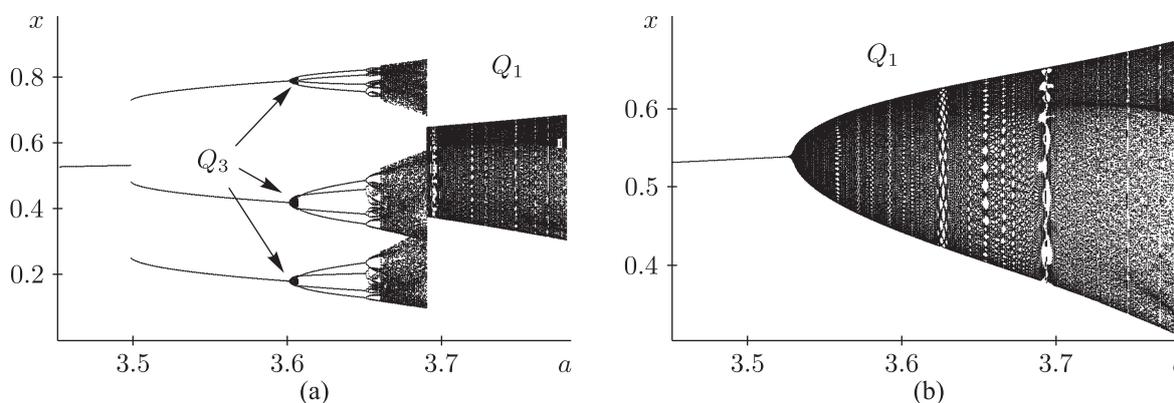


Рис. 7. Бифуркационные диаграммы на аттракторах системы (2.3) в зависимости от величины параметра a при $v = 0.1$ и (a) $x_0 = 0.5$, $y_0 = 0.05$, $\rho = 1.355$, (b) $x_0 = 0.5$, $y_0 = 0.15$, $\rho = 1.355$.

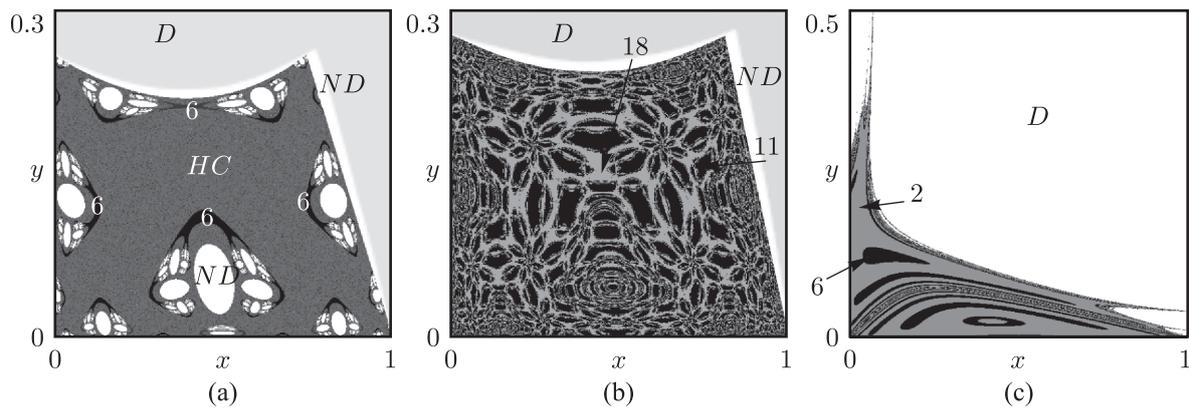


Рис. 8. Бассейны притяжения модели (2.3) с учетом областей недопустимых значений D (область убегания траекторий на бесконечность) и ND (область, где $-1 \leq s(x_n, y_n) < 0$) при (a) $a = 3.81$, $\rho = 1$, $v = 0.1$, (b) $a = 3.607125$, $\rho = 0.7$, $v = 0.1$, (c) $a = 3$, $\rho = 6.35$, $v = 0.1$. Цифрами обозначены длины циклов, HC — область гиперхаоса.

Интересно заметить, что структура фазового пространства модели (2.3), формируемая сосуществующими динамическими режимами, может существенно различаться. В частности, бассейны притяжения циклов 1 и 3, в том числе их бифуркаций, имеют пятнистую структуру (рис. 6).

Бассейн 6-циклов и хаотической динамики (рис. 8a) имеет внутри области допустимых значений «островки» недопустимых, при этом область существования 6-циклов имеет вытянутую форму. Бассейны притяжения периодических режимов, в частности 11- и 18-циклов (рис. 8b), представляют собой сложно организованные фрактальные структуры, в которых незначительная вариация начальных условий может привести к тому, что система поменяет режим динамики. Структура бассейнов притяжения циклов 2 и 6 существенно отличается от предыдущих и напоминает «вытянутые капли» (рис. 8c).

6. Заключение

Проведенное исследование развивает работы, посвященные изучению влияния плотностно-зависимой регуляции выживаемости молодежи на динамику численности популяции. В частности, оно дополняет результаты предыдущих работ [6, 7, 12], в которых рассматривалось влияние на выживаемость молодежи либо одного возрастного класса, либо когда вклад в лимитирование выживаемости молодежи со стороны обоих возрастных классов одинаков. Как оказалось, динамика системы существенно усложняется, если принимать в рассмотрение тот факт, что особи разного возраста с различной степенью интенсивности оказывают влияние на процессы выживаемости молодежи. В параметрическом пространстве возникают области мультистабильности, в которых в зависимости от значений начальных численностей реализуются множество устойчивых динамических режимов. В частности, обнаружено сосуществование устойчивого стационарного ненулевого равновесия и цикла с периодом 3. Также показано, что в области квазипериодической динамики системы возможно сосуществование множества периодических режимов. Следовательно, вариация начального условия может привести к реализации либо одного динамического режима, либо другого, то есть к смене наблюдаемого периода колебаний численности. В рамках локальной популяции об-

нарушенная мультистабильность позволяет по-новому взглянуть на проблему возникновения периодических колебаний (например, 3-цикла) и исчезновения флуктуаций (устойчивое равновесие) численности природных популяций.

Список литературы

- [1] Дажо Р. Основы экологии. Москва: Прогресс, 1975. 416 с.
- [2] 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.
- [3] Кузнецов А. П., Седова Ю. В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: Универсальные свойства // *Изв. вузов. ПНД*, 2012, т. 20, № 5, с. 26–43.
- [4] Недорезов Л. В. Динамика численности сосновой пяденицы в Нидерландах: Оценка параметров обобщенной дискретной логистической модели // *Евразийский энтомологический журнал*, 2015, т. 14, № 1, с. 93–99.
- [5] Никольский Г. В. Экология рыб. Москва: Высшая школа, 1974. 357 с.
- [6] Фрисман Е. Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // *Докл. РАН*, 1994, т. 338, № 2, с. 282–286.
- [7] Фрисман Е. Я., Лупшов С. П., Скокова И. Н., Тузинкевич А. В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами // *Математические исследования в популяционной экологии* / Е. Я. Фрисман (ред.). Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4–18.
- [8] 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 // *Матем. биол. и биоинформ.*, 2014, т. 9, № 2, с. 414–429.
- [9] Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Кулаков М. П., Жигальский О. А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // *Докл. РАН*, 2015, т. 460, № 4, с. 488–493.
- [10] Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // *Изв. вузов. ПНД*, 2010, т. 18, № 2, с. 111–130.
- [11] Фрисман Е. Я., Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П. Моделирование динамики лимитированной популяции с возрастной и половой структурой // *Матем. моделирование*, 2010, т. 22, № 11, с. 65–78.
- [12] Фрисман Е. Я., Скалецкая Е. И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // *Обзорные прикл. и пром. матем.*, 1994, т. 1, № 6, с. 988–1008.
- [13] Фрисман Е. Я., Скалецкая Е. И., Кузин А. Е. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика: Простейшая модель локальной популяции // *Ж. общ. биол.*, 1980, т. 41, № 2, с. 270–278.
- [14] Шапиро А. П., Лупшов С. П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. Москва: Наука, 1983. 134 с.
- [15] Ferriere R., Gatto M. Chaotic population dynamics can result from natural selection // *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*, 1993, vol. 251, no. 1330, pp. 33–38.
- [16] Frisman E. Ya., Neverova G. P., Kulakov M. P. Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study // *Ecol. Complex.*, 2016, vol. 27, pp. 2–11.
- [17] Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Complex dynamics of the population with a simple age structure // *Ecol. Model.*, 2011, vol. 222, no. 12, pp. 1943–1950.
- [18] Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I., Kuzyn A. E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // *Ecol. Model.*, 1982, vol. 16, nos. 2–4, pp. 151–172.

- [19] Inchausti P., Ginzburg L. R. Small mammals cycles in northern Europe: Patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // *J. Anim. Ecol.*, 1998, vol. 67, no. 2, pp. 180–194.
- [20] May R. M. Biological populations with nonoverlapping generations: Stable points, stable cycles and chaos // *Science*, 1974, vol. 186, no. 4164, pp. 645–647.
- [21] Pisarchik A. N., Feudel U. Control of multistability // *Phys. Rep.*, 2014, vol. 540, no. 4, pp. 167–218.
- [22] Ricker W. E. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.*, 1954, vol. 5, no. 5, pp. 559–623.
- [23] Romera M., Banuls V., Pastor G., Alvarez G., Montoya F. Snail-like pattern generation with the Hénon family of maps // *Computers & Graphics*, 2001, vol. 25, pp. 529–537.
- [24] Saucedo-Solorio J. M., Pisarchik A. N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors // *Phys. Lett. A*, 2002, vol. 304, nos. 1–2, pp. 21–29.
- [25] Shrimali M. D., Prasad A., Ramaswamy R., Feudel U. The nature of attractors basins in multistable systems // *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.*, 2008, vol. 18, no. 6, pp. 1675–1688.

Model of age-structured population dynamics: stability, multistability, and chaos

Oksana L. Revutskaya¹, Galina P. Neverova², Matvey P. Kulakov³, Efim Ya. Frisman⁴

^{1,2,3,4}Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS
ul. Sholom-Aleikhem 4, Birobidzhan, 679016, Russia

²Institute for Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS
ul. Radio 5, Vladivostok, 690041, Russia

¹oksana-rev@mail.ru, ²galina.nev@gmail.com, ³k_matvey@mail.ru, ⁴frisman@mail.ru

This paper is concerned with the model of dynamics for population with a simple age structure. It is assumed that the growth of population size is regulated by limiting the survival rate of younger individuals. It is shown that the density-dependent regulation of offspring survival can lead to fluctuations in population size. Moreover, there are multistability areas in which the type of dynamic regimes depends on the initial conditions. These aspects of dynamic behavior can explain the changes in the oscillation period, and the appearance and disappearance of population size fluctuations.

MSC 2010: 37G35

Keywords: mathematical modeling, population dynamics, age structure, density-dependent regulation, stability, bifurcations, dynamic modes, multistability, chaos

Received August 22, 2016, accepted October 14, 2016

Citation: *Rus. J. Nonlin. Dyn.*, 2016, vol. 12, no. 4, pp. 591–603 (Russian)