

УДК 51-76:574.34

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИНАМИЧЕСКИХ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ
И НАБЛЮДАЕМЫХ В НИХ НЕЛИНЕЙНЫХ ЭФФЕКТОВ

Е.Я. Фрисман, М.П. Кулаков, О.Л. Ревуцкая
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: frisman@mail.ru, k_matvey@mail.ru, oksana-rev@mail.ru

Проведена классификация динамических математических моделей, используемых в популяционной биологии. В основу предлагаемой классификации положены способы задания времени и пространства (непрерывность или дискретность), в которых происходит динамика исследуемого объекта. Приведены примеры модельных эффектов, часть из которых объясняет наблюдаемое поведение живых систем. Продемонстрировано наличие нелинейных эффектов, в частности мультирежимности и мультистабильности, которые слабо изучены в динамике реальных систем.

Ключевые слова: динамические системы, математические модели, нелинейные эффекты, дискретное и непрерывное время и пространство.

Введение

Математическое моделирование как инструмент анализа окружающего мира является естественным продолжением подходов, связанных с наблюдением и экспериментом. Суть моделирования заключается в том, что на основании эмпирических данных записываются некоторые количественные соотношения между разными величинами (математическая модель), которые можно непосредственно измерить в ходе наблюдения или эксперимента. Такие соотношения дают возможность формализовать связи между процессами, протекающими в реальной системе, что, с одной стороны, позволяет обосновать связь между разными компонентами объекта исследования, а с другой – служит основанием для новых экспериментов и наблюдений. Однако главное преимущество, которое дают такие соотношения, независимо от их вида (регрессионные уравнения, законы распределения, дифференциальные уравнения и др.), заключается в возможности обоснованного прогноза эволюции объекта во времени или пространстве. Возможность прогноза позволяет предсказывать ранее не наблюдаемые свойства или поведение объекта. Возникает вопрос, не являются ли новые свойства лишь чисто математическими эффектами или артефактами, никогда не происходящими в окружающем мире. Однозначный ответ может быть получен лишь в ходе нового эксперимента и наблюдений в новых условиях, обоснование и цель которых вытекают из построенной модели. В этой логике процесс моделирования

естественным образом выстроен в следующую цепочку познания окружающего мира: эксперимент/наблюдение → количественные данные → математические соотношения/модели → прогноз/модельные эффекты → эксперимент/наблюдение → ... Таким образом, математические модели могут значительно обогатить и расширить методологию естественнонаучных исследований.

Исторически первые модели в виде соотношений статичных величин были получены физиками. Например, эксперименты Галилея позволили записать простые (линейные) соотношения между скоростью и ускорением, а также массой тела, ускорением и силой. Однако законы движения Ньютона, которые опираются на эти соотношения, потребовали создания другого типа моделей – детерминированных динамических математических моделей, которые описывают изменение этих величин во времени вследствие взаимодействия разных тел, например, Луны, Солнца и Земли. Эти соотношения позволили объяснить их наблюдаемое движение, а также предсказать множество неизвестных на тот момент эффектов. Например, отклонение орбиты Нептуна от модельной позволило обнаружить Плутон, а затем множество других объектов на границе Солнечной системы.

Многочисленные успехи в этом направлении укрепили веру многих исследователей в широкие возможности динамических математических моделей, и эти подходы нашли применение во множестве других направлений науки, напри-

мер, технике, биологии, экономике, социальных науках. Вместе с тем новые объекты требовали расширений методов и подходов моделирования. Например, изучение систем с большим числом степеней свободы (жидкости, газы, технические системы, население) потребовало учета количественных показателей иного рода – вероятностных характеристик отдельных объектов, т.е. вероятностей нахождения в том или ином состоянии, что в итоге привело к созданию стохастических динамических моделей.

В данной работе проводится классификация детерминированных математических моделей, используемых в популяционной биологии, на основе способов задания времени и пространства (непрерывность или дискретность), в которых происходит динамика исследуемого объекта.

1. Классификация динамических математических моделей

Динамические математические модели – математические соотношения, описывающие изменение некоторых объектов или систем во времени и пространстве. Предполагается, что рассматриваемая система описывается набором некоторых количественных характеристик (численности, массы, плотности, концентрации и т.д.). Динамические модели представлены двумя основными типами: детерминированные (в качестве переменных рассматриваются значения самих характеристик системы) и стохастические (значения характеристик системы считаются случайными величинами, а в качестве переменных рассматриваются распределения вероятности этих величин) модели.

Дальнейшее справедливо в основном для обоих типов моделей, но для определенности бу-

дем рассматривать только детерминированные модели.

Все переменные динамических моделей являются функциями времени, кроме того, они могут зависеть от пространственных координат. Способы задания времени и пространства лежат в основе предлагаемой классификации динамических моделей. Из физических соображений время и пространственные координаты естественно считать непрерывными величинами и полагать их значения действительными числами. Однако в силу особенностей ряда динамических объектов и способов наблюдений за этими объектами время или (и) пространство в моделях их динамики целесообразно представлять дискретным и описывать их целыми числами. В предельном случае можно считать объект изолированным (или пространственно однородным) и вообще отказаться от пространственного описания, рассматривая только временную динамику. В этом случае пространство будем рассматривать как локальное. Следовательно, время может быть либо непрерывным, либо дискретным, а пространство либо локальным, либо дискретным, либо непрерывным. В табл. приведена классификация уравнений, используемых при построении динамических моделей.

Далее приведем примеры динамических систем согласно классификации, представленной в табл.

Время непрерывно, пространство локально

Здесь в качестве примеров можно указать локальную изолированную биологическую популяцию или сообщество видов. В первом случае естественными переменными являются численности различных возрастных классов или стадий развития. В целях математического удобства

Классификация математических моделей и применяемого математического аппарата

Таблица

Classification of mathematical models and applied mathematical apparatus

Table

		Время	
		Непрерывно	Дискретно
Пространство	Локально	Обыкновенные дифференциальные уравнения	Рекуррентные уравнения (отображения)
	Дискретно	Системы обыкновенных дифференциальных уравнений большой размерности	Системы рекуррентных уравнений большой размерности
	Непрерывно	Уравнения в частных производных, интегро-дифференциальные уравнения	Интегро-разностные уравнения, системы рекуррентных уравнений по времени с интегралами по пространству в правых частях

предпочтительно иметь дело с вещественными переменными, а не с целочисленными, поэтому от численностей переходят либо к плотностям населения, либо к биомассам, либо к относительным безразмерным переменным. Второй пример – локальное биологическое сообщество, состоящее из популяций разных видов, которые взаимодействуют друг с другом путем конкуренции или находятся в отношениях типа «ресурс – потребитель». Это одни из самых интересных и изучаемых классов популяционно-экологических динамических моделей [24].

Время непрерывно, пространство дискретно

Одним из примеров можно привести систему локальных популяций или сообществ, связанных миграционными потоками. В этом случае на некотором ареале существуют несколько изолированных местообитаний с населяющими их локальными популяциями или сообществами, особи которых совершают миграционные перемещения из одного местообитания в другое. Для количественного описания динамики распределенной популяционной системы каждую локальную популяцию описывают одной переменной (или вектором в случае наличия сложной структуры локальной популяции). При этом предполагается, что динамика подобной распределенной системы складывается из динамики каждой локальной популяции, которая может развиваться по собственному закону воспроизводства и описывается своей подсистемой дифференциальных уравнений с учетом возможного миграционного или иного типа взаимодействий. Количество локальных местообитаний в этом случае фиксировано, а их пространственная структура определяет только характер миграционных связей [24].

Время и пространство непрерывны

Характерный пример – биологическая популяция или сообщество, обитающее на непрерывном ареале. В этом случае предполагается, что воспроизводство и перемещение по ареалу – непрерывные процессы. Особи популяции рассматриваются как агенты, которые могут размножаться, умирать, взаимодействовать между собой и свободно перемещаться в любом направлении вдоль своего ареала. Классической моделью, описывающей такие системы, являются уравнения Колмогорова-Петровского-Пискунова [11] и диффузионные уравнения Фишера [44]. Они представляют собой уравнения в частных производных параболического типа, в которых скорость роста популяции в некоторой точке пространства складывается из локального воспроизводства и

диффузионного члена, описывающего баланс перемещения особей между соседними точками пространства. В большинстве работ рассматривается простейший случай, когда особи, по аналогии с атомами, движутся согласно второму закону Фика, т.е. их поток пропорционален градиенту плотности (концентрации) [6, 58]. Уравнения такого типа называют уравнениями «реакции-диффузии».

Для широкого класса функций воспроизводства (в том числе вегетативного размножения, характерного для большинства растений) и случаев сложного характера расселения вместо уравнений математической физики предлагается альтернативный подход, основанный на использовании интегро-дифференциальных уравнений, в которых производные переменных системы по времени зависят от интегралов по пространству. В этих моделях демонстрируется наличие огромного спектра возможных решений, включающего сложные по форме стационарные и нестационарные волны [26, 27, 66].

Время дискретно, пространство локально

Динамика численности популяций биологических видов с неперекрывающимися поколениями – типичный пример для данного типа моделей. Подавляющее большинство таких видов имеют четко очерченный период размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных, не пересекающихся возрастных классов. Это обуславливается тем, что за время развития очередного поколения все предыдущее поколение, представленное в период размножения взрослыми особями, успевает вымереть. Если условия среды от поколения к поколению меняются не очень сильно и можно сделать предположение об их постоянстве, то численность X_{n+1} некоторого поколения будет определяться только численностью предыдущего поколения X_n . Тогда динамику численности популяций видов с неперекрывающимися поколениями (например насекомых) можно записать следующим детерминистическим уравнением:

$$X_{n+1} = F(X_n) \quad (1).$$

По сравнению с дифференциальными уравнениями модели с дискретным временем должны давать более реальное описание динамики численности популяции, по крайней мере, для тех биологических видов, поколения которых не перекрываются.

В случае наличия у локальной популяции сложной внутренней структуры, например, пола или возраста, для количественного описания дина-

мики каждого из них используются матричные модели, в которых применяется столько переменных, сколько структурных единиц содержит популяция. Одной из первых моделей, которая состоит из множества переменных и специально разработана для описания динамики возрастной структуры, является матричная модель, предложенная П. Лесли [40, 47, 56]. С математической точки зрения эта модель линейно отображает вектор, содержащий численности каждого возраста в текущем году, в такой же, но через один сезон размножения или год. В качестве оператора выступает матрица Лесли, состоящая из коэффициентов возрастных переходов или выживаемости, расположенных под главной диагональю, и коэффициентов рождаемости в первой строке, а все остальные элементы матрицы нулевые. Детальный учет демографических переходов из одного поколения в другое позволяет неплохо описывать сложное поведение возрастного состава многих реальных популяций на небольших временных масштабах [21, 22, 49, 67].

Для описания динамики какого-либо возрастного признака или стадии развития была предложена модель Лефковича [55]. В данной модели постулируется, что за один шаг по времени одни особи переходят в следующий возрастной класс, а другие не переходят и остаются в нем, т.е. осуществляется задержка в развитии. На основе этих постулатов в модель Лефковича – обобщение модели Лесли – добавляются ненулевые коэффициенты задержки, стоящие на главной диагонали в матрице Лесли [18].

Для разрешения проблемы неограниченного роста, характерного для матриц Лесли и Лефковича, было сделано предположение, что демографические параметры должны быть функциями численности, т.е. должна осуществляться плотностная регуляция каких-либо коэффициентов рождаемости или (и) возрастных переходов [24, 40]. В результате было показано, что, помимо ограниченного роста популяции, нелинейный характер коэффициентов рождаемости или возрастных переходов способен приводить к периодическим или даже нерегулярным колебаниям численностей [28, 34].

Время и пространство дискретны

Модели такого типа возникают, например, для систем локальных популяций или сообществ биологических видов с сезонным характером размножения, связанных миграционными потоками. В данном случае динамика каждой локальной популяции, которая может развиваться по собственному закону воспроизводства, описывается своей

подсистемой рекуррентных уравнений с учетом возможного миграционного или иного типа взаимодействий. При этом наличие на некотором ареале изолированных местообитаний с населяющими их локальными популяциями или сообществами, особи которых совершают миграционные перемещения из одного местообитания в другое, приводит к формированию на ареале дискретной по пространству структуры [15, 16].

Время дискретно, пространство непрерывно

Модели подобного типа встречаются редко и весьма слабо изучены. Для широкого класса функций воспроизводства и случаев сложного характера расселения видов с сезонным характером размножения предлагается подход, основанный на использовании рекуррентных (по дискретному времени) уравнений относительно переменных, являющихся непрерывными функциями пространственных координат. При этом в ходе построения соответствующих динамических моделей в правых частях рекуррентных уравнений появляются интегралы по пространству, вследствие чего их называют интегро-разностными уравнениями. В этих моделях демонстрируется наличие огромного спектра возможных решений [26, 41, 54].

2. Нелинейные эффекты

Время непрерывно, пространство локально

Один из первых результатов математической популяционной биологии связан с тем, что в локальных моделях с непрерывным временем при рассмотрении двух популяций взаимодействующих видов были обнаружены колебания численности этих популяций. Классическим примером служит модель Лотки-Вольтерра, которая показывает, что взаимодействия между популяциями хищника и жертвы способны приводить к периодическим колебаниям численности, причем колебания численности хищника отстают по фазе от колебаний численности жертв [5]. Такой тип динамики в целом неплохо описывает реальную ситуацию, когда рост хищника невозможен без роста жертв, но рост числа хищников со временем приводит к сокращению плотности жертв. В результате наблюдаются колебания их численностей. Однако такие периодические решения в этой модели асимптотически неустойчивы, т.е. малые вариации начальной численности приводят к иному виду аттрактора, а сама модель является «негрубой», т.е. незначительные изменения в правой части системы уравнений приводит к изменению типа особой точки и характера фазовой траектории.

Существует огромное число модификаций

этой модели, лишенных таких недостатков. Например, модель взаимодействия видов типа «хищник – жертва» Колмогорова [11], модель, предложенная А. Розенцвейгом и Р.Х. Мак-Артуром [63]. В отечественной литературе очень известна модификация системы типа «хищник – жертва», принадлежащая А.Д. Базыкину, которая учитывает ограниченность субстрата в форме Мано, т.е. насыщение роста хищника, и ограниченный характер роста численности жертвы, по аналогии с ограниченным ростом в модели Ферхюльста [2]. Обобщающая классическую модель Лотки-Вольтерра модель Базыкина демонстрирует более сложное поведение – наличие двух устойчивых стационарных состояний, между которыми происходят переключения в зависимости от начальных численностей популяции, затухающие колебания численностей и др. Кроме того, при некоторых значениях параметров система становится автоколебательной, а в фазовом пространстве формируется асимптотически устойчивый предельный цикл, вид которого не зависит от начальных численностей. При больших размерах фазового пространства (наличии трех и более взаимодействующих популяций) в системе оказываются возможны странные аттракторы, типа аттрактора Лоренца.

Время непрерывно, пространство дискретно

В камерном подходе ареал обитания сообщества разбивается на p участков (камер), которые независимы и связаны друг с другом лишь миграционными потоками. Например,

$$\frac{d u_{ik}}{d t} = f_{ik}(u_{1k}, \dots, u_{pn}) + M_{ik}(u_{i1}, \dots, u_{ip})$$

($i = 1, 2, \dots, n$, $k = 1, 2, \dots, p$), где u_{ik} – биомасса (численность) i -го вида на k -ом участке, M_{ik} – поток мигрантов i -го вида на k -ый участок, n – количество видов, p – количество участков. Д.О. Логофет (1978) показал, что при любой структуре взаимодействий в изолированном сообществе (любом виде f) объединение камер за счет миграции (введение M) в изотропной среде не может улучшить устойчивость равновесия [17]. В анизотропной среде возможна стабилизация неустойчивого режима. Различия в моделях, рассматриваемых разными авторами [51, 53], не способны изменить качественного вывода (симметричная миграция не может стабилизировать экосистему).

Основное достоинство камерного подхода заключается в простоте модельного аппарата. Благодаря использованию обыкновенных дифференциальных уравнений камерные модели достаточно легко поддаются анализу. Однако камерный подход принципиально не может применяться для

описания сильно неоднородных систем, так как, с одной стороны, при делении ареала обитания на камеры приходится игнорировать непрерывную структуру пространства, а для улучшения аппроксимации требуется уменьшать размер камер. Но, с другой стороны, процессы, происходящие на k -ом участке, могут зависеть от состояния сообщества и на соседних участках, особенно при малых размерах участков.

Время и пространство непрерывны

Диффузионный подход (первоначально развитый в химической кинетике) был предложен для описания биологических систем в работах А.Н. Колмогорова [12] и Р.А. Фишера [44]. Предполагается, что жизнедеятельность биологического сообщества в произвольной точке пространства обитания зависит только от состояния сообщества в этой точке. По пространству же особи перемещаются случайным образом. Такие модели также называются моделями типа «реакция-диффузия»,

$$\frac{d u(t, x)}{d t} = f(t, x, u(t, x)) + D \frac{\partial^2 u(t, x)}{\partial x^2},$$

где $u(t, x)$ – плотность в точке x в момент времени t некоторой характеристики экосистемы, D – интенсивность диффузии.

В рамках диффузионного подхода были описаны многие явления в пространственно неоднородных биосистемах, например, появление бегущих волн (БВ) [25], генерация волн источниками импульсной активности, стоячие волны. БВ активно изучаются, ведутся поиски условий существования периодических БВ и их устойчивости [23, 37, 42, 46]. Рассматривается распространение БВ в среде с изменяющимся коэффициентом диффузии, при котором могут появиться эффекты типа ударных волн.

Особый интерес представляет описание возникновения и развития в неоднородных биогеоценозах «диссипативных структур» (ДС). В.Н. Разжевайкин исследовал возможность возникновения устойчивых ДС в системе типа «хищник – жертва» [19]. В ней происходит диффузионное размытие пространственно однородного решения и образование стоячих волн, что можно трактовать как аналог мозаичности биогеоценозов. В работе Н.В. Белотелова и Д.А. Саранчи (1985) приводятся необходимые условия существования ДС в двухвидовых моделях (в частности, из этих условий следует невозможность образования ДС в моделях двух «почти» одинаковых конкурирующих видов в однородных условиях) [4]. Там же строятся пространственно неоднородные стационарные решения (ПНСР) в окрестностях

точек бифуркаций. Подробную классификацию решений системы нелинейных диффузионных уравнений в окрестности точки бифуркации можно найти в работе Т.С. Ахромеевой с соавторами [1]. Там же изучены основные типы пространственно-временной упорядоченности, диффузионный хаос, последовательности бифуркаций, приводящие к усложнению решений. Отдельно были построены глобальные бифуркационные диаграммы общего диффузионного уравнения вида $\dot{u} = d_1 u_{xx} + f(u, v)$, $\dot{v} = d_2 v_{xx} + g(u, v)$ с граничными условиями Неймана на одномерном пространстве [45] и исследован случай медленной диффузии [64]. В.Н. Разжевайкиным подробно изучен вопрос об устойчивости диссипативных решений в моделях экосистем с подвижными и закрепленными в пространстве компонентами, указаны условия существования стационарных пространственно неоднородных решений, допускающих исследование на устойчивость вторым методом Ляпунова [20].

Добавление зависимости интенсивности диффузии от плотности существенно усложняет анализ свойств модели, делая нетривиальным даже существование единственного решения задачи Коши [36, 38]. Применению моделей с плотностно зависимой диффузией в изучении пространственного распределения популяций посвящено достаточно много работ [39, 59, 60].

Диффузионные модели были использованы для исследования пространственных неоднородностей в водных экосистемах [8], роста бактериальной культуры, обладающей свойством гистерезиса [52], лесных экосистем [7].

В ряде работ [26, 27, 31, 66] развивается подход к моделированию пространственных взаимодействий в экосистемах, основанный на учете нелокальных взаимодействий между особями, находящимися в различных точках пространства. В рамках этого интегрального подхода разработан ряд моделей экосистем с дискретным и непрерывным временем, предложена оригинальная методика описания миграций. В результате подробного исследования динамики одновидовой интегро-дифференциальной модели показано, что существует единственное нетривиальное однородное по пространству решение. В зависимости от значений функциональных параметров может существовать пустое, конечномерное или бесконечномерное множество стационарных, неоднородных по пространству решений. Количество стационарных решений зависит также от геометрии пространства обитания. Описан характер

потери устойчивости однородного по пространству стационарного решения. Для сообществ, состоящих из нескольких конкурирующих видов, проведено исследование, иллюстрирующее процесс сосуществования видов и способы раздела между видами пространства обитания. Например, для двухвидовой модели показано, что когда особи внутри вида конкурируют между собой сильнее, чем с особями другого вида, то оба вида равномерно распределяются по пространству и устойчиво сосуществуют. Если же межвидовая конкуренция преобладает, то виды делят пространство на «среды обитания». Далее рассмотрены сообщества типа «хищник – жертва». С использованием аналитических и численных методов анализируются биологические механизмы, приводящие к появлению пятнистости. В частности показано, что рост нелокальной конкуренции всегда ведет к возникновению неоднородных распределений. Отдельно отметим описание процесса макроэволюции. На основе интегрального подхода предложен один из возможных механизмов видообразования. В его рамках естественным образом описывается возникновение дискретных биологических таксонов и образование гомологических рядов наследственной изменчивости [27, 31].

Время дискретно, пространство локально

В начале 70-х гг. XX в. появились достаточно глубокие исследования дискретных моделей динамики численности, которые сильно изменили наши представления о роли плотностно-зависимых лимитируемых факторов в поддержании устойчивости одновидовых сообществ. Неожиданно оказалось, что эти модели обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов, весьма сложно эволюционирующих при изменении параметров системы. В первую очередь эти исследования связаны с именами А.П. Шапиро [33] и Р.М. Мэя [57]. Запишем уравнение (1) в виде

$$X_{n+1} = a X_n f(X_n) \quad (2),$$

где $f(X)$ – функция, описывающая лимитирование, a – репродуктивный потенциал популяции, характеризующий скорость роста популяции в пустоту (т.е. a выбирается так, чтобы выполнялось $f(0)=1$).

Было показано, что динамика численности популяции, описываемая уравнением (2), может оказаться весьма сложной, если функция $F(X)=aXf(X)$ убывает при больших X достаточно быстро (например, быстрее, чем $1/X^2$). Изменение характера динамики численности связано с изменением параметра модели и заключается в возникновении серии устойчивых циклических траекто-

рий с длинами циклов, равными целым степеням числа 2, называемых первой серией бифуркаций. Если параметр a превосходит точку накопления a^* , при которой заканчивается первая серия бифуркаций, то появляются области его значений, в которых поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим. Однако зоны хаотического поведения численности перемежаются с «окнами» периодического, т.е. регулярного поведения [33, 57].

Из числа функций $f(X)$ хорошо изучены дискретный аналог модели Ферхюльста, для которого $f(X)=1-kX$, и модель Рикера, для которой $f(X)=\exp(-kX)$ [62]. Интересным частным случаем является трехпараметрическая модель Хассела [48] $X_{n+1} = a X_n / (1 + \gamma X_n)^\beta$, позволяющая исследовать динамику численности популяции при различной интенсивности экологического лимитирования, характеризующегося параметром β .

Исследование хаотических режимов динамического поведения, получаемого в моделях Рикера, Хасселла и др., позволяет выявить некоторые общие закономерности, проявляющиеся при достаточно больших значениях репродуктивного потенциала и степени экологического лимитирования. Если в начале такого хаотического поведения значение численности невелико, то в течение достаточно большого ряда последовательных поколений будет наблюдаться медленный рост (который может сопровождаться в отдельных поколениях даже некоторыми небольшими спадами), после чего происходит резкое увеличение численности (скачок вверх), сопровождающееся в следующей генерации значительно большим падением ее до значения, близкого к начальному уровню. Эти периодические «переломы» не будут, однако, возвращать популяцию точно на начальный уровень. Следовательно, несмотря на явный периодический характер изменения численности, не будет обнаружено полных совпадений ни по значениям численности, ни по числу генераций в фазе возрастания. Подобное не строго периодическое поведение численности характерно для многих естественных популяций высших организмов, особенно насекомых (например, саранчи, кузнечиков, ночных мотыльков).

В простейших моделях популяционной динамики рассматривают лишь изменения общей численности популяции в предположении, что различные ее поколения не перекрываются. Если же продолжительность жизни (онтогенез) каждого поколения оказывается существенно больше

времени, протекающего между сезонами размножения, то каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам или стадиям развития. В этом случае численности каждой выделяемой стадии развития естественно рассматривать в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы или стадии развития обычно определяется биологическими особенностями рассматриваемого вида. В общем случае предполагается, что коэффициенты воспроизводства и выживаемости возрастных групп являются функциями численности, и тем самым осуществляется плотностно-зависимая регуляция роста популяции. Подробное исследование соответствующих моделей показало, что наиболее эффективными механизмами регуляции роста численности являются уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Вместе с тем именно такая регуляция роста численности при увеличении репродуктивного потенциала приводит к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию [30].

Увеличение продолжительности и сложности онтогенеза не увеличивает «в среднем» степень хаотизации популяционной динамики. В пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, соответствующей стационарной динамике, сужение размаха флуктуаций численностей возрастных групп, а также преобладание областей, в которых аттракторы имеют очень небольшую степень хаотизации. Можно сказать, что удлинение и усложнение онтогенеза, создавая потенциальные возможности для увеличения хаотизации «в среднем», в конечном итоге оказывается способным обеспечить «обратный» переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам. Этот результат дает объяснение тому факту, что при достаточно широком спектре динамических режимов, теоретически возможных для популяций с возрастной структурой, реально найденные периоды исключительно узкие и многие «дикие» популяции демонстрируют очевидно стабильную либо окологическую динамику [9].

Существенной особенностью моделей с дискретным временем оказывается весьма характерное для них явление мультистабильности динамических режимов – сосуществование несколь-

ких предельных режимов [29]. Даже в весьма простых двумерных моделях (моделях популяции, представленной двумя возрастными классами) удалось обнаружить и описать одновременное существование трех и более мультистабильных режимов. Например, сосуществование 1-, 3- и 4-цикла, а также режимов после их бифуркаций. Появление разнообразных мультистабильных режимов (в частности 1-, 3- и 4-цикла) особо примечательно, поскольку для популяций мелких грызунов отмечают циклы длины 3 и длины 4 [32], а также описаны случаи исчезновения флуктуаций [43, 50, 61]. С феноменологической точки зрения, такое модельное поведение позволяет по-новому объяснять наблюдаемые различия в динамике численности разных популяций одного вида, обитающих в практически идентичных условиях. С одной стороны, идентичные популяции могут демонстрировать различные режимы из-за неодинаковых начальных условий, когда стартовые точки попадают в бассейны притяжения различных динамических режимов (разных аттракторов). И если популяция может развиваться разными способами, то реализуется один из этих режимов в зависимости от начальной или текущей численности. С другой стороны, случайный внешний фактор способен изменить величины популяционных параметров. В результате происходит либо зашумление детерминированной составляющей динамики популяции, без существенного изменения ее характера, либо популяционные параметры изменяются настолько (не обязательно сильно), что произойдет смена одного режима на другой, вызванная перескоком из одной области устойчивости в другую, либо область текущего устойчивого режима значительно трансформируется.

Время и пространство дискретны

Исследование дискретных по времени моделей систем популяций, связанных миграциями (или метапопуляций), показало, что они обладают сложной мультистабильной динамикой. Оказалось, что эти системы способны демонстрировать как синхронную динамику между отдельными субпопуляциями или внутри некоторой большой группы субпопуляций, так и несинхронную. В целом образование групп синхронных элементов – доменов синхронной динамики или кластеров является одним из интереснейших феноменов динамики связанных колебательных элементов.

Удалось показать, что кластеризация является проявлением мультистабильности, когда при одних и тех же параметрах в зависимости от начального распределения особей по ареалу

существует множество видов кластеров или фаз кластеризации, которые как группы способны продемонстрировать мультистабильное поведение. С одной стороны, различные начальные значения приводят к кластерам, различающимся размерами и расположением. С другой стороны, любая фиксированная фаза кластеризации является несинхронной динамикой между некоторыми группами элементов и поэтому может быть реализована множеством способов. В простейшем случае – это формирование двух кластеров с периодом колебаний, равным 2. В этом случае два таких кластера (с фиксированным размером и расположением) реализуются двумя способами, демонстрируя фазовую мультистабильность. С ростом периода колебаний число возможных мультистабильных режимов возрастает, а к фазовой мультистабильности добавляется мультистабильность, когда разные кластеры колеблются с разными периодами. Показано, что формирование таких режимов зависит от размера кластера. Такие режимы были обнаружены у метапопуляций с линейной и прямоугольной формой ареала.

В случае образования двух кластеров подробно исследована зависимость начальной точки итерирования и формируемой фазы кластеризации [15, 16]. Описана бифуркация, когда некогерентная фаза приобретает мультистабильный характер и формируются иные фазы кластеризации или циклы других длин.

В случае если локальная популяция состоит из двух возрастных классов, был обнаружен новый механизм кластерной синхронизации, определяемый мультистабильностью локального осциллятора [14]. В данном случае в отсутствие связи каждый элемент может колебаться с разным периодом, в зависимости от начальной численности. В результате связи между идентичными популяциями (осцилляторами) каждый кластер может испытывать колебания с разным характером. В простейшем случае это колебания с периодом 3 в одном кластере и отсутствие колебаний в другом. В результате бифуркаций каждого из этих режимов колебания в разных кластерах могут существенно отличаться. Например, один кластер – это группа синхронных осцилляторов, испытывающих устойчивые колебания – циклы конечного периода, а другой – это кластер с хаотическими элементами (это может быть полная или частичная хаотическая синхронизация, или даже режим пространственно-временного хаоса в пределах кластера). Надо отметить, что подобное поведение систем связанных нелинейных осцилляторов опи-

сано для ряда бистабильных систем. Например, для кольца идентичных моделей Фитц Хумо-Нагумо [65, 35], в котором бистабильные режимы (одно стационарное состояние положительно, а другое отрицательно) лежат в довольно простых по форме бассейнах притяжения. Модель динамики связанных двухвозрастных популяций демонстрирует несколько сосуществующих режимов (все с положительными координатами), бассейны притяжения которых причудливым образом делят фазовое пространство.

Обнаружено, что неслучайные специальные начальные условия, даже в докритических областях, приводят не только к когерентным, но и к сложным режимам, включающим смешанную динамику и химеры – одиночные популяции, динамика которых не принадлежит ни одному из кластеров, особенно при сильной связи. При случайных начальных условиях установлено, что формируемый тип пространственно-временной динамики существенно определяется параметрами распределения случайной величины. При одних начальных распределениях не возникает когерентных режимов вообще, при других возникает как полная, так и кластерная синхронизация, а также химеры. Неожиданно оказалось, что данная модель неспособна в принципе демонстрировать полностью когерентные режимы (кроме полной синхронизации) и в области смешанной динамики от одной реализации случайных величин к другой формируются либо простые кластеры, либо химерные состояния.

Время дискретно, пространство непрерывно

Для моделей с дискретным временем изучена связь устойчивости пространственно однородных решений в интегральных и соответствующих локальных моделях. Найдены общие эффекты и описаны некоторые качественные различия. Показано, что в интегральных моделях однородное по пространству решение теряет устойчивость раньше, чем в локальных моделях. Важным является результат о слабой зависимости средней (суммарной) численности от номера поколения в режимах, близких к хаотическим. Как и для моделей с непрерывным временем, проведено исследование формы предельных решений и влияния геометрии пространства обитания на распределение особей. Новым является результат о высокой размерности аттрактора в хаотическом режиме, причем показано, что высокая размерность связана не с наборами коэффициентов, а объясняется соотношением между размерами особей (радиусом их индивидуальной активности) и размерами пространства.

Исследованы различные стратегии пространственного поведения особей с точки зрения выживаемости индивидуумов, придерживающихся некоторой стратегии перемещения в пространстве. Показано, что при низкой приспособленности особей преимущество имеет стратегия «стояния на месте», а при росте приспособленности особи, активно перемещающиеся в пространстве, могут получить адаптивное преимущество, даже если это перемещение связано с крупными энергетическими затратами (уменьшением коэффициента рождаемости) [26, 41, 54].

Заключение

Итак, предложена классификация динамических математических моделей, используемых в популяционной биологии, в основу которой положены важные свойства фазовых переменных – их непрерывность или дискретность в пространстве и времени. Само по себе разделение моделей по этим свойствам довольно условно и связано, в большей степени, с удобством описания того или иного объекта, а также особенностями его функционирования. Например, популяции животных или растений с четко выраженной стадийностью развития удобнее описывать дискретными во времени моделями, предполагающими некоторую одномоментность процессов размножения и смертности. Последнее, в общем-то, верно отчасти, и всегда существует некоторый разброс по времени начала размножения отдельных особей, кроме того, особи, как правило, не умирают одновременно. Вместе тем более реалистичные непрерывные модели значительно сложнее дискретных и обладают при этом схожими, а порой одинаковыми модельными динамическими режимами, т.е. одинаково хорошо или плохо описывают объект исследования.

Кроме того, существует специфическая взаимосвязь непрерывных и дискретных во времени моделей, обусловленная тем, что для описания непрерывной во времени динамики достаточно следить за ней через определенные периоды времени или при достижении фазовой переменной определенных значений. В первом случае имеет место дискретизация временного ряда, во втором – строится отображение последования (более известное как отображение Пуанкаре). Строго доказано, что при определенных условиях переход от непрерывного к дискретному представлению динамики на основе отображений происходит без потери информации о динамике [10]. Более того, размерность построенных таким образом дискретных моделей оказывается ниже, чем соответствующих

непрерывных, что, несомненно, удобно при моделировании реальных систем. Естественно, в этом случае возникает вопрос: насколько можно упростить или «дискретизировать» реальный «непрерывный» процесс и когда это стоит делать? Ответ на это вопрос лежит в области теории реконструкции динамических систем и базируется на теоремах Такенса. Обзор этих методов дан, например, в работе Б.П. Безручко, Д.А. Смирнова [3]. Самое удивительное в связи с этим то, что сложные режимы динамики (периодические и хаотические) при дискретном представлении возможны уже в одномерных рекуррентных уравнениях, а в непрерывных они наблюдаются при размерности не менее, чем два. Вследствие такой взаимосвязи усложнение динамических режимов идет по одним и тем же сценариям независимо от типа модельных уравнений. Например, удвоение периода в рекуррентном уравнении – это не что иное, как появление предельного цикла, и его удвоение в непрерывной системе размерности не менее, чем два. Квазипериодическая динамика в системах двух рекуррентных уравнений соответствует формированию особого класса хаоса – тор-хаоса, когда траектория плотно наматывается на торы с иррациональными числами вращения, а языки синхронизации соответствуют рациональным числам вращения [13].

Следующий класс моделей, рассмотренный в работе, связан с распределением исследуемого объекта по пространству. Это означает, что в удаленных друг от друга точках пространства фазовая переменная принимает разные значения, и, более того, эти значения определенным образом связаны между собой (локально или нелокально). Пространство при этом задается либо дискретно, как состоящее из счетного, и, очень часто, конечного числа точек, либо непрерывно и континуально, когда между двумя сколько-нибудь близкими точками всегда найдется третья с ненулевым значением фазовой переменной. С одной стороны, такое деление связано со свойствами физического пространства, которое непрерывно и может быть достаточно плотно заполнено микроскопическими объектами, например, атомами или молекулами. Для количественного описания в этом случае оперируют не числом объектов, а плотностью в каждой точке пространства, что предполагает наличие достаточно большого числа моделируемых объектов (молекул, особей многочисленного вида). С другой стороны, при моделировании биологических популяций мы имеем дело с осо-

биями, т.е. макрообъектами, каждый из которых занимает некоторую часть (множество точек) этого пространства. Кроме того, пространство или территория, которую занимают особи, хотя является физически непрерывным, но часто оказывается неоднородным по некоторым характеристикам. В результате ареал того или иного вида естественным образом делится на территории, на которых особи находятся продолжительное время (очаги), и территории, которые особи посещают периодически, например, во время миграций, либо территории, которые вообще не пригодны для заселения. В этом случае популяцию можно охарактеризовать числом особей в каждом из выделенных очагов или плотностью, которая выражена через площадь этого участка.

Учитывая эти замечания, можно заключить, что модели с непрерывным пространством не являются более общими или более сложными по сравнению с дискретными, как это происходит для непрерывных и дискретных во времени моделей, которые связаны через отображение Пункаре. Несмотря на это, демонстрируемые двумя этими типами моделей режимы оказываются на удивление схожи. Оказалось, что формируемые режимы определяются характером локальной динамики и взаимодействиями с удаленными точками пространства. Например, дальнедействующие взаимодействия, описываемые интегралом по пространству в интегро-дифференциальных и интегро-разностных уравнениях, приводят к схожим эффектам и в системах нелокально связанных отображений, в которых дальнедействие описывается суммой по пространству (пространственные ячейки, бегущие и стоячие волны, спиральные структуры, пространственно-временной хаос и др.). В этих трех моделях сложные локальные внутри- или межвидовые взаимодействия в одной точке пространства оказывают влияние не только на соседние, но и на довольно удаленные популяции. В результате формируются сложные, зачастую мультистабильные режимы, связанные как с механическим перераспределением особей по ареалу, так и с явлениями типа пространственной синхронизации. В последнем случае сложные режимы динамики локальной популяции синхронизируются с динамикой на удаленных территориях.

Таким образом, каждый из приведенных типов моделей имеет свою область применения, связанную с особенностями как наблюдаемых динамических рядов реальных систем, так и функционирования исследуемого объекта.

*Публикация подготовлена в рамках под-
держанного РФФИ научного проекта № 15-02-
00259.*

ЛИТЕРАТУРА:

1. Ахромеева Т.С., Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г., Самарский А.А. О классификации решений системы нелинейных диффузионных уравнений в окрестности точки бифуркации // Итоги науки и техники. Серия: Современные проблемы математики. Новейшие достижения. Т. 28. М.: ВИНТИ, 1986. С. 207–313.
2. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
3. Безручко Б.П., Смирнов Д.А. Математическое моделирование и хаотические временные ряды. Саратов: ГосУНЦ «Колледж», 2005. 320 с.
4. Белотелов Н.В., Саранча Д.А. Линейный анализ устойчивости систем с диффузией на экологическом примере // Биофизика. 1984. № 6. С. 725–731.
5. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 288 с.
6. Гурли С.А., Соу Дж.В.-Х., Ву Дж.Х. Нелокальные уравнения реакции-диффузии с запаздыванием: биологические модели и нелинейная динамика // Современная математика. Фундаментальные направления. 2003. Т. 1. С. 84–120.
7. Джансеитов К.К., Кузьмичев В.В., Черкашин В.П. Пространственная и временная изменчивость процесса прироста леса // Доклады Академии наук СССР. 1978. Т. 239, № 1–3. С. 245.
8. Домбровский Ю.А. Учет пространственной неоднородности в моделях водных экосистем // Экологический прогноз. 1986. С. 140–156.
9. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 3. С. 214–229.
10. Каток А.Б., Хасселблат Б. Введение в современную теорию динамических систем с обзором последних достижений / пер. с англ. под ред. А.С. Городецкого. М.: МЦНМО, 2005. 464 с.
11. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. 1972. № 5. С. 100–106.
12. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества, и его применение к одной биологической проблеме // Вопросы кибернетики. М.: Наука, 1975. Вып. 12. С. 3–24.
13. Кузнецов С.П. Динамический хаос: курс лекций. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Физматлит, 2006. 356 с.
14. 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.
15. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Бассейны притяжения кластеров в системах связанных отображений // Нелинейная динамика. 2015. Т. 11, № 1. С. 51–76.
16. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Использование эффекта кластеризации в системах связанных отображений для описания динамики метапопуляций // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т. 10, № 1. С. 220–233.
17. Логофет Д.О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект) // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. С. 123–129.
18. Логофет Д.О., Ключкова И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Математическое моделирование. 2002. Т. 14, № 10. С. 116–126.
19. Разжевайкин В.Н. О возникновении стационарных диссипативных структур в системе типа «хищник-жерна» // Автоволновые процессы в системах с диффузией / Горький: Горьковский ун-т, 1981. С. 243–249.
20. Разжевайкин В.Н. Устойчивость диссипативных решений в моделях экосистем с подвижными и закрепленными в пространстве компонентами. М.: ВЦ АН СССР, 1986. 46 с.
21. Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 264 с.
22. Ромашин А.В. Эколого-популяционный анализ высокогорных копытных животных Западного Кавказа и их рациональное использование. Сочи: КГБЗ, 2001. 183 с.
23. Свиричев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 368 с.
24. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических систем. М.: Наука, 1978. 352 с.
25. Свиричев Ю.М., Гигаури А.А., Разжевайкин В.Н. Волны в экологии // Нелинейные волны с самоорганизацией. М.: Наука, 1983. С. 32–47.
26. Тузинкевич А.В. Интегральные модели пространственно-временной динамики экоси-

- стем. Владивосток: ИАПУ ДВО АН СССР, 1989. 184 с.
27. Тузинкевич А.В., Громова Н.П. Об одном механизме, приводящем к образованию дискретных классов в распределении наследуемых признаков // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 2. С. 172–179.
 28. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Доклады Академии наук. 1994. Т. 338, № 2. С. 282–286.
 29. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // Доклады Академии наук. 2015. Т. 460, № 4. С. 488–493.
 30. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Сложные режимы динамики численности популяции с возрастной и половой структурами // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431, № 6. С. 844–848.
 31. Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Громова Н.П. «Пятнистость» пространственных структур популяции и происхождение видов как следствие динамической неустойчивости // Вестник ДВО РАН. 1996. № 4. С. 120–129.
 32. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., Большаков В.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
 33. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. Вып. 3. Владивосток: ДВО АН СССР. 1972. С. 96–118.
 34. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
 35. 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.
 36. Aronson D.G. Density-dependent interaction-diffusion systems // Dynamics and Modelling of Reactive Systems: proceedings of an Advanced Seminar Conducted by the Mathematics Research Center, the University of Wisconsin–Madison, October 22–24, 1979. 1980. P. 161–176.
 37. Barrow D.L., Bates P.W. Bifurcation and stability of periodic traveling waves for a reaction-diffusion system // J. Differential Equations. 1983. Vol. 50. P. 218–233.
 38. Brézis H., Crandall M. G. Uniqueness of solutions of the initial-value problem for UT-DELTA-PHI(U)=0 // Journal de mathématiques pures et appliquées. 1979. Vol. 58, N 2. P. 153–163.
 39. Brown J.H. On the relationship between abundance and distribution of species // The American Naturalist. 1984. Vol. 124, N 2. P. 255–279.
 40. Caswell H., Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation. Massachusetts: Sinauer Associates Ink., 2001. 722 p.
 41. De-Camino-Beck T., Lewis M.A. Invasion with stage-structured coupled map lattices: Application to the spread of scentless chamomile // Ecological Modelling. 2009. Vol. 220. P. 3394–3403.
 42. Dunbar S.R. Traveling Waves in Diffusive Predator–Prey Equations: Periodic Orbits and Point-to-Periodic Heteroclinic Orbits // SIAM J. Appl. Math. 1986. Vol. 46, N 6. P. 1057–1078.
 43. Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics // Annales Zoologici Fennici. 2011. Vol. 48, N 3. P. 167–179.
 44. Fischer B.A. The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugenica. 1937. Vol. 7. P. 355–369.
 45. Fujii H., Mimura M., Nishiura Y. A picture of the global bifurcation diagram in ecological interacting and diffusing systems // Physica D: Nonlinear Phenomena. 1982. Vol. 5, N 1. P. 1–42.
 46. Hagan P.S. Traveling Wave and Multiple Traveling Wave Solutions of Parabolic Equations // SIAM J. Math. Anal. 1982. Vol. 13, N 5. P. 717–738.
 47. Hansen P.E. Leslie matrix models // Mathematical Population Studies. 1989. Vol. 2, N 1. P. 37–67.
 48. Hassell M.P. Density-dependence in single-species population // J. Animal. Ecology. 1975. Vol. 45, N 1. P. 283–294.
 49. Hayes D.B. A biological reference point based on the Leslie matrix // Fish. Bull. 2000. Vol. 98. P. 75–85.
 50. Henttonen H., Wallgre H. Rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia // In book Nordic Mountain Birch Ecosystems. Man and biosphere series 27. Ch 22, Paris Parthenon, New York: UNESCO, 2001. P. 262–278.
 51. Hilborn R. The effect of spatial heterogeneity on the persistence of predator-prey interactions // Theoretical Population Biology. 1975. Vol. 8, N 3. P. 346–355.
 52. Hoppensteadt F.C., Jäger W., Pöppe C.A. Hysteresis model for bacterial growth patterns // Modelling of patterns in space and time. – Springer, Berlin, Heidelberg, 1984. P. 123–134.

53. Jones D.D. Stability Implications of Dispersal Linked Ecological Models Stability Implications of Dispersal Linked Ecological Models. IIASA Research Memorandum. IIASA, Laxenburg, Austria: RM-75-0441975, 1975. URL: <http://pure.iiasa.ac.at/472> (дата обращения: 07.10.2017).
54. Kot M., Lewis M., Van den Driessche P. Dispersal data and the spread of invading organisms // *Ecology*. 1996. Vol. 77, N 7. P. 2027–2042.
55. Lefkovich L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*. 1965. Vol. 21. P. 1–18.
56. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika*. 1945. Vol. 33. P. 183–212.
57. May R.M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos // *Science*. 1974. Vol. 186. P. 645–647.
58. Murray J.D. *Mathematical biology*. Berlin–Heidelberg–New York: Springer, 2002. 551 p.
59. Namba T. Density-dependent dispersal and spatial distribution of a population // *Journal of Theoretical Biology*. 1980. Vol. 86, N 2. P. 351–363.
60. Peletier L.A., Tesei A. The critical size problem in a spatially varying habitat // *Nonlinear parabolic equations: qualitative properties of solutions*. 1987. Vol. 149. P. 171.
61. Rai V. Chaos in natural populations: edge or wedge? // *Ecological Complexity*. 2004. Vol. 1. P. 127–138.
62. Ricker W.E. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. V. 11. P. 559–623.
63. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction // *Amer. Natur.* 1963. Vol. 97. P. 209–223.
64. Rubinstein J., Sternberg P., Keller J.B. Fast Reaction, Slow Diffusion, and Curve Shortening // *SIAM J. Appl. Math.* 1989. Vol. 49, N 1. P. 116–133.
65. 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. Vol. 381, N 16. P. 1398–1404.
66. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // *Ecol. Modelling*. 1990. N 52. P. 207–223.
67. Usher M.B. A matrix model for forest management // *Biometrics*. 1969. Vol. 25, N 3. P. 309–315.

CLASSIFICATION OF DYNAMIC MATHEMATICAL MODELS AND NONLINEAR EFFECTS

E.Ya. Frisman, M.P. Kulakov, O.L. Revutskaya

The article classifies dynamic mathematical models of population biology. The proposed classification is based on the ways of describing time and space coordinates (continuous or discrete) of the studied object. We give the examples of nonlinear model effects, and some of them explain the observed behavior of living systems. We show the presence of nonlinear effects – multimode and multistability, in particular, which are poorly studied in the dynamics of real systems.

Keywords: *dynamic systems, mathematical models, nonlinear effects, discrete and continuous time and space.*