

УДК: 517.958:57

# СЛОЖНЫЕ РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ С ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИЕЙ ВЫЖИВАЕМОСТИ МОЛОДИ

© 2009 Г.П. Неверова<sup>1</sup>, Е.Я. Фрисман<sup>2</sup>

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан,  
e-mail: <sup>1</sup> galina.nev@gmail.com; <sup>2</sup> frisman@mail.ru

Исследуется модель динамики численности популяции с сезонным характером размножения. Предполагается, что популяция может быть представлена к началу очередного сезона размножения совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Параметр выживаемости молоди представлен экспоненциальной функцией численностей обеих возрастных групп и тем самым осуществляется плотностно-зависимая регуляция роста популяции. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что плотностно-зависимые факторы регуляции роста популяции могут привести к возникновению колебаний численности и к хаотическому динамическому поведению популяции.

Ключевые слова: *плотностно-зависимые факторы, динамика численности популяции, динамические режимы.*

## ВВЕДЕНИЕ

Наиболее распространенным механизмом регулирования уровня численности популяции является уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Ранее случай двухвозрастной модели при плотностном лимитировании выживаемости младших возрастов был изучен довольно основательно. Так в работах [4-6] рассматривался случай, когда выживаемость молоди линейно или экспоненциально зависела от плотности самих младших возрастов. Однако, для многих животных выживаемость молоди определяется не только (и не столько) численностью молоди, но зависит и от численности взрослых особей. Крайним случаем здесь является каннибализм (например, у некоторых видов рыб), когда взрослые особи частично питаются собственным приплодом, снижая тем самым численность своих популяций [1].

Данная работа продолжает исследования начатые в [4-6]. В отличие от предшествующих работ, в которых предполагалось, что на выживаемость молоди влияет только его численность (или численность всей популяции), здесь анализируется случай, когда коэффициент выживаемости молоди является функцией численности обеих возрастных групп. Такая постановка задачи в полном виде до сих пор не рассматривалась, ее исследование позволяет проследить качественную картину изменения динамического поведения предлагаемой модели в зависимости от интенсивности конкурентного давления двух возрастных классов друг на друга.

## УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Уравнения динамики популяции, регуляция роста которой осуществляется путем снижения выживаемости молоди, имеют вид:

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

где  $x$  - численность младшего возрастного класса,  $y$  - численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции,  $n$  - номер периода размножения,  $a$  - коэффициент рождаемости,  $v$  ( $0 \leq v \leq 1$ ) - коэффициент выживаемости взрослых особей. Функция выживаемости младшего возрастного класса  $s(x, y)$  выбрана по аналогии с моделью Рикера [14] в виде  $s(x, y) = e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y}$ , где  $\alpha$  - коэффициент, описывающий интенсивность воздействия особей младшего возрастного класса, коэффициент  $\beta$  характеризует интенсивность воздействия особей второго возрастного класса.

## УСТОЙЧИВОСТЬ СТАЦИОНАРНОГО СОСТОЯНИЯ

Модель (1) при замене переменных  $\alpha \cdot x \rightarrow x$  и  $\alpha \cdot y \rightarrow y$  сводится к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n, \\ y_{n+1} = x_n \cdot \exp(-x_n - \rho \cdot y_n) + v \cdot y_n, \end{cases} \quad (2)$$

где  $\rho = \beta/\alpha$  - параметр, характеризующий отношение интенсивности лимитирования выживаемости младшей возрастной группы за счет по-

ловозрелых особей и самолимитирования. Система имеет единственное ненулевое стационарное решение

$$\bar{x} = \frac{1}{1+c} \ln \frac{a}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{a \cdot (1+c)} \cdot \ln \frac{a}{1-v},$$

существующее при  $a \geq 1-v$  и  $0 \leq v < 1$ , где  $c = \rho/a$ .

Границы области устойчивости, могут быть определены на основе значений собственных чисел характеристического многочлена линеаризованной системы, соответствующей модели (2)

[2]:

$$\lambda = 1: a = a_1 = 1-v,$$

$$\lambda = -1: a = a_2 = (1-v) \exp \left( \frac{2v \cdot (1+c)}{(c-1)(1-v)} \right),$$

$$|\lambda| = 1: a = a_3 = (1-v) \exp \left( \frac{(2-v)(1+c)}{1-v} \right).$$

Характерное изменение области устойчивости нетривиального равновесия в плоскости  $(v; a)$  при вариации значений параметра  $c$  представлено на рис. 1.

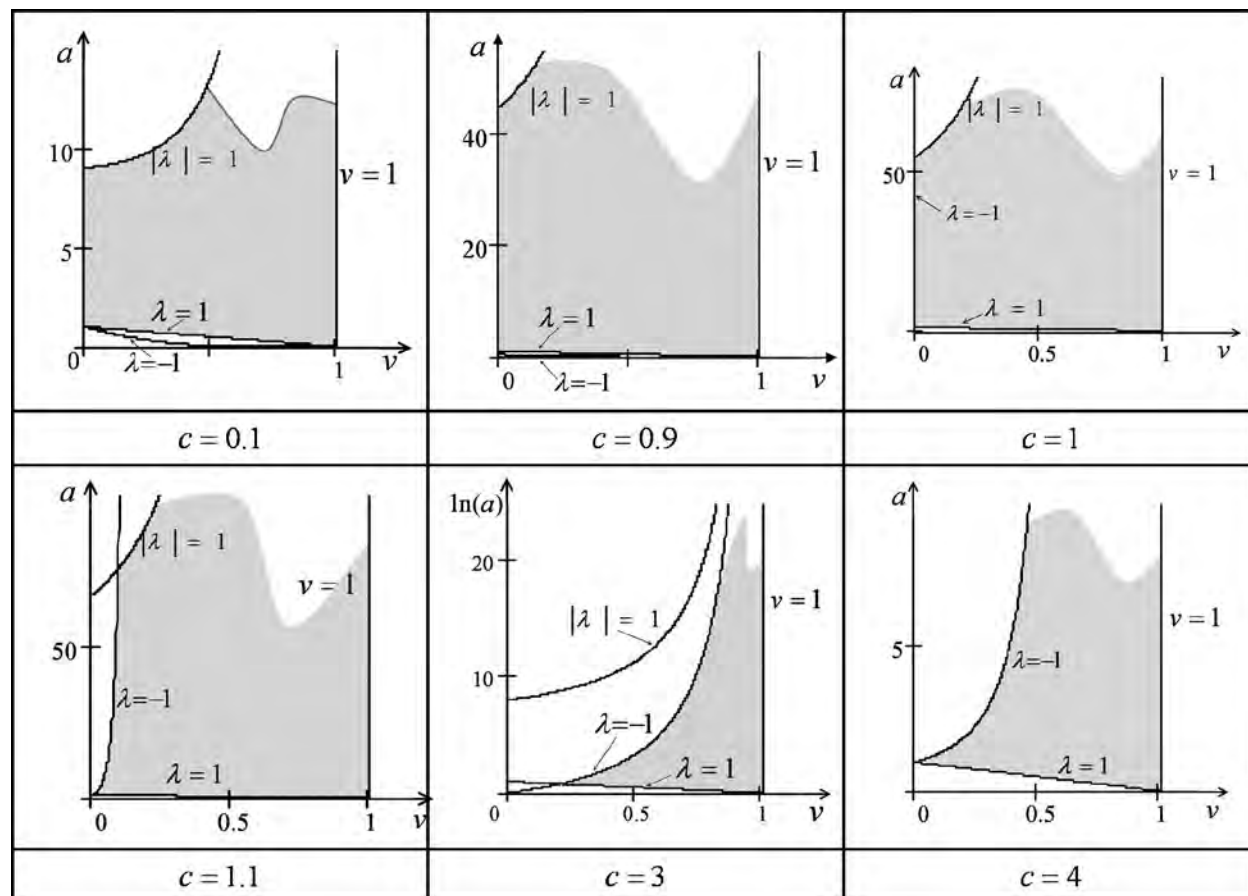


Рис. 1. Область устойчивости нетривиального решения системы (2) при фиксированных значениях параметра  $c$ .

В зависимости от возникающих режимов динамики в модели можно выделить следующие диапазоны значений параметра  $c$ .

1.  $0 < c \leq 1$ . В этом случае область устойчивости ограничивается одной кривой  $a_3$  и существенно увеличивается с ростом параметра  $c$ .

Потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе  $|\lambda|$  через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых, которые при дальнейшем удалении значений параметров  $v$  и  $a$  от границы устойчивости разрушаются с образованием весьма сложных предельных структур.

Таким образом, добавление к самолимитированию выживаемости младшей возрастной группы еще и лимитирования взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых) приводит, наряду с уменьшением равновесной численности популяции, к существенному увеличению области ее устойчивости.

2.  $1 < c < 3$ . При переходе параметра  $c$  через бифуркационное значение  $c = 1$ , добавляется новая граница области устойчивости  $a_2$ , которая с ростом параметра  $c$  приводит к существенному ее сужению. Потеря устойчивости нетривиального равновесия через эту границу происходит при

переходе одного из собственных чисел через  $-1$  и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Вместе с тем при  $1 < c < 3$  сохраняется граница области устойчивости  $a_3$ , соответствующая  $|\lambda| = 1$ , которая пересекается с кривой  $a_2$  при  $v = 2(c-1)/(c+1)$ .

Таким образом, дальнейший рост ограничения выживаемости младшей группы взрослыми особями приводит, наряду с уменьшением равновесной численности популяции к существенному уменьшению области ее устойчивости. При этом меняется качественная картина потери устойчивости: появляется большая зона значений параметров  $v$  и  $a$  увеличивающаяся с ростом параметра  $c$  переход в которую сопровождается потерей устойчивости равновесия и появлением 2-цикла.

3.  $c \geq 3$ . В этом диапазоне значений параметра  $c$  кривая  $a_3$  находится выше  $a_2$ . Следовательно, область устойчивости ограничивается одной кривой  $a_2$  и существенно уменьшается с ростом

параметра  $c$ . Потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через  $-1$ . Следовательно, усложнение динамики происходит по сценарию Фейгенбаума - через каскад бифуркаций удвоения периода. Самолимитирование выживаемости младшей возрастной практически не играет роли.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

Наглядное представление о поведении траекторий системы при  $0 < c \leq 1$  дают «портреты» аттракторов, которые соответствуют конкретным значениям параметра  $a$ . Так при  $c = 0,1$  и  $v = 0,05$  переход параметра  $a$  через границу устойчивости сопровождается появлением предельной инвариантной замкнутой кривой, которая при дальнейшем росте  $a$  разрушается с образованием сложных предельных структур (рис. 2).

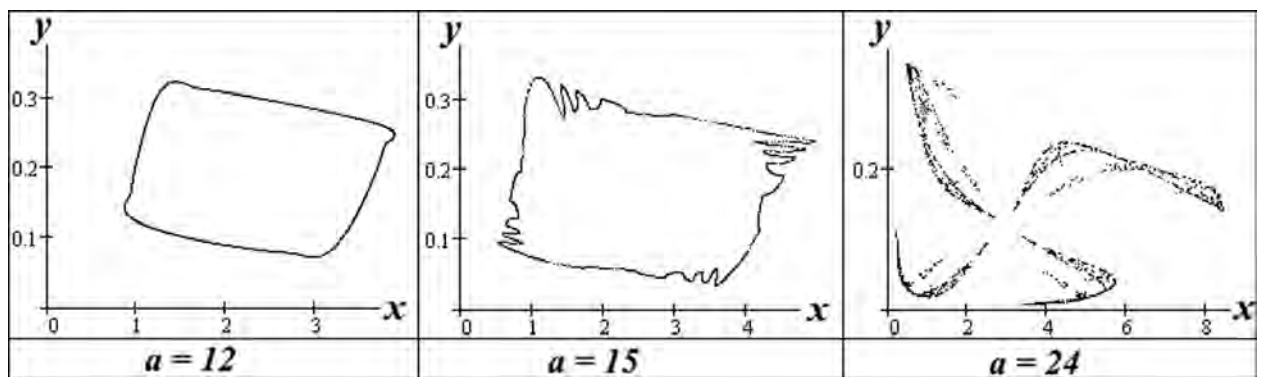


Рис. 2. «Портреты» аттракторов при изменении параметра  $a$

В этом диапазоне значений параметра  $c$  ( $0 < c \leq 1$ ) система имеет аттракторы дробной размерности [3], либо при малых значениях па-

раметра выживаемости старшего возрастного класса, либо при очень высоких значениях параметра рождаемости (рис. 3).

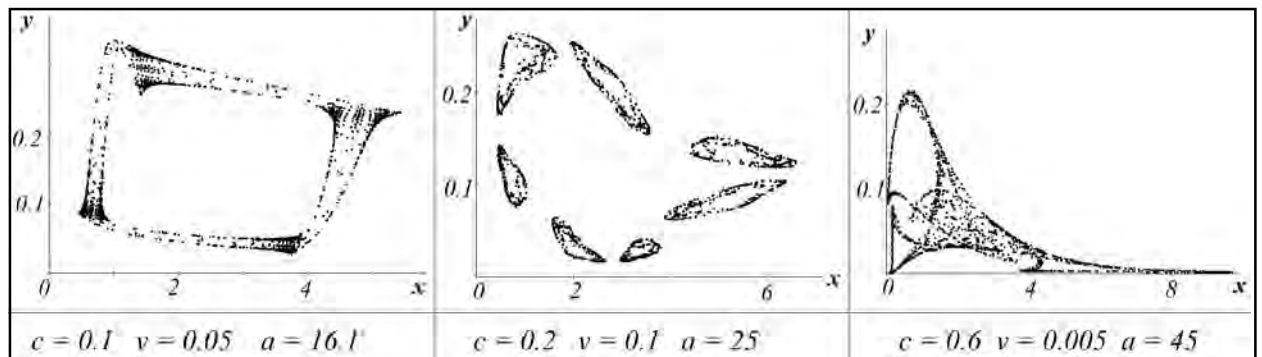


Рис. 3. «Портреты» аттракторов с дробной размерностью при  $0 < c \leq 1$

При  $1 < c < 3$  потеря устойчивости возможна двумя различными способами. На рисунке 4 для  $c = 1,2$  представлены бифуркационные диаграм-

мы при различных значениях параметра выживаемости старшего возрастного класса.

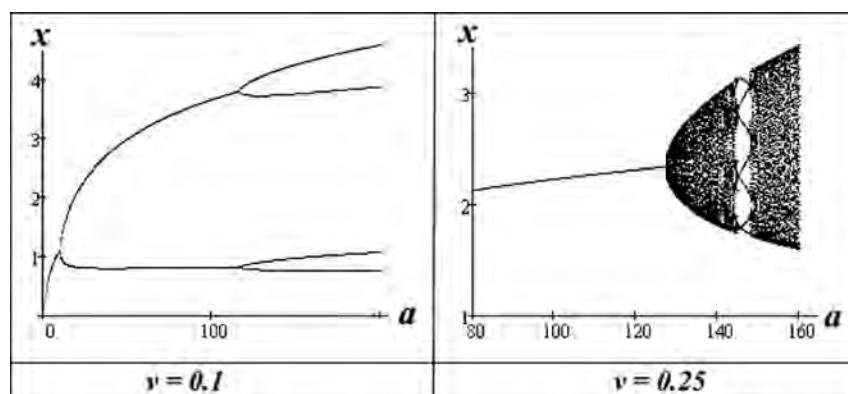


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма динамической переменной  $x$  от параметра  $a$  при  $c = 1, 2$

При  $c \geq 3$  усложнение динамики происходит через каскад бифуркаций удвоения периода (рис.5). Бифуркационная диаграмма дополнена наиболее общим и часто встречающимся портретом фазовых траекторий ( $c = 15, v = 0,5$ ). Как видим, он характеризуется большими размахами значений численности между крайними точками. Для более полного анализа, указанного случая были построены графики старшего ляпуновского показателя и размерности аттрактора (рис.

5). В соответствии со значениями старшего ляпуновского показателя реализуется каскад бифуркаций удвоения периода (в точках бифуркаций значения размерности аттрактора и старшего ляпуновского показателя равны нулю). Возникающие далее хаотические структуры имеют размерность чуть больше единицы. Причем с дальнейшим ростом значений параметра  $a$  размерность аттрактора увеличивается [2].

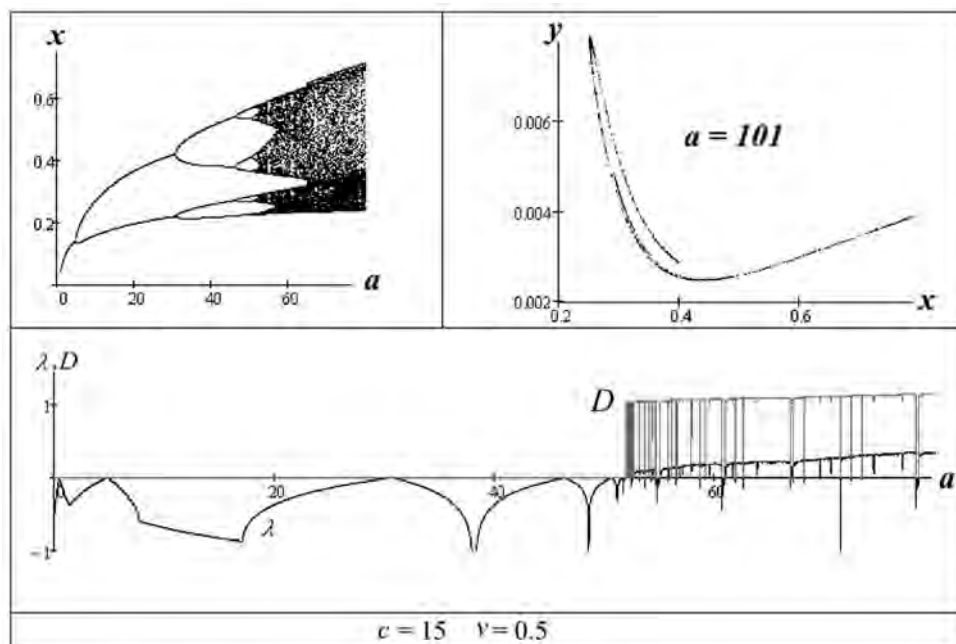


Рис. 5. Бифуркационная диаграмма, дополнена «портретом» аттрактора и графиками размерности аттрактора  $D$  и старшего ляпуновского показателя  $\lambda$

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование динамического поведения модели показало, что падение выживаемости молоди с увеличением его численности является эффективным механизмом регуляции роста численности. Падение выживаемости приплода, прямо или опосредованно связанное с

ростом его численности, широко распространено в природных популяциях, в том числе у крупных млекопитающих.

Вместе с тем, очевидно, что такая регуляция роста численности при увеличении потенциальных репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную

организацию.

Зона параметрической устойчивости популяции может существенно увеличиться, если коэффициент рождаемости будет уменьшаться не только с ростом численности половозрелых особей, но и с ростом численности приплода. Однако, такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при слабом воздействии, не превосходящим регуляторную роль взрослых особей.

Аналогично, увеличивает область параметрической устойчивости популяции добавление к самолимитированию выживаемости младшей возрастной группы небольшого лимитирования взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых). Вместе с тем, регуляция выживаемости молоди преимущественно взрослыми особями оказывается мало эффективной: область устойчивости сильно сужается и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные бифуркациям.

Таким образом, мы только-только начинаем осознавать эволюционные возможности развития экологически лимитированных популяций, обладающих возрастной структурой [7-10]. Сценарии их генетического и динамического развития очень впечатляют и весьма далеки до полного понимания и описания.

Исследования проведены при финансовой поддержке ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-II-CO-06-006, № 09-I-P15-01) и РФФИ (проект № 09-04-00146).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
2. Кузнецов С.П. Динамический хаос. М.: Физматлит, 2001. 296 с.
3. Неймарк Ю.И., Ланда П.С. Стохастические и хаотические колебания. М.: Наука, 1987. 424 с.
4. Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами // Математические исследования в популяционной экологии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С.4-18.
5. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обзорные прикладной и промышленной математики. 1994. Т.1, № 6. С. 988-1004
6. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983, 132 с.
7. Charlesworth B. Natural Selection on Multivariate Traits in Age-Structured Populations. Proc. R. Soc. Lond. B, 1993, 251, 47-52
8. Ferriere R., Gatto M. Chaotic Population Dynamics can Result from Natural Selection. Proc. R. Soc. Lond. B 1993, 251, 33-38
9. 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.
10. Kooi B. W. and Kooijman S. A. L. M. Discrete Event versus Continuous Approach to Reproduction in Structured Population Dynamics // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 56. № 1. P. 91-105.
11. Ricker W.E. Stock and recruitment. – J. Fish. Res. Board Can., 1954, vol.11, № 5, p.559-623.

## DYNAMIC MODES OF TWO-AGE POPULATION MODEL

© 2009 G.P. Neverova<sup>1</sup>, E.Ja. Frisman<sup>2</sup>

The Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Science  
Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Birobidzhan, Russia;  
e-mail: <sup>1</sup> galina.nev@gmail.com; <sup>2</sup> frisman@mail.ru

In this paper we research a mathematical model of dynamics for the population number. We considered the population of the two age classes by the beginning of the next season: the younger, one including not reproductive individuals, and the senior class, consisting of the individuals participating in reproduction. The survival parameter of the younger class is represented the exponential functions of the both age groups numbers. According to this supposition the density-dependent factors restrict the development of population. Analytical and numerical analysis of the model is made. We investigate the dynamic modes of the model. It is shown that density-dependent factors of regulation for the population number can lead to generation of fluctuations and chaotic dynamics behavior of the population.

Key words: Population models equations, discrete-time systems, age distribution, density-dependent, stability, bifurcations, dynamic modes, chaos.