

УДК 57.082.14

ЯВЛЕНИЕ МУЛЬТИРЕЖИМНОСТИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКЕ ЖИВОТНЫХ С КОРОТКИМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ

© 2015 г. Член-корреспондент РАН Е. Я. Фрисман, Г. П. Неверова,
М. П. Кулаков, О. А. Жигальский

Поступило 19.03.2014 г.

DOI: 10.7868/S0869565215040258

Флуктуации численности популяций животных продолжают оставаться одним из наиболее интересных и загадочных экологических феноменов. К настоящему времени накопилось значительное количество эмпирических данных, свидетельствующих не только о закономерных колебаниях численности популяций, но и демонстрирующих явные переходы от одних динамических режимов к другим.

Самыми известными и яркими примерами смен динамических режимов являются исчезновения циклов в популяциях лемминга (*Lemmus lemmus*) на юге Норвегии [1] и красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*), обитающей в Финляндии [2]. Имеет место также обратная ситуация, когда небольшие флуктуации вокруг состояния равновесия сменяются колебательными или хаотическими режимами. Например, в популяции белого гуся (*Chen caerulescens*) штата Нью-Йорк (США) долгое время наблюдалась тенденция фактически монотонного роста численности, которая сменилась нерегулярными колебаниями, вызванными, по-видимому, перенасыщением экологической емкости среды обитания [3]. Еще один тип нарушений динамического режима связан с явным изменением длин циклов. В частности, в популяции вечернего американского дубоноса (*Coccothraustes vespertinus*) на территории Канады и севере США отмечался переход от двухгодичных колебаний к трехгодичным [4]. Следует отметить, что подобные эффекты проявляются также в популяциях лемминга и некоторых видов полевок, поскольку для них отмечаются циклы длины 2, 3 и 4 [5, 6].

Более того, зафиксированы ситуации, когда не взаимодействующие, практически идентичные

популяции одного и того же вида, демонстрируют различную динамику. В частности, в лабораторных экспериментах [7] показано, что при одной и той же начальной численности и схожих условиях в популяциях мучного хрущака (*Tribolium castaneum*) могут наблюдаться два разных противофазных периодических режима.

Таким образом, мы видим, что существуют ситуации, когда при одних и тех же значениях демографических параметров локальные популяции демонстрируют различные (а иногда и принципиально разные) режимы динамики численности. Это явление – зависимость наблюдаемых режимов от начальных условий – в теории динамических систем называют мультистабильностью [8]. 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). Соответственно термин “мультистабильность” в данном контексте несколько вводит в заблуждение, и, на наш взгляд, для отражения сути явления, возникающего в реальных объектах (разные динамические режимы численности популяции в зависимости от начальных условий), более удобно использовать новое 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.

В настоящее время исследования, направленные на изучение механизмов, ведущих к смене наблюдаемых динамических режимов в популяциях, вызывают большой и неослабевающий интерес. Предложено немало концепций и гипотез, объясняющих возникновение и исчезновение флуктуаций численности, но ни одна из них не является общепризнанной.

Институт комплексного анализа региональных проблем
Дальневосточного отделения
Российской Академии наук, Биробиджан

Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии наук,
Екатеринбург

В настоящей работе явление мультирежимности выявлено и исследовано с помощью весьма простой математической модели популяции видов животных с коротким жизненным циклом (быстрым созреванием молоди). Адекватность модельных динамических режимов мы иллюстрируем путем сопоставления их с реальной динамикой численности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*). Используемые данные представляют собой многолетние учеты относительной общей численности зверьков, выполненные А.Д. Бернштейн и А.В. Хворенковым на территории Удмуртского стационара.

Уравнения динамики. Жизненный цикл большинства мышевидных грызунов состоит из следующих этапов: весной выжившие за зиму особи выходят из-под снега и начинают размножаться, давая несколько пометов за весну—лето. Поздней осенью популяция “уходит под снег” на всю зиму. Зимой при благоприятных условиях половозрелые особи, преимущественно сеголетки, продолжают размножаться, т.е. наблюдается переход от сезонного воспроизводства к круглогодичному размножению [5, 9, 10]. В течение зимы неполовозрелые сеголетки достигают половой зрелости. Соответственно к началу следующего сезона размножения, когда сходит снег, популяция представлена двумя возрастными группами: половозрелыми сеголетками (это особи, рожденные под снегом) и половозрелыми перезимовавшими особями.

Согласно описанному жизненному циклу можно записать следующие уравнения динамики, связывающие начальную численность смежных поколений:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= R_1 x_n + R_2 y_n, \\ y_{n+1} &= s \cdot x_n + v \cdot y_n, \end{aligned} \quad (1)$$

где n — номер сезона размножения, x — численность особей, рожденных под снегом (половозрелые сеголетки), y — численность перезимовавших половозрелых особей, R_1 и R_2 — репродуктивные показатели половозрелых групп с учетом выживаемости молоди, s и v — выживаемости особей соответствующих возрастных групп.

Множественно отмечалось, что численность популяции мышевидных грызунов регулируется преимущественно лимитированием рождаемости [5, 9, 10], которая почти всегда снижается при большой численности. В частности, с ростом численности популяции отмечается замедление полового созревания прибылых зверьков, а среди половозрелых особей могут увеличиваться промежутки между очередными беременностями. Кроме того, происходит рост смертности, главным образом, молодых зверьков. Учитывая это, будем считать R_1 и R_2 функциями численностей

возрастных групп и по аналогии с моделью Рикера [11] выберем их в виде:

$$R_1 = r_1 e^{-\beta \cdot x - \gamma \cdot y} \quad \text{и} \quad R_2 = r_2 e^{-\beta \cdot x - \gamma \cdot y}.$$

Параметры r_1 и r_2 соответствуют репродуктивным потенциалам половозрелых групп, β и γ характеризуют интенсивность влияния численности разных возрастных групп на процессы воспроизводства и выживаемость неполовозрелой молоди. С целью уменьшения числа анализируемых параметров предполагается, что β и γ одинаковы для обеих половозрелых групп особей. В результате уравнения динамики (1) принимают вид:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= (r_1 x_n + r_2 y_n) e^{-\beta \cdot x_n - \gamma \cdot y_n}, \\ y_{n+1} &= s \cdot x_n + v \cdot y_n. \end{aligned} \quad (2)$$

Несложная замена переменных $s\gamma \cdot x \rightarrow x$, $\gamma \cdot y \rightarrow y$, $a_1 = r_1$, $a_2 = sr_2$, $\rho = \beta/(s\gamma)$ позволяет свести модель (2) к четырехпараметрической:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= (a_1 x_n + a_2 y_n) e^{-\rho \cdot x_n - y_n}, \\ y_{n+1} &= x_n + v \cdot y_n, \end{aligned} \quad (3)$$

где $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, $\rho \geq 0$, $0 < v \leq 1$. Система (3) имеет единственное нетривиальное положение равновесия:

$$\begin{aligned} \bar{x} &= \frac{1-v}{1+\rho(1-v)} \ln \left(\frac{a_1 + a_2 - a_1 v}{1-v} \right), \\ \bar{y} &= \frac{1}{1+\rho(1-v)} \ln \left(\frac{a_1 + a_2 - a_1 v}{1-v} \right) \end{aligned} \quad (4)$$

с условиями существования $\rho \geq 0$, $0 \leq v < 1$, $a_2/(1-v) + a_1 > 1$.

Далее было проведено исследование устойчивости решения (4) и изучены сценарии перехода от этого равновесия к флуктуациям и нерегулярной динамике. Изменение области устойчивости в пространстве параметров a_1 и a_2 при различных значениях ρ и v и возможные сценарии перехода к колебаниям и хаотической динамике представлены на рис. 1.

Анализ границ области устойчивости показал, что соотношение параметров ρ и v 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 $\rho > \rho^* = (3+v)/(v^2 + 2v + 1)$ потеря устойчивости стационарного решения происходит по сценарию Фейгенбаума: возникают устойчивые колебания численности. При $1 \leq \rho \leq \rho^* = (3+v)/(v^2 + 2v + 1)$ 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 ее.

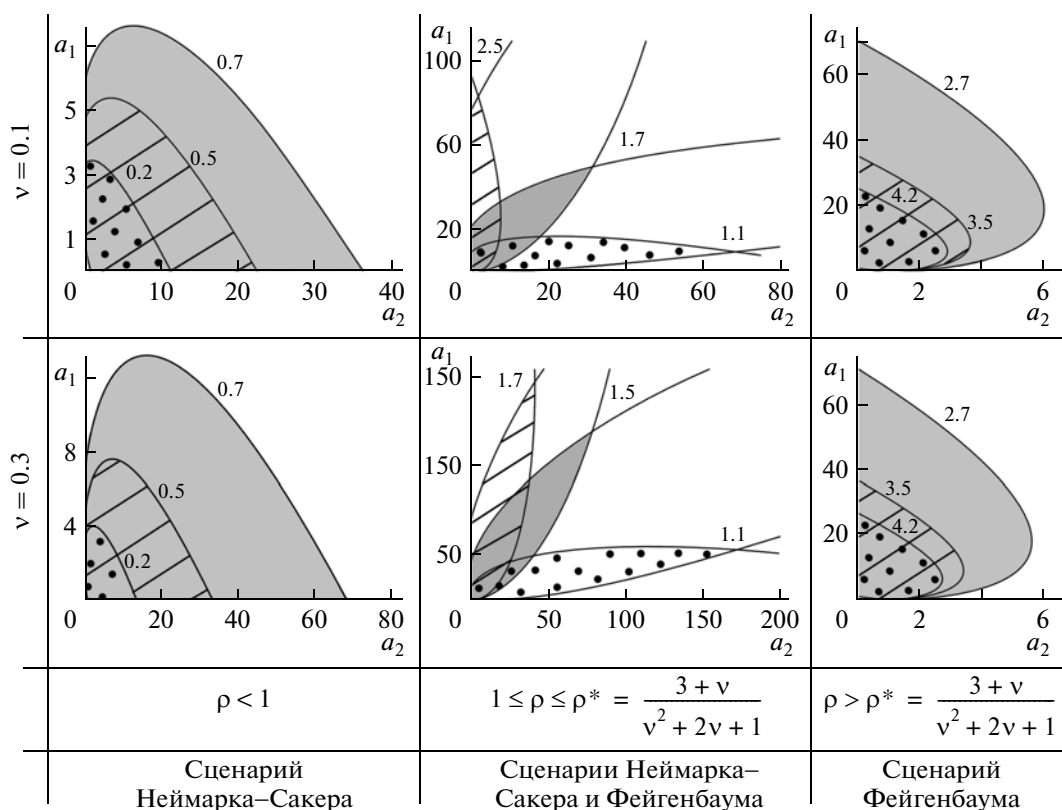


Рис. 1. Область устойчивости нетривиального равновесия (4) системы (3). Цифры на графиках соответствуют значению параметра ρ .

Возможные режимы динамики: численное исследование и возникновение цикла длины 3. В ходе численных экспериментов мы неожиданно обнаружили, что в области параметров, где равновесие популяции устойчиво, существует подобласть, в которой наряду с этим равновесием появляются еще и другие устойчивые аттракторы. При $\rho < 1$ таким “дополнительным” устойчивым аттрактором является цикл длины три (или 3-цикл). Это означает, что при одних и тех же значениях параметров модели из одних начальных значений численности популяция выходит на устойчивое равновесие, а из других — переходит к устойчивым трехгодовым колебаниям. Сосуществование при одних и тех же значениях параметров разных динамических режимов широко известно для аттракторов, возникающих в области нерегулярной динамики. Также такие эффекты могут возникать вследствие того, что система имеет несколько устойчивых равновесий (например, бистабильность). Однако в данном случае модель имеет единственное нетривиальное равновесие и различные динамические режимы возникают при значениях демографических параметров из области устойчивости стационарного решения.

Сочетание аналитического и численного исследования модели (3) показывает, что 3-цикл возникает в результате касательной бифуркации. Кривые на рис. 2 являются графиками трижды итерированных модельных уравнений (3) и построены методом сканирования [12]. Пересечения этих кривых соответствуют неподвижным точкам трижды примененного оператора (3): устойчивому положению равновесия, трем точкам устойчивого 3-цикла и трем точкам неустойчивого 3-цикла. Кроме того, на рис. 2 приведены бассейны притяжения (области начальных значений численности), из которых система стремится к устойчивому положению равновесия (эта область отмечена серым цветом и цифрой 1) и устойчивому 3-циклу (эта область представлена тремя белыми участками и отмечена цифрой 3). Заметим, что неустойчивый 3-цикл располагается на границах бассейнов притяжения, в то время как устойчивый находится “внутри” своего бассейна притяжения в отдалении от бассейна притяжения устойчивого равновесия.

При $1 \leq \rho \leq \rho^*$, когда потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка–Сакера в зоне как регулярной, так и нерегулярной динамики, помимо цикла длины 3 возможно существование “окна периодичности”, соответствующего притягива-

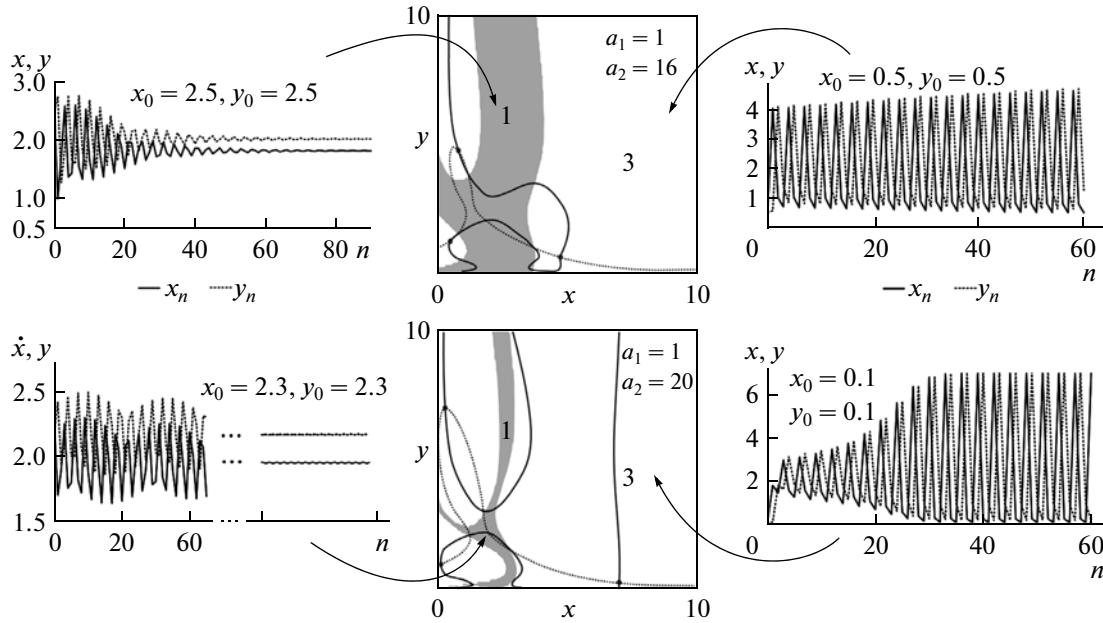


Рис. 2. Неподвижные точки системы трижды итерированных уравнений (3) и бассейны притяжения модели (3) при $\nu = 0.1$ и $\rho = 0.5$.

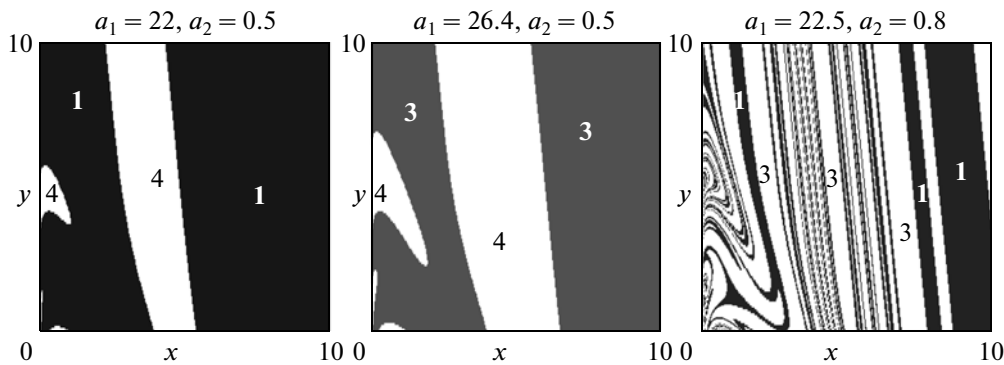


Рис. 3. Бассейны притяжения модели (3) при $\nu = 0.1$ и $\rho = 0.5$. Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов.

ющему циклу длины 4. Следовательно, в фазовом пространстве системы (3) существуют бассейны притяжения циклов длины 1, 3 и 4 (рис. 3).

Следует отметить, что в данной системе цикл длины 4, так же как и цикл длины 3, возникает в результате касательной бифуркации. Более того, деление фазового пространства на бассейны притяжения циклов 3 и 4 особенно примечательно, поскольку для популяций мелких грызунов отмечаются как трехлетние, так и четырехлетние колебания [5, 6, 9, 13].

Если $\rho > \rho^*$, снижение рождаемости происходит преимущественно при росте численности сеголеток и потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, т.е. возникают двухгодичные колебания. Следует отметить, что в природе двухлетний цикл отмечается у некоторых ви-

дов полевков [5, 6, 9, 13]. При $\rho > \rho^*$, как и ранее, в области устойчивости нетривиального равновесия в результате касательной бифуркации рождается цикл длины 3. Однако вид бассейнов притяжения существенно отличается от случая, когда $\rho < 1$. Здесь фазовое пространство системы (3) весьма дробно разбивается бассейнами притяжения разных устойчивых режимов и напоминает “збру”. Наблюдается чередование областей, из которых система стремится либо к устойчивой точке, либо к устойчивому циклу длины 3.

Применение модели к описанию динамики численности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*). Следующим этапом работы стала апробация данной модели для описания динамики численности реальной популяции. Оценка параметров модели осу-

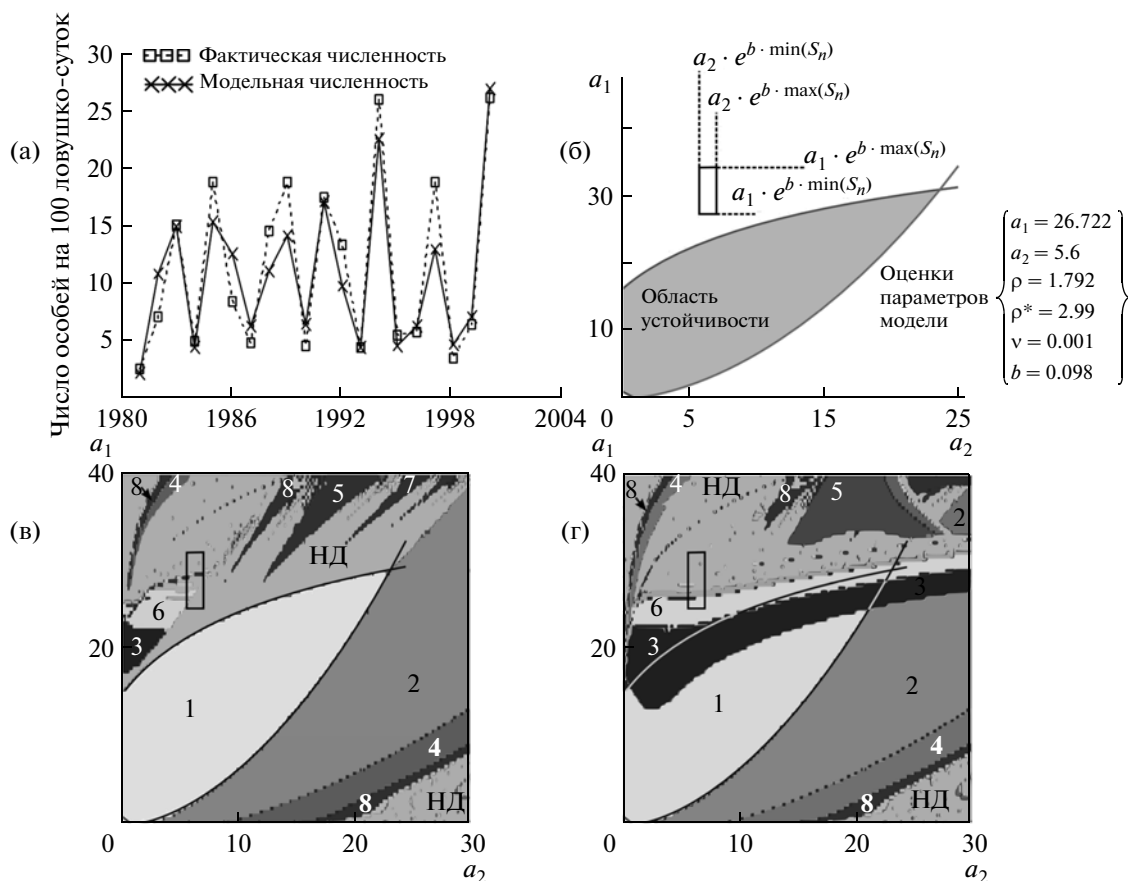


Рис. 4. (а) — динамика численности популяции рыжей полевки; (б) — параметрический портрет, соответствующий полученным оценкам параметров; (в) и (г) — карты возможных динамических режимов при этих параметрах в зависимости от начального условия: карта (в) — начальное условие принадлежит бассейну притяжения равновесного состояния, карта (г) — начальное условие принадлежит бассейну притяжения устойчивого цикла длины 3. Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов, НД — нерегулярная динамика.

существовала на материалах многолетних учетов относительной общей численности (число особей на 100 ловушко-суток) рыжей полевки на территории Удмуртского стационара, расположенного в бореальной зоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов ($57^{\circ}20'$ с. ш., 52° в. д.). Коэффициенты модели находили путем подбора таких значений, при которых сумма модельных численностей обоих возрастных классов наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность оценочной численности популяции рыжей полевки на начало сезона размножения. Для оценки параметров искали минимум функции невязки по методу Левенберга—Маркварда [14], реализованному в программе MathCAD 14 и дополнительно применяли метод штрафных функций [12].

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 аппрок-

симации, составил $R^2 = 0.681$. Оцененные значения параметров находятся в зоне нерегулярной динамики для случая, когда потеря устойчивости реализуется через образование инвариантной кривой, т.е. численность рыжей полевки подвержена квазипериодическим колебаниям. Как нам представляется, расхождение данных наблюдений и моделирования связано с влиянием внешних факторов. Для того, чтобы учесть влияние внешних факторов, предложена следующая модификация функций $R_i = (x, y)$:

$$R_i(x_n, y_n) = r_i e^{-\beta x_n - \gamma y_n + b S_n}, \quad (5)$$

где b — коэффициент, характеризующий интенсивность влияния внешнего фактора на процессы зимнего воспроизводства особей рыжей полевки, S_n — среднее значение гидротермического коэффициента Селянинова [15] за период апрель—июль в году n . Данный коэффициент является характеристикой увлажненности территории (лагообеспеченности) в вегетативный период. Выбор именно этого показателя связан с тем, что он косвенно характеризует обилие корма в зимнее время года,

которое, как отмечается, существенно влияет на динамику численности популяции рыжей полевки.

Включение внешнего фактора позволило отловить основные пики численности популяции (рис. 4а). Коэффициент детерминации, характеризующий качество аппроксимации фактических данных модельными, 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. 4б 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. 4в и г).

Таким образом, в настоящем исследовании построена математическая модель популяций с коротким жизненным циклом и плотностно-зависимой регуляцией процессов воспроизводства. В предложенной модели динамики численности популяции с простой возрастной структурой 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 моделей, основанных на рекуррентных уравнениях, до сих пор остаются не до конца исследованными, однако 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.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований ДВО РАН "Дальний Восток".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. // Nature. 2008. V. 456. P. 93–97.
2. Henttonen H., Wallgren H. Small Rodent Dynamics and Communities in the Birch Forest Zone of Northern Fennoscandia. Nordic Mountain Birch Ecosystems. N.Y.: Parthenon, 2001. Ch. 22. P. 262–278.
3. Special Snow Goose Harvest Opportunity. Snow Goose Season. URL: <http://www.dec.ny.gov/outdoor/50514.html> (дата обращения: 10.03.2014).
4. Kelling Steve. Population Trends in Evening Grosbeak. The backyard Bird Count. URL: <http://www.birdsource.org/Features/Evegro/> (дата обращения: 10.03.2014).
5. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
6. Жигальский О.А. // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 733–746.
7. Henson S.M., Cushing J.M., Costantino R.F., Dennis B., Desharnais R.A. // Proc. Roy. Soc. London. V. 1998. P. 2229–2234.
8. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. Бифуркации отображений. Саратов: Наука, 2012. 196 с.
9. Krebs C.J. Population Fluctuations in Rodents. Univ. Chicago: Chicago Press, 2013. 306 p.
10. Жигальский О.А. // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 619–628.
11. Ricker W.E. // J. Fish. Res. Board Canad. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.
12. Калиткин Н.Н. Численные методы. М.: Наука, 1978. 501 с.
13. Жигальский О.А. // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
14. Гилл Ф., Мюррей У., Райт М. Практическая оптимизация. М.: Мир, 1985. 509 с.
15. Краткая географическая энциклопедия / Под ред. А.А. Григорьева. М.: Сов. энциклопедия, 1960. Т. 1. 564 с.