

Сложные режимы динамики в простой модели сообщества «хищник – жертва»: бистабильность и мультистабильность

Неверова Г.П.^{*}, Жданова О.Л.^{}**

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. Предлагается и исследуется двухкомпонентная модель сообщества «хищник – жертва» с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия зоопланктона и рыб. Использование систем уравнений с дискретным временем позволяет естественным образом учитывать ритм многих процессов, протекающих в морских и пресноводных сообществах, которые подвержены циклическим колебаниям в связи с суточным и сезонным ритмом. Динамика составляющих сообщество популяций рыб и зоопланктона описывается хорошо изученной и широко используемой в популяционном моделировании моделью Рикера. Для описания взаимодействия видов используется функция Холлинга второго типа, позволяющая учитывать насыщение хищника. Проведено исследование предложенной модели. Показано, что система может иметь от одного до трех нетривиальных равновесий, обеспечивающих существование полного сообщества. Помимо седло-узловой бифуркации, порождающей бистабильность устойчивой динамики, нетривиальное равновесие может потерять устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера с ростом репродуктивного потенциала как хищника, так и жертвы, в результате чего сообщество демонстрирует длиннопериодические колебания, схожие с динамикой, наблюдаемой в натурных экспериментах. Показано, что на фоне роста бифуркационного параметра, происходит обратная бифуркация Неймарка – Сакера, в результате которой замкнутая инвариантная кривая схлопывается, и динамика численности сообщества стабилизируется, позже теряя устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода. Данный сценарий рождения и исчезновения инвариантной кривой в фазовом пространстве осложняется мультистабильностью, которая связана с возникновением нерегулярной динамики на фоне потерявшей устойчивость единственной нетривиальной неподвижной точки. Показано, что рассматриваемая система при фиксированных значениях параметров модели и разных начальных условиях демонстрирует сосуществование устойчивого состояния и квазипериодических колебаний.

В целом предложенная в данной работе модель динамики сообщества с дискретным временем, несмотря на предельную простоту, демонстрирует значительное разнообразие и вариабельность динамических режимов, и отражает тот факт, что влияние факторов внешней среды может изменить тип и характер наблюдаемой динамики.

Ключевые слова: математическая модель с дискретным временем, сообщество «хищник – жертва», зоопланктон, функция отклика Холлинга II типа, динамические режимы, бифуркации.

^{*}galina.nev@gmail.com

^{**}axanka@iacp.dvo.ru

ВВЕДЕНИЕ

Планктонные сообщества представляют собой сложные многовидовые системы с множеством связей между слагающими их популяционными гидробионтами, однако многие экологические параметры большинства планктеров, несмотря на значительный объем биологических исследований [1–5], изучены не полностью. Считается целесообразным подразделять сообщество на основные экологические группы, объединенные базовыми признаками и характеристиками. В частности, основным свойством организмов, относящихся к фитопланктону, является способность к фотосинтезу; эту группу составляют одноклеточные водоросли (диатомовые, динофитовые, криптофитовые, зелёные и др.) и фотосинтезирующие бактерии (цианобактерии). Существенное влияние на развитие фитопланктона оказывает зоопланктон, для которого фитопланктон является пищей, при этом рост биомассы фитопланктона определяется множеством различных факторов абиотической природы, а также внутривидовой конкуренцией за ресурсы [6]. Зоопланктон, в свою очередь, представлен тысячами видов простейших и многоклеточных животных, находящихся в составе планктона постоянно (голопланктон) или временно (меропланктон). По типу питания зоопланктон разделяют на «хищный» и «нехищный». В группировку «хищный» зоопланктон включают амфиподы, хетогнаты, полихеты, гребневники и медузы. Эври- и фитофаги (мелкие и крупные копеподы и эвфаузииды) относят к группе «нехищного» зоопланктона [5]. В целом роль планктонных хищников в сообществах зоопланктона неоднозначна: с одной стороны, они активные потребители нехищного зоопланктона и конкуренты рыб, с другой – сами в значительных количествах потребляются рыбами [1]. Помимо этого планктонные хищники, в частности медузы и щетинкочелюстные, влияют на формирование численности поколений некоторых видов рыб, используя их личинок непосредственно в пищу [3].

На протяжении многих десятилетий не ослабевает исследовательский интерес к математическому моделированию динамики планктонных сообществ. Как правило, для описания динамики планктонного сообщества используются модели с довольно простой структурой, в частности *NPZ*-модели; они позволяют рассматривать взаимосвязанную динамику фитопланктона (*P*), зоопланктона (*Z*) и основного питательного вещества (*N*) [7, 8]. Модели полной трофической цепи, как правило, включают четыре уравнения, описывающие взаимосвязанную динамику питательного субстрата, фитопланктона, зоопланктона и питающейся планктоном рыбы [9, 10]. Так, например, в работе [11] представлены концептуальные модели с небольшим числом трофических звеньев, демонстрирующие факт, что взаимодействия «хищник – жертва» могут порождать сложную пространственно-временную динамику как планктонных сообществ, так и сообществ, объединяющих планктон и рыбу. Анализ результатов моделирования приводит к неочевидному заключению о том, что модели взаимодействия немногих видов иногда оказываются даже более полезными, поскольку они, ограничиваясь рассмотрением лишь небольшого количества принципиальных характеристик, позволяют выявить сложные динамические эффекты, наблюдаемые в природе [12, 13].

В простейшем случае динамику водной экосистемы удаётся описать двумя уравнениями, где в явном виде отслеживается изменение биомассы только фитопланктона и зоопланктона, а доступность минеральных веществ и рыбное хищничество учитывается неявно в виде параметров модели [14–16]. Аналогично по принципу «хищник – жертва» взаимодействуют популяции зоопланктона и рыб, что позволяет рассматривать динамику этих популяций также в виде двух уравнений, учитывая доступность питания фитопланктона неявно в качестве модельных параметров. Такие системы представляют собой модификации уравнений «хищник – жертва», главное отличие которых друг от друга заключается в выборе типа

уравнения, описывающего динамику и соответствующего представления трофической функции [17–22].

В данной работе предлагается двухкомпонентная модель сообщества «хищник – жертва» с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия рыб и зоопланктона. Многие процессы, протекающие в морских и пресноводных сообществах подвержены циклическим колебаниям интенсивности различных биологических процессов, связанных с сезонными изменениями климата. Использование систем уравнений с дискретным временем позволяет учитывать этот ритм. Большинство натурных наблюдений и замеров, собираемых в ходе изучения водных экосистем и планктонных сообществ, также имеют сезонный и годовой шаг [напр., 2–5].

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Для описания динамики составляющих сообщество «хищник – жертва» популяций рыб и зоопланктона, используется модель Рикера, что позволяет учесть процессы авторегуляции каждого из видов. Отметим, что используемая здесь для описания динамики изолированной популяции модель Рикера [23] подробно изучена и широко используется при моделировании динамики популяций [24, 25].

Снижение плотности жертвы или зоопланктона, связанное с его потреблением хищником, в данном случае рыбами, описывается трофической функцией Холлинга II типа. Процессы роста и выживания популяции рыб зависят от успешности питания; при этом их гибель из-за высокой плотности включена в процессы лимитирования.

Уравнения динамики, описывающие развитие такой системы, имеют вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = A \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} \right) \cdot x_n \cdot e^{-x_n \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} \right)} \\ y_{n+1} = \frac{r \cdot x_n}{x^* + x_n} y_n \exp(-y_n) \end{cases}, \quad (1)$$

здесь n – номер года, x и y – относительные численности популяций зоопланктона и рыб, A – скорость роста зоопланктона, r – максимально возможное значение скорости роста популяции рыб; α – среднее значение количества жертв (выраженное в относительных единицах), потребляемое одной (опять же относительной) единицей хищника; x^* – константа полунасыщения хищника, выраженная в относительных единицах. По сути, $\frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n}$ соответствует доле жертвы, потребляемой хищником.

Область допустимых значений модели

Применение модели (1) к описанию динамики сообщества «хищник – жертва» в случае сильного пресса хищничества может привести к появлению отрицательных значений численности. В связи с этим на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. С целью получения условий, ограничивающих область допустимых значений, рассмотрим уравнения (1) как отображение точек на плоскости в себя:

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} \right) \cdot x_n \cdot e^{-x_n \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} \right)} \\ \frac{r \cdot x_n}{x^* + x_n} y_n \exp(-y_n) \end{pmatrix}. \quad (2)$$

Модельная траектория системы (1) длины n представляет собой решение (x_n, y_n) отображения (1), итерированного n -раз при конкретном начальном условии (x_0, y_0) , которое может быть найдено из выражения

$$\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = F^n \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_0}{x^* + x_0} \right) \cdot x_0 \cdot e^{-x_0 \left(1 - \frac{\alpha \cdot y_0}{x^* + x_0} \right)} \\ \frac{r \cdot x_0}{x^* + x_0} y_0 \exp(-y_0) \end{pmatrix}. \quad (3)$$

Следовательно, модель (1) имеет содержательный биологический смысл, если на каждом шаге итерирования выполняется условие: $\frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} < 1$. Нарушение этого условия

приведёт к ситуации, в которой рассматриваемая модель (1) потеряет биологический смысл, что можно интерпретировать как гибель сообщества в результате перепотребления жертвы хищником, в данном случае, перепотребление зоопланктона рыбами. Далее на картах динамических режимов эта область параметров будет обозначена как область недопустимых значений (IV).

Неподвижные точки модели (1), определяющие состав и сценарии развития сообщества

Одним из сценариев развития сообщества, динамика которого может быть описана моделью (1), является вырождение, и ему соответствует неподвижная точка с координатами

$$\bar{x} = 0 \text{ и } \bar{y} = 0, \quad (4)$$

т.е. стационарные численности видов принимают нулевые значения. Отметим, что данный сценарий оказывается возможным только при $A < 1$ и следует из вида уравнений (1): модель Рикера демонстрирует вырождение популяции при её репродуктивном потенциале меньше 1.

Другим сценарием развития такого сообщества является гибель популяции рыб $\bar{y} = 0$, при этом зоопланктон продолжает развиваться и характер динамики его численности определяется его собственным репродуктивным потенциалом. Отметим, что такой сценарий возможен только при $A > 1$, при этом переход к нерегулярной динамике (хаосу) реализуется только через каскад бифуркаций удвоения периода [23]. Гибель хищника может быть связана как с его недостаточной скоростью воспроизводства r в совокупности с процессами лимитирования, так и с малым количеством доступной пищи. В связи с этим на каждом шаге итерирования модели (1) необходимо проверять условие $\frac{\alpha \cdot y_n}{x^* + x_n} < 1$; его нарушение говорит о том, что

произошло полное выедание зоопланктона, что в итоге в замкнутой системе приведет к гибели популяции рыб.

Другая группа сценариев развития сообщества характеризуется присутствием хищника, то есть рыб, в экосистеме. В этом случае нетривиальная неподвижная точка модели (1) является решением следующей системы:

$$\begin{cases} A \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{y}}{\chi^* + \bar{\chi}}\right) \cdot e^{-\bar{\chi} \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{y}}{\chi^* + \bar{\chi}}\right)} = 1 \\ \bar{y} = \ln \frac{r \cdot \bar{\chi}}{\chi^* + \bar{\chi}} \end{cases} \quad (5)$$

С содержательной точки зрения наибольший интерес представляют устойчивость и механизмы ее потери нетривиальной неподвижной точкой (5), которая соответствует сосуществованию рыб и зоопланктона.

БИСТАБИЛЬНОСТЬ НЕТРИВИАЛЬНЫХ РАВНОВЕСИЙ МОДЕЛИ (1)

Система (1) является нелинейной и в зависимости от значений параметров может иметь от трех до пяти решений, что зависит от числа нетривиальных неподвижных точек, определяемых уравнениями (5). На рисунке 1 для зафиксированных значений коэффициентов представлено графическое решение системы (5) которое демонстрирует, что с увеличением значений параметра, характеризующего скорость роста зоопланктона, изменяется число корней.

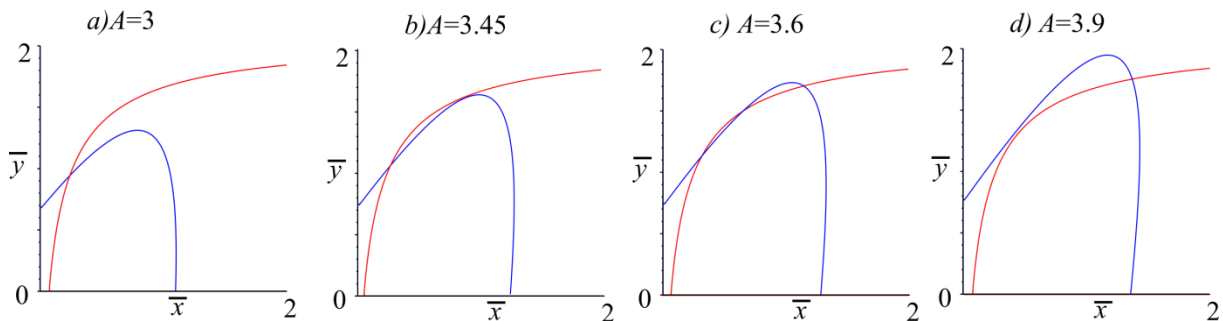


Рис. 1. Графическое решение системы (5), соответствующее нетривиальным неподвижным точкам модели (1) при $\chi^* = 0.5$, $r = 7.9$, $\alpha = 0.5$.

Как видно, сначала имеется одно решение, обозначим его 1_1 , поскольку кривые пересекаются в одной точке. Далее с ростом значений коэффициента A происходит седлоузловая бифуркация: возникает неустойчивая точка 1_2 – на рисунке 2, b ей соответствует точка касания, которая с дальнейшим ростом бифуркационного параметра распадается на устойчивую (точка 1_3) и неустойчивую 1_2 : в итоге система имеет 3 нетривиальные неподвижные точки. Затем первая неподвижная точка (точка 1_1) сливается с неустойчивой 1_2 и остается только одна притягивающая неподвижная точка 1_3 , рожденная в результате седлоузловой бифуркации (рис. 1, d).

Исходя из того, что мы не можем найти аналитически как нетривиальные неподвижные точки модели (1), так и границы их областей устойчивости, то целесообразно рассмотреть поведение бифуркационных линий и стационарного решения $\bar{y}$ в плоскости (A, y) при условии, что $\bar{\chi} = \frac{\chi^*}{r \cdot \exp(-y) - 1}$. Отметим, что такой

график, по сути, является бифуркационной диаграммой, на которой представлены значения неподвижной точки с соответствующими бифуркационными переходами. Бифуркационные границы находились на основе характеристического многочлена отображения (1), который в данном случае соответствует квадратному уравнению

$$\lambda^2 + p\lambda + q = 0, \quad \text{где} \quad p = -F'_x - G'_y, \quad q = -F'_x \cdot G'_y, \quad F = A \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot y}{\chi^* + \chi}\right) \cdot \chi \cdot e^{-\chi \left(1 - \frac{\alpha \cdot y}{\chi^* + \chi}\right)},$$

$$G = \frac{r \cdot \chi}{\chi^* + \chi} \cdot y \cdot \exp(-y). \quad \text{Традиционный метод нахождения области устойчивости}$$

неподвижных точек и ее границ основан на следующем утверждении: корни характеристического уравнения принадлежат кругу $|\lambda| < 1$ если и только если $|p| - 1 < q < 1$. Данное неравенство определяют на плоскости (p, q) «треугольник устойчивости», границам которого соответствуют следующие линии: $q = -1 - p$ – транскритическая бифуркация ($\lambda = 1$, T), $q = p - 1$ – бифуркация удвоения периода ($\lambda = -1$, PD) и $q = 1$ – бифуркация Неймарка – Сакера ($\lambda = e^{\pm i\theta}$, NS), также при $\lambda = 1$ может возникать касательная (седлоузловая) бифуркация (SN) [26, 27].

На рисунке 2 представлены области устойчивости для неподвижной точки (5) в плоскости (A, y) при разных значениях коэффициента r .

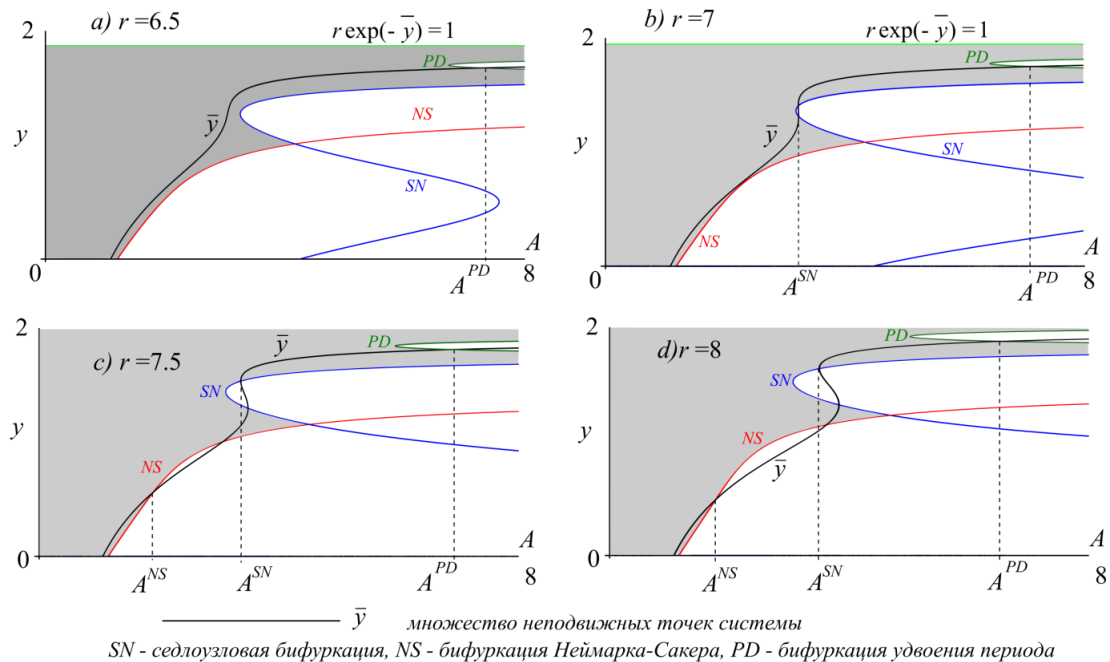


Рис. 2. Графическое решение системы (5) с учетом устойчивости нетривиальных неподвижных точек и бифуркационных переходов в зависимости от значений параметра A при $x^* = 0.5$, $\alpha = 0.5$. Зона устойчивости соответствует области серого цвета.

Как видно, в зависимости от значений параметра A число неподвижных точек изменяется, фиксированному значению A может соответствовать от одного до трех значений y , что хорошо видно на рисунке 2,d. Отметим, что вне зависимости от числа корней, потеря устойчивости одного из них всегда реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода (рис. 2): линия решений пересекает кривую PD при $A = A^{PD}$. В диапазоне, где система имеет три решения, видно, что происходит касательная бифуркация, кривая SN пересекается с линией решений, при этом третий корень располагается в области неустойчивости (рис. 2,b и 2,c). Далее рост значений r приводит к возникновению бифуркации Неймарка – Сакера, причем как прямой, так и обратной. Сначала неподвижная точка теряет устойчивость с образованием инвариантной кривой, которая с ростом значений бифуркационного параметра «схлопывается» и остается только притягивающая неподвижная точка (демонстрация описанного сценария представлена на рисунке 3,b). Если касательная бифуркация произошла после того как инвариантная кривая «схлопнулась» или же в принципе до возникновения бифуркации Неймарка – Сакера, тогда наблюдается бистабильность, в системе существует два устойчивых нетривиальных равновесия и какое из них окажется притягивающим определяется начальными условиями (рис. 2,b и 2,c). В частности на рисунках 2,b и 2,c видно, что два фрагмента кривой решений лежат в зоне устойчивости. Если же касательная бифуркация реализуется до того как инвариантная

кривая «схлопнулась», то происходит седлоузловая бифуркация неустойчивой неподвижной точки – два нетривиальных корня из трех располагаются вне области устойчивости (рис. 2,d).

БИСТАБИЛЬНОСТЬ И МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В СИСТЕМЕ (1)

Графики, представленные на рисунке 2 целесообразно дополнить бифуркационными диаграммами, построенными для фиксированного начального условия (рис. 3).

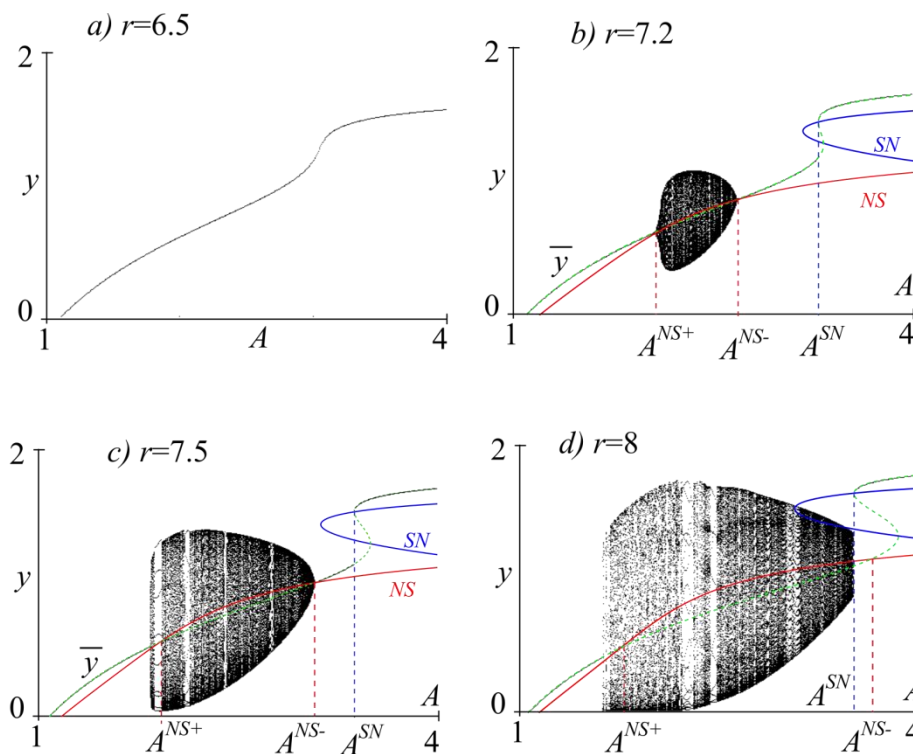


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы динамической переменной y по параметру A , в случае потери устойчивости по сценарию Неймарка – Сакера дополненные графическим решением системы (5) с учетом бифуркационных переходов при $x^* = 0.5$, $\alpha = 0.5$ и начальном условии $x_0 = y_0 = 0.1$.

Рисунок 3,a демонстрирует монотонный рост переменной y с выходом на некоторое плато, что соотносится с графическим решением системы (1) на рисунке 1 следующим образом: сначала неподвижная точка располагается на левой ветви синей кривой, и увеличение значений A сопровождается монотонным ростом, затем попадая в окрестность точки касания этих двух кривых мы наблюдаем возникновение точки перегиба и достаточно резкий переход с левой ветви на правую с соответствующим изменением значений переменной y . Касательная бифуркация здесь не происходит (рис. 2,a) и, следовательно, единственная притягивающая нетривиальная неподвижная точка, являющаяся решением системы (1), последовательно двигаясь по синей кривой переходит с левой ветви на правую, с чем и связано возникновение точки перегиба на рисунках 2,a и 3,a. Отметим, что при значениях параметров, соответствующих бифуркационным диаграммам на рисунках 3,b–d, в окрестности точки перегиба происходит седлоузловая бифуркация, ведущая к возникновению бистабильности или/и мультистабильности, что не редко на бифуркационных диаграммах проявляется как разрывы и резкие переходы от одних динамических режимов к другим.

В общих чертах эволюцию динамических режимов модели (1) с ростом значений параметра A можно описать следующим образом: существует решение l_1 , которое теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера, далее инвариантная кривая

схлопывается и решение l_1 «возвращает» свою устойчивость, затем в результате касательной бифуркации возникает еще одно устойчивое решение l_3 в последствии теряющее устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода. Заметим, что в окрестности касательной бифуркации решение l_1 продолжает существовать и притягивать, в итоге наблюдается бистабильность решений l_1 и l_3 (рис. 3,б и 3,с). Если же решение l_1 не теряет устойчивость, но произошла седлоузловая бифуркация, и возникло притягивающее решение l_3 , то также наблюдается бистабильность нетривиальных равновесий (рис. 2,б). С другой стороны, касательная бифуркация, ведущая к рождению l_3 , может произойти раньше обратной бифуркации Неймарка – Сакера, в результате которой инвариантная кривая «схлопывается» и остается только притягивающая неподвижная точка l_1 . В этом случае устойчивое равновесие l_3 сосуществует с квазипериодическими колебаниями Q_1 (рис. 3,д).

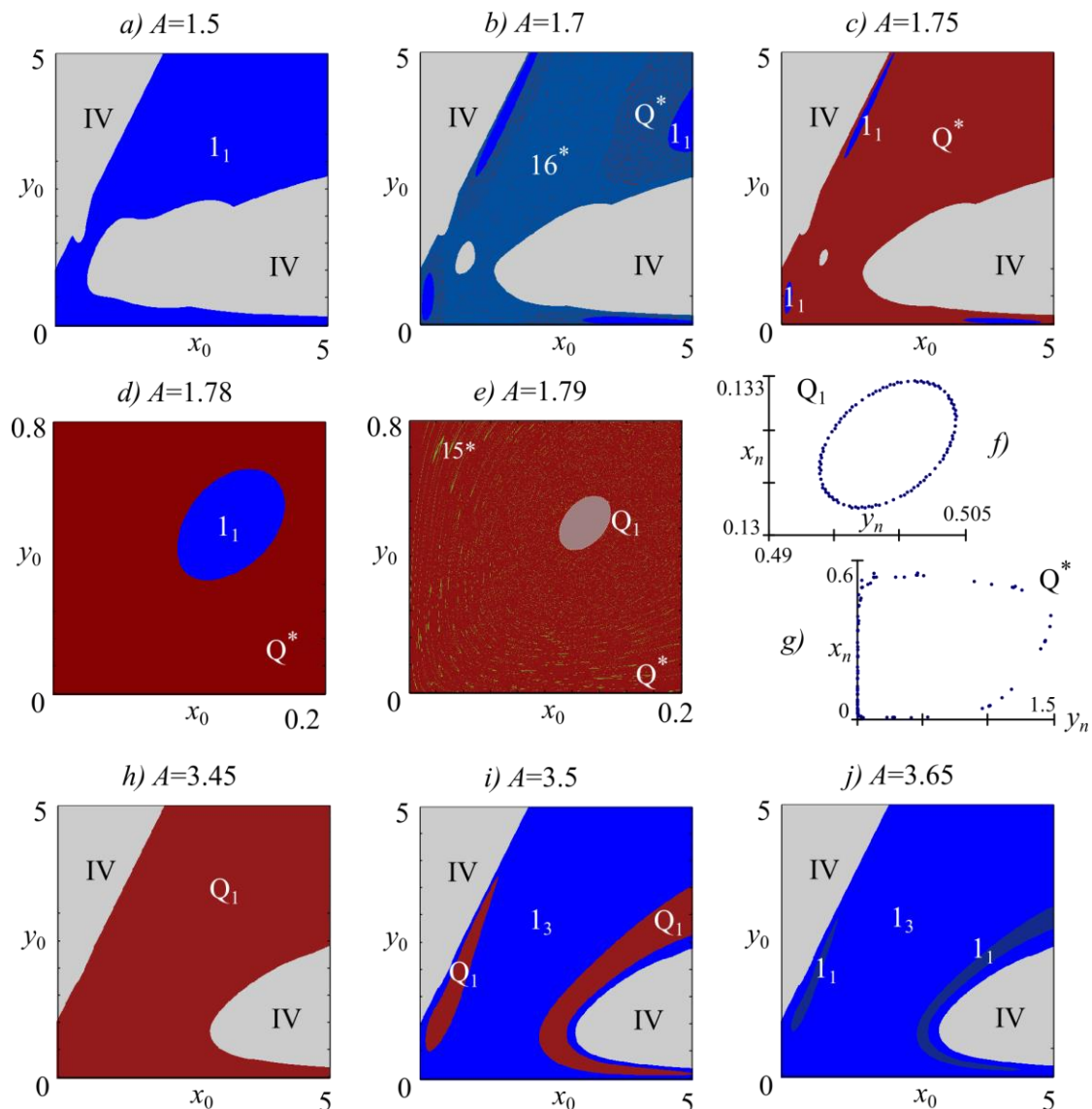


Рис. 4. Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов модели (1) при $x^* = 0.5$, $r = 7.9$, $\alpha = 0.5$. Числам соответствуют длины циклов, Q – квазипериодическая динамика. IV – область недопустимых значений. Индекс 1 соответствует случаю, когда система имеет единственное нетривиальное равновесие. Индексы 3 и звездочка соответствуют сосуществующим притягивающим нетривиальным решениям, т.е. случаю, когда система имеет три нетривиальных равновесия.

Однако, как оказалось, устойчивая нетривиальная неподвижная точка l_1 также может сосуществовать с нерегулярными колебаниями. В частности, на рисунках 3,с и

З,д видно, что квазипериодические колебания, обозначим их Q^* , возникают раньше, чем точка 1_1 теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера. Как результат режимы, возникающие из 1_1 , и Q^* , могут перемешиваться, что и видно на бассейнах притяжения, приведенных на рисунке 4.

Бассейн притяжения, представленный на рисунке 4,а, демонстрирует, что при низких значениях скорости роста зоопланктона для любых начальных условий из области допустимых значений наблюдается стабилизация динамики системы. Однако при более высоком репродуктивном потенциале наряду с равновесием могут наблюдаться как квазипериодическая динамика, представляющая собой зашумленный цикл длины 16, так и цикл с периодом 16 (рис. 4,б). Отметим, что для того чтобы проверить не являются ли «вкрапления» квазипериодической динамики не успевшим стабилизироваться 16-циклом выполнялось 10000 итераций отображения (1) и по результатам последних 500 шагов уже определялся установившийся динамический режим; как оказалось, даже при таком количестве итераций квазипериодические колебания сохраняются. Бассейны притяжения динамических режимов при более высоком значении скорости роста зоопланктона демонстрируют сосуществование квазипериодических колебаний Q^* и исходной единственной неподвижной точки 1_1 . Дальнейшее увеличение значений параметра A ведет к тому, что бассейн притяжения неподвижной точки 1_1 сужается (рис. 4,д), и она теряет устойчивость с образованием инвариантной кривой (рис. 4,е). Однако возникшая инвариантная кривая (рис. 4,ф) не устойчива и с течением времени «сливается» с Q^* (рис. 4,г), чтобы увидеть этот процесс необходимо построить около 50 тыс. итераций, что с точки зрения существования биологических видов, а также влияния факторов внешней среды не достижимо. В итоге можно говорить, что система при разных начальных условиях демонстрирует разные квазипериодические колебания (рис. 4,ф и 4,г). Для того чтобы отделить разные колебания друг от друга в области квазипериодики была зафиксирована одна из траекторий и затем для выбранного временного ряда и всех остальных были посчитаны коэффициенты корреляции, что позволило выявить области с близкой и отличающейся динамикой (рис. 4,е). При более высоких значениях A бассейн притяжения Q^* захватывает все фазовое пространство (рис. 4,х). Затем при некотором бифуркационном значении A происходит седлоузловая бифуркация, что приводит к возникновению новой устойчивой точки 1_3 , оказывающейся притягивающей в большей части пространства начальных условий (рис. 4,г). Далее, увеличивая A , мы приходим к бистабильности двух нетривиальных неподвижных точек, одна из которых рождена в результате седлоузловой (касательной) бифуркации при этом ее бассейн притяжения существенно больше (рис. 4,и). Отметим, что в перспективе данная точка захватывает все пространство начальных условий, а затем теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода.

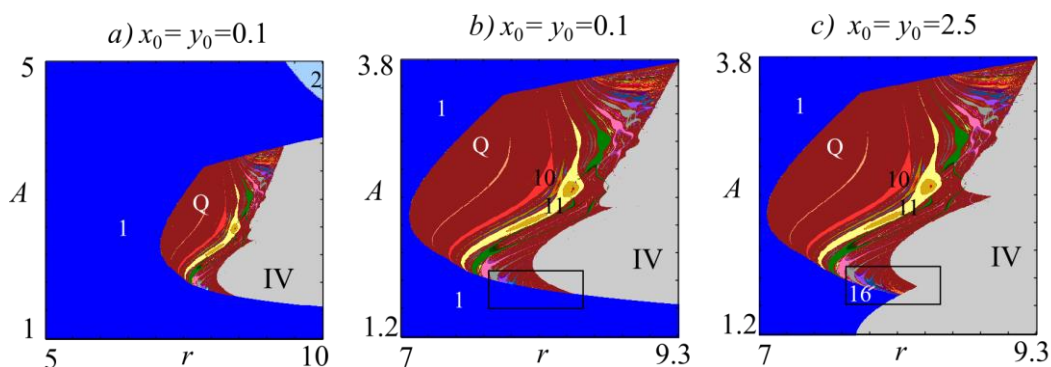


Рис. 5. Карты динамических режимов модели (1) при $x^*=0.5$, $\alpha=0.5$ и фиксированном начальном условии. Числам соответствуют длины циклов, Q – квазипериодическая динамика. IV – область недопустимых значений.

Для изучения мультистабильности, в частности, 16-цикла, представленного на рисунке 4,б, были построены карты динамических режимов при разных начальных условиях в соответствующих диапазонах значений параметров r и A (рис. 5). Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров r и A выполнялось 5000 итераций отображения (1), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом [26, 27].

Как видно на рисунке 5, вариация начального условия в диапазоне, выделенном прямоугольником, изменяет площадь области, соответствующей квазипериодической динамике и циклам конечной длины. Данные изменения связаны с мультистабильностью, а именно сосуществованием устойчивого равновесия 1_1 и квазипериодических колебаний Q^* (рис. 3 с,d). Область квазипериодической динамики сверху ограничивается двумя пересекающимися кривыми, образующими угол, который также является индикатором мультистабильности, поскольку здесь система «резко» переходит от колебаний Q_1 к устойчивому равновесию 1_3 . В частности бифуркационная диаграмма, представленная на рисунке 3d, как раз демонстрирует данный феномен. Другими словами, вариация начального условия может, как расширять, так и сужать область квазипериодики. Соответственно, «верхняя» граница области квазипериодических колебаний, рожденных в результате потери устойчивости точкой 1_1 , должна быть выше той, что представлена на рисунке 5, и сгладить угол; в свою очередь «нижняя часть границы» должна быть выше, поскольку 1_1 теряет устойчивость позже по сравнению с возникновением Q^* .

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ МОДЕЛИ (1)

Система (1) представляет собой совокупность двух моделей Рикера связанных функцией Холлинга второго типа. Динамика, демонстрируемая моделью Рикера, хорошо изучена: с увеличением параметра, характеризующего скорость роста популяции, наблюдается каскад бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Однако в предложенной модели (1) возникает еще один сценарий потери устойчивости – сценарий Неймарка – Сакера, и именно взаимодействие «хищник – жертва» ведет к рождению квазипериодических колебаний. Рассмотрим возникающие динамические режимы модели (1) более подробно (рис. 6).

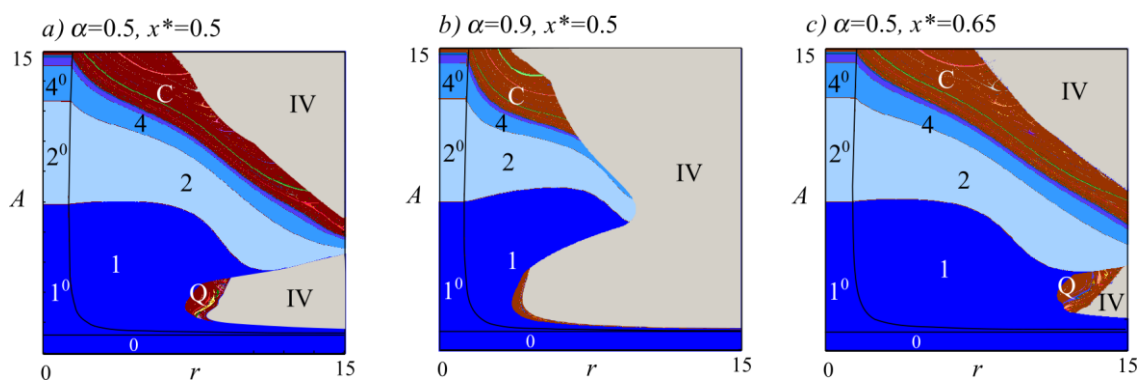


Рис. 6. Карты динамических режимов модели (1) при начальном условии $x_0 = y_0 = 0.1$. Числам соответствуют длины циклов, Q – квазипериодическая динамика, C – хаотическая динамика. IV – область недопустимых значений. 0 – гибель сообщества. Верхний индекс 0 соответствует редуцированному сообществу, когда существует только жертва.

Представленные на рисунке 6 карты динамических режимов демонстрируют, что нетривиальные равновесия могут терять устойчивость как по сценарию Неймарка – Сакера, так и через каскад бифуркаций удвоения периода. Если система имеет одно нетривиальное равновесие и репродуктивный потенциал хищника таков, что еще не

возникла бифуркация Неймарка – Сакера, то с увеличением скорости роста зоопланктона ненулевое стационарное решение теряет устойчивость при переходе через бифуркационную линию, на которой собственные числа Якобиана системы (1) равны (-1) , т.е. возникает 2-цикл, который эволюционирует через каскад бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Если система имеет одно нетривиальное равновесие и репродуктивный потенциал хищника таков, что произошла бифуркация Неймарка – Сакера, тогда с увеличением скорости роста зоопланктона наблюдается смена режимов динамики как на рисунке 3,б, т.е. ненулевое стационарное решение теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера и образуется инвариантная кривая, которая затем «схлопывается» и нетривиальное равновесие становится устойчивым, далее происходит седлоузловая бифуркация и возникшее новое равновесие в перспективе теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода. Наличие прямой и обратной бифуркации Неймарка – Сакера позволяет заключить, что увеличение скорости роста популяции жертвы может стабилизировать нерегулярную динамику хищника. При более высоких значениях r , когда система имеет три нетривиальных неподвижных точки, т.е. произошла седлоузловая бифуркация, картина динамического поведения в общих чертах совпадает с предыдущим случаем, однако все усложняется мультистабильностью.

Обобщая анализ влияния значений параметров системы на ее динамическое поведение отметим, что рост коэффициента, характеризующего давление хищника на популяцию жертвы, приводит к тому, что характерные длиннопериодические колебания с запаздыванием возникают при более низкой скорости роста популяции хищника. В свою очередь увеличение константы полунасыщения существенно расширяет область устойчивости нетривиального равновесия, отодвигая возникновение квазипериодических колебаний в сторону больших значений репродуктивного потенциала хищника r . Отметим, что характерный «не гладкий» вид линии бифуркации Неймарка – Сакера позволяет говорить о сохранении мультистабильности, возникающей в результате того, что система имеет несколько нетривиальных равновесий.

Дополнительно приведённые на рисунке 6 карты позволяют делать выводы об изменении динамики сообщества в результате взаимодействия «хищник – жертва». При нулевом репродуктивном потенциале хищника ($r = 0$) по оси абсцисс представлены динамические режимы зоопланктона в отсутствие хищника, эти режимы соответствуют динамике модели Рикера: при $A < 1$ популяция вырождается, при $1 < A < e^2$ происходит стабилизация численности, при $A > e^2$ наблюдается усложнение динамики через каскад бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Однако если в сообществе появляется хищник, имеющий невысокую скорость роста, то динамика зоопланктона не меняется, однако хищник гибнет из-за недостаточного воспроизводства. Далее увеличивая скорость воспроизводства хищника r , мы можем сравнивать динамику системы без хищника и с ним. В частности видно, что возникновение квазипериодических колебаний – это «заслуга» хищника и взаимодействия «хищник – жертва», поскольку в системе двух связанных моделей Рикера нетривиальное равновесие не теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера [28]. Отметим, что здесь динамика жертвы подстраивается под динамику хищника.

В ряде случаев видно, что увеличение значений коэффициента r не изменяет характер динамики в полном сообществе, т.е. наблюдается, тот же режим, что и в популяции жертвы в отсутствие хищника: другими словами динамика хищника следует за динамикой жертвы. С другой стороны, при высоком значении коэффициента α , характеризующего давление хищника на популяцию жертвы, наблюдается стабилизация 2-цикла за счет того, что хищник выедает излишки жертвы. В случае циклов с большим периодом, с ростом репродуктивного потенциала хищника r реализуется каскад бифуркаций удвоения периода, при этом, чем выше скорость роста

популяции жертвы A , тем при более низких r происходит переход к хаотической динамике, это связано с суперпозицией колебаний в популяциях хищника и жертвы, и отражает тот факт, что колебания численности жертвы определяются динамикой хищника.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе подробно исследована простая модель, описывающая взаимодействие двух видов по типу «хищник – жертва» с дискретным временем. Отметим, что использование систем уравнений с дискретным временем позволяет естественным образом учитывать ритм большинства процессов, протекающих в морских и пресноводных сообществах, которые подвержены циклическим колебаниям интенсивности, связанным с суточным и сезонным ритмом. При этом динамика составляющих рассматриваемое сообщество популяций рыб и зоопланктона описывается хорошо изученной и широко используемой при моделировании популяций моделью Рикера. Представляется естественным использовать именно эту модель для описания сообщества «зоопланктон-рыбы», поскольку она была разработана ихтиологом У.Е. Рикером для описания пополнения запаса популяций рыб. Отметим, что экспоненциальное лимитирование численности (в этой модели) позволяет наблюдать дестабилизацию её динамики только через каскад бифуркаций удвоения периода, бифуркация Неймарка – Сакера в этом случае не возникает, поэтому колебания численности изолированной популяции имеют пилообразный характер. Модель сообщества, состоящего из двух популяций-конкурентов, описываемых связанными уравнениями Рикера, демонстрирует значительно большую сложность и разнообразие динамических режимов: мультистабильность, синфазные и противофазные циклы, однако бифуркация Неймарка – Сакера для нетривиального равновесия в ней также не возникает [28]. Не менее сложной оказалась динамика рассматриваемого в данной работе двух-видового сообщества, взаимодействующего по типу «хищник – жертва», кроме того, здесь возникают новые динамические эффекты, которым трудно найти аналоги в других столько же простых моделях, включающих всего два уравнения.

В частности, предложенная модель может иметь до трех нетривиальных равновесий, обеспечивающих существование полного сообщества. В довольно узкой параметрической области происходит седло-узловая бифуркация, в результате которой, в дополнение к существующему устойчивому нетривиальному равновесию, рождается устойчивое и неустойчивое нетривиальные равновесия. При этом бассейны притяжения двух устойчивых равновесий делят фазовое пространство, в результате чего численность популяций может стабилизироваться, достигая большие или меньшие значения, в зависимости от начальных условий. Помимо седло-узловой бифуркации, порождающей бистабильность устойчивой динамики, нетривиальное равновесие может потерять устойчивость в результате бифуркации Неймарка – Сакера с ростом репродуктивного потенциала хищника (или жертвы), в результате чего сообщество демонстрирует длиннопериодические колебания, напоминающие по форме наблюдаемые в натуральных экспериментах. Далее, на фоне продолжающегося роста бифуркационного параметра, происходит и обратная бифуркация Неймарка – Сакера, в результате которой замкнутая инвариантная кривая схлопывается, и динамика численности сообщества стабилизируется; также возможна потеря устойчивости через каскад бифуркаций удвоения периода. Описанный сценарий рождения и исчезновения инвариантной кривой в фазовом пространстве осложняется мультистабильностью, которая связана с возникновением нерегулярной динамики на фоне ещё не потерявшей устойчивость единственной неподвижной точки до реализации седло-узловой бифуркации. В результате, в некоторой параметрической области фазовое пространство

делят квазипериодический режим и устойчивая динамика. Далее, когда эта единственная нетривиальная неподвижная точка теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера, режимы, возникающие в результате потери её устойчивости, на больших временах сливаются с существующей мультистабильной квазипериодической динамикой.

В заключение отметим, что предложенная в данной работе модель динамики сообщества с дискретным временем, несмотря на предельную простоту, демонстрирует неожиданные динамические эффекты, а также значительное разнообразие и вариабельность динамических режимов, среди которых многие отражают адекватную динамику взаимодействующих видов, наблюдаемую в экспериментальных и природных системах; в том числе тот факт, что влияние факторов внешней среды может изменить тип и характер наблюдаемой динамики. Развитие модели видится в увеличении размерности модели за счёт включения других компонент сообщества явно, в виде дополнительных уравнений.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-21-00243, <https://rscf.ru/project/22-21-00243/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шунтов В.П. *Биология дальневосточных морей России*. Владивосток: ТИНРО-центр, 2016. 604 с.
2. Горбатенко К.М. Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря. *Изв. ТИНРО*. 2016. Т. 184. С. 168–177.
3. Дулепова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона в северо-западной части Берингова моря в современный период. *Изв. ТИНРО*. 2016. Т. 187. С. 187–196.
4. Дулепова Е.П. Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период. *Тр. ВНИРО*. 2018. Т. 174. С. 91–104.
5. Дулепова Е.П. *Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей*. Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. 274 с.
6. Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Pakhomova S.V., Lifanchuk A.V. Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea. *Aquatic Ecology*. 2016. V. 50. № 2. P. 221–234. doi: [10.1007/s10452-016-9570-7](https://doi.org/10.1007/s10452-016-9570-7)
7. Leles S.G., Valentin J.E.L., Figueiredo G.M. Evaluation of the complexity and performance of marine planktonic trophic models. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 2016. V. 88. P. 1971–1991.
8. Бердников С.В., Селютин В.В., Сурков Ф.А., Тютюнов Ю.В. Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 2. Модели популяций и трофодинамики. *Морской гидрофизический журнал*. 2022. Т. 38. № 2. С. 196–217. doi: [10.22449/0233-7584-2022-2-196-217](https://doi.org/10.22449/0233-7584-2022-2-196-217)
9. Scheffer M., Rinaldi S., Kuznetsov Y.A., van Nes E.H. Seasonal dynamics of *Daphnia* and algae explained as a periodically forced predator-prey system. *Oikos*. 1997. P. 519–532.
10. Steffen E., Malchow H., Medvinsky A.B. Effects of seasonal perturbations on a model plankton community. *Environmental Modeling & Assessment*. 1997. V. 2. P. 43–48.
11. Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных

- структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы. *Успехи физических наук*. 2002. Т. 172. № 1. С. 31–66.
12. Petrovskii S.V., Malchow H. A minimal model of pattern formation in a prey-predator system. *Mathematical and Computer Modelling*. 1999. V. 29. № 8. P. 49–63.
 13. Petrovskii S.V., Malchow H. Wave of chaos: new mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics. *Theoretical Population Biology*. 2001. V. 59. № 2. P. 157–174.
 14. Scheffer M., Rinaldi S., Kuznetsov Y.A. Effects of fish on plankton dynamics: a theoretical analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2000. V. 57. № 6. P. 1208–1219.
 15. Medvinsky A.B., Tikhonova I.A., Aliev R.R., Li B.L., Lin Z.S., Malchow H. Patchy environment as a factor of complex plankton dynamics. *Physical Review E*. 2001. V. 64. № 2. P. 021915. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.64.021915>
 16. Неверова Г.П., Жданова О.Л., Абакумов А.И. Дискретная модель сезонного цветения планктона. *Математическая биология и биоинформатика*. 2020. Т. 15. № 2. С. 235–250. doi: [10.17537/2020.15.235](https://doi.org/10.17537/2020.15.235)
 17. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 182 с.
 18. Svirezhev Yu.M. Nonlinearities in mathematical ecology: Phenomena and models. Would we live in Volterra's world? *Ecological Modelling*. 2008. V. 216. P. 89–101.
 19. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н. Трофическая функция коловраток-фитофагов (Rotatoria). Эксперимент и моделирование. *Журнал общей биологии*. 2010. Т. 71. № 1. С. 52–62.
 20. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И. От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций. *Журнал общей биологии*. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.
 21. Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Русаков А.В., Тихонов Д.А., Нуриева Н.И., Терешко В.М. Динамика популяций: математическое моделирование и реальность. *Биофизика*. 2019. Т. 64. № 6. С. 1169–1192.
 22. Неверова Г.П., Жданова О. Л. Сравнительный анализ динамики простых математических моделей планктонного сообщества с различными функциями отклика. *Математическая биология и биоинформатика*. 2022. Т. 17. № 2. С. 465–480. doi: [10.17537/2022.17.465](https://doi.org/10.17537/2022.17.465)
 23. Рикер У.Е. *Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб*. М.: Пищ. пром-ть, 1979.
 24. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151. doi: [10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151)
 25. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Часть I. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2021. № 1. С. 3–18.
 26. Кузнецов А.П., Седова Ю.В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 5. С. 26–43.

27. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 196 с.
28. Kulakov M., Neverova G., Frisman E. The Ricker competition model of two species: dynamic modes and phase multistability. *Mathematics*. 2022. V. 10. № 7. P. 1076. doi: [10.3390/math10071076](https://doi.org/10.3390/math10071076)

Рукопись поступила в редакцию 11.07.2023, переработанный вариант поступил 24.07.2023.

Дата опубликования 12.08.2023.

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Complex Dynamics Modes in a Simple Model of Prey-Predator Community: Bistability and Multistability

Neverova G.P., Zhdanova O.L.

Institute of Automation and Control Processes Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Abstract. The paper proposes and studies a two-component discrete-time model of the prey-predator community considering zooplankton and fish interactions and their development features. Discrete-time systems of equations allow us to take into account naturally the rhythm of many processes occurring in marine and freshwater communities, which are subject to cyclical fluctuations due to the daily and seasonal cycle. We describe the dynamics of fish and zooplankton populations constituting the community by Ricker's model, which is well-studied and widely used in population modeling. To consider the species interaction, we use the Holling-II type response function taking into account predator saturation. We carried out the study of the proposed model. The system is shown to have from one to three non-trivial equilibria, which gives the existence of the complete community. In addition to the saddle-node bifurcation, which generates bistability of stationary dynamics, a nontrivial equilibrium loses its stability according to the Neimark-Sacker scenario with an increase in the reproductive potential of both predator and prey species, as a result of which the community exhibits long-period oscillations similar to those observed in experiments. With the higher bifurcation parameter, the reverse Neimark-Sacker bifurcation is shown to occur followed by the closed invariant curve collapses, and dynamics of the population stabilizes, later losing stability through a cascade of period-doubling bifurcations. Multistability complicates the birth and disappearance of the invariant curve in the phase space scenario by the emergence of another irregular dynamics in the system with the single unstable nontrivial fixed point. At fixed values of the model parameters and different initial conditions, the system considered is shown to demonstrate various quasi-periodic oscillations. Despite extreme simplicity, the proposed discrete-time model of community dynamics demonstrates a wide variety and variability of dynamic modes. It shows that the influence of environmental conditions can change the type and nature of the observed dynamics.

Key words: *discrete-time mathematical model, prey-predator community, zooplankton, Holling-II type response function, dynamic modes, bifurcation.*