

УДК: 517.9, 574.34

Моделирование пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнодействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация

Кулаков М.П.* , Фрисман Е.Я.**

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан,
Еврейская автономная область, Россия*

Аннотация. Предложена математическая модель пространственно-временной динамики системы миграционно связанных двухвозрастных популяций, проживающих на двумерном ареале. Модель представляет собой систему нелокально связанных двумерных отображений. Рассмотрен случай, когда связь или миграция особей возможна в некоторой окрестности (круг, квадрат или ромб), либо случай, когда интенсивность потока мигрантов между территориями падает по мере роста расстояния между ними. Изучаются условия формирования групп синхронных популяций или кластеров, образующих в пространстве структуры типа пятен или полос, перемешанных с уединенными состояниями. Показано, что динамика во времени разных кластеров может существенно отличаться, не быть когерентной и соответствовать одновременно нескольким мультистабильным режимам или потенциальным состояниям локальной популяции. Обнаружено, что такие режимы являются вынужденными и возникают при воздействии (возмущении) на один или нескольких популяций, когда численность перебрасывает в бассейн притяжений другого режима. При сильной связи такие кластеры редки и представлены одиночными выбросами или уединенными состояниями. Однако снижение силы миграционной связи приводит к тому, что эти выбросы возбуждают своих “соседей”, и в их окрестности формируется кластер уединенных состояний, окруженный субпопуляциями с иным типом динамики. Обнаружено, что взаимодействие кластеров с разными типами динамики приводит к формированию большого числа групп с “переходными” режимами динамики, неотмеченными для локальной популяции.

Ключевые слова: *метапопуляция, пространственно-временная динамика, миграция, синхронизация, кластеризация, система связанных отображений.*

ВВЕДЕНИЕ

Изучение особенностей динамики структурированных популяций и сообществ, представленных системами миграционно связанных популяций (метапопуляций или метасообществ), является междисциплинарной задачей, включающей как чисто биологические аспекты поиска причин и механизмов формирования неоднородного

*k_matvey@mail.ru

**frisman@mail.ru

распределения особей по ареалу, так и интересной математической задачей, связанной с исследованием особенностей коллективной динамики связанных нелинейных осцилляторов. Для этих систем наибольший интерес вызывают такие аспекты динамического поведения, как синхронизация и когерентность динамики популяций и сообществ на удаленных территориях, а также механизмы формирования пространственно неоднородного распределения особей по территориям. Традиционным модельным объектом теоретических исследований динамики метапопуляций выступают связанные популяции с непересекающимися поколениями [1, 2, 3, 4], динамика которых описывается, как правило, системами связанных одномерных отображений. Исследование систем связанных популяций, дополнительно обладающих половозрастной структурой встречаются не так часто [5]. Вместе с тем огромное развитие получили исследования связанные с изучением метасообществ – миграционно связанных сообществ, представленные системами хищник–жержва или паразит–хозяин [6, 7, 8].

Описание миграционной связи между структурированными популяциями не менее важно, чем адекватное описание их локальной структуры (учет локальной структуры или межвидовых взаимодействий). Так, если для метапопуляций с непересекающимися поколениями связь между двумя ее субпопуляциями всегда прямо меняет их численность, то в структурированных связь может быть реализована через разные ее поколения. Например, способными к миграции могут быть лишь особи, достигшие определенной стадии развития. В результате, состояние одной популяции способно полностью изменить численность всех связанных с ней субпопуляций с некоторой задержкой, в зависимости от количества поколений. Вместе с тем, миграция может быть моментальной, либо быть длительным во времени процессом, таким образом, что покинувшие в текущем сезоне особи (эмигранты) вольются на новую территорию и будут неотличимы от местных лишь через несколько сезонов, что соответствует миграции на достаточно удаленные территории. Такие виды миграции можно соотнести с диссипативным и инерциальным типом связи, известным из теории связанных нелинейных осцилляторов [9, 10], которые приводят к принципиально разному соотношению синхронных и несинхронных режимов в системах связанных популяций [11]. Кроме того, поток мигрантов между территориями может сложным образом определяться плотностью особей [12] и расстояниями между местообитаниями. Например, в работах [13, 14] исследуется случай, когда сила воздействия отдельного элемента на другие нелинейно ослабевает по мере удаления от этого элемента, что соответствует распространению химических или биологических агентов по типу диффузии.

В данной работе рассматривается подход к построению и исследованию модели с дискретным временем и дискретным пространством, предназначенной для описания и исследования пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале (структурированной метапопуляции). При этом полагается, что особи разных поколений взаимодействуют между собой и мигрируют на большие расстояния. Описываются некоторые способы описания миграционных взаимодействий между удаленными субпопуляциями. Исследуются условия формирования различных пространственно-временных структур типа кластеров, химер, уединенных состояний или диссипативных структур, появление которых, в значительной степени, связано с мультистабильностью локальной популяции.

1. Модель динамики популяции с возрастной структурой и миграцией без “цены”

Рассмотрим уравнения, описывающие пространственно-временную динамику двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале. В простейшем случае ареал имеет прямоугольную форму, который можно разделить равномерной

сеткой с размерами s на k ($N = sk$). В узлах решетки расположены местообитания с проживающими там группами особей, которые будем называть локальными популяциями или субпопуляциями. Пронумеруем эти узлы с помощью двойной индексации (i, j) : i – номер строки ($i = 1, 2, \dots, s$), j – столбца ($j = 1, 2, \dots, k$). Для описания динамики локальной популяции без учета взаимодействия с другими местообитаниями будем использовать следующую модель динамики двухвозрастной популяции с дискретным временем [15]:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = ay_{i,j}(t) \exp(-\rho x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)), \\ y_{i,j}(t+1) = rx_{i,j}(t) + vy_{i,j}(t), \end{cases} \quad (1)$$

где $x_{i,j}(t)$ и $y_{i,j}(t)$ – относительная численность или плотность младшей (неполовозрелой) и старшей (половозрелой) части популяции в t -й номер сезона ($t = 0, 1, 2, \dots$). Модель (1) описывает ситуацию, при которой численность неполовозрелых особей нелинейно зависит от численности обоих возрастных классов, что соответствует плотностно-зависимой регуляции рождаемости, описываемой экспонентой в первом уравнении [15]. При этом старший возрастной класс состоит из выживших в прошлом сезоне половозрелых особей (доля таких особей составляет $0 \leq v < 1$) и тех особей, которые перешли из младшего класса в старший (т.е. за счет выживаемости молоди с интенсивностью $0 < r < 1$). Параметр a в первом уравнении – репродуктивный потенциал; $\rho > 0$ определяет степень участия неполовозрелых особей в плотностно-зависимом регулировании рождаемости.

В представленном виде система (1) – это хорошо изученное двумерное отображение, которое имеет единственную ненулевую неподвижную точку, теряющую устойчивость либо через удвоение периода, либо через образование предельной инвариантной кривой [15]. Кроме того, эта модель в широком диапазоне демографических параметров демонстрирует мультистабильность [16]. В частности, в заметной области параметров в зависимости от начальных численностей $x_{i,j}(0)$ и $y_{i,j}(0)$ формируются либо устойчивая стационарная динамика (в области устойчивости), либо цикл с периодом 3. Соответственно фазовая плоскость делится бассейнами притяжения каждого из этих режимов. Каждый из этих двух режимов определенным образом теряет устойчивость, и формируется два сосуществующих аттрактора. Например, периодическая точка сосуществует с хаотической динамикой (рис. 1,а) или возможно два разных хаотических режима (рис. 1,б).

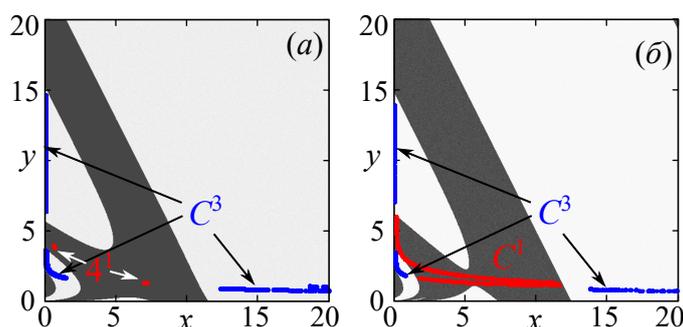


Рис. 1. Бассейны притяжения и характерные аттракторы системы (1) в случае мультистабильности ее динамических режимов при $a = 130$, $r = 0.5$, $v = 0.25$, $\rho = 0.6$ (а), $\rho = 0.8$ (б).

Из всех возможных типов взаимодействий между отдельными субпопуляциями, каждая из которых описывается системой (1), рассмотрим следующий вид связи.

Пусть в конце сезона из каждой субпопуляции некоторая часть половозрелых особей, равная $mvy_{i,j}(t)$ (где $0 \leq m \leq 1$ – коэффициент миграции или сила связи),

одновременно перемещается не только на смежные, но на территории, попавшие в некоторую окрестность радиуса P . Обозначим через S число территорий попавших в эту окрестность (очевидно, что их более двух: $S \geq 2$, если $P \geq 1$). Для начала рассмотрим случай, когда перемещения не имеют “цены”, т.е. ровно все те особи, которые покинули свое родное местообитание (эмигранты), в равных пропорциях и в полном “объеме” пополнят S соседних с ним. Другим словами, будем пренебрегать возможной смертностью во время перемещений. Число особей достигших каждого из местообитаний (иммигранты), очевидно, равно $mvy_{i,j}(t) / S$. Число S в этом случае определяется размером и формой окрестности одиночной популяции с номером (i, j) , в пределах которой возможна миграция. Например, можно определить окрестность в форме квадрата (окрестность Мура, для которой $S = 4P^2 - 1$), или ромба (окрестность фон Неймана, для которой $S = (P + 1)^2 + P^2 - 1$), или даже круга ($S < \pi P^2 - 1$) (рис. 2).

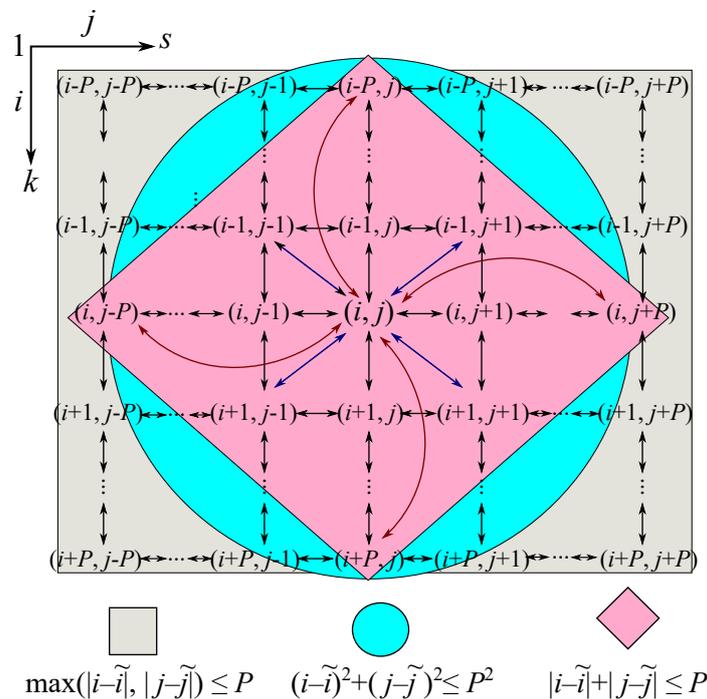


Рис. 2. Окрестность местообитания с номером i, j в форме квадрата, круга и ромба, а также направления миграции по граням и диагоналям прямоугольной решетки в пределах выбранной окрестности.

Будем также считать, что независимо от формы окрестности перемещения между смежными узлами прямоугольной решетки возможны как непосредственно по ее граням, так и по различным диагональным направлениям между противоположащими узлами. Например, если $P = 1$, то (i, j) -я субпопуляция связана с $(i - 1, j)$, $(i, j - 1)$, $(i, j + 1)$ и $(i + 1, j)$, а также с $(i - 1, j - 1)$, $(i - 1, j + 1)$, $(i + 1, j - 1)$ и $(i + 1, j + 1)$ (рис. 2). Если $P > 1$, то она связана абсолютно со всеми субпопуляциями попавшими в этот прямоугольник (ромб или квадрат) и т.д.

С учетом перечисленных предположений и допущений математическая модель динамики численности системы связанных двухвозрастных субпопуляций, проживающих на прямоугольном ареале с размерами s на k ($N = sk$), можно записать в

следующем виде:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = ay_{i,j}(t) \exp(-\rho x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)), \\ y_{i,j}(t+1) = rx_{i,j}(t) + vy_{i,j}(t) + \frac{mv}{S} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i,j,g,h) (y_{g,h}(t) - y_{i,j}(t)), \end{cases} \quad (2)$$

где m – коэффициент миграции или сила связи ($0 \leq m \leq 1$), P – радиус связи ($0 \leq P < N/2$). Функция M задает форму и размер окрестности и равна единице, если местообитание с номером (g, h) попало в заданную окрестность узла (i, j) , в противном случае равна нулю; S – число субпопуляций, с которыми связана (i, j) -я (за исключением ее самой). Это число равно числу событий, когда функция M под знаком двойной суммы равна 1, т.е.:

$$S = \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i,j,g,h) - 1.$$

Для квадратной окрестности функция M имеет вид: $M = \theta(\max(|i-g|, |j-h|) - P)$ (где θ – функция Хевисайда). Очевидно, что в этом случае M всегда равно единице. Для ромба: $M = \theta(|i-g| + |j-h| - P)$, а для круга: $M = \theta((i-g)^2 + (j-h)^2 - P^2)$. В последнем случае, из-за дискретного характера пространственных координат i и j , естественно, требуется некоторое округление, в результате которого окрестность приобретает форму многоугольника.

Последнее слагаемое второго уравнения системы (2) – это разность между числом особей, заселяющих (i, j) -е местообитание (иммигранты), и числом тех, кто покинули эту территорию (эмигрантов), равное $mv y_n^{(i,j)}$. Кроме того, выражение под знаком суммы в системе (2) выбрано в таком виде, которое позволяет исключить ситуацию, при которой особи из (i, j) -й субпопуляции “возвращаются” обратно, которая возможна, если $g = i$ одновременно с $h = j$.

Надо заметить, что в модели (2) при численных расчетах неизбежно возникают нулевые, отрицательные или больше чем размеры ареала индексы g и h , что интерпретируются как достижение края ареала, и соответствующий член системы (2) обнуляется. Однако при этом неизбежно возникает проблема “граничного эффекта” связанная с тем, что субпопуляции, расположенные на краю решетки, оказываются связанными с меньшим числом “соседей” и, соответственно, находятся в более “выгодном” положении, чем те, кто расположены ближе к центру ареала. В результате, их численности могут существенно отличаться, даже при одинаковых прочих условиях. Традиционным приемом, позволяющим избежать столь несвойственное живым системам поведение, является представление ареала в виде двумерного тора. Будем в дальнейшем считать, что первая строка решетки системы (2) связана с последней, а первый столбец с последним, т.е. каждая субпопуляция с номером $(1, j)$ связана с (s, j) , а $(i, 1)$ с (i, k) . Такое представление ареала легко формализуется в виде функции, равной периодическому остатку от деления индексов g и h на размеры решетки, т.е. с помощью замены $g \rightarrow g \bmod s$ и $h \rightarrow h \bmod k$ в выражении под знаком двойной суммы.

2. Примеры режимов динамики

Рассмотрим некоторые режимы динамики системы (2) в случае ареала квадратной формы, состоящем из 2500 местообитания ($k = s = 50$), а также при различных формах окрестности каждой субпопуляции. Зафиксируем следующие значения демографических параметров: $a = 130$, $r = 0.5$, $v = 0.25$, $\rho = 0.6$, которые соответствуют ситуации, представленной на рисунке 1, а – сосуществование в модели (1) колебаний с периодом

4 (результат двух последовательных удвоений периода неподвижной точки – 4^1) и хаотической динамики (хаотический аттрактор C^3 , возникший в результате бифуркаций на основе 3-цикла). Хаотическому режиму соответствует старший показатель Ляпунова ≈ 0.12 . Другими словами, существует два потенциально возможных предельных режима локальной популяции, переход к которым зависит от начальных условий и которые могут определенным образом синхронизироваться, приводя к разным, в общем-то, мультистабильным сценариям пространственно-временной динамики.

В этом случае интересно выяснить, возможно ли сосуществование двух или более пространственных кластеров когерентной динамики, которые демонстрируют два принципиально разных типа динамики во времени. Например, в первом наблюдается периодическая, во втором хаотическая динамика. Надо заметить, что схожие пространственные режимы известны для систем связанных бистабильных осцилляторов: кольцо из осцилляторов ФитцХумо–Нагумо [17] или кубических отображений [18, 19]. В этих моделях при определенных условиях возможна ситуация, когда динамика первого кластера соответствует первому потенциальному состоянию, а второго другому состоянию бистабильного осциллятора. Ранее в [20] похожие режимы были обнаружены в системе (2) в случае одномерного ареала ($s > 1, k = 1$), но лишь для специальных (неслучайных) начальных условий, которые изначально задают некоторую пространственно-временную структуру и форму кластеров, а при случайных, т.е. из изначально несинхронного поведения, таких режимов обнаружить не удалось.

Рассмотрим некоторые из возникающих в системе (2) режимов. Для начала выберем начальные условия, соответствующие однородному распределению особей по ареалу, например, $x_{i,j}(0) = 0.01, y_{i,j}(0) = 0.01$, при которых в системе (2) при любой форме окрестности наблюдается полная синхронизация всех субпопуляций и устойчивые колебания с периодом 4. Далее, будем вносить возмущения (т.е. изменять) численности одной или нескольких субпопуляций.

Сделаем важное пояснение. Далее на рисунках (рис. 3, 4, 5, 7, 8, 9) пространственно-временная динамика представлена двумя способами. Во-первых, в виде трехмерного графика значений численностей $y_{i,j}(t)$ каждой субпопуляции в фиксированный момент времени t в зависимости от их пространственных координат (i, j) (так называемый снимок моментальных состояний) (первые три столбца на рис. 3), а также его плоской версии (правый столбец на рис. 3), где цветом закодировано значение численности в каждом местообитании (справа приведена легенда). Во-вторых, в виде среза асимптотического пространственно-временного режима в разные моменты времени (так называемый профиль) (рис. 4,а-г). Эти срезы или профили представляют собой несколько наложенных друг на друга графиков величины $y_{i,j}(t)$ в разные моменты времени t , построенные в зависимости от выбранной пространственной координаты (j фиксируется, а i меняется, или наоборот). Значения t выбираются достаточно большими (как правило, t от 10000 до 10100) лишь для того, чтобы отбросить все переходные процессы и убедиться, что наблюдаемые асимптотические пространственные структуры устойчивы и не меняются во времени. Однако для большинства приведенных в работе режимов время выхода на устойчивый режим невелико (как правило, на это требуется максимум 1000–2000 итераций модельных уравнений, в зависимости от начальных условий). Каждому значению t соответствует отдельный график – зависимость численности старшего возрастного класса $y_{i,j}$ от ее номера i или j . Часть этих графиков сливается. Если из 100 таких графиков на профиле остается, например, две линии как на рисунке 4,а, то это указывает на устойчивые колебания с периодом 2. Точка пересечения графиков, соответствующих разным значениям t , указывает на то, что справа и слева от нее характер колебаний отличается, например,

колебания оказываются противофазными. Если линии параллельны, то колебания полностью синхронны. Таким образом, профили – это достаточно эффективный способ представления пространственно-временной динамики систем связанных нелинейных осцилляторов [21, 22]. Они позволяют наглядно представить динамику, как отдельного элемента, так и визуально оценить характер коллективного поведения. Например, легко выделить группы или кластеры синхронных элементов, а также оценить период колебаний.

На рисунке 3 показаны пространственные режимы или снимки в разные моменты времени, которые возникают при начальном возмущении в одном элементе с номером (25, 25), т.е. $y_{25,25}(0) = 15$, а также довольно сильной связи и большом радиусе связи, а именно при $m = 0.4$ и $P = 15$.

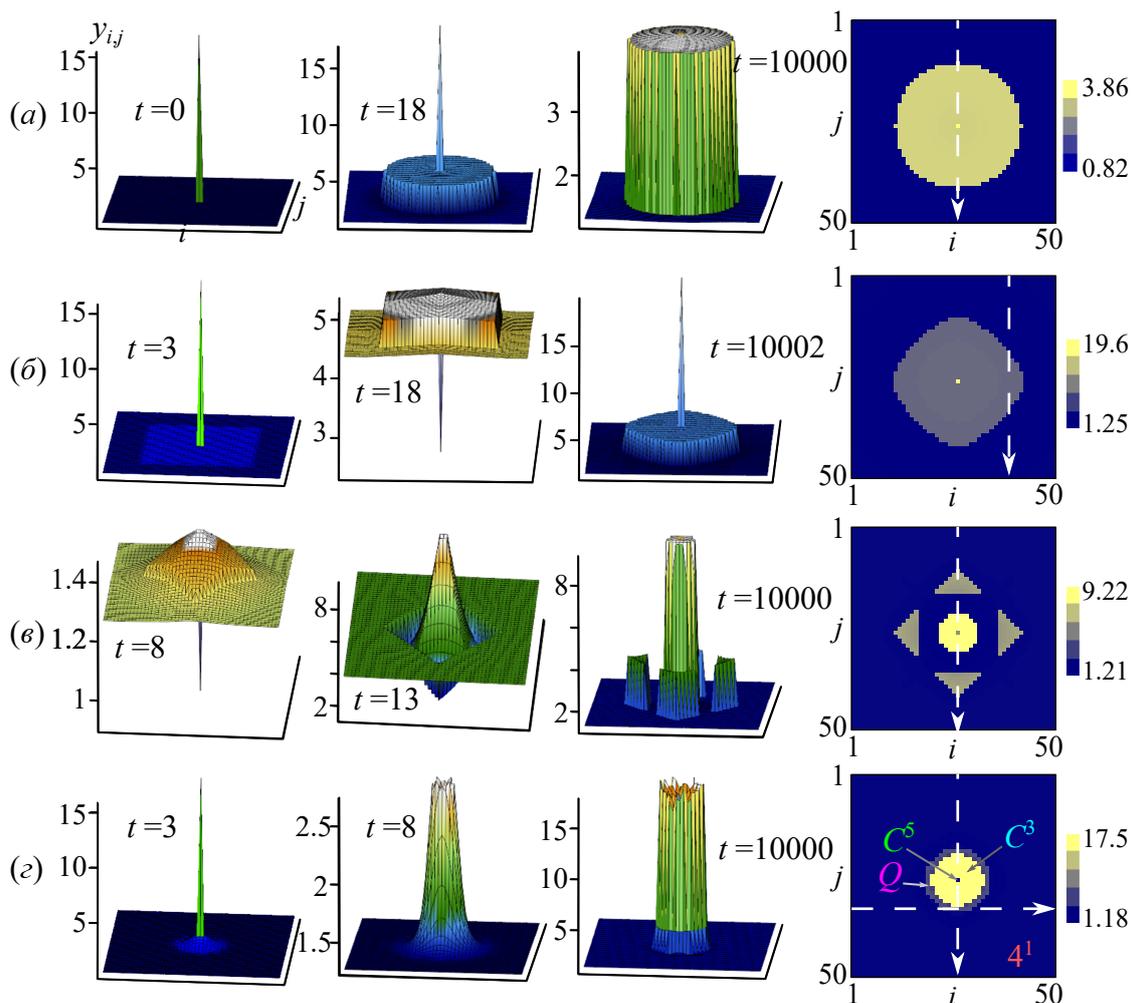


Рис. 3. Эволюция пространственных режимов модели (2) (снимки моментальных состояний) при разных формах окрестности: (а) – круг, (б) – квадрат, (в) – ромб, (г) – окрестности согласно модели (4), рассмотренной ниже. Во всех примерах $k = s = 50$, $a = 130$, $r = 0.5$, $v = 0.25$, $\rho = 0.6$, $P = 15$, $m = 0.4$, $x_{i,j}(0) = 0.01$, $y_{i,j}(0) = 0.01$, $y_{25,25}(0) = 15$.

Как видно, сильный единичный выброс у одной единственной субпопуляции довольно быстро распространяется и, в общем-то, раскачивает колебания связанных с ней субпопуляций, таким образом, что период и амплитуда их колебаний значительно возрастает (рис. 3 и 4). Скорость распространения этого возмущения, очевидно, зависит от радиуса и силы связи, и от величины самого воздействия. Кроме того, можно указать

минимальную величину воздействия на единственную популяцию, которая приводит к формированию такой пространственно-временной динамики ($y_{25,25}(0) > 6.5$). В случае воздействия одновременно на несколько субпопуляций эта пороговая величина значительно падает.

В приведенных примерах (рис. 3 и 4) среди субпопуляций можно выделить, как минимум, две группы или кластера синхронных элементов, форма и размер которых частично повторяет вид выбранной в каждом случае окрестности. Первый кластер состоит из популяций, на которые выброс не повлиял, и характер их динамики качественно не изменился (наблюдаются синхронные колебания с периодом 4). Второй состоит из популяций с иным типом динамики. Например, в случае ромбовидной окрестности субпопуляции в центре ареала демонстрируют колебания с большим конечным периодом, но не кратным 4 (рис. 4,в). Либо в случае квадратной и круглой окрестности характер динамики в разных кластерах отличается лишь фазой колебаний (рис. 4,а–б). Кроме того несложно заметить, что субпопуляция с номером (25, 25), которая вносит начальное возмущение в однородное распределение, во всех примерах стоит “особняком” от других, оказывается несинхронной своим соседям и продолжает демонстрировать одиночный выброс численности, как например в случае круглой окрестности (рис. 4,а). Добиться ее синхронизации с соседями удастся при значительном увеличении размаха возмущения или увеличении числа субпопуляций, на которые оказывается сильное воздействие.

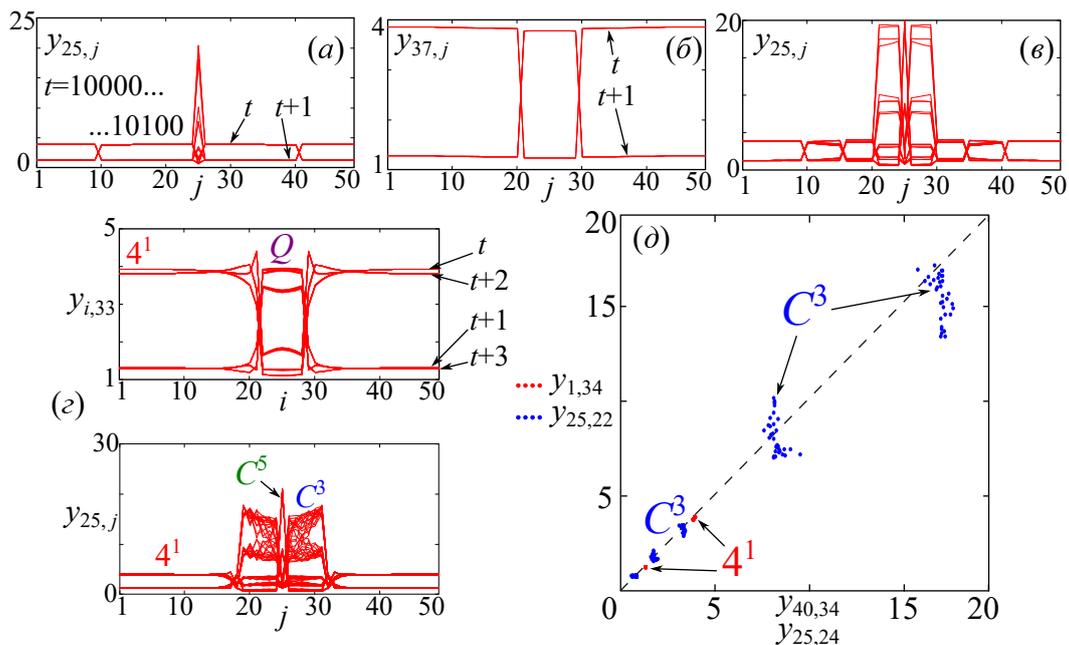


Рис. 4. (а–г) – Одномерные срезы (профили) пространственно-временной динамики системы (2) вдоль выделенных на рис. 3 направлений: (а) – круглая окрестность, (б) – квадратная, (в) – ромб, (г) – профили режима модели (4), (д) – фазовый портрет, демонстрирующий характер динамики в кластерах модели (4).

На рисунке 5 показаны примеры пространственно-временной динамики модели (2) при двукратной увеличении начального возмущения, т.е. при $y_{25,25}(0) = 30$. В этом случае субпопуляция с номером (25, 25) синхронизируются, и образует кластер с несколькими своими соседями, но отнюдь не со всеми из окрестности радиуса P . Кроме этой группы можно дополнительно выделить два кластера отличающиеся типом динамики. Например, для круглой и ромбовидной окрестности первый кластер – это синфазная динамика субпопуляций, для которых при приближении к центральному кластеру медленно растет

с разной степенью синхронизации. Квадратная и ромбовидная окрестность не всегда соотносится с видом кластеров, которые в ряде случаев состоят из нескольких групп правильных форм. Например, на рисунке 4,в показана пространственная структура, возникающая в случае ромбовидной окрестности, представленная треугольными и круглыми кластерами. На рисунке 5,б квадратной окрестности соответствует кластеры, которые выглядят как пересечение круга, квадрата и ромба. Формирование столь экзотических пространственных структур, на первый взгляд, можно объяснить выбранными начальными условиями, однако, в большей степени это связано со следующим обстоятельством.

В системе (2) сила связи между всеми одиночными субпопуляциями в пределах окрестности любой формы оказывается одинаковой, т.е. эмигранты из (i, j) -го местообитания в равных пропорциях пополняют связанные с ним субпопуляции. В результате, смежные территории, удаленные на одно местообитание в любом направлении, будут пополняться тем же числом особей, что более удаленные местообитания (на $2, 3, \dots, P$). Достигнув края окрестности, число эмигрантов резко падает до нуля без каких либо переходных состояний, что содержательно не корректно. Это означает что в ходе перемещения без какой либо “цены” особи кроме того, что не испытывают сопротивления и рассеяния, имеют очевидный барьер, через который за один сезон они неспособны перебраться. В результате, субпопуляции, попавшие в окрестность элемента с сильным выбросом ($y_{25,25}(0)$), как правило, оказываются синхронными из-за равной силы связи между ними. Именно поэтому форма кластера, в той или иной степени, повторяет форму окрестности, а его размер в точности равен радиусу связи.

3. Модель динамики популяции с возрастной структурой и миграцией по типу диффузии

Чтобы избавиться от обозначенной выше некорректности, определим окрестность одиночной популяции в более общем виде. Пусть суммарная доля особей, которые каждый сезон покидают (i, j) -е и пополняют другие равно m ($0 \leq m \leq 1$), а доля достигающих каждого из них (с номерами (g, h)) падает по мере их удаления от (i, j) -го, т.е. будем считать, что поток мигрантов испытывает сопротивление и соответствует диффузии особей. Для описания такой зависимости существует несколько простых функций. Например, гиперболическая или экспоненциальная функция (рис. 6,а и 6,б), которые в случае одномерного ареала ($k = 1, s > 1$) соответственно имеют вид:

$$\mu(i, g) = \frac{m}{c|i-g|^\alpha} \text{ и } \mu(i, g) = \frac{m}{c} \exp(-\alpha|i-g|),$$

с дополнительным условием $\mu = 0$, если $i = g$. Параметр α здесь задает степень затухания силы связи от расстояния [13, 14]. Величина c , по аналогии с S в модели (2), рассчитывается так, чтобы обеспечить равенство между числом особей покинувших i -е местообитание (эмигранты) и теми, кто пополняет каждое g -е (иммигранты), для этого в одномерном случае должно выполняться равенство:

$$\sum_{g=1}^s \mu(i, g) = m,$$

тогда:

$$c = \sum_{g=1}^s \frac{1}{|i-g|^\alpha} - 1 \text{ и } c = \sum_{g=1}^s \exp(-\alpha|i-g|) - 1$$

для гиперболической или экспоненциальной зависимости соответственно. В этом случае, также как и в модели (2), отсутствует смертность в ходе миграции, т.е. число эмигрантов равно числу эмигрантов. Для того чтобы описать смертность, т.е. ввести рассеяние в миграционный поток, достаточно потребовать:

$$0 < \sum_{g=1}^s \mu(i, g) < m.$$

Однако, далее, ограничимся случаем без рассеяния особей, и будем считать, что смертность в ходе миграции неявно включена в общую смертность.

Рассмотрим другую зависимость [23, 24], заданную в форме гауссовой кривой, которая имеет более пологую вершину и точку перегиба (рис. 6,в). В двумерном случае она имеет вид:

$$\mu(i, j, g, h) = \frac{m}{c} \exp\left(-\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{P}\right). \quad (3)$$

Величина c в случае отсутствия рассеяния миграционного потока равна:

$$c = \sum_{g=1}^s \sum_{h=1}^k \exp\left(-\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{P}\right) - 1.$$

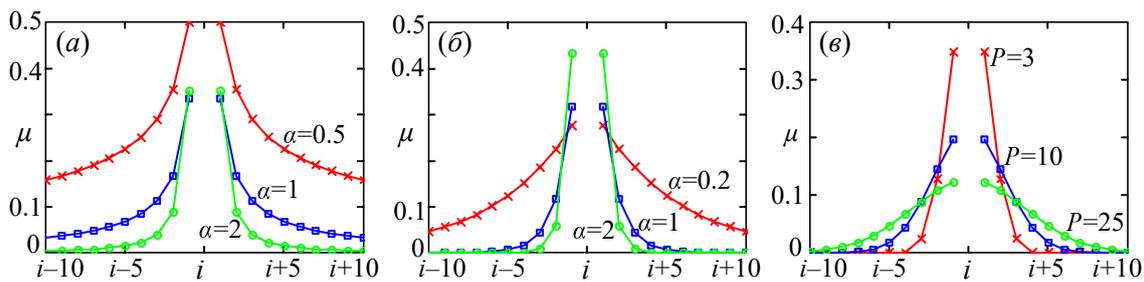


Рис. 6. Доля эмигрантов из i -го местообитания пополняющих местообитания с номером $g = i \pm 1, i \pm 2, \dots$: (а) – гиперболическая, (б) – экспоненциальная и (в) – зависимость (3) при $m = 0.9$ (остальные параметры указаны на графиках).

Из-за своего вида, функция (3), в отличие от гиперболической или экспоненциальной зависимостей, падает быстрее для более удаленных субпопуляций, чем для смежных с (i, j) -й. В результате, при любом m значения функции (3) в точках расположенные далее чем P от точки (i, j) оказываются существенно меньше, чем 10^{-6} . Будем в дальнейшем пренебрегать столь низкими значениями μ и считать, что субпопуляции расположенные друг от друга далее чем P несвязанны. Как и для модели (2), в данном случае оказывается, что дрейф особей из (i, j) -й субпопуляции возможен в некоторой, очевидно, круглой окрестности радиуса P с размытыми границами. В этом случае для уменьшения объемов вычисления величину c можно рассчитывать лишь по элементам, попавшим в круг радиуса P .

С учетом перечисленных предположений модель (2) преобразуется к виду:

$$\begin{cases} x_{i,j}(t+1) = ay_{i,j}(t) \exp(-\rho x_{i,j}(t) - y_{i,j}(t)), \\ y_{i,j}(t+1) = rx_{i,j}(t) + vy_{i,j}(t) + \\ + \frac{mv}{c} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i, j, g, h) \mu(i, j, g, h) (y_{g,h}(t) - y_{i,j}(t)), \end{cases} \quad (4)$$

где функция $M = \theta((i-g)^2 + (j-h)^2 - P^2)$ необходима для отбрасывания малых значений μ . Нормирующая величина в этом случае оказывается постоянной, независимой от координат (i, j) , и находится по формуле:

$$c = \sum_{g=-P}^P \sum_{h=-P}^P \theta(g^2 + h^2 - P^2) \exp\left(-\frac{g^2 + h^2}{P}\right) - 1.$$

Рассмотрим закономерности формирования пространственно-временных режимов модели (4).

На рисунках 3, 4, 5 режимы системы (4) приведены в сравнении с режимами модели (2) при одних и тех же значениях популяционных и миграционных параметров (радиус и сила связи), а также одних и тех же начальных условиях (возмущение однородного распределения одиночным выбросом). Как видно, несмотря на столь сложное определение окрестности субпопуляции через функцию (3), форма наблюдаемых кластеров, как правило, совпадает – формируется кластер круглой формы. Однако из-за того, что сила связи падает по мере удаления от субпопуляции с номером $(25, 25)$, вносящей возмущение, размер кластера всегда оказывается меньше чем радиус связи. Кроме того, снижение силы связи с расстоянием приводит к тому, что довольно далекие, но прямо связанные субпопуляции (попавшие в окрестность радиуса P) оказываются несинхронными или их степень синхронизации оказывается различной. Например, вокруг центрального кластера с хаотической несинхронной динамикой и одиночного выброса (субпопуляция с номером $(25, 25)$) появляется кластер переходной динамики – кольцо из синхронных элементов с нерегулярной динамикой (обозначенное как Q на рис. 3,г и 4,д). В отличие от случаев с простыми окрестностями (круг, квадрат или ромб), для которых четко выделяется граница между двумя кластерами. В результате, модель (4) в случае мультистабильности одиночной популяции демонстрирует большое разнообразие режимов динамики отдельных субпопуляций – от полной синхронизации (кластер 4^1 на рис. 5,г), хаотической синхронизации (C^3) до режима близкого к пространственно-временному хаосу (C на рис. 7,г), а также переходных состояний (Q).

4. Сложные пространственные структуры модели (4)

В случае более сложных начальных условий (например, случайных) форма наблюдаемых пространственных узоров и характер динамических режимов отдельных элементов моделей (2) и (4) существенно зависит от вида окрестности каждой субпопуляции. Например, квадратной и ромбовидной соответствуют довольно угловатые с множеством изломов узоры, и лишь круглой или окрестности типа (3) соответствуют узоры с плавными очертаниями типа пятен или полос разных форм и размеров (см. рис. 8 и 9).

Рассмотрим некоторые пространственные структуры, возникающие в модели (4). Для начала выберем начальные условия, соответствующие возмущению одновременно двух субпопуляций, а именно: $x_{i,j} = 0.01$, $y_{i,j} = 0.01$, $y_{18,30} = 10$, $y_{30,20} = 35$. Остальные параметры оставим теми же, что использовались выше, т.е. $k = s = 50$, $a = 130$, $\rho = 0.6$, $s = 0.5$, $v = 0.25$, а параметры связи будем варьировать.

Как видно из рисунка 7,а, с течением времени вокруг субпопуляций с номерами $(18, 30)$ и $(30, 20)$ на фоне синхронной динамики (4^1) формируется два кластера, которые через серию переходных процессов сливаются и образуют группу соприкасающихся кластеров (рис. 7,б). Внутри этой группы можно выделить минимум 4 кластера с принципиально разным характером колебаний численностей: Q – переходная динамика между кластерами, которые отличаются степенью синхронизации, а именно C^6 и C^{10}

– хаотические почти синхронные (когерентные) колебания численностей близкие к 6- и 10-циклу и C – пространственно-временной хаос. Характер динамики отдельных элементов из этих групп показан на рисунке 7,г. В случае пространственно-временного хаоса субпопуляции демонстрируют абсолютно нерегулярные флуктуации, как во времени, так и в пространстве. Надо заметить, что довольно наглядным критерием такой динамики (помимо вычисления показателей Ляпунова и размерности аттрактора) служит плотно заполненный квадрат симметричный биссектрисе, который состоит из точек на фазовом портрете, построенный для одной или нескольких пар элементов (см. вставку на рис. 7,г) [13, 21]. Например, пары из одного кластера ($y_{12,33}$ и $y_{13,33}$) образуют небольшие вытянутые вдоль биссектрисы первого координатного угла сгустки, что указывает на их частичную синхронизацию. В то время как пары ($y_{20,33}$ и $y_{23,33}$) стремятся заполнить некоторую двумерную область, что может указывать на их принципиально несинхронное поведение, т.е. динамика этих субпопуляций оказывается несвязанной.

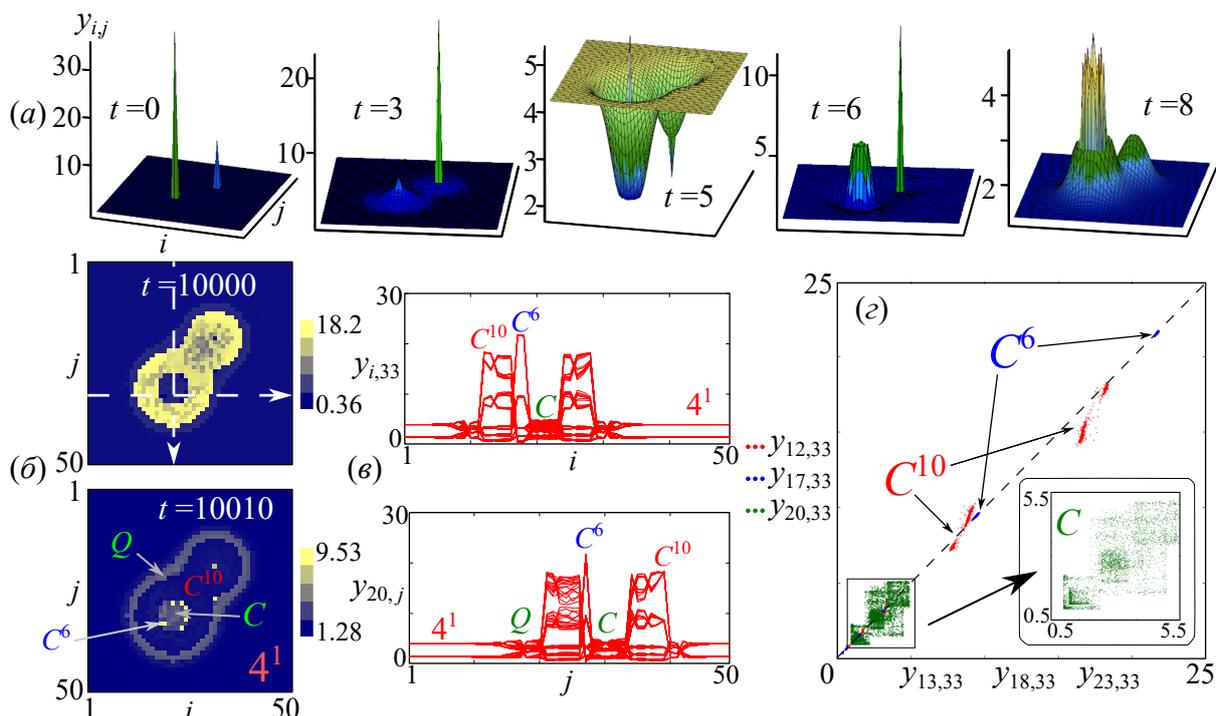


Рис. 7. (а) – Процесс формирования сложной пространственной структуры (б) при взаимодействии волн от возмущения численностей двух субпопуляций; (в) – профили пространственно-временного режима модели (4), демонстрирующий характер динамики внутри кластеров, (г) – фазовый портрет, показывающий характер динамики численности некоторых пар субпопуляций при $P = 15$, $m = 0.5$.

Отдельного внимания заслуживают режимы C^6 представленные довольно нерегулярными одиночными выбросами численностей, которые в подобных системах называют уединенными состояниями [19, 25]. Они примечательны своим довольно случайным расположением на решетке и амплитудой, которая, как правило, много выше, чем у остальных элементов. По всей видимости, существование уединенных состояний связано с внутренними свойствами моделируемой системы (возможно из-за мультистабильности парциальной системы), а не начальными возмущениями, так как их расположения не коррелирует с начальной численностью.

В случае если возмущения однородного распределения носят более нерегулярный характер, например, случайным образом выбираются субпопуляции с большими и малыми численностями в начальный момент времени, то возникающие

пространственные структуры представлены большим числом уединенных состояний. В этом случае их расположение также случайно и не коррелирует с начальным распределением. Такая ситуация возможна при не очень большой связи.

Интересна ситуация, когда при сильной связи в окрестности уединенного состояния происходит полная или частичная синхронизация и образуется множество кластеров синхронных субпопуляций в форме пятен или ячеек синхронной динамики различного размера. На рисунке 8,а приведен пример такого пространственно-временного режима при достаточно сильной связи ($P = 24, m = 0.98$), а также начальных условиях, сгенерированных генератором равномерно распределенной случайной величины: $y_{i,j} \sim U[y_{\min}, y_{\max}]$, где y_{\min} и y_{\max} – минимальное и максимальное значение численности (в данном примере значения $y_{i,j}$ выбираются от 4 до 45). При слабой силе или радиусе связи происходит быстрое разрушение такой пространственной структуры и формируется некогерентный режим, который характеризуется тем, что динамика субпопуляции на разных территориях представлен смесью несинхронных колебаний с разными периодами и амплитудами.

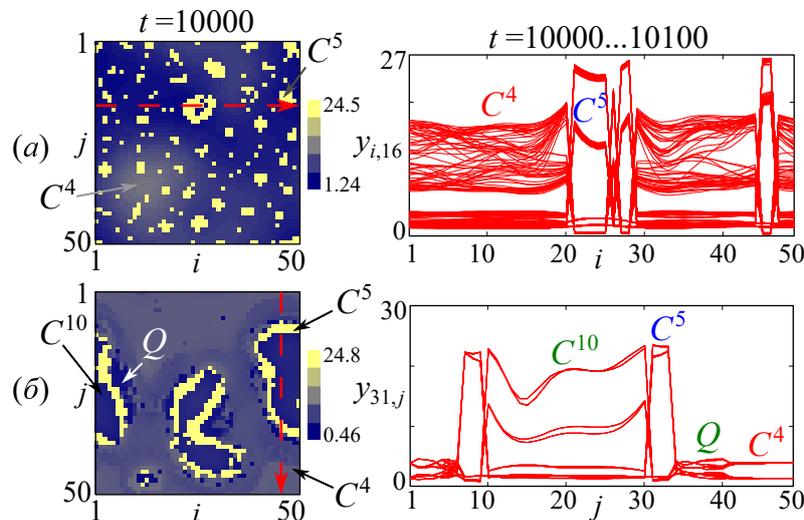


Рис. 8. (а) – Пример кластеров в виде пятен, состоящих из синхронных субпопуляций (C^5) на фоне некогерентных хаотических колебаний в виде пространственных волн (C^4) при $P = 24, m = 0.98, x_{i,j} = 0.01, y_{i,j} \sim U[4, 45]$. (б) – Примеры кластеров в форме закрученных ячеек при $P = 20, m = 0.98, x_{i,j} = 0.01, y_{i,j} \sim U[11, 20]$.

Ранее в [20] было показано, что в подобных моделях характер индивидуальной и коллективной динамики, также как тип пространственных структур, в значительной степени определяется размахом начальных возмущений, т.е. зависит от параметров y_{\min} и y_{\max} . Можно показать, что в модели (4) при большом размахе возникают режимы, сочетающие несколько типов динамики – кластеры синхронных (C^5) в форме небольших ячеек на фоне несинхронных режимов (C^4), а также многочисленные уединенные состояния (рис. 8,а). При уменьшении размаха размер этих ячеек растет, их форма приобретает сложный закрученный вид, а динамика в кластерах становится более разнообразной (рис. 8,б). Например, на рисунке 8,б, между кластерами с большой амплитудой и фоном со слабыми флуктуациями (C^4) можно выделить тонкую (от 1 до 5 субпопуляций) границу (C^5), на которой численность оказывается примерно одинаковой, а динамика синхронной, в то время как в центре отмечаются “провалы” численностей с частичной синхронизацией (C^{10}). В первом случае (рис. 8,а) пространственная динамика каждой группы во времени выглядит независимой (некогерентной), лишь отмечается небольшой подъем численностей субпопуляций на границах кластеров, а

именно, после спада численности в кластере C^5 отмечается подъем у группы C^4 и наоборот. Во втором случае (рис. 8,б) динамика в разных частях ареала оказывается более связанной. Причем таким образом, что возмущение от центрального кластера C^{10} распространяется к граничным субпопуляциям C^5 , а затем быстро рассеивается через переходную пространственную динамику Q при взаимодействии с фоновым синхронным режимом 4^1 .

Напротив, при достаточно малом размахе начальных условий ($y_{i,j} \sim U [0.4, 1.7]$) пространственные структуры оказываются максимально простыми (за исключением случая полной синхронизации) – формируется небольшое число ячеек или полос, представленных практически когерентной динамикой на всем ареале и небольшим числом уединенных состояний. Пример таких структур показан на рисунке 9. Такие узоры являются наиболее типичными для модели (4), так как встречается в большей части численных экспериментов при данных начальных условиях (более чем в 90% случаев). Интересно показать, что при вариации параметров связи эти ячейки изменяются в размерах, дробятся на части и их число растет, либо они вытягиваются в полосы (рис. 9,б) и приобретают закрученную форму (рис. 9,в). При достаточно небольшом радиусе связи уединенные состояния синхронизируются и образуют кластеры (рис. 9,г). То есть в этом случае вновь появляются пространственные структуры, приставленные двумя и более типами кластеров, которые наблюдаются при сильном размахе начальных условий или специальных начальных условиях. Однако в этом случае, кластеры оказываются более “чистыми” – без переходных состояний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложена математическая модель пространственной динамики связанных двухвозрастных популяций (структурированная метапопуляция), в которой миграция особей возможна в некоторой окрестности, а интенсивность потока мигрантов падает с удалением от субпопуляции. В результате показано, что при определенных условиях в таких метапопуляциях формируется два или более кластера, характер динамики которых отличается не только фазой (когда динамика всех локальных популяций когерентна), сколько амплитудами и периодами колебаний (когда кластеры принципиально не когерентны между собой). Характер динамики каждого такого кластера, как правило, соответствует каждому мультистабильному режиму одиночной двухвозрастной популяции или их комбинации. Например, один кластер может испытывать колебания с периодом 4, а другой демонстрировать нерегулярные колебания, или периоды колебаний в разных кластерах могут существенно отличаться и не быть кратными, или наблюдаются кластеры с переходными типами динамики. Частым случаем такого поведения являются уединенные состояния – случайно расположенные на ареале одиночные популяции, демонстрирующие сильные выбросы численностей. Появление этого режима, по всей видимости, обязано мультистабильности локальной популяции и большой чувствительностью к малым флуктуациям начальных условий. Поэтому, уединенные состояния являются довольно случайными событиями. Кроме того, обнаружено, что в ряде случаев они образуют кластеры. В результате, например, формируется режим сосуществования кластеров хаотической (по сути, пространственно-временной хаос) и периодической динамики (однородное распределение). Однако ряд начальных условий приводит к трем или более видам кластеров, динамика которых значительно сложнее, чем у одиночной популяции, что указывает на существенную роль пространственной структуры, в частности, способа расселения на формируемую динамику в кластерах.

Обнаружено, что наиболее типичными пространственными структурами в предложенной модели являются пятна (ячейки) или полосы синхронных субпопуляций,

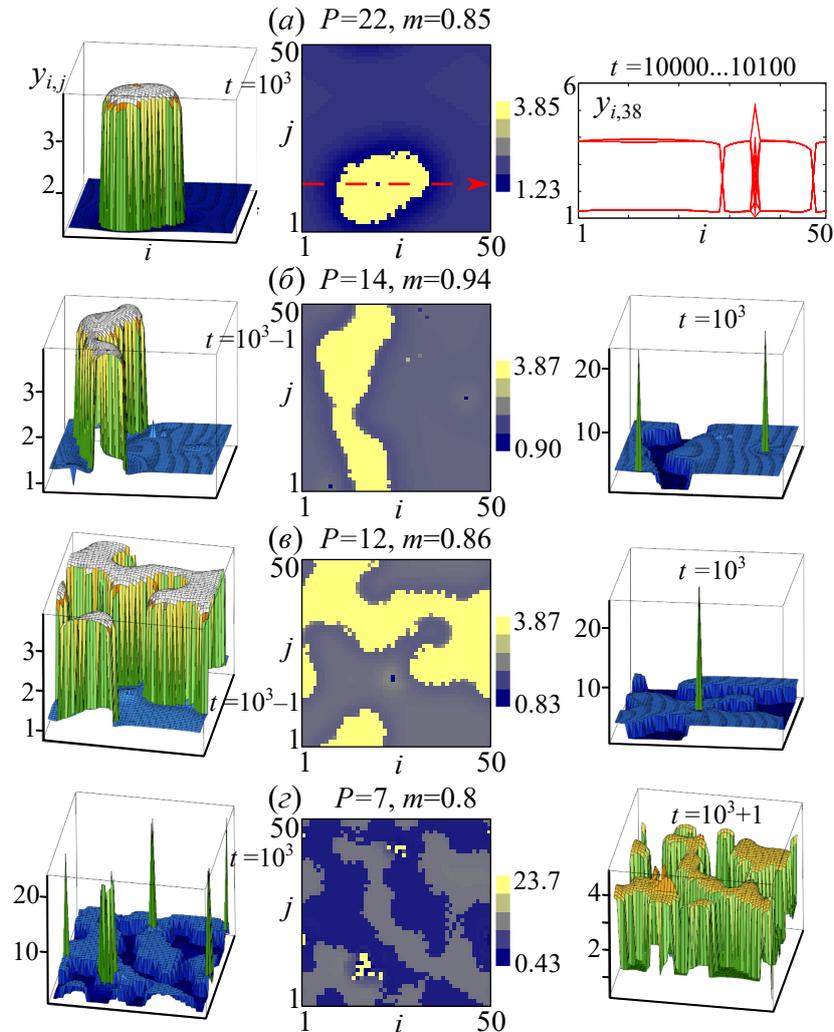


Рис. 9. Эволюция типичных пространственных структур системы (4) при вариации параметров связи: (а) – пятно или ячейка, (б) – полоса, (в) – закрученная полоса, (г) – полосы смешанные с пятнами из уединенных состояний при $x_{i,j} = 0.001$, $y_{i,j} \sim U [0.4, 1.7]$.

которые в большинстве случаев разбавлены уединенными состояниями. В контексте изучения динамики связанных популяций появление пятен соответствует синхронизации динамики относительно близких субпопуляций в некоторой окрестности. Особенно интересно, что это может происходить на фоне несинхронной динамики или флуктуаций с малой амплитудой. В этом случае можно говорить, что ячейки образуют группы неотличимые от локальных популяций. Протяженные полосы, которые тянутся через всю территорию, сигнализируют о том, что имеет место синхронизация довольно удаленных субпопуляций вдоль некоторых направлений, т.е. существует определенный миграционный коридор, по которому наблюдается наиболее интенсивный поток особей. Интересно, что довольно спонтанно эти полосы скручиваются, образуя причудливые формы. Уединенные состояния наблюдаемы в этом случае, на наш взгляд, вполне вписываются в термин “вспышка массового размножения”, характерного для некоторых насекомых (например, для сибирского шелкопряда, саранчи и др.). Это явление аналогично уединенным состояниям характеризуется быстрым нарастанием численности одиночной субпопуляции, после которого следует резкий спад. Более того, это состояние оказывается когерентным выбросам на других территориях, что указывает на принципиальную возможность прогноза таких явлений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00073 а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Udawadia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling. *Applied Mathematics and Computation*. 1997. V. 82. P. 137–179. doi: [10.1016/S0096-3003\(96\)00027-6](https://doi.org/10.1016/S0096-3003(96)00027-6)
2. Wysham D.B., Hastings A. Sudden Shift Ecological Systems: Intermittency and Transients in the Coupled Riker Population Model. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2008. V. 70. P. 1013–1031. doi: [10.1007/s11538-007-9288-8](https://doi.org/10.1007/s11538-007-9288-8)
3. Manica V., Silva J.A.L. The Influence of Temporal Migration in the Synchronization of Populations. *Trends in Applied and Computational Mathematics*. 2015. V. 16. No. 1. P. 31–40. doi: [10.5540/tema.2015.016.01.0031](https://doi.org/10.5540/tema.2015.016.01.0031)
4. Franco D., Ruiz-Herrera A. To connect or not to connect isolated patches. *Journal of Theoretical Biology*. 2015. V. 7. P. 72–80. doi: [10.1016/j.jtbi.2015.01.029](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.01.029)
5. Castro M.L., Silva J.A.L., Justo D.A.R. Stability in an age-structured metapopulation model. *J. Math. Biol.* 2006. V. 52. P. 183–208. doi: [10.1007/s00285-005-0352-4](https://doi.org/10.1007/s00285-005-0352-4)
6. Goldwyn E.E., Hastings A. The roles of the Moran effect and dispersal in synchronizing oscillating populations. *Journal of Theoretical Biology*. 2011. V. 289. No. 21. P. 237–246. doi: [10.1016/j.jtbi.2011.08.033](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.08.033)
7. Comins H.N., Hassell M.P., May R.M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Animal Ecology*. 1992. V. 61. P. 735–748. doi: [10.2307/5627](https://doi.org/10.2307/5627)
8. Huang T., Zhang H. Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator–prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2016. V. 91. P. 92–107. doi: [10.1016/j.chaos.2016.05.009](https://doi.org/10.1016/j.chaos.2016.05.009)
9. Кузнецов С.П. Универсальность и подобие связанных систем Фейгенбаума. *Изв. Вузов: Радиофизика*. 1985. Т. 27. № 8. С. 991–1007.
10. Кузнецов А.П., Кузнецов С.П. Критическая динамика решеток связанных отображений у порога хаоса. *Изв. вузов. Радиофизика*. 1991. Т. 34. № 10–12. С. 1079–1115.
11. Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: анализ синхронизации циклов. *Региональные проблемы*. 2013. Т. 16. № 1. С. 5–15.
12. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2009. V. 11. No. 2. P. 1005–1016. doi: [10.1016/j.nonrwa.2009.01.036](https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2009.01.036)
13. Vasconcelos D.B., Viana R.L., Lopes S.R., Batista A.M., Pinto S.E. de S. Spatial correlations and synchronization in coupled map lattices with long-range interactions. *Physica A*. 2004. V. 343. P. 201–218. doi: [10.1016/j.physa.2004.06.063](https://doi.org/10.1016/j.physa.2004.06.063)
14. Viana R.L., Batista A.M., Batista C.A.S., Iarosz K.C. Lyapunov spectrum of chaotic maps with a long-range coupling mediated by a diffusing substance. *Nonlinear Dynamics*. 2017. V. 87. No. 3. P. 1589–1601. doi: [10.1007/s11071-016-3135-0](https://doi.org/10.1007/s11071-016-3135-0)
15. Frisman E.Y., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex dynamics of the population with a simple age structure. *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. No. 12. P. 1943–1950. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2011.03.043](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.043)
16. Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Мультистабильность в моделях динамики миграционно-связанных популяций с возрастной структурой. *Нелинейная динамика*. 2014. Т. 10. № 4. С. 407–425. doi: [10.20537/nd1404002](https://doi.org/10.20537/nd1404002)
17. Shepelev I.A., Vadivasova T.E., Bukh A.V., Strelkova G.I., Anishchenko V.S. New

- type of chimera structures in a ring of bistable FitzHugh–Nagumo oscillators with nonlocal interaction. *Physics Letters A*. 2017. V. 381. No. 16. P. 1398–1404. doi: [10.1016/j.physleta.2017.02.034](https://doi.org/10.1016/j.physleta.2017.02.034)
18. Shepelev I.A., Bukh A.V., Vadivasova T.E., Anishchenko V.S., Zakharova A. Double-well chimeras in 2D lattice of chaotic bistable elements. *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* 2018. V. 54. P. 50–61. doi: [10.1016/j.cnsns.2017.05.017](https://doi.org/10.1016/j.cnsns.2017.05.017)
 19. Шепелев И.А., Вадивасова Т.Е. Уединенные состояния в 2D-решетке бистабильных элементов при глобальном и близком к глобальному характере взаимодействия. *Нелинейная динамика*. 2017. Т. 13. № 3. С. 317–329. doi: [10.20537/nd1703002](https://doi.org/10.20537/nd1703002)
 20. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой. *Нелинейная динамика*. 2018. Т. 14. № 1. С. 13–31. doi: [10.20537/nd1801002](https://doi.org/10.20537/nd1801002)
 21. Crutchfield J.P., Kaneko K. Phenomenology of Spatio-Territorial Chaos. In: *Directions in Chaos – Volume 1*. Ed. Hao B-L. 1987. P. 272–353. doi: [10.1142/9789814415712_0008](https://doi.org/10.1142/9789814415712_0008)
 22. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D*. 1990. V. 41. P. 137–172. doi: [10.1016/0167-2789\(90\)90119-A](https://doi.org/10.1016/0167-2789(90)90119-A)
 23. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants. *Ecol. Modelling*. 1990. V. 52. P. 207–223. doi: [10.1016/0304-3800\(90\)90016-A](https://doi.org/10.1016/0304-3800(90)90016-A)
 24. Кулаков М.П. Об одной модели миграционно связанных популяций с дальнедействующими взаимодействиями. *Региональные проблемы*. 2018. Т. 21. № 2. С. 52–60. doi: [10.31433/1605-220X-2018-21-2-52-60](https://doi.org/10.31433/1605-220X-2018-21-2-52-60)
 25. Jaros P., Brezetsky S., Levchenko R., Dudkowski D., Kapitaniak T., Maistrenko Y. Solitary states for coupled oscillators with inertia. *Chaos*. 2018. V. 28. Article No. 011103. doi: [10.1063/1.5019792](https://doi.org/10.1063/1.5019792)

Рукопись поступила в редакцию 26.10.2018.

Дата опубликования 17.01.2019.