

УДК: 57.087

Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования

©2014 Фрисман Е.Я.^{1*}, Неверова Г.П.^{1**}, Кулаков М.П.^{1***},
Жигальский О.А.^{2****}

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, 679016, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, Россия

Аннотация. В простой математической модели динамики популяции обнаружено явление мультирежимности, заключающееся в возможности существования при одних и тех же значениях параметров различных динамических режимов, переход к которым определяется начальными значениями численностей. Данный эффект возникает в модели, имеющей одновременно несколько различных предельных режимов (аттракторов): положение равновесия, регулярные колебания, хаотический аттрактор. Обнаруженное явление мультирежимности позволяет объяснить как возникновение колебаний, так и исчезновение флуктуаций. Адекватность модельных динамических режимов иллюстрируется путем сопоставления их с реальной динамикой численности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*). Показано, что влияние внешних климатических факторов на процессы воспроизводства популяции заметно расширяет диапазон возможных динамических режимов и приводит, фактически, к случайному блужданию по бассейнам притяжения этих режимов.

Ключевые слова: популяционная динамика, плотностно-зависимая регуляция, математическое моделирование, мультистабильность, мультирежимность, бифуркации, аттрактор, бассейны притяжения.

ВВЕДЕНИЕ

Флуктуации численности популяций у видов с коротким жизненным циклом, особенно мелких млекопитающих (мышевидные грызуны), продолжают оставаться одним из наиболее интересных и загадочных экологических феноменов. Исследования, посвященные изучению механизмов, ведущих к колебательным режимам динамики численности популяций, имеют достаточно долгую историю. Одна из первых работ, в которой был проведен анализ натуральных данных численности популяций и выявлено наличие циклических изменений, принадлежит Чарльзу Элтону [1]. К настоящему времени в области изучения популяционных флуктуаций накоплен значительный объем информации по популяционной динамике и разработан ряд теорий, объясняющих механизмы флуктуирующего поведения [2–8]. Однако ни одна из предложенных концепций не является общепризнанной. Вследствие этого,

* frisman@mail.ru

** galina.nev@gmail.com

*** k_matvey@mail.ru

**** zig@ipae.uran.ru

исследования, посвященные изучению механизмов флуктуаций численности популяций, продолжают вызывать интерес и не теряют своей актуальности.

Одним из наиболее распространенных подходов для объяснения природы возникновения колебаний является теория саморегуляции (плотностно-зависимая регуляция) [3, 4, 8–10]. Действительно, огромное количество ученых признают, что плотностно-зависимая регуляция – это тот основополагающий механизм, который ведет к появлению флуктуаций [6, 10–16]. Это связано с тем, что процессы саморегуляции (эндогенные факторы) создают фундамент для периодических изменений, а именно рост численности в несколько этапов (сезонов), а затем ее резкое падение в силу переуплотнения.

Влияние внешних факторов способно модифицировать популяционные флуктуации, причем настолько серьезно, что на фоне наблюдаемых изменений численности, в том числе возникновения или исчезновения колебаний, возникает впечатление, что механизмы плотностной регуляции не работают. В связи с этим существует целое направление, посвященное изучению влияния внешних факторов на циклическую динамику [17–21]. В этих исследованиях анализируются не только закономерные колебания численности, но и явные переходы от одних динамических режимов к другим. Наиболее яркими примерами смен динамических режимов являются исчезновения циклов в популяциях лемминга [19, 22, 23] и некоторых видов полевок [24, 25].

С позиций математической биологии возможность возникновения разных динамических режимов связана с наличием у системы нескольких устойчивых аттракторов, каждый из которых может быть как устойчивой точкой, так и некоторым предельным притягивающим множеством (например, инвариантной кривой). Это явление в теории динамических систем называют мультистабильностью [26]. Термин «мультистабильность» в данном контексте несколько вводит в заблуждение и, на наш взгляд, не отражает сути явления: возможности существования принципиально разных динамических режимов численности популяции, при одних и тех же параметрах модели. Здесь, по-видимому, более удобно использовать другое понятие – «мультирежимность». Следует отметить, что наблюдаемая в природе смена динамических режимов вполне объясняется мультирежимностью, поскольку модифицирующее влияние внешних факторов можно рассматривать, в частности, как модификацию начальных условий, приводящую к переходу на новый динамический режим.

В данной работе явление мультирежимности исследуется на основе математической модели, описывающей динамику численности популяций с коротким жизненным циклом. Адекватность полученных модельных динамических режимов иллюстрируется путем сопоставления их с реальной динамикой популяции мышевидных грызунов, а именно рыжей полевки (*Myodes glareolus*).

ОПИСАНИЕ И ФОРМАЛИЗАЦИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПОПУЛЯЦИЙ С КОРОТКИМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ: УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Жизненный цикл практически любой популяции с простой возрастной структурой можно описать при помощи схемы, представленной на рис. 1. Данный граф отражает основные этапы годового развития популяции. Используя рис. 1, опишем особенности жизненного цикла популяций с короткой продолжительностью жизни на примере популяций мышевидных грызунов.

Выжившие за зиму особи выходят весной из-под снега и начинают размножаться. На момент схода снега популяция представлена, как правило, двумя группами. Первая группа (имеющая численность x_n) состоит из особей, впервые принимающих участие в размножении (в частности, из особей, родившихся под снегом). Вторая группа (с

численностью y_n) состоит из особей, размножавшихся в прошлом году и выживших за зиму. В течение всего весенне-летне-осеннего периода размножения популяция пополняется за счет новорожденных особей, поскольку половозрелые зверьки за весну и лето приносят несколько пометов. Подросшие сеголетки также вступают в размножение и приносят потомство, на схеме их численность обозначена p_1 . Следует отметить, что популяции с быстрым созреванием молоди характеризуются высокой удельной скоростью роста, которая может уменьшаться по мере увеличения плотности населения в связи с процессами авторегуляции, вызванными, в частности, стрессом. Стресс-синдром, обусловленный перенаселением, приводит к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов [3, 4, 6, 8–10, 12, 15, 16, 27]. Также в таких популяциях при большой плотности может наблюдаться различная степень включения в размножение молодых зверьков. В целом механизмы регуляции численности отличаются большой сложностью и реализуются главным образом через лимитирование рождаемости ближе к концу сезона размножения, когда популяция достигает пика своей численности. Поздней осенью популяция «уходит под снег» на всю зиму. При этом в популяции присутствуют сеголетки поздних пометов, которые не успели вступить в процесс размножения (их численность обозначена как p_2). Следует отметить, что зимой в силу климатических и других факторов половозрелые особи могут продолжать размножаться под снегом. Такое подснежное размножение отмечается для многих видов мышевидных грызунов, в частности многих полевков, леммингов и др. [8, 27, 28]. За зиму неполовозрелые сеголетки достигают половой зрелости.

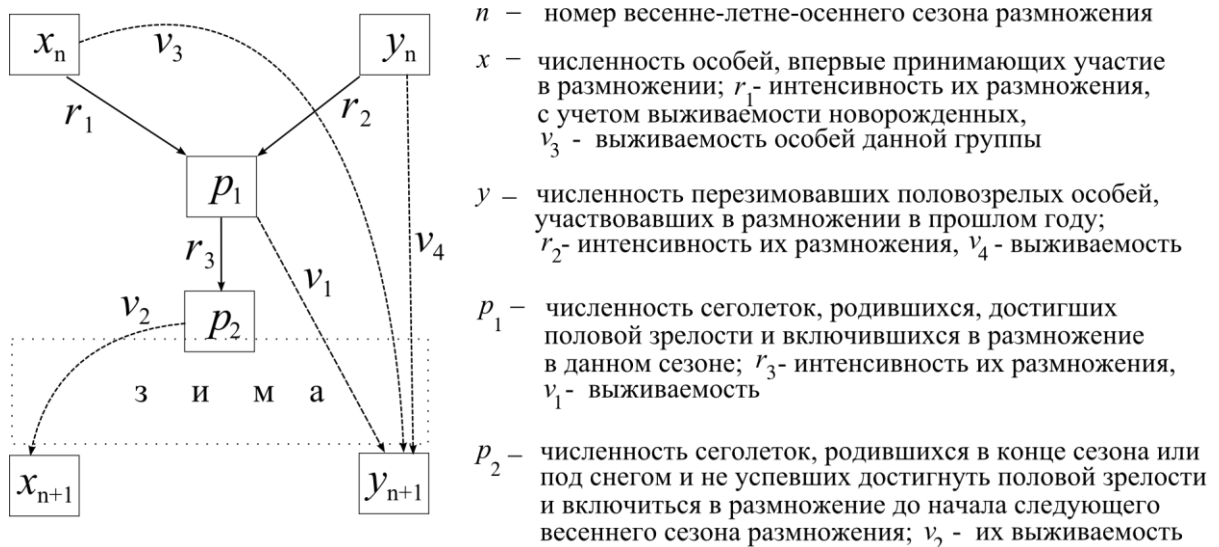


Рис. 1. Схема жизненного цикла популяций с коротким жизненным циклом, на примере популяций мышевидных грызунов.

Соответственно, к началу нового сезона размножения, когда сходит снег, популяция опять представлена двумя возрастными группами. Первая группа представлена молодыми особями, только достигшими половой зрелости, в частности, сюда входят и особи, рожденные под снегом. Численность этой группы обозначена x_{n+1} . Вторая группа представлена «взрослыми» перезимовавшими особями, участвующими в размножении прошлого года (y_{n+1}).

Представленная схема (рис. 1) приводит к следующим зависимостям:

$$p_1 = r_1 \cdot x_n + r_2 \cdot y_n, \quad p_2 = r_3 \cdot p_1, \quad x_{n+1} = v_2 \cdot p_2, \quad y_{n+1} = v_1 \cdot p_1 + v_3 \cdot x_n + v_4 y_n.$$

Откуда:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= v_2 \cdot r_3 \cdot (r_1 \cdot x_n + r_2 \cdot y_n), \\ y_{n+1} &= (v_1 \cdot r_1 + v_3) \cdot x_n + (v_1 \cdot r_2 + v_4) \cdot y_n \end{aligned} \quad (1)$$

Следовательно, динамика численности популяции мышевидных грызунов может быть описана системой двух динамических уравнений, связывающих численности выделенных возрастных групп в смежных поколениях. Для завершения процесса построения модели необходимо учесть плотностную регуляцию, которая, как правило, реализуется путем снижения рождаемости с ростом численности популяции. Как уже отмечалось, наиболее заметное уменьшение рождаемости происходит ближе к концу сезона размножения, когда популяция достигает пика своей численности. Исходя из этого, ограничимся учетом зависимости только одного коэффициента – рождаемости сеголеток (r_3) от уровня численностей размножающихся особей.

Воспользовавшись аналогией с моделью Рикера [29], остановимся на экспоненциальном выборе функции r_3

$$r_3(p_1) = r_0 e^{-\beta \cdot p_1}$$

или

$$r_3(x_n, y_n) = r_0 e^{-\beta(r_1 x_n + r_2 y_n)}, \quad (2)$$

где r_0 – репродуктивный потенциал, β – коэффициент самолимитирования. Функция $r_3(x_n, y_n)$ монотонно убывает и стремится к нулю при бесконечном возрастании каждого из аргументов. Тем самым осуществляется плотностно-зависимое лимитирование роста численности популяции. Подставляя (2) в исходные уравнения (1) и переобозначая коэффициенты, получаем окончательный вид модели популяционной динамики грызунов:

$$\begin{cases} x_{n+1} = e^{-\beta_1 x_n - \beta_2 y_n} \cdot (b_1 \cdot x_n + b_2 \cdot y_n), \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \quad (3)$$

где $b_1 = v_2 \cdot r_0 \cdot r_1$ и $b_2 = v_2 \cdot r_0 \cdot r_2$ – репродуктивные потенциалы, $s = v_1 \cdot r_1 + v_3$ и $v = v_1 \cdot r_2 + v_4$ – коэффициенты выживаемости, $\beta_1 = \beta \cdot r_1$ и $\beta_2 = \beta \cdot r_2$ – коэффициенты лимитирования, отражающие интенсивность влияния конкурентных взаимодействий между половозрелыми особями разного возраста на уровень рождаемости.

Исследование модели на локальную устойчивость

Несложная замена переменных $s\beta_2 \cdot x \rightarrow x$, $\beta_2 \cdot y \rightarrow y$, $b_1 = a_1$, $sb_2 = a_2$, $\rho = \beta_1 / (s\beta_2)$ позволяет свести модель (3) к четырехпараметрической, для значений параметров которой естественны следующие ограничения: $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, $\rho \geq 0$, $0 < v \leq 1$.

$$\begin{cases} x_{n+1} = e^{-\rho x_n - y_n} \cdot (a_1 \cdot x_n + a_2 \cdot y_n), \\ y_{n+1} = x_n + v \cdot y_n \end{cases}. \quad (4)$$

Система (4) имеет единственное ненулевое решение:

$$\bar{x} = \frac{1-v}{1+\rho(1-v)} \ln\left(\frac{a_1+a_2-a_1v}{1-v}\right), \quad \bar{y} = \frac{1}{1+\rho(1-v)} \ln\left(\frac{a_1+a_2-a_1v}{1-v}\right) \quad (5)$$

с условиями существования $\rho \geq 0$, $0 \leq \nu < 1$, $a_2/(1-\nu) + a_1 > 1$. Устойчивость нетривиального равновесия (5) определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению:

$$\lambda^2 + \lambda \cdot (e^{-\rho \bar{x} - \bar{y}} (a_1 \rho \bar{x} + a_2 \rho \bar{y} - a_1)) + e^{-\rho \bar{x} - \bar{y}} ((a_1 \bar{x} + a_2 \bar{y})(1 - \rho \nu) + a_1 \nu - a_2) = 0.$$

Традиционный метод нахождения области устойчивости основан на следующем утверждении [30]: корни уравнения $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$ принадлежат кругу $|\lambda| < 1$ если и только если

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

Там же показано, что неравенства (6) определяют на плоскости (p, q) «треугольник устойчивости», границы которого задаются прямыми:

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

В данном случае границы области устойчивости неподвижной точки (5) определяются следующими соотношениями:

$$\lambda = 1: \quad a_1 = 1 - \frac{a_2}{1 - \nu}, \quad (7)$$

$$\lambda = -1: \quad \ln \left(\frac{a_1 + a_2 - a_1 \nu}{1 - \nu} \right) \frac{(1 - \nu)(1 - \rho(1 - \nu))}{1 + \rho - \rho \cdot \nu} + \frac{2(a_1 + \nu a_2 - a_1 \nu^2)}{a_1 + a_2 - a_1 \nu} = 0 \quad (8)$$

$$q = 1: \quad \ln \left(\frac{a_1 + a_2 - a_1 \nu}{1 - \nu} \right) \frac{(1 - \nu)(1 - \rho \nu)}{1 + \rho - \rho \cdot \nu} + \frac{a_1 + \nu a_2 - a_1 \nu^2 + 2a_1 \nu + 2a_2}{a_1 + a_2 - a_1 \nu} = 0 \quad (9)$$

Граница (7) совпадает с условием существования нетривиального равновесия. При ее пересечении вглубь области устойчивости нулевое решение теряет устойчивость и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение.

Изменение области устойчивости в пространстве параметров a_1 и a_2 при различных значениях ρ и ν и возможные сценарии перехода к колебаниям и хаотической динамике представлены на рис. 2.

Анализ границ области устойчивости показал, что соотношение параметров ρ и ν позволяют определить сценарий потери устойчивости. Если $\rho < 1$, то потеря устойчивости (при изменении параметров модели и переходе через границу области устойчивости) реализуется по сценарию Неймарка-Сакера: динамика численности возрастных классов переходит в квазипериодический режим. При $\rho > \rho^* = (3 + \nu) / (\nu^2 + 2\nu + 1)$ потеря устойчивости стационарного решения происходит по сценарию Фейгенбаума: возникают устойчивые колебания численности, сопровождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода. При $1 \leq \rho \leq \rho^*$ потеря устойчивости возможна по двум этим сценариям.

Далее мы сосредоточились на более детальном анализе возможных динамических режимов, как в зоне устойчивого равновесия, так и вне этой зоны.

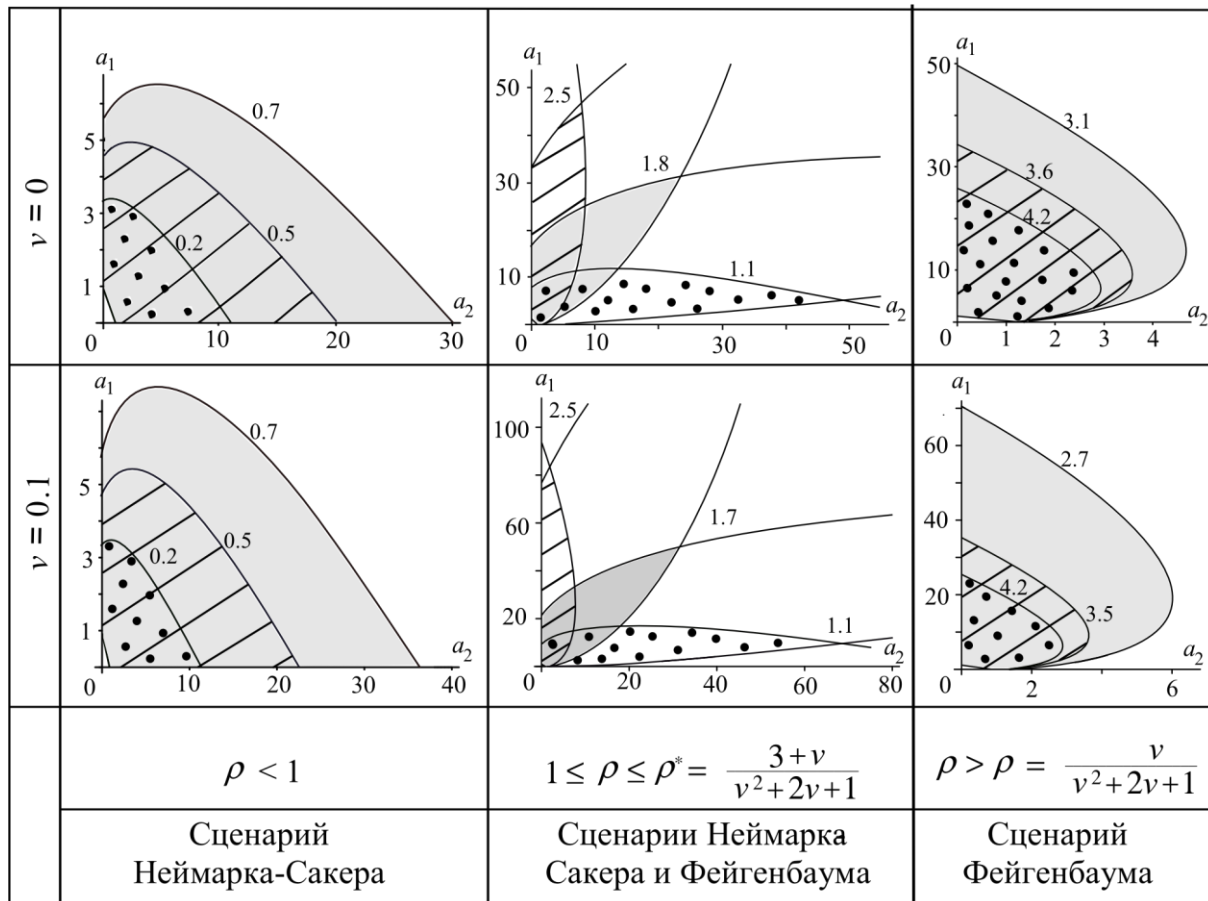


Рис. 2. Область устойчивости нетривиального равновесия (5) системы (4). Цифры на графиках соответствуют значениям параметра ρ .

ВОЗМОЖНЫЕ РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ: ЧИСЛЕННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЦИКЛА ДЛИНЫ 3

Динамические режимы модели (4) при $\rho < 1$

Для $\rho < 1$ были построены бифуркационные диаграммы, характеризующие изменения характера динамики численности с ростом параметра a_1 при различных начальных условиях (рис. 3).

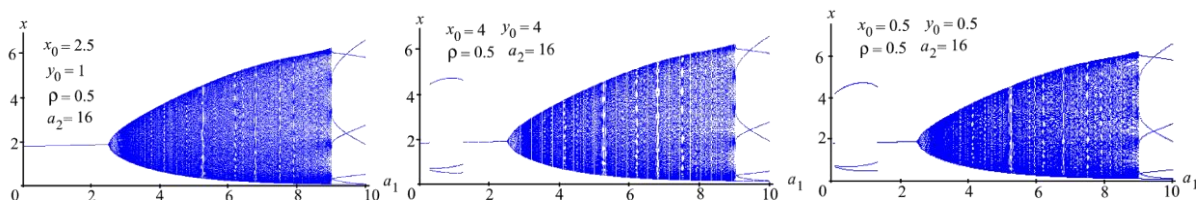


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы динамической переменной x от параметра a_1 для $\rho < 1$ при различных начальных условиях.

Как видно, в фазовом пространстве исследуемой модели могут сосуществовать несколько аттракторов со своими бассейнами притяжения, т.е. даже в области параметров, где равновесие популяции устойчиво, существует подобласть, в которой наряду с этим равновесием появляется еще устойчивый аттрактор – цикл длины три. Следует отметить, что возможность одновременного существования в области

устойчивости нетривиального равновесия нескольких устойчивых аттракторов, а именно стационарного состояния и цикла длины 3, впервые было показано в ходе исследования модели Эно [31, 32].

Цикл длины три формируется в результате касательной бифуркации. Для того, чтобы изучить механизмы возникновения цикла длины 3, рассмотрим систему (4), как двумерное отображение:

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = F \left(\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} \right) = \begin{pmatrix} e^{-\rho \cdot x - y} \cdot (a_1 \cdot x_n + a_2 \cdot y_n) \\ x_n + \nu y_n \end{pmatrix},$$

примененное трижды:

$$\begin{pmatrix} x_{n+3} \\ y_{n+3} \end{pmatrix} = G \left(\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} \right) = F \left(F \left(F \left(\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} \right) \right) \right). \quad (10)$$

На рис. 4 представлено «рождение» 3-цикла при $\rho < 1$. Кривые являются графиками трижды итерированных модельных уравнений (10), построенные методом сканирования [33].

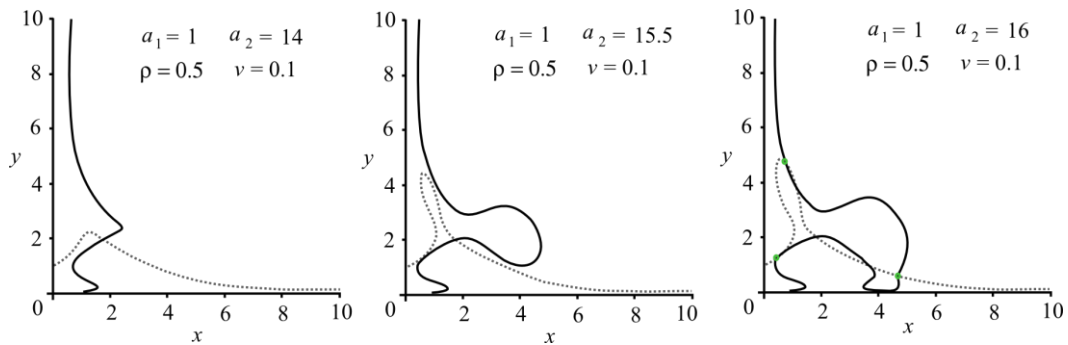


Рис. 4. Графическое решение системы трижды итерированного отображения (10).

Как видно, изначально существует только одно нетривиальное решение (совпадает с (5)), поскольку кривые трижды итерированной системы (10) пересекаются в единственной точке. Рост значений параметра a_2 усложняет формы кривых, и при некотором значении этого параметра возникает касательная бифуркация, которая может быть описана как процесс рождения полуустойчивой особой точки и последующего её распада на устойчивую и неустойчивую. Дополнительно для этого же значения параметра ρ были построены бассейны притяжения устойчивого положения равновесия (серые области) и устойчивого цикла длины 3 (белые области) (рис. 5). На рис. 5 также представлено одновременное существование устойчивого и неустойчивого цикла длины 3 (точки пересечения кривых). 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.

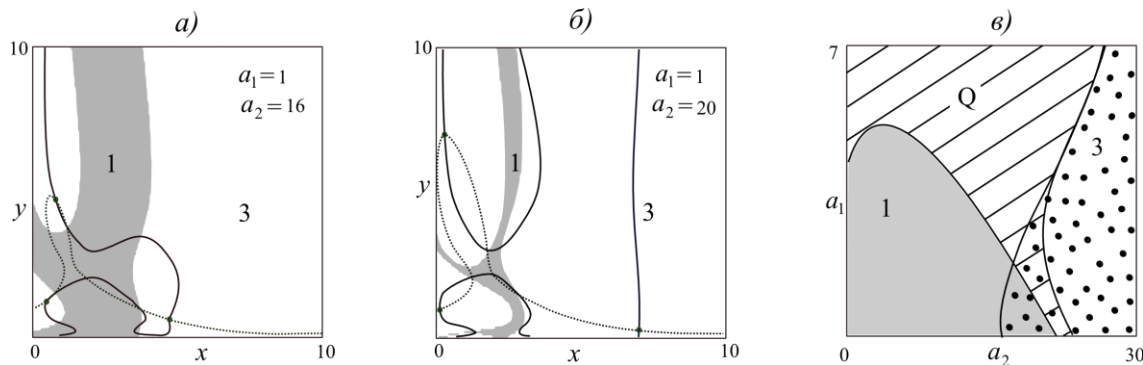


Рис. 5. а), б) Неподвижные точки системы трижды итерированных уравнений (10) и бассейны притяжения модели (4); в) Карта асимптотических динамических режимов системы (4) при $v = 0.1$ и $\rho = 0.5$. Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, Q – квазипериодическая динамика.

Для более детального представления о существующих динамических режимах модели (4) при $\rho < 1$ была построена карта динамических режимов с учетом начального приближения (рис. 5,в). Как видно, существует зона значений параметров a_1 и a_2 , при которых одновременно существуют и устойчивая стационарная точка, и устойчивый цикл длины 3. Следовательно, в зависимости от выбора начального условия возможен переход популяции либо к устойчивому равновесию, либо к циклу длины три. Кроме того, существует зона значений параметров a_1 и a_2 , при которых в зависимости от выбора начального условия либо достигается цикл длины 3, либо популяция переходит к нерегулярной (квазипериодической) динамике. Следует отметить, что чем ближе значения параметров a_1 и a_2 из области, где существует только устойчивое равновесие, располагаются к зоне сосуществования стационара и цикла длины 3, тем медленнее происходит стабилизация динамики модели (4). Причем, как бы в преддверии касательной бифуркации, траектории системы на переходном этапе демонстрируют колебания с периодом 3.

Динамические режимы модели (4) при $\rho > \rho^* = \frac{3+v}{v^2 + 2v + 1}$

При $\rho > \rho^* = (3+v)/(v^2 + 2v + 1)$ снижение рождаемости происходит преимущественно с ростом численности сеголеток, и потеря устойчивости решения (5) реализуется по сценарию Фейгенбаума, т.е. возникают двухгодичные колебания. Здесь, как и ранее, в области устойчивости нетривиального равновесия, в результате касательной бифуркации рождается цикл длины 3 (рис. 6,а). Однако вид бассейнов притяжения существенно отличается от случая, когда $\rho < 1$: фазовое пространство системы (4) весьма дробно разбивается бассейнами притяжений разных устойчивых режимов и напоминает «зевру» (рис. 6,б). Наблюдается чередование областей, из которых система стремится либо к устойчивой точке, либо к устойчивому циклу длины три. Как и в предыдущем случае, выбор начального условия может приводить к сужению области локальной устойчивости нетривиального равновесия, относительно максимально размера, полученного аналитически. Соответственно, регулируя выбор значений начальной точки итерирования либо из одного, либо из другого бассейна притяжения, возможно получить полное представление о динамических режимах данной модели (рис. 6,в).

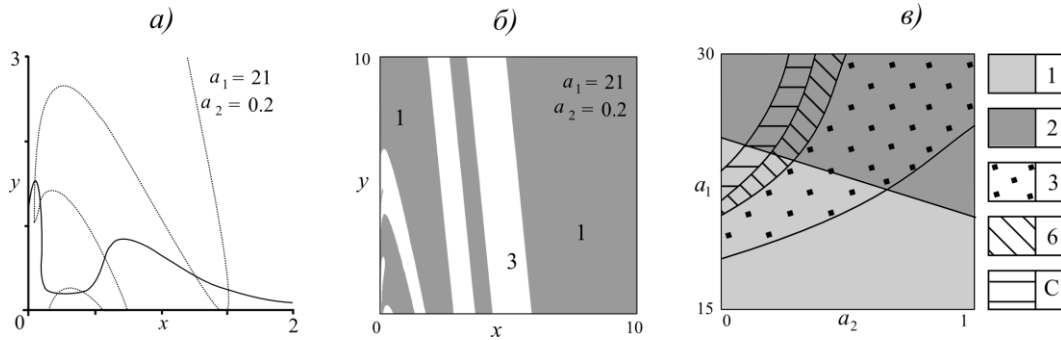


Рис. 6. При $\nu = 0.1$ и $\rho = 4.2$: а) неподвижные точки отображения (10), демонстрирующие устойчивое равновесие, устойчивый и неустойчивый цикл длины 3; б) характерный вид бассейнов притяжения модели (4); в) карта асимптотических динамических режимов системы (4). Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика.

Как видно, при $\rho > \rho^*$ цикл длины 3 всегда сосуществует с каким-либо другим предельным режимом (рис 6,в), в то время как при $\rho < 1$ возможны значения параметров, при которых цикл длины 3 является единственным устойчивым аттрактором (рис. 5,в). Следует отметить, что при $\rho > \rho^*$ переход к трехлетним колебаниям возможен как из состояния, близкого к равновесному, так и из режима, близкого к двухгодовым колебаниям. Интересно, что данный теоретический результат находит свое подтверждение в природе, а именно у многих видов полевых наблюдаются двух-трехлетние периодические колебания численности [6, 8, 15, 27, 28, 33].

С ростом значений параметра ρ область существования цикла длины 3 и его последующие бифуркации сдвигаются вглубь области неустойчивости стационарного решения (5) (рис. 7). Как видно, при больших ρ наблюдается сосуществование циклов с периодами 3 и 2 (цикл длины 2 – результат потери устойчивости нетривиального равновесия по сценарию Фейгенбаума), циклов с периодами 3 и 4 (цикл длины 4 – результат бифуркации цикла длины 2) и т.д.

Таким образом, если рождаемость особей преимущественно ограничивается численностью седелеток этого года (т.е. $\beta_1 \gg \beta_2$), устойчивое равновесие оказывается невозможно и наблюдаются существования (и сосуществования) других динамических режимов (рис. 7).

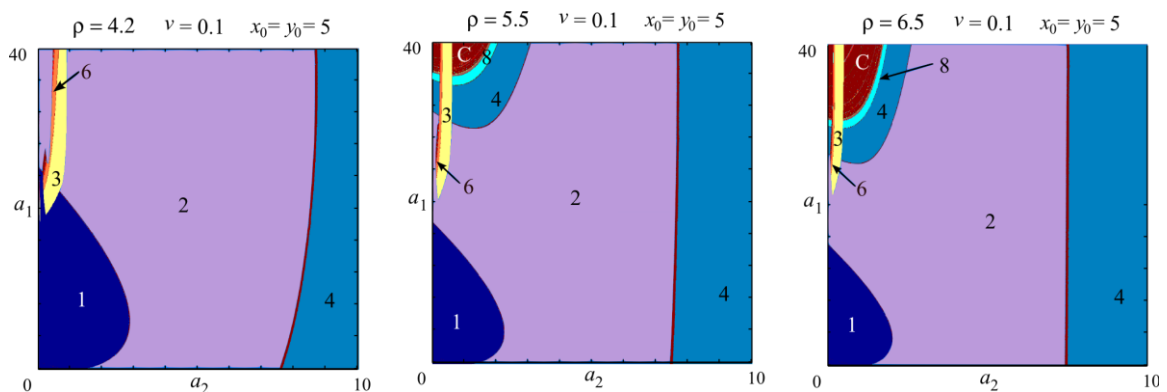


Рис.7. Деформация динамических режимов, вызванная ростом значений параметра ρ . Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика.

Динамические режимы модели (4) при $1 < \rho < \rho^* = \frac{3+v}{v^2+2v+1}$

В данном случае для нетривиального равновесия возможны два сценария потери устойчивости. Наиболее интересен переход через бифуркационную границу, соответствующую сценарию Неймарка–Сакера. Здесь в зоне квазипериодической динамики возникает «окно периодичности» – притягивающий цикл длины 4. Цикл длины 4, так же как и цикл длины 3, возникает в результате касательной бифуркации. Причем в зависимости от значений демографических параметров, цикл длины 4 может захватывать фрагменты области устойчивости нетривиального равновесия. Фактически параметрическое пространство системы можно рассматривать как слои. Первый слой представляет собой область устойчивости стационарного решения и его бифуркации в отсутствие чувствительности динамических режимов к начальным условиям (заполняет все пространство). Второй слой – это цикл длины 3 и его бифуркации в отсутствие чувствительности к начальному приближению с учетом условий существования цикла 3 (заполняет часть параметрического пространства). Третий слой соответствует циклу длины 4 с его последующими бифуркациями (также заполняет часть параметрического пространства). Следовательно, карту всевозможных динамических режимов системы можно получить, наложив все слои. Однако для конкретного начального приближения карта динамических режимов представляет собой совокупность состояний, полученных в ходе перескоков из одного слоя (бассейна притяжения) в другой. При этом необходимо понимать, что под наблюдаемым динамическим режимом при данных начальных условиях сохраняются (продолжают существовать) все те режимы, в бассейны которых начальное приближение не попало.

Для анализа динамических режимов при $1 < \rho < \rho^*$ были построены карты динамических режимов, соответствующие конкретным начальным условиям (рис. 8, а и б).

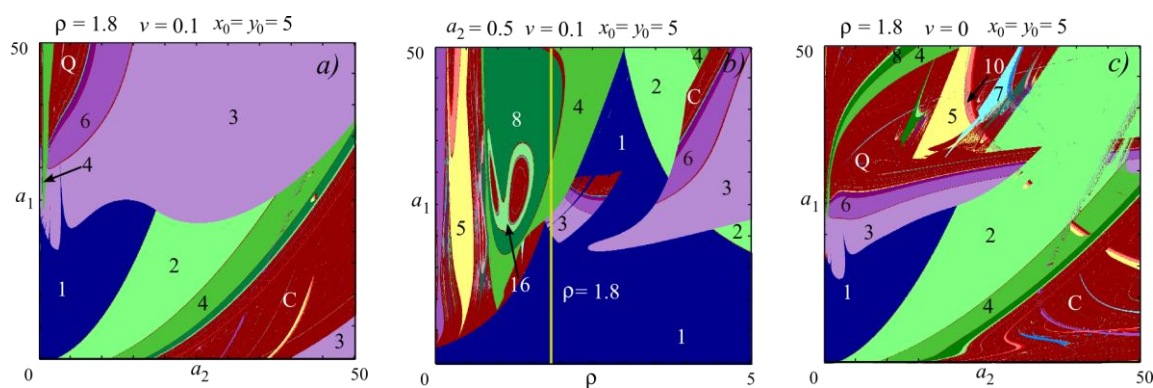


Рис. 8. Карты динамических режимов. Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов, *C* – хаотическая динамика, *Q* – квазипериодическая динамика.

Первая карта (рис. 8,а) отражает следующую ситуацию: область цикла длины 3, возникающего вследствие касательной бифуркации, лежит поверх области устойчивости нетривиального равновесия и его бифуркаций по двум сценариям. Фактически в зависимости от начальных условий может наблюдаться либо цикл длины 3, в том числе его бифуркации, либо любой из режимов под ним. Соответственно, это объясняет переход от околостабильного состояния популяции к флуктуациям, или же колебания с 2–3 летним и 3–4 летним периодом (рис. 8,а). Одновременно с этим в узкой области параметрического пространства (a_2, a_1) в результате касательной бифуркации формируется цикл длины 4. Область этого цикла

лежит поверх области цикла длины 3, включая его бифуркации, и области неподвижной точки, т.е. здесь возможно одновременное существование трех предельных режимов – стационарного решения и циклов длины 3 и 4 (рис. 8,а и б). Заметим, что в фазовом пространстве данной модели возникают два разных цикла длины 4: один рождается в результате бифуркации удвоения периода, а другой – в результате касательной бифуркации.

За пределами области устойчивости стационарного решения также может наблюдаться сосуществование трех динамических режимов, например цикл 2 (результат бифуркации ненулевого равновесия по сценарию Фейгенбаума), цикл длины 3 и резонансный цикл длины 5 (рис. 8,с). Характерный вид бассейнов притяжения различных динамических режимов представлен на рис. 9.

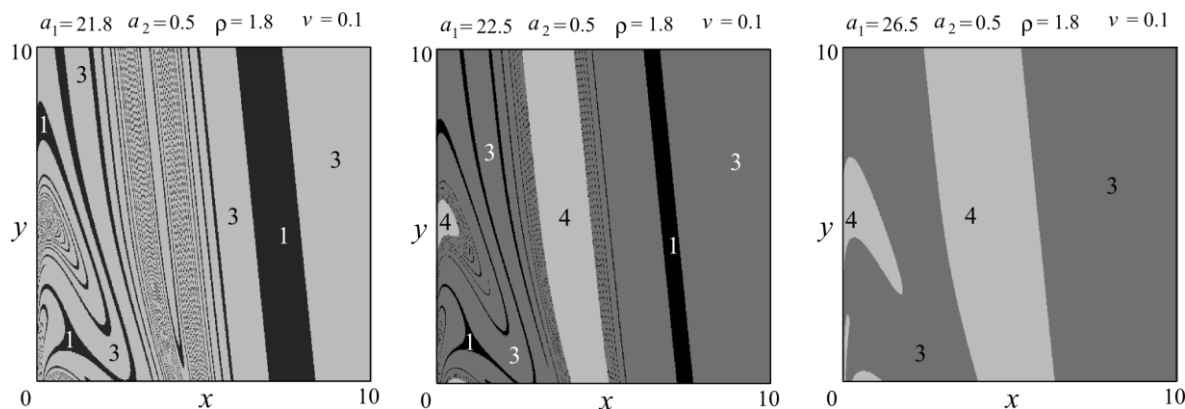


Рис. 9. Бассейны притяжения модели (4) при $\nu = 0.1$ и $\rho = 1.8$. Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов.

В данном случае особо примечательно деление фазового пространства на бассейны притяжения циклами 3 и 4, поскольку для популяций мелких грызунов отмечают циклы как длины 3, так и длины 4. Действительно, в природе для леммингов и большинства видов рыжих лесных полевок рода *Clethrionomys* (обитающих в лесотундре и северной части лесной зоны Голарктики) характерны периодические изменения численности с преобладанием 3–4 летних циклов [28]. Интересен и другой факт: для изменения численности популяции водяной крысы была установлена 11-летняя периодичность [34]; предложенная модель при некоторых значениях демографических параметров, когда $1 < \rho < \rho^*$, демонстрирует сосуществование циклов длины 4 и 11.

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ К ОПИСАНИЮ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes glareolus*)

Следующим этапом работы стало применение данной модели к описанию динамики численности реальной популяции. Апробация осуществлялась на материалах многолетних учетов численности рыжих полевок на территории Удмуртского стационара, расположенного в бореальной зоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов (57°20' с.ш., 52° в.д.), выполненных А.Д. Бернштейн, А.В. Хворенковым. Для оценки состояния популяции полевок использовались стандартные ловушко-линии, состоящие из 50 давилок с приманкой и расстоянием между ними 5 м. Учетные линии экспонировались от 2 до 4 суток. Ловушки проверялись 1 раз в сутки. Состояние популяции оценивали по относительной общей численности (число особей на 100 ловушко-суток).

Коэффициенты модели оценивались путем подбора таких значений, при которых сумма модельных численностей обоих возрастных классов ($x_n + y_n$) наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность фактической численности

популяции рыжей полевки в апреле. В работе для оценки параметров преимущественно использовался метод Левенберг–Маркварда в программе MathCAD 14, дополнительно применялся метод штрафных функций [35, 36]. Подбор начального условия, соответствующего структуре популяции, осуществлялся численно, путем разбиения весенней численности перезимовавших зверьков (фактические данные) на две группы особей: сеголетки этого года и перезимовавшие особи.

Исходные данные, оценки параметров предлагаемой модели и результаты моделирования значений численности рыжей полевки в апреле представлены на следующем рисунке (рис. 10).

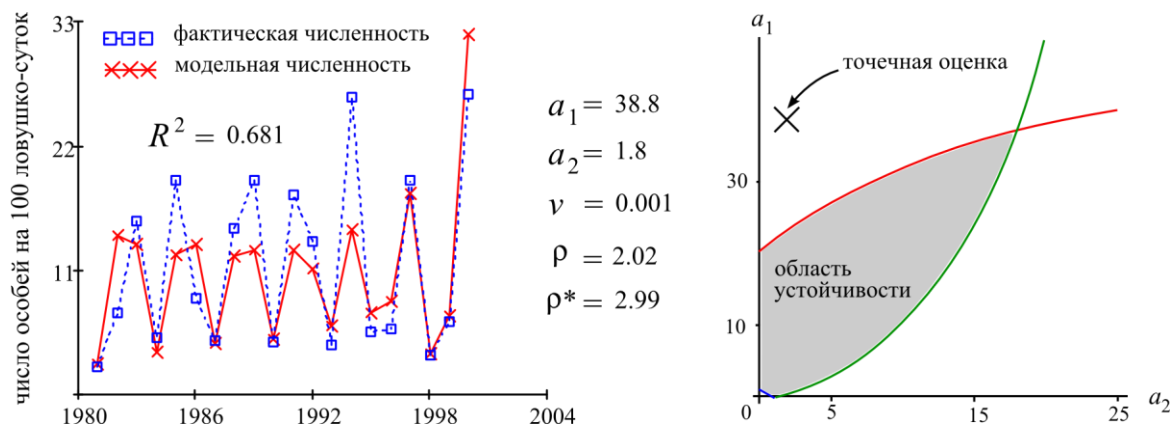


Рис. 10. Динамика численности популяции рыжей полевки дополнена параметрическим портретом, соответствующим оценкам параметров, где R^2 – коэффициент детерминации.

Модельная реализация, проведенная при полученных оценках параметров модели, в целом неплохо описывает тенденцию динамики, однако не полностью улавливает основные пики численности популяции рыжей полевки. Коэффициент детерминации, характеризующий качество аппроксимации, составил $R^2 = 0.681$. Оцененные значения параметров находятся в зоне нерегулярной динамики и соответствуют случаю, когда потеря устойчивости реализуется через образование инвариантной кривой, т.е. численность рыжей полевки демонстрирует квазипериодические колебания.

Как нам представляется, расхождение данных наблюдений и моделирования связано с влиянием внешних факторов. Действительно, неоднократно отмечалось как прямое, так и опосредованное влияние климатических условий на динамику численности грызунов. Прямое воздействие связано с воздействием на репродуктивную активность полевок в переходные периоды осень–зима, весна–лето, а опосредованное проявляется в изменении количества кормовых ресурсов, в частности качественного состава пищи, и защитных условий.

Для того, чтобы учесть влияние климатических факторов, предложена следующая модификация функции $r_3(x, y)$:

$$r_3(x_n, y_n) = r_0 e^{-\beta(r_1 x_n + r_2 y_n) + k S_n} \quad (11)$$

где k – безразмерный коэффициент, характеризующий интенсивность влияния внешних факторов на процессы воспроизводства особей рыжей полевки, S_n – среднее значение гидротермического коэффициента Селянинова [37] за период апрель – июль в году n . Данный коэффициент является характеристикой увлажненности территории (влагообеспеченности) в вегетативный период. Выбор именно этого показателя связан с тем, что он косвенно характеризует климатические условия в переходный период весна–лето и обилие корма в течение летнего, осеннего и зимнего сезонов. Результаты

применения модели (1) с учетом модификации (11) к описанию динамики численности популяции рыжей полевки представлены на следующем рисунке (рис. 11).

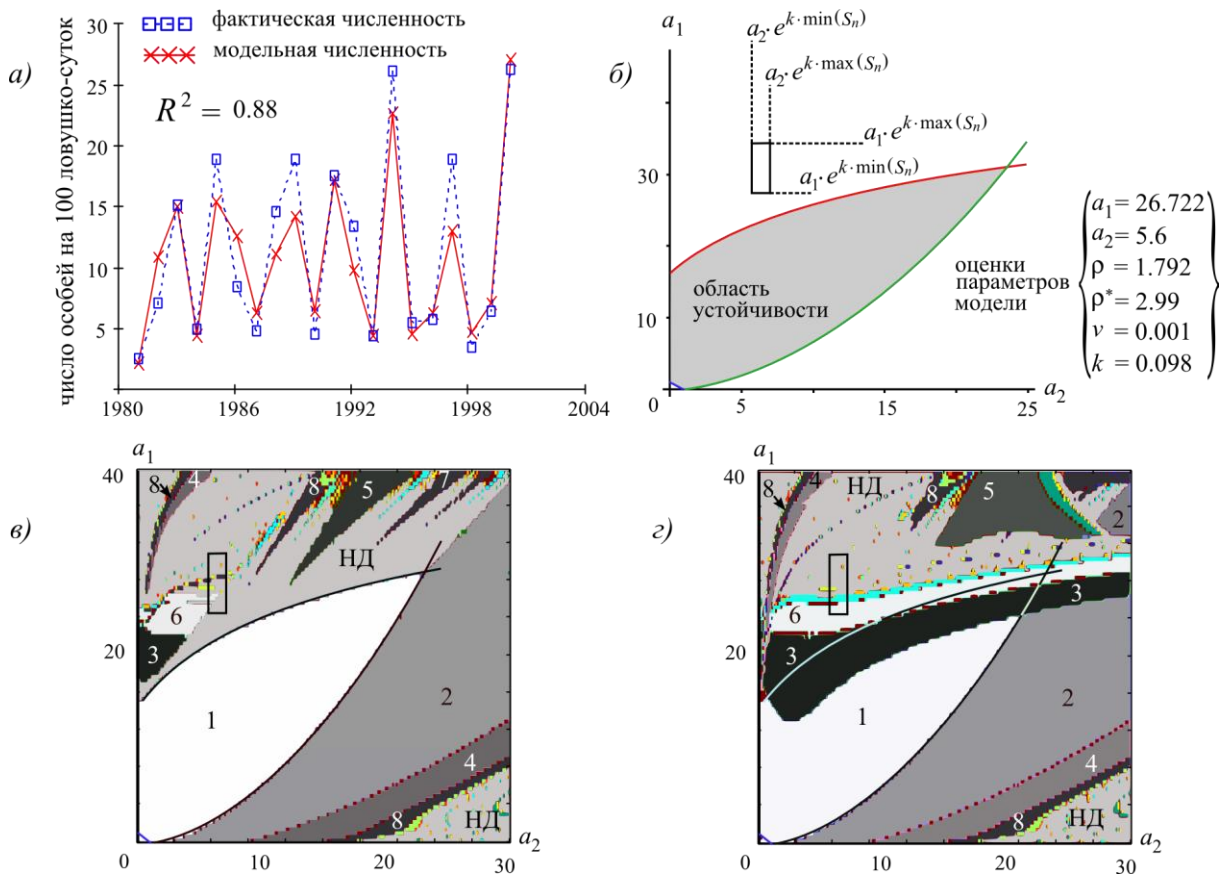


Рис. 11. а) Динамика численности популяции рыжей полевки; б) параметрический портрет, соответствующий полученным оценкам параметров; в), г) карты возможных динамических режимов при этих параметрах в зависимости от начального условия: в) начальное условие принадлежит бассейну притяжения равновесного состояния; г) начальное условие принадлежит бассейну притяжения устойчивого цикла длины три. Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, НД – нерегулярная динамика.

Включение внешнего фактора позволило отловить основные пики численности популяции (рис. 11,а). Коэффициент детерминации, характеризующий качество аппроксимации, составил $R^2 = 0.88$. Это связано с тем, что коэффициенты, характеризующие репродуктивные потенциалы особей, в данном случае не являются постоянными величинами, а принимают значения из области параметрического портрета, обозначенной на рис. 11,б прямоугольником.

Дополнительно были построены карты асимптотических динамических режимов, в соответствии с которыми точечная оценка параметров модели находится в зоне цикла длины 6 (возникшего в результате бифуркации удвоения периода 3-цикла), однако влияние климатических факторов смещает ее в зону квазипериодической динамики (рис. 11,в и г).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, предложена математическая модель, ориентированная на описание динамики численности популяций с коротким жизненным циклом. Данная модель учитывает особенности развития популяций и плотно-зависимую регуляцию процессов воспроизводства. В модели обнаружено явление мультирежимности, заключающееся в

возможности существования при одних и тех же параметрах модели различных устойчивых динамических режимов, переход к которым определяется начальными значениями численностей. Следовательно, характер динамики популяции существенно зависит от начальных условий (или текущих значений численности). Важно отметить, что этот эффект возникает в модели, имеющей одновременно несколько качественно различных аттракторов: положение равновесия, предельные циклы, хаотический аттрактор.

Выявленные аспекты динамического поведения модели позволяют объяснить наблюдаемые различия в динамике численности популяций одного вида, обитающих в практически идентичных условиях. С другой стороны, в рамках одной локальной популяции, в частности мышевидных грызунов, обнаруженное явление мультирежимности позволяет объяснить как возникновение колебаний с периодом 3 и 4 года, так и исчезновение флуктуаций.

При значениях параметров, соответствующих оценкам, полученным на основе данных о динамике численности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*), обитающей в Удмуртии, предложенная модель адекватно демонстрирует либо регулярные колебания, либо квазипериодические флуктуации. Влияние внешних климатических факторов на процессы воспроизводства популяции заметно расширяет диапазон возможных динамических режимов, и приводит, фактически, к случайному блужданию по бассейнам притяжения этих режимов.

В целом, показано, что смена динамических режимов, наблюдаемая в живых системах, определяется не только воздействием модифицирующих факторов, но и внутренними свойствами самой системы.

Авторы выражают глубокую признательность А.Д. Бернштейн, А.В. Хворенкову за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний восток», Программы фундаментальных исследований, выполняемых совместно организациями СО и ДВО РАН» (проект № 12-С-4-1012) и РФФИ (проект № 14-01-31443 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Elton C.S. Periodic fluctuations in numbers of animals: their causes and effects. *Brit. J. Exp. Biol.* 1924. V. 2. P. 119–163.
2. *Динамическая теория биологических популяций*. Под ред. Полуэктова Р.А. М.: Наука, 1974. 456 с.
3. Одум Ю. *Основы экологии*. Москва: Мир, 1975. 740 с.
4. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.
5. Gurney W., Nisbet R. *Ecological Dynamics*. New York: Oxford University Press, 1998. 335 p.
6. Inchausti P., Ginzburg L.R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 1998. V. 67. P. 180–194.
7. Ginzburg L., Colyvan M. *Ecological Orbits: How Planets Move And Populations Grow*. New York: Oxford University Press, 2004. 166 p.
8. Krebs C.J. *Population Fluctuations in Rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 2013. 306 p.
9. Lack D. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Oxford University Press, 1954. 343 p.

10. Boer P. J., Reddingius J. *Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology*. Netherlands: Wajester Biological Station, Agricultural University, Wageningen, 1996. 397 p.
11. Шапиро А.П. Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции. В: *Исследования по математической популяционной экологии*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 3–17.
12. Hastings A. Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability, and chaos. *Theor. Popul. Biol.* 1992. V. 41. № 3. P. 388–400.
13. Dennis B., Taper M.L. Density dependence in timeseries observations of natural-populations-estimation and testing. *Ecological Monographs*. 1994. V. 64. № 2. P. 205–224.
14. Hansen T.F., Stenseth N.C., Henttonen H. Multiannual Vole Cycles and Population Regulation during Long Winters: An Analysis of Seasonal Density Dependence. *The American Naturalist*. 1999. V. 154. P. 129–139.
15. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Лазуткин А.Н. Механизмы и особенности сезонной и долговременной динамики популяций полевков *Clethrionomys rufocanus* и *Cl. rutilus*: количественный анализ и математическое моделирование. *Вестн. Сев.-Вост. науч. центра Дальневост. отд. РАН*. 2010. № 2. С. 43–47.
16. Новиков Е. А., Панов В. В., Мошкин М. П. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири. *Журн. общей биол.* 2012. Т. 73. № 1. С. 49–58.
17. Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*. 1993. V. 364. P. 232–235.
18. Aanes R., Saether B.E., Oritsland N.A. Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography*. 2000. V. 23. P. 437–443.
19. Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H., Vik J.O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A.M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N.C. Linking climate change to lemming cycles. *Nature*. 2008. V. 456. P. 93–97.
20. Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics. *Annales Zoologici Fennici*. 2011. V. 48. № 3. P. 167–179.
21. Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Gyocoz N., Huitu O. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles. *Global Change Biology*. 2013. V. 19. P. 697–710.
22. Coulson T., Malo A. Case of absent lemmings. *Nature*. 2008. V. 456. P. 43–44.
23. White T.C.R. What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? *Basic and Applied Ecology*. 2011. V. 12. P. 481–487.
24. Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia. In: *Nordic Mountain Birch Ecosystems*. Ed. Wielgolaski F.E. New York: Parthenon, 2001. P. 262–278.
25. Cornulier T., Yoccoz N.G., Bretagnolle V., Brommer J.E., Butet A., Ecke F., Elston D.A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., et al. Europe – wide dampening of population cycles in keystone herbivores. *Science*. 2013. V. 340. P. 63–66.
26. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр Наука, 2012. 196 с.
27. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала. *Изв. РАН. Сер. биол.* 2011. № 6. С. 733–746.

28. Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. *Циклы леммингов и полевков на Севере*. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
29. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. V. 5. № 5. P. 559–623.
30. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М: Наука, 1983. 132 с.
31. Saucedo-Solorio J.M, Pisarchik A.N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors. *Physics Letters*. 2002. V. A 304. P. 21–29.
32. Pisarchik A.N., Feudel U. Control of multistability. *Physics Reports*. 2014. V. 540. P. 167–218.
33. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих. *Зоол. журн.* 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
34. Максимов А.А. *Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов (на примере водяной крысы)*. Новосибирск: Наука, 1977. 189 с.
35. Калиткин Н. Н. *Численные методы*. М.: Наука, 1978. 501 с.
36. Гилл Ф., Мюррей У., Райт М. *Практическая оптимизация*. М.: Мир, 1985. 509 с.
37. *Краткая географическая энциклопедия*. Под ред. Григорьева А.А. М.: Советская энциклопедия, 1960. Т. 1. 564 с.

Материал поступил в редакцию 23.09.2014, опубликован 17.11.2014.