

Возможные сценарии динамики сателлитной популяции, связанной с циклирующими видами

Фрисман Е.Я.¹, Шлюфман К.В.¹, Неверова Г.П.^{1,2,3}

¹Институт комплексного анализа региональных проблем (ИКАРП) ДВО РАН

²Институт автоматизации и процессов управления (ИАПУ) ДВО РАН

³Дальневосточный федеральный университет

Frisman@mail.ru, Shlufman@mail.ru, Galina.nev@gmail.com

Работа посвящена теоретическому исследованию популяционных динамических режимов в биологическом сообществе, включающем в себя один из видов, численность которого периодически меняется в силу обстоятельств, не связанных с взаимодействиями внутри сообщества. Показано, что такие колебания могут приводить к перестройке динамических режимов других членов сообщества, их динамика подстраивается под регулярное изменение численности одного из видов. Показано, что периодическое изменение численности одного из видов сообщества может привести к синхронным изменениям численности других видов. Однако, возможны и асинхронные собственные колебания численности этих видов. В параметрическом пространстве рассматриваемой модели выявлены обширные области мультистабильности (бистабильности), в которых при одних и тех же значениях параметров могут сосуществовать нескольких устойчивых режимов: разных циклов конечной длины или цикла конечной длины и хаоса (цикла бесконечной длины). Это указывает на возможность, наблюдать в сообществе, как регулярную, так и нерегулярную популяционную динамику. Однако, в подавляющей части фазового пространства ведущим фактором является независимое регулярное изменение численности одного из видов: под него подстраиваются популяционные колебания других видов, оно определяет их период и фазу. В то же время амплитуда колебаний существенно зависит от внутривидовых факторов и может существенно превосходить размах влияния изменений численности ведущего вида.

Ключевые слова: популяция, сообщество, модель Рикера с периодическим коэффициентом, режимы динамики, мультистабильность.

Dynamics of satellite population related species with cyclic dynamics

Frisman E.Ya.¹, Shlufman K.V.¹, Neverova G.P.^{1,2,3}

¹Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS

²Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS

³Far Eastern Federal University

The paper studies population dynamic regimes of biological community species whose number is periodically changes due to reasons not related to interspecific interactions in the community. Cyclic fluctuations of a population size can lead to a dynamic regime reorganization of other populations of the community, their dynamics are adapted to the regular change in the population size of abundance of one of the species. The periodic change in the community's population size can lead to synchronous changes in the population sizes of other species. However, there are also possible asynchronous fluctuations in the number of these species due to the density-dependent regulation. There are multistability (bistability) areas in which several stable regimes can co-exist under the same values of parameters: different cycles with finite period or a cycle with finite period and chaos (a cycle with infinite period) in the model's parametric space. As a result, we can observe in the community both regular and irregular population dynamics. However, in the main part of the phase space, the key factor is the independent regular change in a population size of community, since it determines the period and phase of other species oscillations. At the same time, the oscillation amplitude depends on the density-dependent factors and can be significantly higher than the amplitude of fluctuations in a cyclic population size.

Key words: population, community, Ricker model with periodic coefficient, dynamic modes, multistability.

1. Введение

Многие виды животных с выраженным сезонным характером процессов размножения демонстрируют четкие колебания численности популяций. Динамику таких популяций удобно описывать и исследовать с помощью достаточно простых математических моделей, удачно отражающих большой спектр возможных динамических режимов. Для популяций лососевых видов рыб соответствующей моделью является хорошо известное уравнение Рикера [1]. Одним из базовых режимов этой модели, существующим в достаточно широкой области популяционных параметров, является цикл с периодом в два года. Такой режим динамики известен для тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, у которой существует две репродуктивно изолированные линии четных и нечетных лет, порождающие двухлетний цикл [2].

При этом следует учесть, что горбуша является составной частью большого сообщества биологических видов, вступающих с ней в различные экологические взаимодействия [2, 3]. Так горбуша является основным сезонным кормовым ресурсом для многих обитателей бассейнов нерестовых водоемов, включая беспозвоночных, питающихся рыбой, погибшей после нереста, и поставляющих корм для вылупившейся молоди. Кроме того, с горбушей могут активно конкурировать другие лососевые за места на нерестилищах, а для ряда речных рыб отложенные икринки – дополнительный корм. Таким образом, для многих членов биологического сообщества, в котором участвует горбуша, она является как бы внешним агентом – некоторым циклически меняющимся фактором внешней среды. Соответственно, колебания численности горбуши приводят к циклическим изменениям популяционных параметров других видов, экологически связанных с горбушей в биологическом сообществе.

2. Уравнения динамики

В работе исследуется простейший модельный пример, на базе которого формулируются два важных предположения, которые не только позволяют получить ряд интересных содержательных выводов, но и сделать эти выводы наглядными и хорошо иллюстрируемыми. Первое предположение касается вида, численность которого периодически меняется в силу обстоятельств, не связанных с взаимодействиями внутри сообщества. Будем предполагать, что динамика численности этого вида описывается простейшими математическими моделями (модель Рикера), причем параметры этих моделей соответствуют области циклов длины два (2-

циклов) – двухлетних колебаний. Пример горбуши подтверждает реалистичность этого предположения.

Второе предположение касается динамики численности вида, текущее состояние которого существенно зависит от периодически меняющегося обилия первого вида, но при этом этот зависимый вид мало или никак не влияет на первый вид. Периодические изменения численности первого вида, фактически являются периодическими изменениями среды обитания популяции зависимого вида, входящего в сообщество. Для определенности будем считать, что флуктуирующий вид служит для этой популяции кормовым ресурсом. В случае с горбушей, такими популяциями могут быть, например, беспозвоночные, питающиеся рыбой, погибшей после нереста. Наше второе базовое предположение заключается в том, что мы считаем, что динамика популяций зависимых видов также может описываться моделью Рикера, и именно эта динамика исследуется в данной работе.

Итак, в качестве исходной модели динамики численности популяции мы будем рассматривать модель Рикера. Будем считать, что на состояние этой популяции существенно влияют периодические изменения численности другого вида, входящего в сообщество, которые фактически являются периодическими изменениями среды обитания рассматриваемой популяции. Для определенности будем считать, что флуктуирующий вид служит для рассматриваемой популяции кормовым ресурсом. Для учета флуктуирующего воздействия на популяцию будем считать периодическим мальтузианский параметр, исходя из представлений о том, что тем больше корма, тем больше возможная репродукция.

Уравнение Рикера с периодическим мальтузианским параметром, позволяющее учитывать циклические воздействия, как экзогенной, так и эндогенной природы, на численность популяции, является модификацией модели запас-пополнения [1] и имеет вид:

$$X_{n+1} = X_n \cdot \alpha_n \exp(-\beta X_n), \quad (1)$$

где переменная X_n интерпретируется как значение численности рассматриваемой популяции в момент времени $n = 0, 1, \dots$. Коэффициент α_n - периодический мальтузианский параметр (т.е. $\alpha_{n+k} = \alpha_n$ для любого $n \geq 0$, где k - период), который соответствует репродуктивному потенциалу популяции и определяется биологическими особенностями вида. Отметим, что уравнение (1) является неавтономным, т.к. параметр α_n зависит от момента времени n . Дальнейшее исследование модели (1) будет ориентировано на случай, когда период параметра α_n составляет два года, т.е. $k = 2$. Параметр β характеризует “емкость” экологической ниши популяции.

Для случая, когда мальтузианский параметр имеет период колебаний равный двум, удобен переход к новым параметрам α и ρ :

$$\alpha = \frac{\alpha_n + \alpha_{n+1}}{2} \text{ и } \rho = \frac{\alpha_n - \alpha_{n+1}}{2}.$$

Тогда уравнение (1) с учетом замены переменной $x_n = \beta X_n$ может быть записано в виде

$$x_{n+1} = x_n \cdot (\alpha + (-1)^n \rho) \cdot \exp(-x_n). \quad (2)$$

Параметр α в уравнении (2) соответствует среднему значению мальтузианского параметра, относительно которого происходят колебания, а коэффициент ρ - амплитуда колебаний. Так как мальтузианский параметр имеет смысл только при положительных значениях, то величина $\alpha \pm \rho$ должна быть строго больше нуля. Отсюда возникает естественное условие $|\rho| < \alpha$.

Следует отметить, что, несмотря на значительное количество работ, имеющих отношение к уравнению Рикера с периодическим параметром [4–9], полного и подробного исследования возникающих и сосуществующих динамических режимов в этих моделях до сих пор не проводилось.

3. Результаты и обсуждение

3.1. Возможные режимы динамики циклирующей популяции

В рамках данного исследования при помощи метода расширения фазового пространства получены аналитические условия глобальной устойчивости тривиального решения уравнения Рикера с мальтузианским параметром периода 2. Показано, что потеря устойчивости тривиального решения происходит через транскритическую бифуркацию, в результате которой возникает глобально устойчивый 2-цикл [10, 11]. В параметрическом пространстве (α, ρ) аналитически получены границы областей устойчивости тривиального решения и 2-циклов уравнения Рикера с мальтузианским параметром периода 2. Общая граница этих областей определяется транскритической бифуркацией, в результате которой названные режимы обмениваются устойчивостью [12, 13]. В результате касательной бифуркации, в дополнении к уже существующему устойчивому режиму, возникает еще один устойчивый 2-цикл. Таким образом, в параметрическом пространстве уравнения формируется область мультистабильности, в которой сосуществуют два устойчивых 2-цикла. Дальнейшая потеря устойчивости режимов происходит по сценарию Фейгенбаума.

Показано, что в популяциях, динамика которых может быть описана моделью Рикера с периодическим мальтузианским параметром, возможна смена динамического режима, которая

может быть вызвана не только вариацией значений начального условия, но и флуктуацией значений коэффициента, характеризующего фазу мальтузианского параметра. Возможность перехода между разными динамическими режимами обусловлена мультистабильностью: модель имеет два разных устойчивых 2-цикла. Реализация каждого из которых, или результатов их бифуркации по сценарию Фейгенбаума, зависит от начального условия. Следовательно, в области мультистабильности, при одних и тех же значениях параметров, в зависимости от начального условия может реализоваться как устойчивый режим – цикл конечной длины, так и другой устойчивый или неустойчивый (цикл бесконечной длины).

Показано, что у второго 2-цикла бассейн притяжения в фазовом пространстве представлен периодически расположенными областями, причем с увеличением амплитуды колебаний мальтузианского параметра эти области сужаются, уступая место бассейну первого 2-цикла.

Обнаружено, что начальные состояния уравнения Рикера с мальтузианским параметром периода 2 в условиях мультистабильности можно разделить на два типа. К первому типу относятся состояния, из которых возможен переход, либо к режимам, возникшим в результате серии бифуркаций первого 2-цикла, либо к режимам, возникшим из серии бифуркации второго 2-цикла. Для второго типа начальных состояний, независимо от фазы мальтузианского параметра, притягивающими устойчивыми решения являются первый 2-цикл и режимы, рожденные в результате потери его устойчивости по сценарию Фейгенбаума.

Однако помимо мультистабильности, возникающей в результате сосуществования нескольких аттракторов при одних значениях параметров, в модели наблюдается фазовая мультистабильность, когда вариация начального условия или значений коэффициента, характеризующего фазу мальтузианского параметра, приводит к изменению фазы колебаний модельной траектории. В частности, показано, что возникший в результате касательной бифуркации 2-цикл синхронен колебаниям мальтузианского параметра, а 2-цикл, получивший устойчивость в результате транскритической бифуркации – асинхронен. Это свидетельствует о том, что 2-циклы колебаний численности, в периодически изменяющейся среде (с периодом 2) могут быть, как синхронны, так и асинхронны колебаниям среды обитания. Причем, чем больше репродуктивный потенциал популяции, тем меньше полуамплитуда колебаний условий, при которой наблюдается синфазность. Противоположность возникает при существенно больших амплитудах, по сравнению с синфазностью. В целом показано, что 2-циклы, по сравнению с циклами большей длины, имеют самые устойчивые фазы и сдвиг фазы наиболее вероятен вследствие существенного уменьшения

численности в фазу, когда популяция малочисленна. Таким образом, кратковременное воздействие внешних факторов, например миграции или эксплуатации и др., может вызвать в двухгодичных колебаниях численности популяции сдвиг фазы, сопровождающийся изменением амплитуды.

Показано, что для устойчивого 4-цикла первой серии бифуркаций сдвиг фазы мальтузианского параметра в начальном условии приводит к сдвигу на одну или даже на три фазы в решении. Сдвиг на две фазы в решении имеет место при изменении полуамплитуды колебания мальтузианского параметра и при изменении значения начального условия. В случае соседства режимов с разными фазами, вариация начального условия в пределах области устойчивости фазы, не вызывает у возмущенного решения сдвига по фазе. Однако у каждой фазы существует пороговое значение возмущения, при превышении которого произойдет смена фазы. При этом, чем больше длина цикла, тем больше он имеет фаз со своими областями притяжения причудливой формы и тем меньше пороговые значения при превышении которых происходит перескок из одного бассейна в другой. В результате, если текущая численность попадает в бассейн притяжения такого режима, ее вариация приводит к прыжкам по бассейнам притяжения разных фаз этого режима, что в итоге существенно усложняет динамику модельной траектории и делает практически невозможным идентификацию наблюдаемого динамического режима.

3.2. Динамика сателлитной популяции в сообществе с циклирующим видом

В ходе исследования, показано, что периодические изменения численности одного из видов, входящего в состав биологического сообщества, может приводить к перестройке динамических режимов других членов сообщества, и такая перестройка может оказаться очень существенной. В частности, периодическое изменение численности одного из видов сообщества может приводить к периодическому изменению репродуктивного потенциала (мальтузианского параметра) для популяций других видов. В популяциях с непериодическим мальтузианским параметром его рост приводит к потере устойчивости ненулевого равновесия и бифуркационному возникновению устойчивых колебаний. При периодическом мальтузианском параметре двухгодичные колебания формируются в процессе возбуждения внешним периодическим воздействием, а так же в результате параметрического резонанса, который приводит к формированию 2-цикла с большой амплитудой. При этом “внутри” сформированного цикла рождаются новые циклы, что приводит к существенному усложнению динамики и возникновению мультистабильности (точнее бистабильности) [14, 15]. Таким образом, периодическое изменение численности одного из видов сообщества может

привести к синхронным изменениям численности других видов. Однако, возможны и асинхронные собственные колебания численности этих видов.

В параметрическом пространстве рассматриваемой модели выявлены обширные области мультистабильности (бистабильности), в которых при одних и тех же значениях параметров могут сосуществовать нескольких устойчивых режимов: разных циклов конечной длины или цикла конечной длины и хаоса (цикла бесконечной длины). Это указывает на возможность, наблюдать в сообществе, как регулярную, так и нерегулярную популяционную динамику. Однако, в подавляющей части фазового пространства ведущим фактором является независимое регулярное изменение численности одного из видов: под него подстраиваются популяционные колебания других видов, оно определяет их период и фазу. В то же время амплитуда колебаний существенно зависит от внутривидовых факторов и может существенно превосходить размах влияния изменений численности ведущего вида.

4. Благодарности

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 18-04-00073а, № 18-51-45004 ИНД_а) и Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток».

5. Список литературы

1. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. V. 11. № 5. P. 559–623. doi: [10.1139/f54-039](https://doi.org/10.1139/f54-039).
2. Каев А.М. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море. *Известия ТИНРО*. 2002. № 1–3. С. 904–920.
3. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Нездолый В.К. Покатная миграция, поведение и распределение молоди рыб в низовьях реки Озерной (юго-западная Камчатка). *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2015. № 1. С. 52–62.
4. Ашихмина Е.В., Израильский Ю.Г., Фрисман Е.Я. Динамическое поведение модели Рикера при циклическом изменении одного из параметров. *Вестник ДВО РАН*. 2004. № 5. С. 19–28.
5. Kon R. Attenuant cycles of population models with periodic carrying capacity. *J. Difference Eq. Appl.* 2005. V. 11. № 4–5. P. 423–430. doi: [10.1080/10236190412331335472](https://doi.org/10.1080/10236190412331335472).
6. Sacker R.J. A note on periodic Ricker maps. *J. Difference Eq. & Appl.* 2007. V. 13. № 1. P. 89–92. doi: [10.1080/10236190601008752](https://doi.org/10.1080/10236190601008752).
7. Sacker R.J., Bremen H.F. A conjecture on the stability of the periodic solution of Ricker's equation with periodic parameters. *Applied*

- Mathematics and Computation*. 2010. V. 217. P. 1213–1219.
8. Gallas J. Dissecting shrimps: Results for some one-dimensional physical models. *Phys. A*. 1994. V. 202. № 1–2. P. 196–223. doi: [10.1016/0378-4371\(94\)90174-0](https://doi.org/10.1016/0378-4371(94)90174-0).
 9. Gomez F., Stoop R.L., Stoop R. Universal dynamical properties preclude standard clustering in a large class of biochemical data. *Bioinformatics*. 2014. V. 30. № 17. P. 2486–2493. doi: [10.1093/bioinformatics/btu332](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu332).
 10. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности популяции и оптимизации промысла*. М.: Наука, 1979. 168 с.
 11. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М: Наука, 1983. 132 с.
 12. Chow S.N., Li C., Wang D. *Normal Forms and Bifurcation of Planar Vector Fields*. Cambridge University Press, 2009. 484 p.
 13. Кузнецов С.П. *Динамический Хаос*. М: Физматлит, 2001. 296 с.
 14. Шлюфман К.В., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. 2-циклы уравнения Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром: устойчивость и мультистабильность. *Нелинейная динамика*. 2016. Т. 12. № 4. С. 553–565. doi: [10.20537/nd1604001](https://doi.org/10.20537/nd1604001).
 15. Шлюфман К.В., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Динамические режимы модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром: устойчивость и мультистабильность. *Нелинейная динамика*. 2017. Т. 13. № 3. С. 363–380. doi: [10.20537/nd1703005](https://doi.org/10.20537/nd1703005).