



ЭкоМатМод-2017
Пушино, 16-20 октября 2017 г.

МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРОЙ

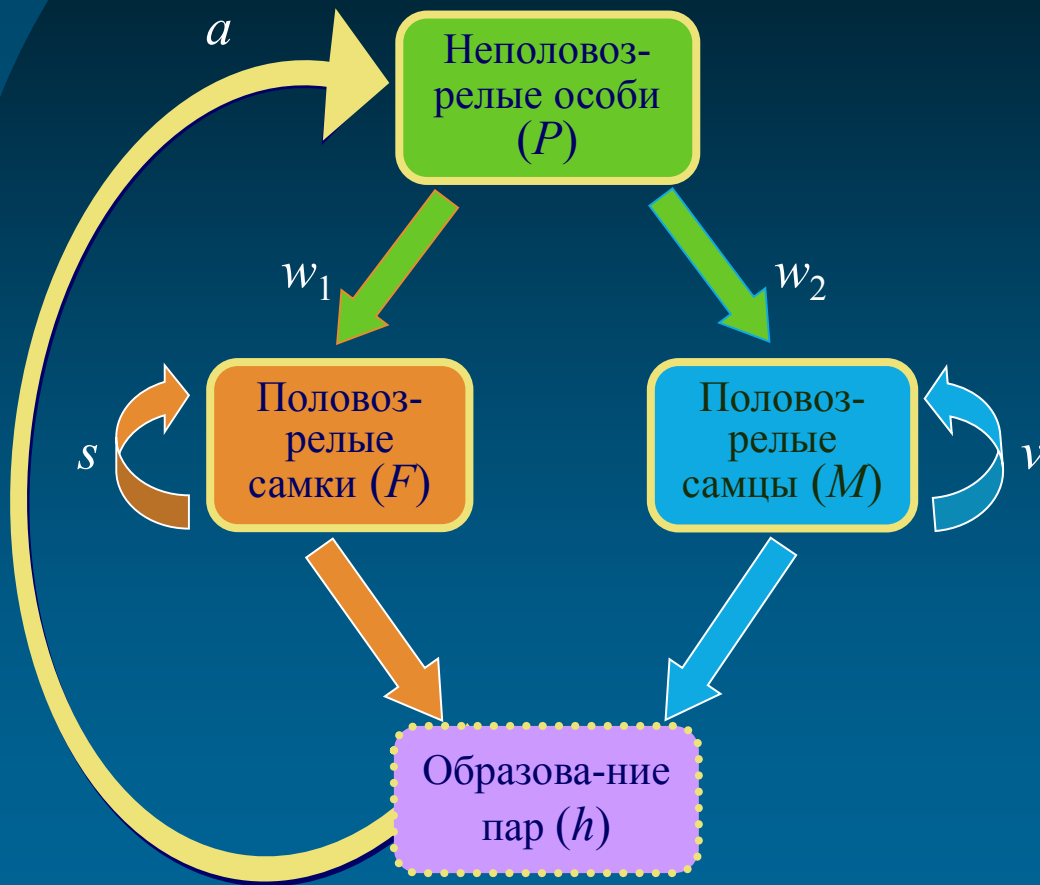


Ревуцкая Оксана Леонидовна¹
Кулаков М.П.¹, Неверова Г.П.^{1,2}, Фрисман Е.Я¹
¹ИКАРП ДВО РАН, г. Биробиджан
²ИАПУ ДВО РАН, г. Владивосток



- Большинство природных популяций демонстрирует сложный характер динамики: отмечаются периодические и нерегулярные колебания, а также переходы от одного динамического режима к другому, например, смена длины наблюдаемого цикла. Как правило, флуктуации численности являются результатом изменений половозрастной структуры популяции, вызванных совокупным воздействием факторов внешней среды и механизмов саморегуляции. При этом вариация соотношения полов год от года может привести к существенным колебаниям скорости роста и соответственно численности популяции.
- Половозрастная структура и характер популяционной динамики связаны с параметрами, определяющими тип «брачных отношений» и роль самцов в процессе воспроизводства.
- В настоящей работе представлены результаты, полученные в ходе развития предложенной ранее математической модели динамики численности популяции [Фрисман и др., ДАН., 2010] и исследования связи между соотношением численностей самок и самцов и характером динамического поведения популяции с учётом механизмов авторегуляции численности

Модельные предположения



- Популяция представлена совокупностью трех групп: младшей, включающей неполовозрелых особей, и двух старших, представленных самками и самцами, участвующими в размножении
- За временной шаг моделирования принимается промежуток между сезонами размножения, в течение которого численность популяции изменяется вследствие воспроизводства младших возрастов, перехода особей младшего возраста в старшие и выживания особей старших возрастов

Рис. 1. Схема жизненного цикла популяции

Математическая модель динамики численности популяции с возрастной и половой структурой



$$\begin{cases} P_{n+1} = a \cdot c(F_n, M_n) \\ F_{n+1} = \delta w_1 P_n + s F_n \\ M_{n+1} = (1 - \delta) w_2 P_n + v M_n \end{cases} \quad (1)$$

n – номер сезона размножения,

a – коэффициент рождаемости (среднее число потомков, приходящихся на одну брачную пару),

δ – доля самок среди новорождённых,

w_1 и w_2 – выживаемости неполовозрелых самок и самцов до достижения половой зрелости,

s и v – выживаемости половозрелых самок и самцов, соответственно,

$c(F, M)$ – функция образования пар

Идея исследования:

Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd. Ecological Modelling. 1982. V. 16. P. 151–172.

Математическая модель: функция образования пар



Предполагается, что число образованных пар c может быть описано следующей функцией [Caswell and Weeks, *Am. Nat.* 1986; Haderler et al., *J. Math. Biol.* 1988]:

$$c_n = \frac{2F_n M_n}{(1/h)F_n + M_n}$$

где h соответствует среднему размеру гарема и характеризует тип брачных отношений в популяции (при моногамии $h=1$, при полигинии $h>1$, при полиандрии $h<1$).

Для того чтобы в модели (1) избежать “завышения” рождаемости для популяций, в которых самки способны давать потомство один раз за сезон размножения, функцию образования пар можно преобразовать к виду [Bessa-Gomes et al., 2010]

$$c_n = \min \left(F_n, \frac{2F_n M_n}{(1/h)F_n + M_n} \right) \quad (2)$$

Условие переключения функции (2) соответствует балансу полов в популяции и имеет вид: $F=hM$. Следовательно, когда существует дефицит самок, т.е. $F<hM$, тогда количество образуемых пар соответствует количеству половозрелых самок. В противном случае ($F>hM$) число пар рассчитывается как среднее гармоническое число самок и самцов в популяции

Математическая модель: функция выживаемости молоди



Предполагается, что величины выживаемости неполовозрелых самок и самцов до момента достижения половой зрелости не различаются и линейно убывают с ростом численностей младшего и старшего возрастных классов, причём влияние половозрелых самок и самцов полагается одинаковым:

$$w_1 = w_2 = 1 - \alpha P - \beta(F + M), \quad (3)$$

где α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивность снижения выживаемости молоди, которое вызвано конкурентным взаимодействием между половозрелыми классами соответственно.

Переходя к новым безразмерным переменным $p=\alpha P$, $f=\alpha F$, $m=\alpha M$ – “относительным” численностям – модель (1) можно записать в виде:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n \end{cases} \quad (4)$$

где $\rho = \alpha/\beta$

Область устойчивости системы

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (4) находятся на основе характеристического многочлена $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$ и задаются линиями, соответствующими разным типам бифуркаций:

1) **Транскритическая бифуркация** ($\lambda=1$),

2) **Бифуркация Неймарка-Сакера** (граница NS : $\lambda=e^{\pm i\theta}$ и $|\lambda|=1$): возникает квазипериодическая динамика численности возрастных классов

3) **Бифуркация удвоения периода** (граница PD : $\lambda=-1$): возникают устойчивые колебания, порождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода

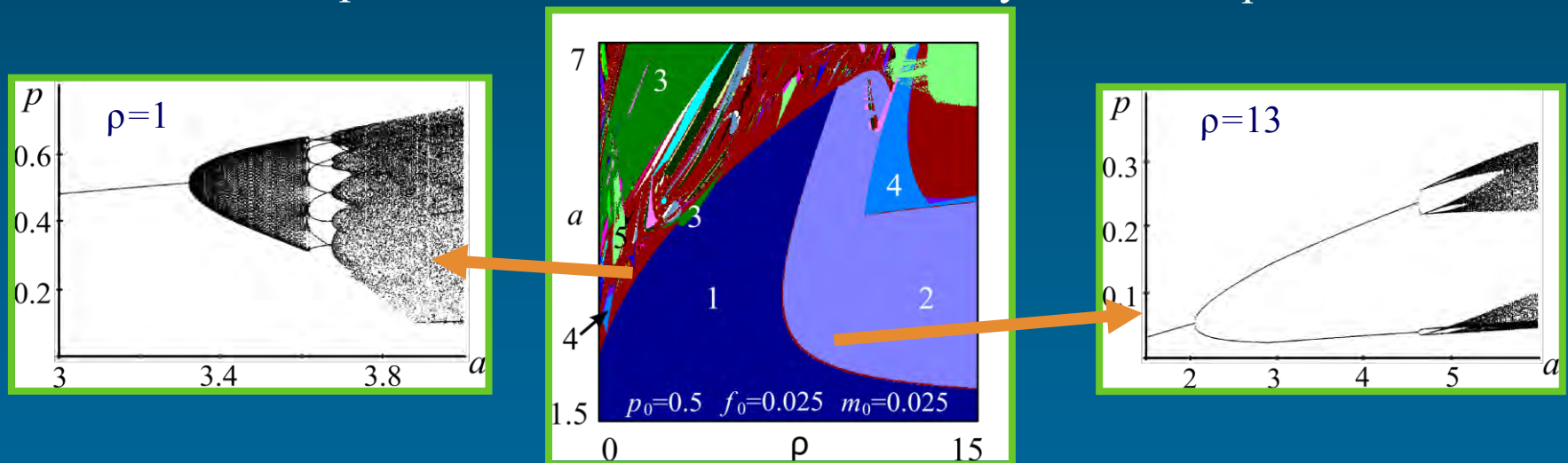


Рис. 2. Карта динамических режимов и бифуркационные диаграммы системы (4) в зависимости от параметра a при $h=2$, $s=0.75$, $v=0.1$

Область устойчивости системы

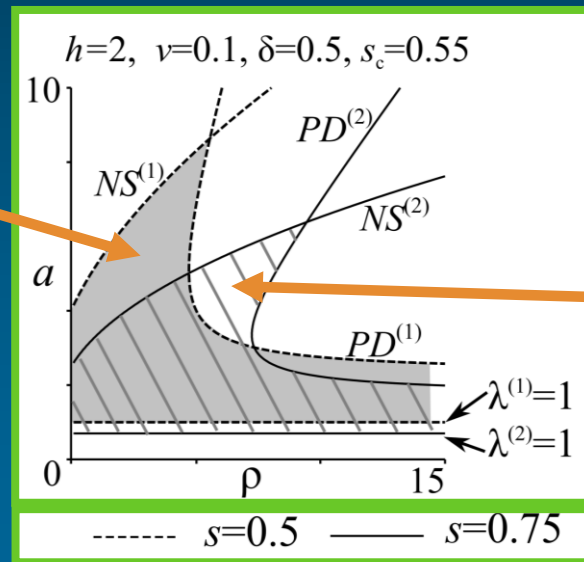
Равенство $f=hm$ с учетом равновесных численностей системы (4) имеет вид

$$h=\delta(1-v)/((1-s)(1-\delta)). \quad (5)$$

В пространстве параметров модели (4) при переходе через гиперплоскость (5) происходит переключение принципа образования пар согласно формуле (2). Вследствие этого область устойчивости системы (4) определяется бифуркационными линиями, ограничивающими равновесие $(p^{(1)}, f^{(1)}, m^{(1)})$ или $(p^{(2)}, f^{(2)}, m^{(2)})$ (рис. 3)

Область
устойчивости
 $(p^{(1)}, f^{(1)}, m^{(1)})$

$$f \leq hm, \\ c(f, m) = f$$



Область
устойчивости
 $(p^{(2)}, f^{(2)}, m^{(2)})$

$$f > hm, \\ c(f, m) = 2fm/(f/h + m)$$

Рис. 3. Область устойчивости равновесий системы (4). Пунктирной линией показаны границы области устойчивости равновесия $(p^{(1)}, f^{(1)}, m^{(1)})$, сплошной линией – границы решения $(p^{(2)}, f^{(2)}, m^{(2)})$

Области устойчивости: результаты моделирования

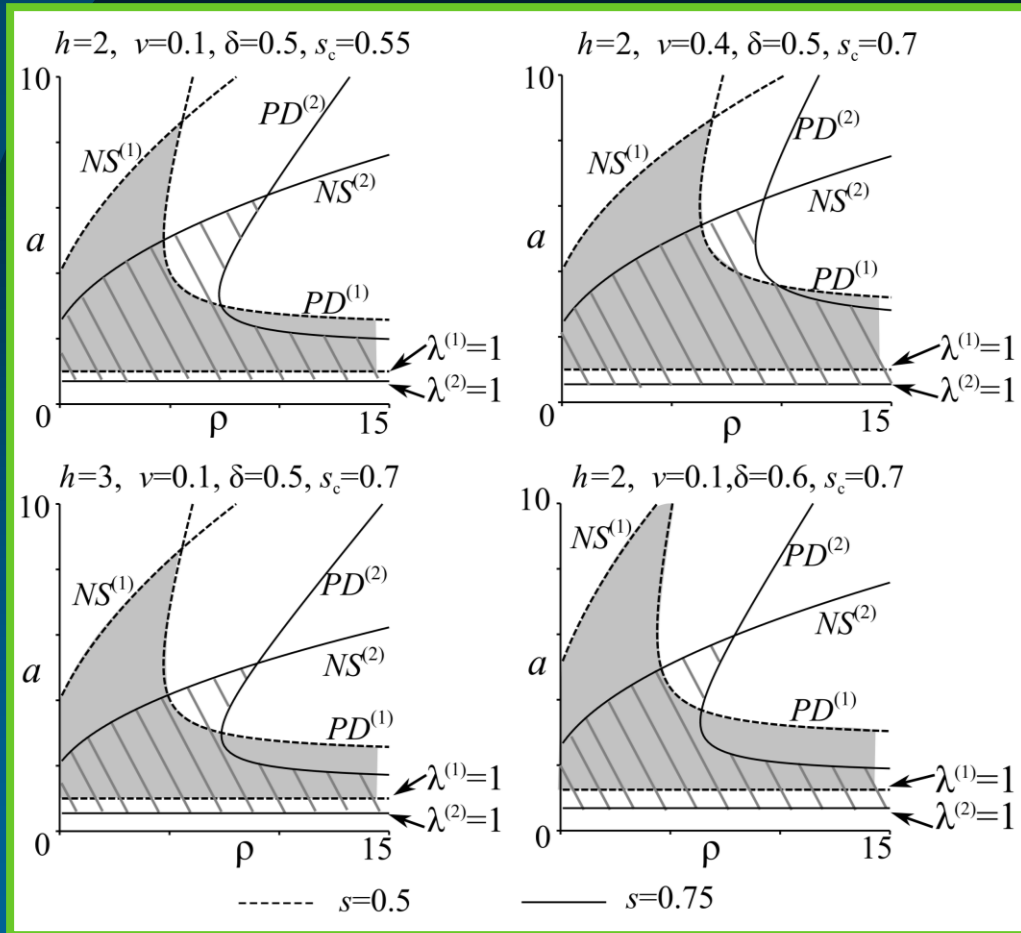


Рис. 4. Область устойчивости равновесий системы (4). Пунктирной линией показаны границы области устойчивости равновесия $(p^{(1)}, f^{(1)}, m^{(1)})$, сплошной линией – $(p^{(2)}, f^{(2)}, m^{(2)})$

Сопоставление областей устойчивости при разном соотношении полов позволяет заключить, что при малых ρ , когда вклад в конкуренцию со стороны взрослых особей сравнительно невысокий, отмечается наибольший диапазон устойчивости при численном превосходстве самцов, т.е. $f \leq hm$.

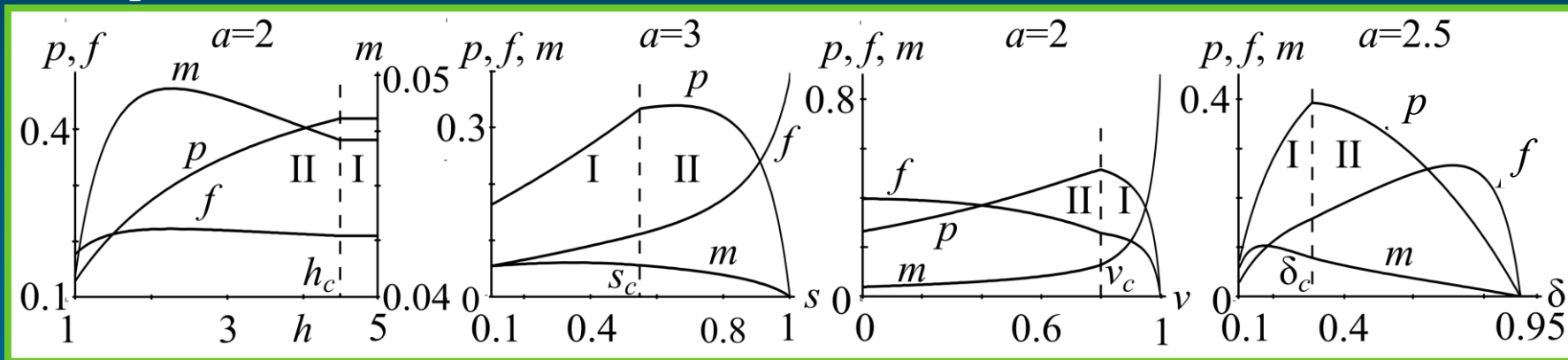
По мере роста значения ρ область устойчивости равновесной численности сужается для популяции, в которой самцов больше, и расширяется в случае количественного преобладания самок

Эволюция популяционной динамики, вызванная вариацией соотношения полов



При численном превосходстве зрелых самок рост размера гарема h приводит к увеличению равновесной численности новорожденных особей. Если неравенство $f > hm$ нарушается, тогда число приплода не зависит от величины гарема и определяется числом самок.

С ростом выживаемости самок s и доли новорождённых самок δ , а также с падением выживаемости самцов v приплод имеет общую тенденцию изменения численности с представителями того пола, численность которого меньше



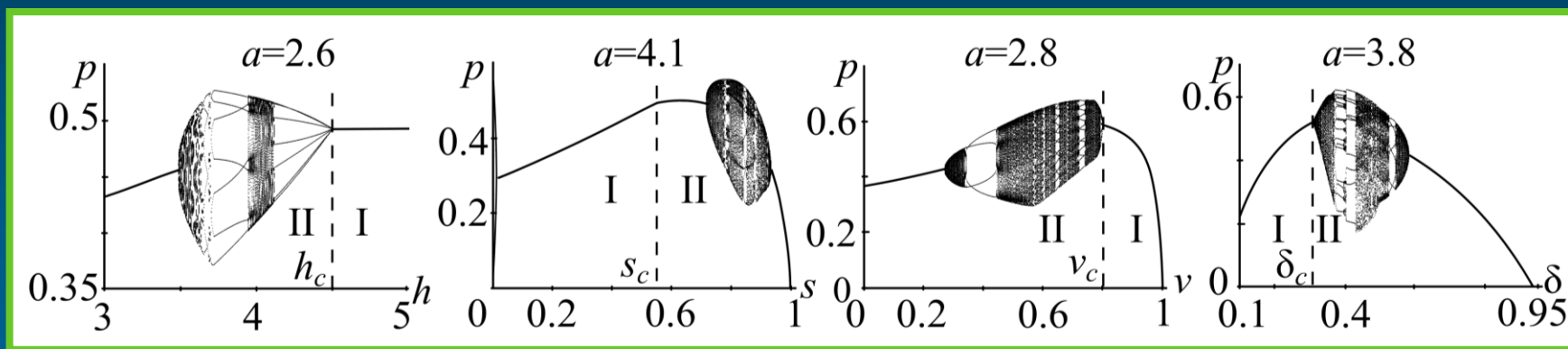
a) $\delta=0.5$; $\rho=1.5$; $s=0.8$; $v=0.1$; b) $v=0.1$; $\delta=0.5$; $h=2$; $\rho=2.2$ c) $\delta=0.5$; $h=2$; $\rho=1$; $s=0.9$; d) $v=0.1$; $h=2$; $\rho=1.5$; $s=0.8$

Рис. 5. Равновесная численность молодежи p , самок f и самцов m . Значения h_c , s_c , v_c , δ_c вычисленные по формуле (5), разделяют области I ($f \leq hm$) и II ($f > hm$)

Эволюция популяционной динамики: потеря устойчивости



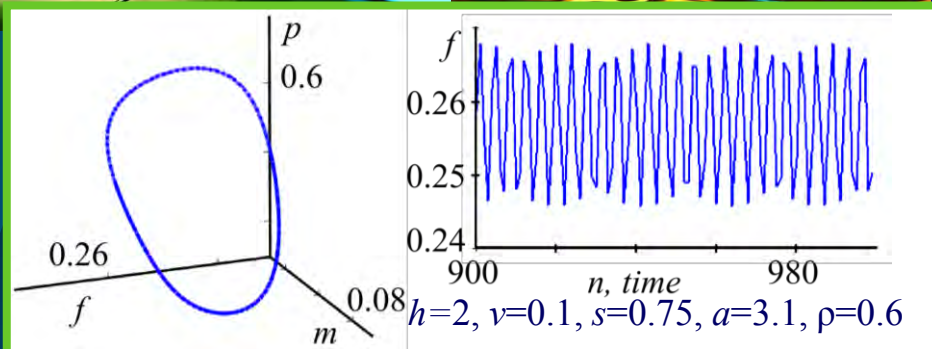
Немонотонное поведение границ устойчивости равновесия системы (4) с ростом коэффициента a приводит к экзотическим сценариям изменения численности. На бифуркационных диаграммах возникают так называемые “пузыри нестационарности”, ограниченные с двух сторон стационарными режимами. Более того, смена динамического режима может быть обусловлена переходом через значения h_c , s_c , v_c и δ_c , при которых происходит “переключение” функции (2)



a) $\delta=0.5$; $\rho=1.5$; $s=0.8$; $v=0.1$; b) $v=0.1$; $\delta=0.5$; $h=2$; $\rho=2.2$; c) $\delta=0.5$; $h=2$; $\rho=1$; $s=0.9$; d) $v=0.1$; $h=2$; $\rho=1.5$; $s=0.8$

Рис. 6. Сценарии изменений предельных распределений численностей неполовозрелых особей p в зависимости от величин параметров. Значения h_c , s_c , v_c , δ_c , вычисленные по формуле (5), разделяют области I ($f \leq hm$) и II ($f > hm$)

Типы динамических режимов модели (4)



Квазипериодическая динамика Q (ляпуновские показатели $\Lambda_3 < \Lambda_2 < \Lambda_1 = 0$)

Хаотическая динамика C ($\Lambda_1 > 0 > \Lambda_2 > \Lambda_3$)

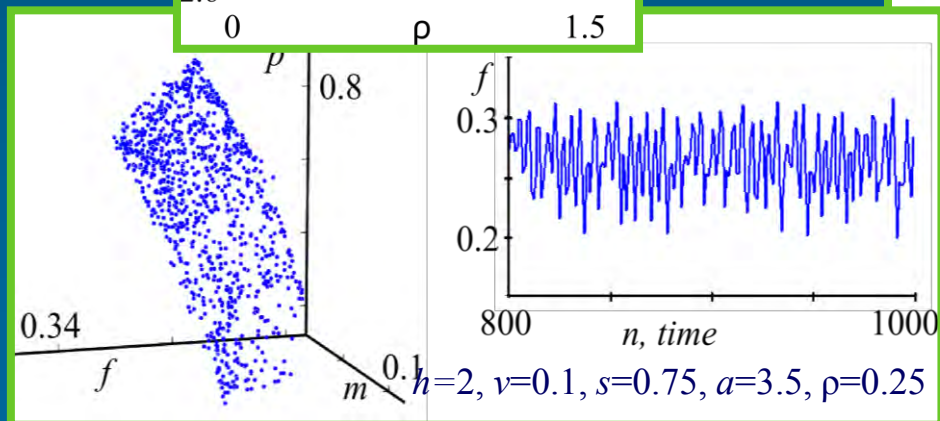
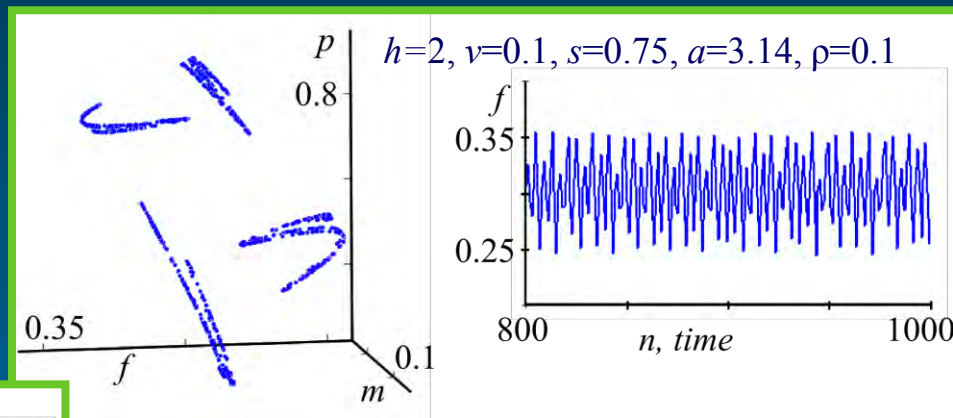
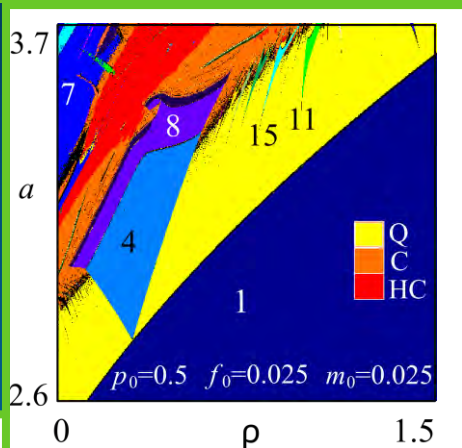


Рис. 7. Карта динамических режимов, аттракторы системы (4) и изменения численности во времени n

Гиперхаос HC ($\Lambda_1 > \Lambda_2 > 0 > \Lambda_3$)

Смена динамических режимов: мультистабильность



Обнаружено, что в параметрическом пространстве модели (4) имеются области мультистабильности, в которых при одних и тех же параметрах могут наблюдаться разные динамические режимы. При этом фазовое пространство модели причудливо дробится бассейнами притяжений этих режимов. Например, в модели (4) сосуществуют 1- и 3-, 24- и 55-циклы, которые возникают в результате бифуркаций, характерных для нелинейных динамических систем

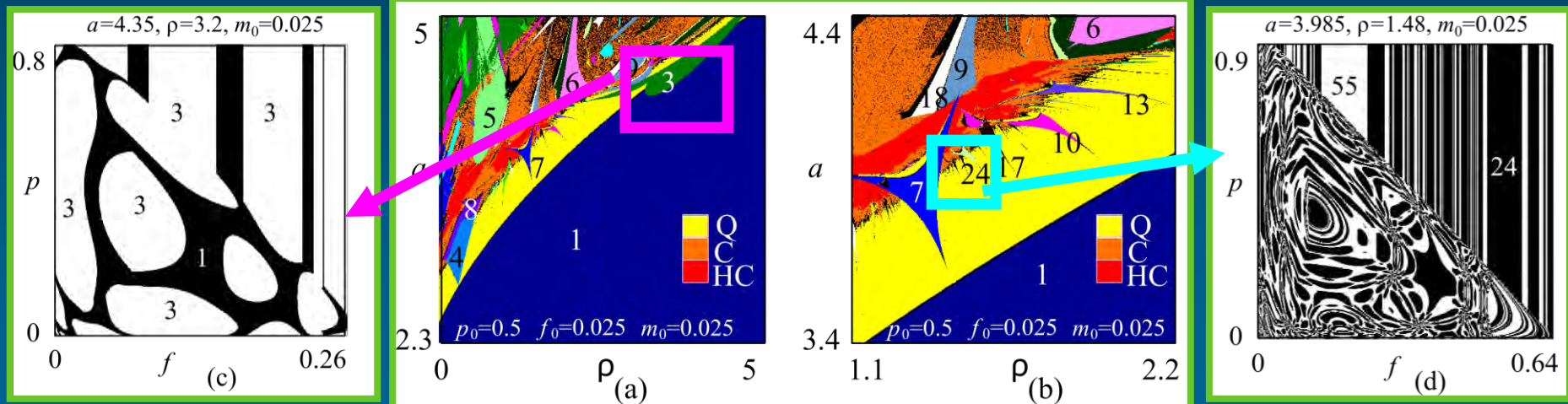


Рис. 8. Карты динамических режимов при $\delta=0.5$, $s=0.75$, $v=0.1$, $h=2$ (a-b). Бассейны притяжения модели (4) при $a=4.35$, $\rho=3.2$ (c), $a=3.985$, $\rho=1.48$ (d). Цифрами обозначены периоды наблюдаемых колебаний

Смена динамических режимов: мультистабильность



При одних начальных условиях с ростом величины рождаемости a неподвижная точка системы (4) теряет устойчивость и в системе формируется квазипериодическая динамика, а в фазовом пространстве появляется одна предельная инвариантная кривая, обозначенная как Q_1 . При других начальных численностях возникают 3-циклы, которые в дальнейшем бифурцируют по сценарию Неймарка-Сакера – образуются 3 предельные инвариантные кривые, обозначенные как Q_3 . С ростом a образуются странные аттракторы сложной структуры

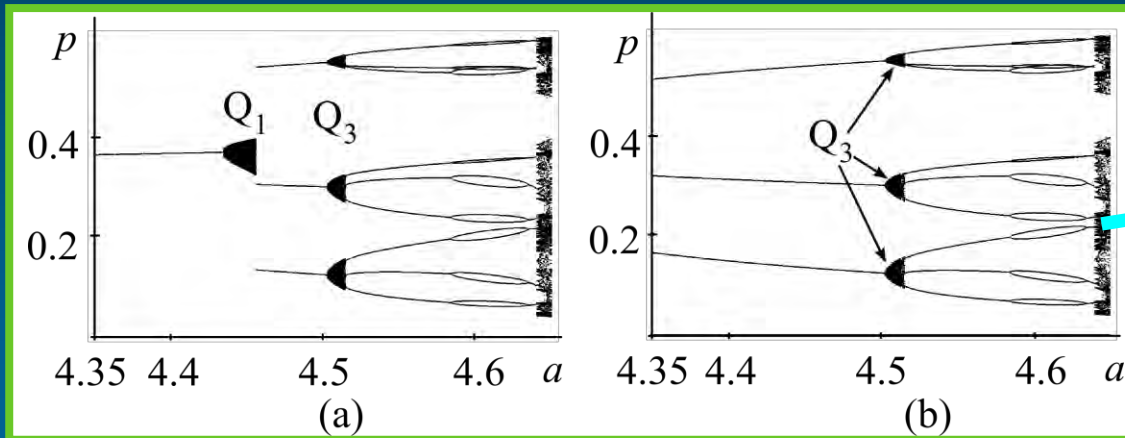


Рис. 9. Бифуркационные диаграммы модели (4) при $4.35 < a < 4.7$ и $v=0.1, \delta=0.5, h=2, \rho=3.2, s=0.75, m_0=0.025$;
(a) $p_0=0.15, f_0=0.15$, (b) $p_0=0.5, f_0=0.025$

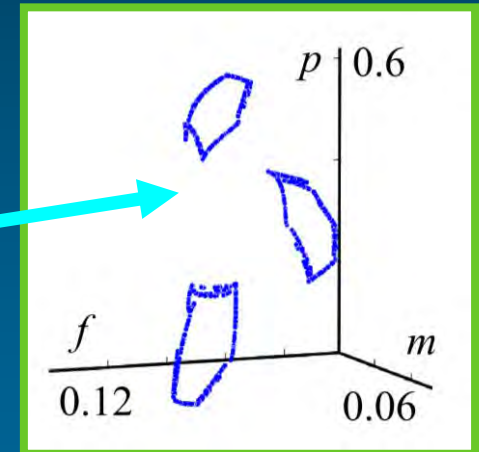


Рис. 10. Странный аттрактор системы (4) при $a=4.69, m_0=0.025$;
 $p_0=0.5, f_0=0.025$

Смена динамических режимов: мультистабильность



Дополнительно мультистабильность возникает в результате переключения в функции образования пар (2). Например, в области переключения возможно сосуществование 4 динамических режимов — неподвижной точки (число образованных пар соответствует числу самок), 3, 6- и 12-циклов (количество пар ежегодно меняется в соответствии с функцией (2))

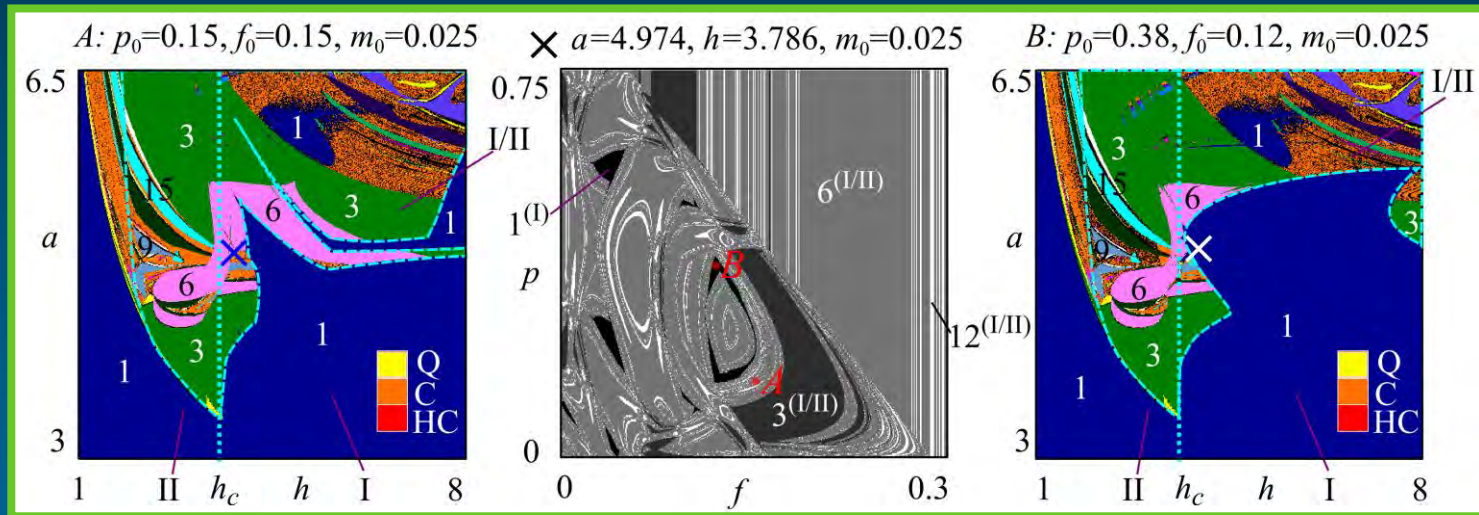


Рис. 11. Карты динамических режимов при $\delta=0.5$, $s=0.75$, $v=0.1$, $\rho=3.2$ (а, с) и бассейны притяжения модели (4) (b). Бассейны притяжения построены при параметрах h и a , значения которых обозначены “крестиками” на картах динамических режимов. В области I — количество пар определяется числом половозрелых самок, II — средним гармоническим числом самок и самцов, I/II — их чередованием

Заключение



- Изучение взаимосвязи между численностями новорождённых и половозрелых самок и самцов выявило, что, если число самцов, участвующих в размножении, достаточно или превышает их необходимое количество, то увеличение численности зрелых самок (с ростом их выживаемости и доли новорожденных самок) способствует повышению рождаемости, а уменьшение, наоборот, тормозит скорость роста популяции
- В случае численного превосходства самок увеличение параметров выживаемости самцов и (или) среднего размера гарема приводит к росту численности новорождённых особей. Среди моногамных животных возможность перехода к полигинии (например, при низкой выживаемости самцов) эквивалентна росту репродуктивного потенциала популяции, поскольку ведёт к увеличению числа приплода, приходящегося на одну самку. Такая смена тактики репродуктивного поведения у самцов описывает эффект компенсации их повышенной смертности

Заключение



- Вместе с тем чрезмерное численное преобладание самок или самцов в конечном итоге приводит к снижению плодовитости и соответственно численности. Широко известен пример сокращения численности популяции сайгака *Saiga tatarica tatarica* в результате крайне низкого числа половозрелых самцов [Milner-Gulland et al. *Nature*. 2003]
- Проведённое исследование показывает сложные связи между соотношением численностей полов и характером динамического поведения популяции. Как оказалось, переходы между разными режимами возникают не только в результате изменений популяционных параметров, определяющих процессы воспроизводства и саморегуляции, но и в силу смены принципа образования пар
- Обнаруженный эффект мультистабильности позволяет заключить, что даже небольшая вариация текущей численности популяции, ведущая к изменению отношения численностей полов, существенно усложняет динамику популяции



- Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-31-00218 мол_а.

Спасибо за внимание!