

===== МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ =====

Режимы динамики двухвозрастной популяции при плотностно-зависимой регуляции выживаемости особей

Лютарь В.П.* , Неверова Г.П.**

Институт автоматики и процессов управления, Владивосток, Россия

Аннотация. В рамках данной работы исследуется модель динамики численности структурированной лимитированной популяции с дискретным временем. Предполагается, что к началу очередного репродуктивного периода популяция представлена двумя группами: младший (неполовозрелые) и старший (участвующие в размножении) возрастные классы. При этом изменение численности популяции обусловлено рождаемостью и смертностью, а также процессами лимитирования выживаемости как молодых, так и взрослых особей. Отметим, что подобная постановка задачи, объединяющая два механизма плотностно-зависимой регуляции – до сих пор не рассматривалась. В ходе исследования данной модели показано наличие двух стационарных состояний – нулевого, соответствующего гибели популяции, и ненулевого равновесия. Анализ устойчивости этих решений, а также построенные параметрические портреты, свидетельствуют, что повышение выживаемости старшей возрастной группы вызывает незначительные изменения области устойчивости, тогда как рост выживаемости младшей группы ведет к ее сужению. При этом показано, что увеличение скорости роста популяции и интенсивности лимитирования способны как подавлять, так и провоцировать возникновение колебаний численности. Исследованы возникающие режимы динамики и сценарии потери устойчивости. Дополнительно проведен сравнительный анализ динамического поведения для предложенной в данной работе модели с моделью, учитывающей лимитирование выживаемости только молодых. Показано, что ключевое отличие заключается в существенном сужении области устойчивости ненулевого равновесия и возникновении квазипериодических колебаний при более низких значениях скорости роста, что делает предложенную модель более согласованной с динамикой природных популяций, в которых колебания возможны при умеренных показателях рождаемости.

Ключевые слова: популяционная динамика, динамические режимы, устойчивость, бифуркации, лимитирование выживаемости

ВВЕДЕНИЕ

Динамика численности популяций во многом определяется плотностно-зависимыми механизмами регуляции, влияющими на выживаемость и воспроизводство особей [1–5]. Существенную роль при этом играет структура популяции, поскольку различные возрастные группы могут существенно различаться по уровню смертности, плодовитости и характеру внутривидовых взаимодействий [1–5].

*primerezerd@yandex.ru

**galina.nev@gmail.com

Снижение выживаемости молоди с ростом плотности популяции является широко распространённым механизмом регуляции численности [1, 3, 5] и может проявляться на различных стадиях онтогенеза, как на эмбриональной [6], так и постэмбриональной [7, 8], когда конкуренция за ресурсы и внутривыводковая агрессия ведет к повышенной гибели детенышей.

При этом выживаемость потомства нередко зависит и от численности взрослых особей. Так, например, «качество потомства», определяющее его выживаемость, существенно зависит от плотности населения взрослых особей и падает с ее увеличением из-за дефицита ресурсов жизнедеятельности у самок в период беременности и лактации (материнский эффект) [9]. Другим механизмом, приводящим к снижению выживаемости молоди, может выступать каннибализм – поедание особями своего вида представителей более молодых возрастных классов. Подобные взаимодействия описаны у многих видов животных [5, 10, 11]. Одним из наиболее ярких примеров таких популяций является европейский зелёный краб *Carcinus maenas*. Полевые исследования показали, что взрослые особи зеленого краба активно поедают молодых, тем самым ограничивая их выживаемость и регулируя рост популяции. При экспериментальном удалении значительной доли взрослых особей численность молоди увеличилась почти в 30 раз в течение одного года [12], что связано с ослаблением внутривидового каннибализма, ведущего к снижению лимитирования выживаемости молоди. Отметим, что в рамках структурированных популяционных моделей каннибализм вполне может быть описан неявно как плотностное лимитирование выживаемости молоди [13].

С другой стороны, регуляция численности взрослых особей также подвержена плотностным эффектам. Как правило, она проявляется через конкуренцию за пищу, партнёра, территорию, а также повышение риска гибели в результате хищничества или истощения ресурсов. Кроме того, при высокой плотности могут усиливаться процессы миграции на сопредельные территории, которые в рамках популяционных моделей можно интерпретировать как снижение выживаемости особей на ограниченном ареале. Плотностно-зависимая миграция в ответ на перенаселение широко распространена и наблюдается у многих видов животных [14–17].

В работах [18, 19] на основе исследования моделей популяционной динамики было показано, что лимитирование выживаемости молоди способно приводить к колебаниям численности или стабилизации популяции, в зависимости от интенсивности внутривидовой конкуренции и биологических особенностей вида. Напротив, лимитирование выживаемости взрослых особей само по себе не препятствует росту численности [18, 20], и в рамках двухстадийных моделей соответствует популяциям с К-стратегией размножения [2], когда значения показателей рождаемости и выживаемости молоди сосредоточены в области устойчивости. Однако в популяциях с r-стратегией размножения [2] помимо лимитирования выживаемости молоди не редко наблюдается конкуренция за ресурсы внутри группы зрелых особей. Поэтому влияние плотностно-зависимого лимитирования старшего класса целесообразно рассматривать в комплексе с другими механизмами регуляции. Это позволяет учесть влияние возрастной структуры на динамику популяции и исследовать совместное воздействие двух механизмов плотностно-зависимой регуляции на возможные сценарии её развития.

В рамках данного исследования предлагается модель динамики популяции, объединяющая два механизма плотностно-зависимой регуляции – лимитирование выживаемости как молоди, так и взрослых особей. Это позволяет учесть влияние возрастной структуры на динамику популяции и исследовать совместное воздействие двух механизмов плотностно-зависимой регуляции на возможные сценарии её развития. Таким образом, целью работы является анализ возможных сценариев развития структурированной популяции на основе двухкомпонентной модели с дискретным временем, учитывающей лимитирование выживаемостей молоди и взрослых особей.

Отметим, что данное исследование развивает идеи и подходы, представленные в работах [18–22]. Дополнительно проводится сравнительный анализ изменений динамического поведения модели при лимитировании выживаемости молоди, по сравнению со случаем, объединяющим два механизма плотностно-зависимой регуляции.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Рассматривается ситуация, когда к началу очередного сезона размножения популяция может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, принимающих участие в размножении. Считается, что интервал между двумя последовательными периодами размножения, достаточен для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей – до состояния младшего возраста. При этом динамика численности популяции определяется процессами рождаемости и смертности (выживаемости). Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей [18, 20, 21]. Дополнительно предполагается, что регуляция численности популяции осуществляется путем лимитирования выживаемости обеих возрастных групп: с увеличением численности популяции выживаемость особей снижается в силу конкуренции особей за ресурсы. Для описания процессов лимитирования была выбрана модель Рикера [23], которая довольно часто применяется для описания зависимости демографических параметров от численности в популяциях с r –стратегией размножения.

В рамках данной работы рассматривается случай, когда процессы лимитирования с одинаковой степенью интенсивности воздействуют на выживаемость как младших, так и старших особей. Описанный жизненный цикл может быть формализован в виде следующей блок-схемы, представленной на рисунке 1.

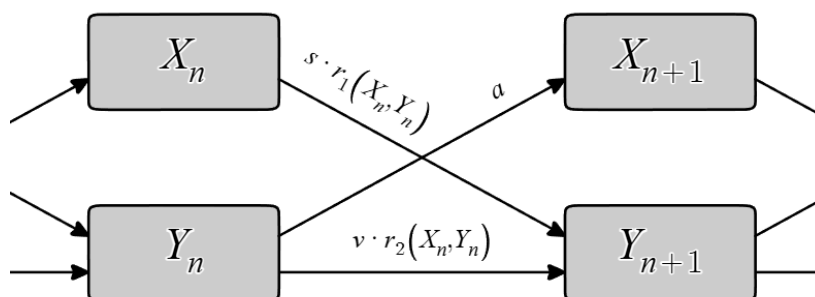


Рис. 1. Схема жизненного цикла двухвозрастной популяции при плотностно-зависимом лимитировании выживаемости особей

Уравнения динамики, соответствующие представленной на рисунке 1 блок-схеме, с учетом зависимостей $r_i(X_n, Y_n) = \exp(k_i(-\alpha X_n - \beta Y_n))$, $i = 1, 2$, имеют вид:

$$\begin{cases} X_{n+1} = aY_n \\ Y_{n+1} = sX_n \cdot e^{k_1(-\alpha X_n - \beta Y_n)} + vY_n \cdot e^{k_2(-\alpha X_n - \beta Y_n)}, \end{cases} \quad (1)$$

где X_n – численность младшего возрастного класса в период n ; Y_n – численность старшего возрастного класса; a – средний коэффициент рождаемости; s и v – выживаемости соответствующих возрастных групп ($0 < s, v < 1$) в отсутствие процессов лимитирования; α и β – интенсивности снижения выживаемостей с ростом численностей соответствующих возрастных групп. Коэффициенты k_1 и k_2 , принимают

значения либо 0, либо 1 и введены для удобства формализации. Если $k_1 = 0$, $k_2 = 1$, то модель (1) соответствует случаю плотностного лимитирования выживаемости старшего возрастного класса, рассмотренному в работах [18, 20]; если $k_1 = 1$, $k_2 = 0$, то в системе реализуется регуляция выживаемости молодежи [18]; если $k_1 = k_2 = 1$, то лимитирование выживаемостей обоих возрастных классов с равной степенью интенсивности, и исследованию именно этого случая посвящена данная работа.

ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ НА ЛОКАЛЬНУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ

Для исследования предложенной модели (1) при $k_1 = k_2 = 1$ произведен переход к системе с относительными численностями, путем замен $\alpha X \rightarrow x$, $\alpha Y \rightarrow y$ и $\rho = \beta/\alpha$:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \\ y_{n+1} = (sx_n + vy_n) \cdot e^{-x_n - \rho y_n}, \end{cases} \quad (2)$$

где параметр ρ характеризует интенсивность влияния численности зрелых особей на выживаемость относительно численности неполовозрелой группы, при этом численность измеряется в относительных единицах, в α раз больше реальных.

Модель имеет тривиальную неподвижную точку $(\bar{x}, \bar{y}) = (0, 0)$ и единственное нетривиальное решение, координаты которого имеют вид:

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{a \ln(as + v)}{a + \rho}, \frac{\ln(as + v)}{a + \rho} \right). \quad (3)$$

Устойчивость найденных решений определяется значениями собственных чисел λ , удовлетворяющих характеристическому полиному матрицы Якоби. Матрица Якоби, соответствующая модели (2), имеет вид:

$$J = \begin{pmatrix} 0 & a \\ (s - s\bar{x} - v\bar{y}) \cdot e^{-\bar{x} - \rho\bar{y}} & (v - \rho s\bar{x} - \rho v\bar{y}) \cdot e^{-\bar{x} - \rho\bar{y}} \end{pmatrix}.$$

Исходя из утверждения: корни уравнения $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$ принадлежат кругу $|\lambda| < 1$ если и только если $|p| - 1 < q < 1$, можно найти границы, определяющие на плоскости (p, q) «треугольник устойчивости» [24]. В данном случае $p = (\rho s\bar{x} + \rho v\bar{y} - v) \cdot e^{-\bar{x} - \rho\bar{y}}$, $q = a(s\bar{x} + v\bar{y} - s) \cdot e^{-\bar{x} - \rho\bar{y}}$ поэтому границы области устойчивости неподвижной точки (3) определяются следующими соотношениями:

$$\lambda = 1 \quad (TS): \quad a = \frac{1-v}{s}, \quad (4)$$

$$\lambda = -1 \quad (PD): \quad \rho = a \frac{(sa + v) \ln(sa + v) + 2v}{(sa + v) \ln(sa + v) - 2v}, \quad (5)$$

$$\lambda = e^{\pm i\theta} \quad (NS): \quad \rho = a \left(\ln(sa + v) \frac{sa + v}{2sa + v} - 1 \right). \quad (6)$$

Отметим, что $\lambda = 1$ соответствует линия транскритической бифуркации (TS); $\lambda = -1$ задает линию бифуркации удвоения периода (PD); $\lambda = e^{\pm i\theta}$ – линия бифуркации Неймарка – Сакера (NS) [24].

Нетрудно показать, что линии бифуркаций удвоения периода и Неймарка – Сакера на плоскости (a, ρ) пересекаются в точке с координатами $\left(\frac{e^4 - v}{s}, \frac{2e^4 + v}{2e^4 - v} \cdot \frac{e^4 - v}{s} \right)$.

Следовательно, здесь возникает бифуркация коразмерности два: резонанс 1:2 [24]. Отметим, что граница (4) является общей для тривиального и нетривиального равновесий, при переходе через нее реализуется обмен устойчивостью между решениями. В свою очередь бифуркационная граница (5), соответствующая потере устойчивости через бифуркацию удвоения периода, при $v = 0$ вырождается в прямую $\rho = a$.

Найденные границы и формируемые ими области при различных значениях параметров приведены на рисунке 2. Как видно, потеря устойчивости нетривиального равновесия (3) возможна как по сценарию Неймарка – Сакера, так и через бифуркацию удвоения периода, при этом с ростом коэффициента рождаемости наблюдается стабилизация динамики популяции (рис. 2). Отметим, что при значениях рождаемости меньше $(1-v)/s$ популяция гибнет (устойчиво тривиальное равновесие), при $a = (1-v)/s$ происходит транскритическая бифуркация, и нетривиальное равновесие приобретает устойчивость. Если $a > (1-v)/s$, то система выходит на стационарный уровень и ее динамика стабилизируется. Дальнейший рост значений параметра a может привести к возникновению двухгодичных колебаний, которые затем стабилизируются, и уже после наблюдается переход к квазипериодической динамике (рис. 2). Необходимо отметить, что снижение выживаемости молоди s ведет к росту значений параметра a , разделяющего области устойчивости нулевого и ненулевого решения, т.е. если $s \rightarrow 0$, то $a = (1-v)/s \rightarrow \infty$, и, следовательно, область устойчивости тривиального равновесия расширяется.

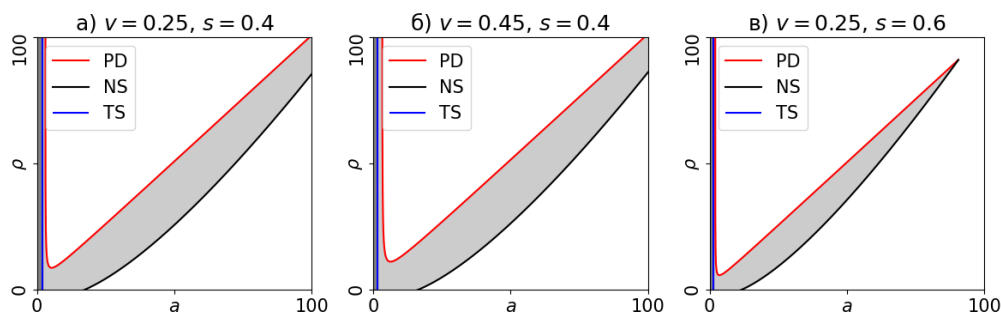


Рис. 2. Область устойчивости модели (2) при плотностной регуляции выживаемости обеих возрастных групп, что соответствует модели (1) при $k_1 = k_2 = 1$, $\rho = \beta/a$

Представленные на рисунке 2 параметрические портреты демонстрируют, что при $\rho < \rho_0$, где ρ_0 – ордината точки минимума бифуркационной линии PD в плоскости параметров (a, ρ) , потеря устойчивости нетривиального равновесия с ростом a всегда происходит по сценарию Неймарка – Сакера, то есть возникают квазипериодические колебания. В свою очередь при $a < a_0$ с ростом значений ρ потеря устойчивости реализуется только через бифуркацию удвоения периода, где a_0 является корнем уравнения $\ln(sa + v) = \frac{2sa + v}{sa + v}$ и соответствует абсциссе точки пересечения границы NS с осью Oa в плоскости (a, ρ) .

В целом можно заключить, что сценарий потери устойчивости, а именно характер возникающих колебаний зависит не только от интенсивности экологического лимитирования, но и от скорости роста популяции. При этом приведенные параметрические портреты модели (2) демонстрируют, что увеличение выживаемости молоди сужает область устойчивости нетривиального равновесия (рис. 2). В то время как рост выживаемости старших особей (v) незначительно изменяет область устойчивости: при малых a наблюдается тенденция сужения, при более высоких – небольшой сдвиг

области устойчивости вверх вдоль оси ординат, т.е. при фиксированном уровне рождаемости увеличение интенсивности конкурентных взаимодействий ведет к более поздней стабилизации, однако и потеря устойчивости через *PD* реализуется чуть позже (рис.2).

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ

Для исследования динамического поведения модели (2) в области неустойчивости были построены карты режимов динамики (рис. 3). Карты получены следующим образом: в каждой точке плоскости параметров (соответствующей одному пикселю) выполнялось 5000 итераций отображения (2), по результатам последних 500 шагов определялся период колебаний траектории, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом.

Приведенные на рисунке 3 карты отражают результаты аналитического исследования модели (2). Видно, что с потерей устойчивости возможен каскад бифуркаций удвоения периода, когда наблюдается следующая последовательность изменений динамических режимов $2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16 \rightarrow 32 \rightarrow \dots \rightarrow \text{хаос}$ (С). Также нетривиальное равновесие теряет устойчивость по сценарию Неймарка – Сакера, что сопровождается переходом от стабильной (область 1 на картах) к нерегулярной (квазипериодической) динамике, которой на фазовой плоскости соответствует инвариантная кривая (рис. 3г). Отметим, что с изменением значений бифуркационных параметров, инвариантная кривая «деформируется», образуя довольно сложные структуры (рис. 3д, 3е). В целом на рисунке 3 видно, что увеличение выживаемости молоди сужает область устойчивости нетривиального равновесия (рис. 3а, 3б). Также карты на рисунке демонстрируют, что области других циклов изменяются, при этом изменения имеют преимущественно масштабирующий характер (рис. 3а–3в).

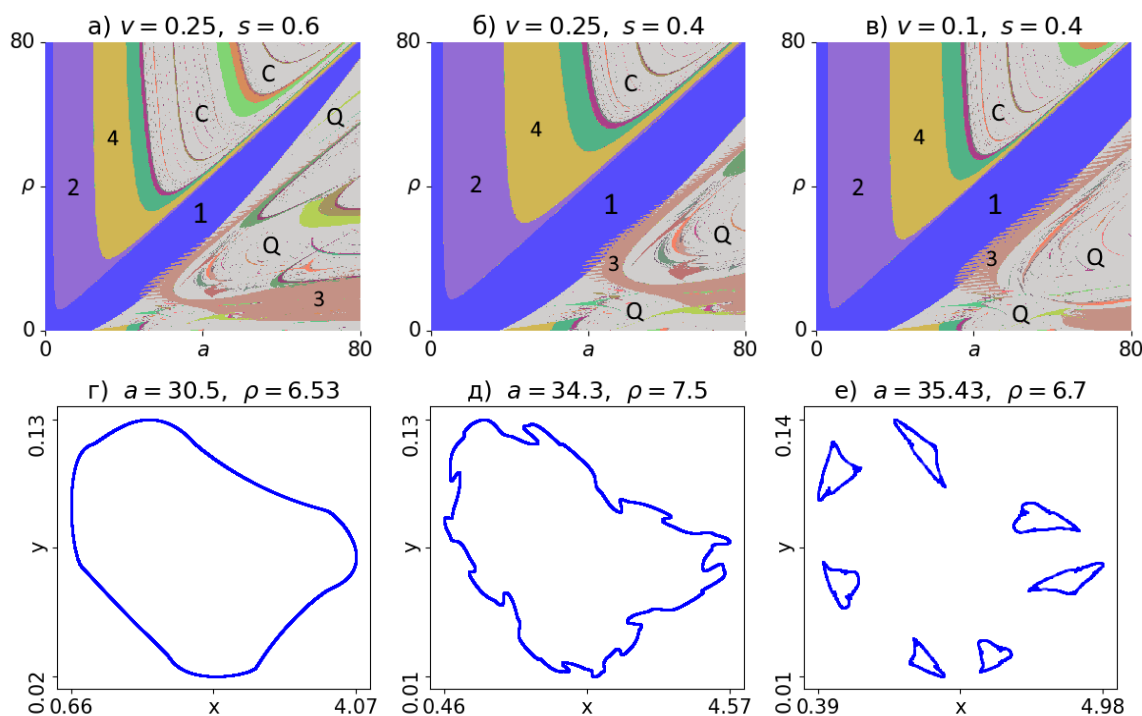


Рис. 3. Карты динамических режимов модели (2) (а-в), дополненные фазовыми портретами при $s = v = 0.5$ (г-е). Числами обозначены длины наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика

Наиболее интересные фазовые портреты, возникающие при значениях параметров из области неустойчивости, приведены на рисунке 4. Для каждого из них был найден

старший ляпуновский показатель, положительность которого позволяет говорить о том, что аттракторы хаотические. Фазовый портрет, приведенный на рисунке 4а, напоминает свиток и аналогичен аттрактору, возникающему в модели двухвозрастной популяции, когда выживаемость молодежи линейно или экспоненциально зависит от численности только младшего возрастного класса [22]. В целом все аттракторы на рисунке 4 представляют собой деформацию и усложнение инвариантной кривой, возникшей в результате потери устойчивости нетривиальной неподвижной точки (3) по сценарию Неймарка – Сакера (рис. 3а–3г).

Остановимся более подробно на аттракторе, представленном на рисунке 4д. Этот аттрактор хаотический, поскольку старший ляпуновский показатель положителен. Дополнительно на этот рисунок нанесено условие, при котором Якобиан системы (2) обращается в нуль: $\rho = s(1-a)/v$. Как видно, эта кривая пересекает множество точек, формирующих аттрактор, и, следовательно, можно говорить о возникновении структур, напоминающих аттрактор Шильникова [25]. При этом график расстояний, соответствующий данному аттрактору, демонстрирует, что траектория периодически оказывается в окрестности неустойчивой неподвижной точки, демонстрируя колебания вокруг равновесия в течение некоторого времени (рис. 4е). В эти моменты минимальное расстояние от неустойчивого фокуса до точек аттрактора стремится к нулю (рис. 4е). Соответственно, оказывая внешнее воздействие, теоретически можно поддерживать популяцию в «околостабильном состоянии», несмотря на потенциальную возможность возникновения высокоамплитудных колебаний.

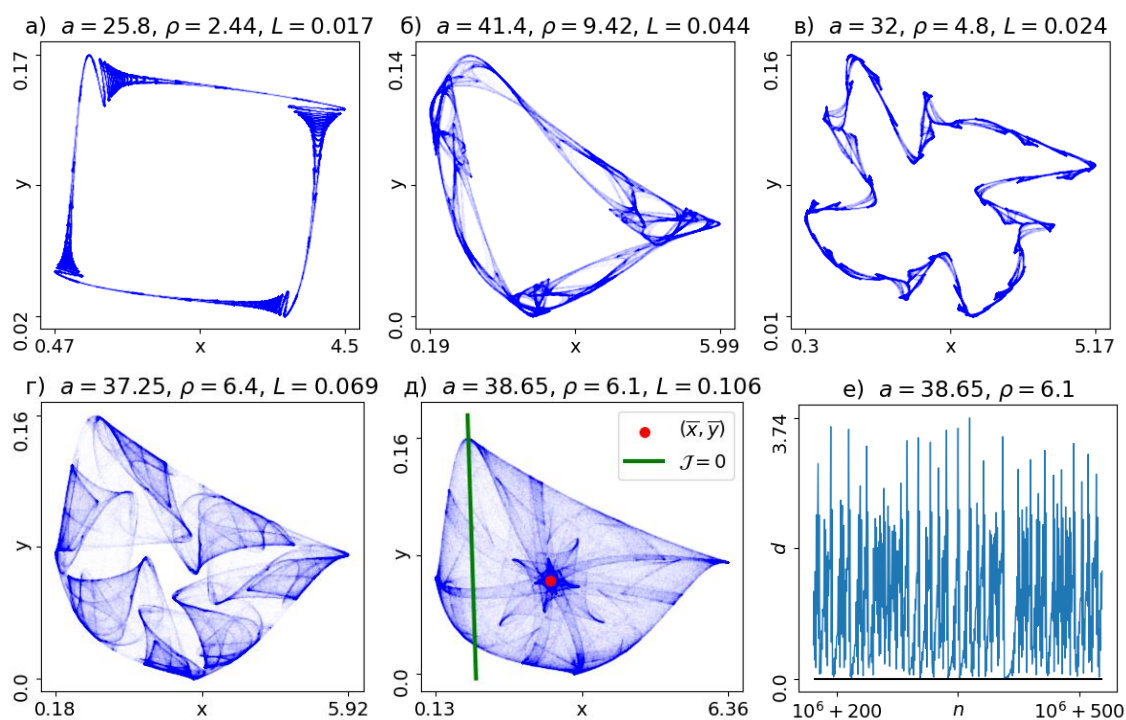


Рис. 4. а–д) Фазовые портреты модели (2) при $s = v = 0.5$, где L – старший ляпуновский показатель. е) График расстояний d от неустойчивого равновесия до точек аттрактора модели (2)

Дополнительно, для анализа сценариев развития популяции, динамика которых может быть описана уравнениями (2), были построены бифуркационные диаграммы по переменной x с ростом параметров рождаемости a и интенсивности экологического лимитирования ρ (рис. 5).

Представленные на рисунке 5 бифуркационные диаграммы отражают описанные выше аспекты исследования на устойчивость и демонстрируют, что динамика популяции может стабилизироваться при увеличении параметра a . В частности, видно, что с ростом

бифуркационного параметра a реализуется обратная бифуркация удвоения периода, т.е. 2-цикл «схлопывается», после чего наблюдается интервал стабилизации, демонстрирующий рост стационарной численности с увеличением скорости роста популяции, который затем сменяется потерей устойчивости и возникновением инвариантной кривой (квазипериодических колебаний) (рис. 5, верхний ряд). По-видимому, возможность стабилизации связана с процессами плотностной регуляции (параметр ρ), которые в данном случае подавляют колебания и выводят численность популяции на плато. Также видно, что чем выше значение ρ , тем в более широком диапазоне значений коэффициента рождаемости реализуется каскад бифуркаций удвоения периода, а квазипериодические колебания возникают при более высоком уровне рождаемости (рис. 5, верхний ряд). В свою очередь нижний ряд рисунка 5 демонстрирует, что чем выше значение рождаемости, тем сложнее динамика модели (2): в узких диапазонах значений параметра ρ наблюдается периодическая или устойчивая динамика, в основном реализуются нерегулярные колебания. При малых ρ при достаточно высоком уровне a (чем выше a , тем шире эта область) возникают квазипериодические колебания, которые затем стабилизируются. При этом видно, что увеличение экологического лимитирования выживаемости особей со стороны взрослых особей, ведет к снижению стационарной численности, которая затем бифурцирует через каскад бифуркаций удвоения периода.

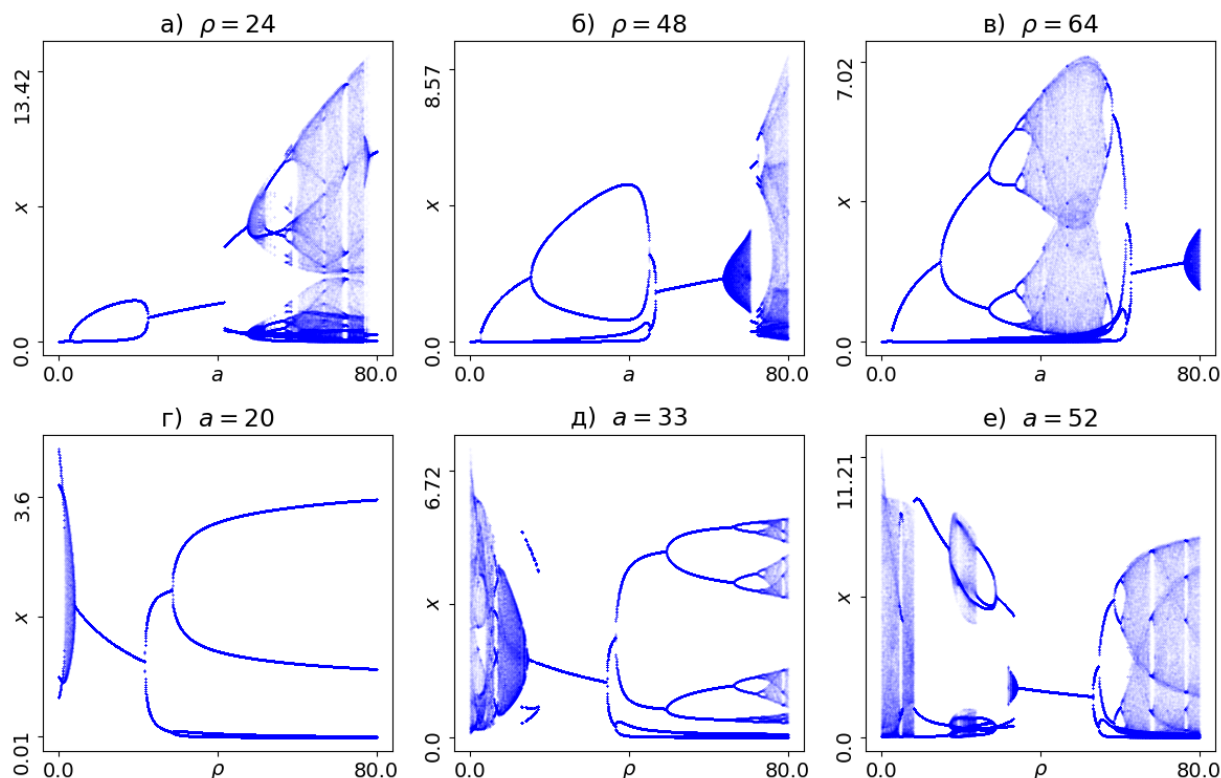


Рис. 5. Бифуркационные диаграммы численности младшего возрастного класса (x) при изменении значений параметров a и ρ . Значения остальных параметров: $s = v = 0.5$ при начальном условии $x_0 = y_0 = 3$

На большинстве бифуркационных диаграмм (рис. 5) отсутствует характерная «гладкость переходов» от одних динамических режимов к другим, т.е. присутствуют «разрывы», идентифицирующие наличие мультистабильности в системе (2). Отметим, что построенные карты динамических режимов также демонстрируют наличие мультистабильности как и в случае лимитирования выживаемости молодежи [19]: 3-цикл располагается поверх области устойчивости (рис. 3а–3в). Следовательно, вариация начального условия может изменить наблюдаемую картину динамического поведения,

оказывая влияние на тип достигаемого динамического режима. Характерный вид бассейнов притяжения, отражающих деление пространства начальных условий между сосуществующими режимами, представлен на рисунке 6.

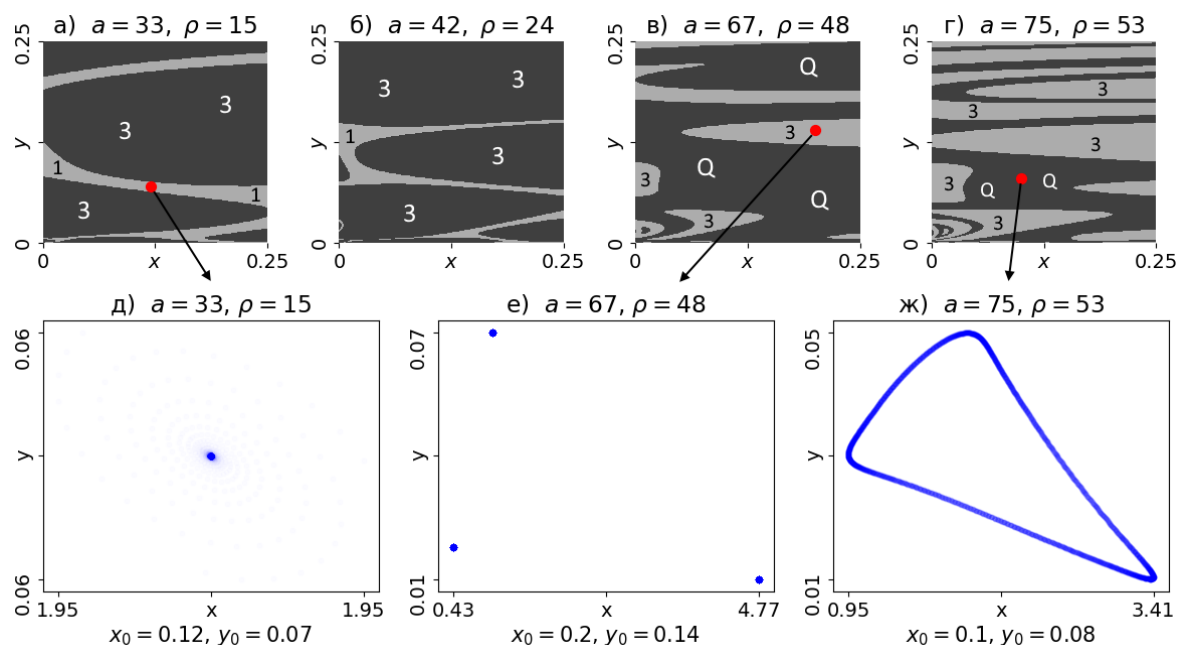


Рис. 6. Бассейны притяжений модели (2) (а-г) и фазовые портреты, демонстрирующие соответствующий режим динамики (д-ж)

На бассейнах притяжения видно, что регулярная динамика сосуществует с 3-циклом, как и 3-цикл с квазипериодической динамикой, которая возникла в результате потери устойчивости нетривиальной неподвижной точки по сценарию Неймарка – Сакера. Дополнительно на рисунке 6 изображены фазовые портреты, демонстрирующие 3-цикл и характерные инвариантные кривые. Анализ полученных бассейнов притяжения позволяет утверждать, что рост скорости роста популяции и уровня экологического давления со стороны взрослых особей сужает область начальных условий, при которых наблюдается квазипериодическая / стационарная динамика, то есть ведет к ситуации, когда преимущественно реализуется 3-цикл.

ОБСУЖДЕНИЕ И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

В рамках данного раздела обсуждаются и сопоставляются динамические сценарии, полученные для предложенной в этой работе модели с двумя типами регуляции выживаемости особей, с результатами исследования модели, учитывающей только лимитирование выживаемости молодежи [18]. Для сравнительного анализа на рисунке 7 приведены области устойчивости модели (1), соответствующие случаям плотно-зависимой регуляции выживаемости как обеих возрастных групп, так и только молодежи. Как видно, при одних и тех же значениях популяционных параметров совокупное влияние обоих типов регуляции существенно сужает область устойчивости нетривиального равновесия (рис. 7а, 7б).

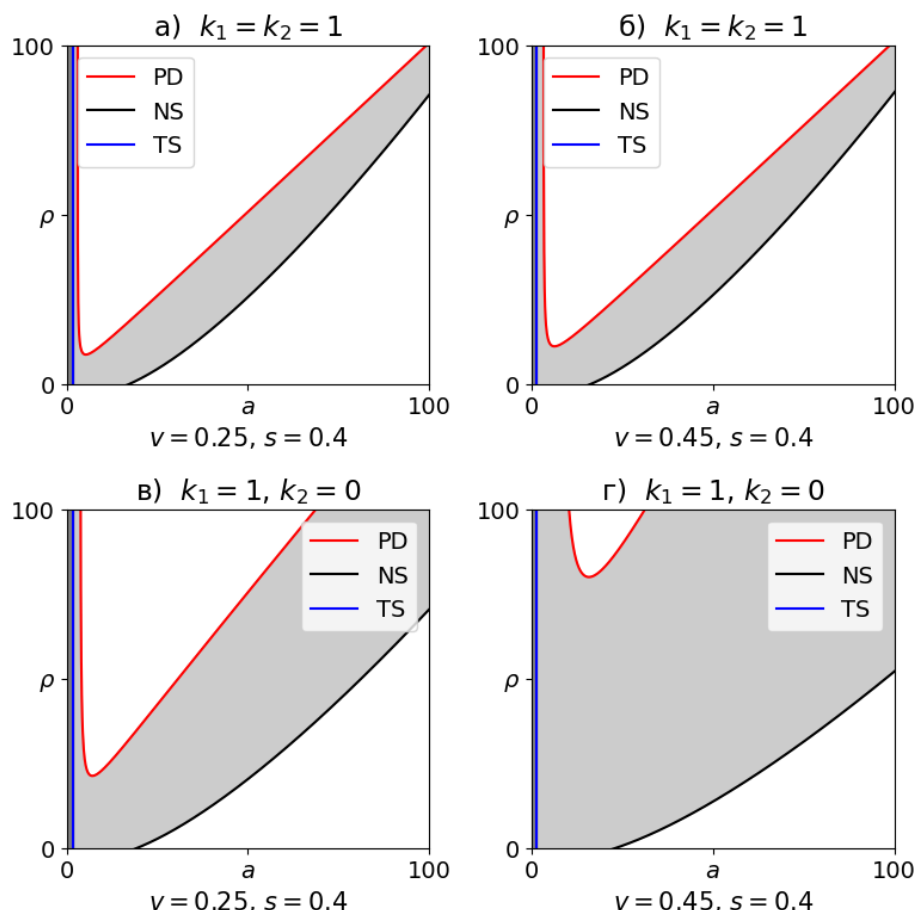


Рис. 7. Область устойчивости модели (1) при плотностной регуляции выживаемости обеих возрастных групп, когда $k_1 = k_2 = 1$ (а,б), так и только молоди при $k_1 = 1, k_2 = 0$ (в,г), $\alpha X \rightarrow x$, $\alpha Y \rightarrow y$ и $\rho = \beta/\alpha$

Для более детального представления о происходящих изменениях областей устойчивости на рисунке 8 приведены графики линии бифуркации Неймарка – Сакера при различных значениях параметров выживаемости. Как видно, чем выше уровень выживаемости старших особей при лимитировании выживаемости молоди, тем уже область квазипериодических колебаний, заключенная между кривой NS и осью абсцисс (рис. 8б). При этом линия бифуркации Неймарка – Сакера пересекает ось Oa в точке $\left(a = \frac{1-v}{s} \cdot e^{\frac{2-v}{1-v}}, \rho = 0\right)$. Очевидно, что рост s уменьшает значение a , и, следовательно, граница NS смещается к началу координат (рис. 8г), тем самым расширяя область квазипериодики, в то время как увеличение выживаемости старших особей ведет к расширению области устойчивости: значение $a = \frac{1-v}{s} \cdot e^{\frac{2-v}{1-v}}$ растет (рис. 8б).

В случае лимитирования выживаемости обоих возрастных классов уменьшение смертности зрелых особей не значительно, но сужает область устойчивости нетривиального равновесия (рис. 8а). При этом для обеих моделей увеличение значений s при фиксированном v приводит к смещению линии бифуркации Неймарка – Сакера вдоль оси Oa в направлении к началу координат (рис. 8в, 8г). Следовательно, наблюдается сужение области устойчивости. Отметим, что наибольшая область квазипериодики достигается, когда в популяции присутствуют оба механизма регуляции выживаемости особей при условии, что в отсутствие лимитирования выживают все особи, т.е. $s = v = 1$. В этом случае критический уровень рождаемости,

превышение которого приводит к возникновению квазипериодических колебаний, составляет примерно 5.3 новорожденных на одну взрослую особь.

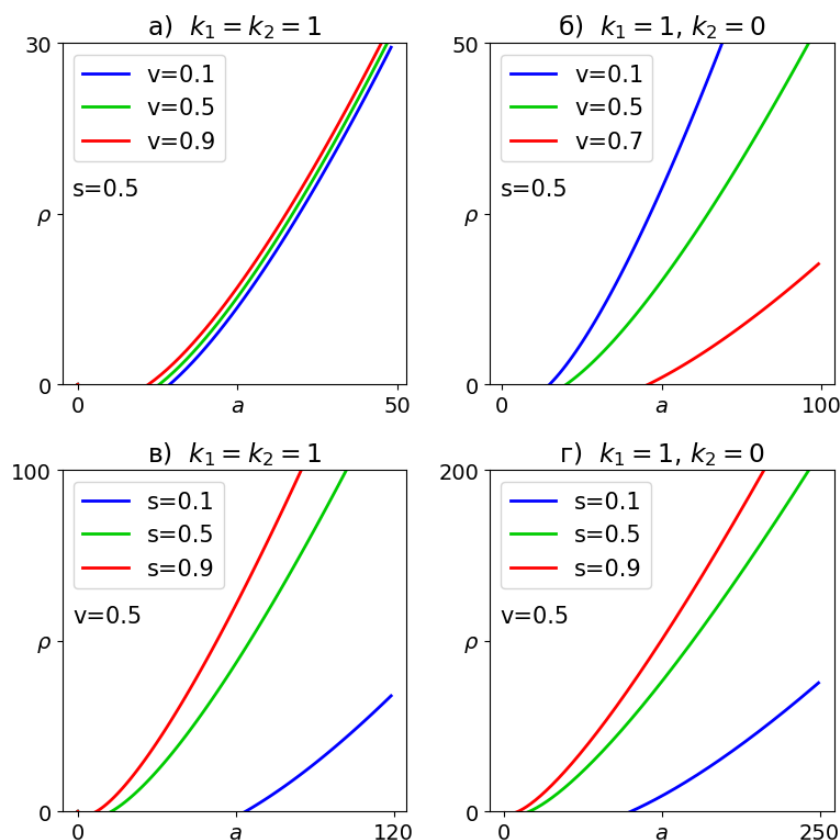


Рис. 8. Поведение линии бифуркации Неймарка – Сакера (NS) при вариации значений параметров выживаемости для модели (1) при плотностной регуляции выживаемости как обеих возрастных групп ($k_1 = k_2 = 1$), так и только молоди ($k_1 = 1, k_2 = 0$). Полуплоскость, соответствующая области устойчивости, расположена выше кривой

При $v = 0$, линия бифуркации удвоения периода (5) имеет вид $\rho = a$, что также справедливо для системы с лимитированием выживаемости только молоди, следовательно, при $\rho > 1/s$ (данное условие получено из пересечения линий (4) и (5)) возникают двухгодичные колебания, бифурцирующие по сценарию Фейгенбаума. При этом важно отметить, что наименьшее значение ρ составляет 1. Следовательно, при плотностной регуляции выживаемости, когда вклад в лимитирование со стороны взрослых особей не превышает вклада молоди особей, т.е. $\rho < 1$, всегда реализуется «классическое» изменение динамики популяции, а именно с увеличением репродуктивного потенциала наблюдается постепенный рост стационарной численности, сменяющийся квазипериодическими колебаниями. В целом дополнительный вклад в ограничение роста численности популяции в виде лимитирования выживаемости старших особей существенно расширяет область нерегулярной динамики, где потеря устойчивости и эволюция динамических режимов реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода (рис. 7), что хорошо видно на картах динамических режимов на рисунке 9а. Также на приведенных картах видно, что при одних и тех же значениях параметров s и v в условиях ограниченности ресурсов область устойчивости нетривиального равновесия модели (1) при плотностной регуляции выживаемости обеих возрастных групп гораздо уже, а динамическое поведение разнообразнее. При этом колебания численности могут возникать при более низких значениях скорости роста популяции (рис. 9).

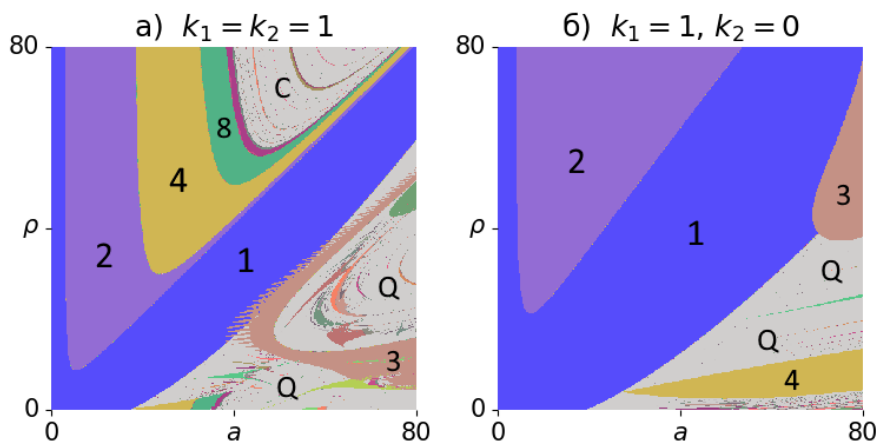


Рис. 9. Карты динамических режимов модели (1) при плотностной регуляции выживаемости как обеих возрастных групп (а), так и только молодежи (б) для $s = 0.4$, $v = 0.25$ при начальном условии $x_0 = y_0 = 3$. Числами обозначены длины наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика

Рисунок 9 демонстрирует, что в системе возникает мультистабильность, области устойчивости, полученные аналитически (рис. 7), не совпадают с теми, что получены численно. Следовательно, в ряде случаев вариация текущей численности популяции может вызвать переход от трехгодичных колебаний к равновесию или же к квазипериодике, поскольку при одних и тех же значениях популяционных параметров сосуществуют разные динамические режимы. Таким образом, влияние внешних факторов, ведущее к изменению численности популяции, при значениях демографических параметров из области мультистабильности может привести к смене наблюдаемого режима динамики за счет смещения текущей численности в бассейн притяжения альтернативного режима динамики (рис. 6). В целом же в зависимости от значений параметров может наблюдаться стабильная, периодическая или нерегулярная динамика, в том числе хаотическая.

Проведенный анализ позволяет заключить, что учёт плотностно-зависимой выживаемости взрослых в дополнение к лимитированию выживаемости молодежи расширяет диапазон значений демографических параметров, при которых возникают колебания. Исходя из этого, применение данной модели к описанию динамики реальных популяций может оказаться более успешным по сравнению с моделью, в которой регуляция осуществляется только через лимитирование выживаемости молодежи. Так, например, в работе [26] приведены результаты применения модели (1) при $k_1 = 1$, $k_2 = 0$ к описанию динамики численности популяций енотовидной собаки и колонка, обитающих на территории Еврейской автономной области. Как оказалось, незначительная вариация значений демографических параметров, в результате влияния случайных факторов, не приведет к существенным изменениям характера динамики этих видов, а также тенденций их развития, поскольку найденные точечные оценки параметров останутся в области устойчивости [26]. В целом в работе [26] подчеркивается, что колебания в популяциях с плотностно зависимой регуляцией выживаемости молодежи могут возникать при очень высокой скорости роста популяции, когда за счет высокой численности приплода увеличивается конкуренция за ресурсы внутри популяции, что ведет к снижению выживаемости молодежи. Именно такие вариации значений выживаемости молодежи могут раскачать колебания в популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе предложена математическая модель двухвозрастной популяции при плотностно-зависимой регуляции выживаемости как ювенильных, так и зрелых особей, развивающая идеи, представленные в цикле публикаций [18–22]. Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели, позволяющее анализировать возможные сценарии развития популяции в зависимости от значений демографических параметров. Показано, что модель имеет две неподвижные точки, тривиальную, соответствующую гибели популяции, и нетривиальную. Проведено исследование данных решений на устойчивость. Построенные параметрические портреты демонстрируют, что увеличение выживаемости младшего возрастного класса сужает область устойчивости нетривиального равновесия. Сценарий потери устойчивости (характер возникающих колебаний) определяется как параметром, характеризующим экологическое лимитирование, так и уровнем рождаемости. Таким образом, комплексный анализ взаимного расположения значений параметров ρ и a позволяет делать выводы о динамическом поведении системы. При этом увеличение скорости роста популяции и интенсивности экологического лимитирования способно как стабилизировать динамику, так и раскачать колебания. В целом предложенная модель двухвозрастной популяции может демонстрировать как периодические, так и нерегулярные колебания. Показано, что оказывая внешнее воздействие, теоретически можно поддерживать популяцию в «околостабильном состоянии», несмотря на потенциальную возможность возникновения высокоамплитудных колебаний. При этом в отличие от ранее исследованных моделей область устойчивости равновесной численности оказывается существенно уже, а квазипериодические колебания возникают при более низких значениях скорости роста популяции. Это делает модель более согласованной с реальной динамикой популяций видов, для которых колебательные режимы могут возникать при умеренных значениях рождаемости.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25-21-00642, <https://rscf.ru/project/25-21-00642/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Одум Ю. *Экология*. М.: Рипол Классик, 1986. 774 с.
2. Гиляров А. М. *Популяционная экология: Учеб. пособие*. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
3. Мюррей Д. *Математическая биология. Том 1. Введение*. М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Ин-т компьютерных исследований. 2009. 776 с.
4. Barraquand F., Louca S., Abbott K.C., Cobbold C.A., Cordoleani F., DeAngelis D.L., Elderd B.D., Fox J.W., Greenwood P., Hilker F.M. et al. Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles. *Ecology Letters*. 2017. V. 20. No. 8. P. 1074–1092. doi: [10.1111/ele.12789](https://doi.org/10.1111/ele.12789)
5. Accolla C., Schmolke A., Vaugeois M., Galic N. Density-dependent population regulation in freshwater fishes and small mammals: A literature review and insights for Ecological Risk Assessment. *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2024. V. 20. № 5. P. 1225–1236. doi: [10.1002/ieam.4845](https://doi.org/10.1002/ieam.4845)
6. Chapman D.D., Wintner S.P., Abercrombie D.L., Ashe J., Bernard A.M., Shivji M.S., Feldheim K.A. The behavioural and genetic mating system of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, an intrauterine cannibal. *Biology Letters*. 2013. V. 9. № 3. [10.1098/rsbl.2013.0003](https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0003)
7. Antonevich A.L., Naidenko S.V. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx. *Acta Zoologica Sinica*. 2008. V. 54. № 1. P. 12–19.

8. Mock D.W., Parker G.A. *The evolution of sibling rivalry*. New York: Oxford University Press, 1997. 464 p.
9. Inchausti P., Ginzburg L.R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 1998. V. 67. № 2. P. 180–194. doi: [10.1046/j.1365-2656.1998.00189.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00189.x)
10. Polis G.A. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1981. V. 12. № 1. P. 225–251. doi: [10.1146/annurev.es.12.110181.001301](https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001301)
11. Smith C., Reay P. Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1991. V. 1. № 1. P. 41–64. doi: [10.1007/BF00042661](https://doi.org/10.1007/BF00042661)
12. Grosholz E., Ashton G., Bradley M., Brown C., Ceballos-Osuna L., Chang A., de Rivera C., Gonzalez J., Heineke M., Marraffini M. et al. Stage-specific overcompensation, the hydra effect, and the failure to eradicate an invasive predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. V. 118. № 12. Article No. e2003955118. doi: [10.1073/pnas.2003955118](https://doi.org/10.1073/pnas.2003955118)
13. Claessen D., De Roos A.M., Persson L. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004. V. 271. № 1537. P. 333–340. doi: [10.1098/rspb.2003.2555](https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2555)
14. Travis J.M.J., Murrell D.J., Dytham C. The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1999. V. 266. № 1431. P. 1837–1842. doi: [10.1098/rspb.1999.0854](https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0854)
15. Matthysen E. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*. 2005. V. 28. № 3. P. 403–416. doi: [10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x)
16. Smith M.J., Sherratt J.A., Lambin X. The effects of density-dependent dispersal on the spatiotemporal dynamics of cyclic populations. *Journal of theoretical biology*. 2008. V. 254. № 2. P. 264–274. doi: [10.1016/j.jtbi.2008.05.034](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.05.034)
17. Travis J.M.J., Mustin K., Benton T.G., Dytham C. Accelerating invasion rates result from the evolution of density-dependent dispersal. *Journal of theoretical biology*. 2009. V. 259. № 1. P. 151–158. doi: [10.1016/j.jtbi.2009.03.008](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.03.008)
18. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2010. Т. 18. № 2. С. 113–130. doi: [10.18500/0869-6632-2010-18-2-113-130](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2010-18-2-113-130)
19. Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Сравнительный анализ влияния различных типов плотностной регуляции на динамику численности структурированных популяций. *Информатика и системы управления*. 2015. Т. 43. № 1. С. 41–53.
20. Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Эволюционная динамика двухвозрастной популяции при плотностно-зависимой регуляции выживаемости старших возрастов. *Математическая биология и биоинформатика*. 2024. Т. 19. № 2. С. 293–303. doi: [10.17537/2024.19.293](https://doi.org/10.17537/2024.19.293)
21. Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами. В: *Математические исследования в популяционной экологии*. Владивосток: ДВО АН СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4–18.
22. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций. *Обзорные прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1. № 6. С. 988–1008.
23. Ricker W.E. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623. doi: [10.1139/f54-039](https://doi.org/10.1139/f54-039)
24. 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.

25. Stankevich N.V., Gonchenko A.S., Popova E.S., Gonchenko S.V. Complex dynamics of the simplest neuron model: Singular chaotic Shilnikov attractor as specific oscillatory neuron activity. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2023. V. 172. Article No. 113565.
26. Revutskaya O., Neverova G., Frisman E. Fluctuations in real population sizes: Mathematical modeling and estimation of demographic parameters. *Ecological Modelling*. 2025. V. 507. Article No. 111175. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2025.111175](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2025.111175)

Рукопись поступила в редакцию 06.05.2026, переработанный вариант поступил 30.06.2026.
Дата опубликования 20.07.2026.

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

Dynamic Modes of a Two-Stage Population Model with Density-Dependent Regulation of Individual Survival

Lyutar V.P., Neverova G.P.

Institute of Automation and Control Processes, Vladivostok, Russia

Abstract. This paper investigates a discrete-time model of a structured, density-limited population. It is assumed that at the beginning of each reproductive season, the population consists of two groups: a juvenile (immature) class and an adult (reproductive) class. Population dynamics are governed by birth and death processes, as well as by density-dependent limitations affecting the survival of both juveniles and adults. Notably, this formulation, which combines two mechanisms of density-dependent regulation, has not been considered previously. The analysis reveals the existence of two fixed points: a trivial equilibrium corresponding to population extinction and a nontrivial one. Stability analysis with parameter portraits show that the expansion of the stability area of the nontrivial fixed point is associated with increased survival of the adult class, whereas increased juvenile survival leads to its contraction. It is also shown that increases in both the growth rate and the strength of density dependence can either suppress or induce population oscillations. The resulting dynamics modes and bifurcation scenarios are examined in detail. In addition, a comparative analysis with a model that accounts only for density-dependent juvenile survival is performed. The key difference lies in a substantial reduction of the stability region of the nontrivial equilibrium and the emergence of quasiperiodic oscillations at lower growth rates, which makes the proposed model more consistent with the dynamics of natural populations where oscillations may arise at lower birth rates.

Key words: population dynamics, dynamic modes, stability, bifurcations, density-dependent regulation of survival