

ОБ ОДНОЙ МОДЕЛИ МИГРАЦИОННО СВЯЗАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ С ДАЛЬНОДЕЙСТВУЮЩИМИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯМИ

М.П. Кулаков

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: k_matvey@mail.ru

Развивается подход к моделированию пространственной динамики двухвозрастной метапопуляции, проживающей на двумерном ареале, основанный на построении и исследовании системы нелокально связанных двумерных отображений. В модели положено, что в ходе миграции из каждой субпопуляции некоторая часть половозрелых особей перемещается не только на смежные территории, но и на достаточно удаленные, при этом интенсивность миграции особей из локальной субпопуляции падает при отдалении от нее. Обнаружены сложные режимы пространственной динамики: бегущие волны в виде концентрических замкнутых фигур или спиралей, а также режим динамики, представленный двумя кластерами, которые отличаются типами динамики.

Ключевые слова: *возрастная структура, пространственно-временная динамика, система связанных отображений, синхронизация, кластеризация.*

Введение

Описание и изучение пространственно-временной динамики структурированных популяций является одной из актуальных и интереснейших задач математической популяций биологии. К первым работам в этом направлении относятся модели Колмогорова-Петровского-Пискунова [1] и Фишера [8], основанные на аппарате дифференциальных уравнений в частных производных. В результате были описаны условия возникновения популяционной или генетической пространственной неоднородности, которые описываются стоячими или бегущими волнами численностей. Интересные результаты были получены при учете в подобных моделях конкуренции и межвидовых взаимодействий. В частности, была показана возможность возникновения устойчивых диссипативных структур в системах типа «хищник-жертва» [5]. В этих подходах взаимодействия, которые выражаются в дрейфе особей или генов, допускают перемещение на бесконечно большое расстояние за конечное время. Один из подходов, позволяющий избежать распространения с бесконечной скоростью, но вместе с тем учитывающий способность к дрейфу на большое, но конечное расстояние за короткое время, заключается в использовании интегро-дифференциальных уравнений, которые нашли отражение, например, в работах А.В. Тузенкевича и Е.Я. Фрисмана [11]. Описание факта нелокальных перемещений или далекодействующих взаимодействий с конечной

скоростью очень важно при моделировании пространственной динамики, например растений, которые разбрасывают свои семена на довольно большие расстояния. В результате удалось объяснить часто наблюдаемую в реальных популяциях и сообществах мозаичность в форме стационарных и нестационарных волн, которые, как оказалось, сложным образом зависят от начального распределения особей по ареалу.

Другой подход, базирующийся на описании пространства как совокупности точечных местообитаний, между которыми наблюдается дрейф особей в виде миграции, основан на использовании систем локально и нелокально связанных отображений (одномерных или двумерных) [2, 3, 12]. В этом случае полагается, что популяция в точечном местообитании (или субпопуляция) способна длительное время поддерживать свою численность, часто демонстрируя сложные динамические режимы, а далекодействующая связь между удаленными местообитаниями каким-то образом синхронизирует их динамику.

В данной работе рассматривается подход к построению и исследованию модели с дискретным временем и дискретным пространством, предназначенной для описания и исследования пространственной динамики двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале. При этом полагается, что особи разных поколений взаимодействуют между собой и мигрируют на большие расстояния. Рассматриваются некоторые

способы описания миграционных взаимодействий между удаленными субпопуляциями. Исследуются условия формирования различных типов пространственно-временной динамики с учетом мультистабильности локальной популяции.

Модель пространственной динамики популяции с возрастной структурой

Рассмотрим уравнения, описывающие динамику численности двухвозрастной популяции, проживающей на двумерном ареале. В простейшем случае ареал имеет прямоугольную форму. В результате его можно разделить равномерной сеткой с размерами s на k ($N=sk$), в узлах которой расположены местообитания с проживающими там группами особей, которые будем называть локальными популяциями или субпопуляциями. Пронумеруем эти узлы с помощью двойной индексации. Пусть i – номер строки ($i = 1, 2, \dots, s$), j – столбца ($j = 1, 2, \dots, k$), на пересечении которых расположено местообитание с номером i, j . Обозначим через $y_n^{(i,j)}$ и $x_n^{(i,j)}$ численности неполовозрелой и половозрелой частей популяции в n -й сезон, проживающих в (i, j) -м местообитании. Одна из возможных математических моделей, описывающих динамику двухвозрастной популяции без учета взаимодействия с другими местообитаниями, имеет вид [6]:

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(i,j)} = a y_n^{(i,j)} \exp(-\gamma x_n^{(i,j)} - y_n^{(i,j)}) \\ y_{n+1}^{(i,j)} = r x_n^{(i,j)} + y_n^{(i,j)} \end{cases} \quad (1)$$

Система (1) представляет ситуацию, при которой численность неполовозрелых особей нелинейно зависит от численности обоих возрастных классов, что соответствует плотностно-зависимой регуляции численности младшего возрастного класса, описываемой экспонентой в первом уравнении [6]. Кроме того, старший возрастной класс ежегодно пополняется за счет младшего (с интенсивностью $0 < r < 1$) и выживших в прошлом сезоне особей (с интенсивностью $0 \leq v < 1$). Параметр a – коэффициент рождаемости; $\gamma > 0$ определяет степень участия неполовозрелых особей в плотностно-зависимом регулировании рождаемости.

В представленном виде система (1) – это хорошо изученное двумерное отображение, характеризующееся единственной ненулевой неподвижной точкой, которая теряет устойчивость через удвоение периода либо через образование предельной инвариантной кривой [2]. Кроме того, при определенных значениях параметров система

(1) демонстрирует мультистабильность. В простейшем случае, одновременно с устойчивой неподвижной точкой, динамика системы может демонстрировать устойчивые колебания с периодом 3 (3-цикл).

Из всех возможных типов взаимодействий между субпопуляциями, каждая из которых описывается системой (1), рассмотрим следующий вид связи. Пусть в конце сезона из каждой субпопуляции некоторая часть половозрелых особей, равная $mv y_n^{(i,j)}$ (где $0 \leq m \leq 1$ – коэффициент миграции или сила связи), одновременно перемещается не только на смежные, но на достаточно удаленные территории. Обозначим через C число таких территорий ($C \geq 2$). Будем считать, что перемещения не имеют «цены», т.е. ровно все те особи, которые покинули свое родное местообитание (эмигранты), в равных пропорциях пополнят C соседних с ним, другим словами, будем пренебрегать возможной смертностью во время перемещений. Число особей, достигших каждого из местообитаний (иммигранты) в этом случае, очевидно, равно $mv y_n^{(i,j)}/C$.

Местообитания с номерами (\tilde{i}, \tilde{j}) будем называть соседними местообитанию с номером (i, j) , если они удалены (находятся в некоторой окрестности) от него не далее чем на P , т.е. выполняется $\rho((i, j), (\tilde{i}, \tilde{j})) \leq P$ ($(i, j), (\tilde{i}, \tilde{j}) \in N^2$, $P \geq 1$), где ρ – расстояние между индексами (i, j) и (\tilde{i}, \tilde{j}) , от выбора которого зависят возможные направления дрейфа особей и форма окрестности. Например, если перемещения возможны внутри

круга с радиусом P , то $\rho = \left\lfloor \sqrt{(i - \tilde{i})^2 + (j - \tilde{j})^2} \right\rfloor$, где $\lfloor * \rfloor$ – отбрасывание дробной части или округление к меньшему по модулю расстоянию; если

внутри квадрата, то $\rho = \max(|i - \tilde{i}|, |j - \tilde{j}|)$ (так называемая окрестность Мура); если ромба, то

$\rho(i, j) = |i - \tilde{i}| + |j - \tilde{j}|$ (окрестность фон Неймана) (рис. 1а). Число C при этом равно числу

узлов с номерами (\tilde{i}, \tilde{j}) , для которых выполняется $\rho((i, j), (\tilde{i}, \tilde{j})) \leq P$ минус один (узел с номером (i, j)). Например, для окрестности Мура $C = 4P^2 - 1$, для окрестности фон Неймана $C = (P + 1)^2 + P^2 - 1$. Ограничимся в дальнейшем окрестностью круглой формы, т.е. рассмотрим

случай $\rho = \left[\sqrt{(i - \tilde{i})^2 + (j - \tilde{j})^2} \right]$.

Исходя из специфики задачи, будем считать, что независимо от формы окрестности перемещения между смежными узлами прямоугольной решетки возможны как непосредственно по ее граням, так и по диагоналям между противоположащими узлами. Например, если $P = 1$, то (i, j) -я субпопуляция связана с $(i - 1, j)$, $(i, j - 1)$, $(i, j + 1)$ и $(i + 1, j)$, а также с $(i - 1, j - 1)$, $(i - 1, j + 1)$, $(i + 1, j - 1)$ и $(i + 1, j + 1)$ (рис. 1б). Если $P > 1$ и в качестве окрестности выбран прямоугольник (ромб или круг), то она связана абсолютно со всеми субпопуляциями, попавшими в этот прямоугольник (ромб или квадрат), и т.д.

С учетом перечисленных предположений и допущений математическую модель динамики численности системы N связанных двухвозрастных субпопуляций, проживающих на прямоугольном ареале размера s на k ($N = sk$), можно записать в следующем виде:

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(i,j)} = a y_n^{(i,j)} \exp(-\lambda x_n^{(i,j)} - y_n^{(i,j)}) \\ y_{n+1}^{(i,j)} = r x_n^{(i,j)} + v y_n^{(i,j)} + \\ + \frac{m v}{C} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} \theta(\rho((i,j),(\tilde{i},\tilde{j}))-P) (y_n^{(g,h)} - y_n^{(i,j)}) \end{cases} \quad (2)$$

где m – коэффициент миграции ($0 \leq m \leq 1$), P – ра-

диус связи ($1 \leq P < N/2$), $\theta(z)$ – функция Хевисайда, которая при данном аргументе равна нулю, если местообитание с номером (g, h) не попало в заданную окрестность узла (i, j) , в противном случае равна 1, C – число субпопуляций, с которыми связана (i, j) -я (за исключением ее самой). Это число равно числу событий, когда функция $\theta(z)$ под знаком двойной суммы равна 1, т.е.:

$$C = \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} \theta(\rho((i,j),(\tilde{i},\tilde{j}))-P) - 1.$$

Последнее слагаемое второго уравнения системы (2) – это разность между числом заселяющих (i, j) -е местообитание особей и число эмигрантов (равное $m v y_n^{(i,j)}$), которые покинули эту территорию. Кроме того, выражение под знаком суммы в системе (2) выбрано в таком виде, которое позволяет исключить ситуацию, при которой особи из (i, j) -й субпопуляции «возвращаются» обратно, оно возникает, если $g = i$ одновременно с $h = j$.

Стоит отметить, что при таком модельном описании миграции возможна ситуация, когда индексы g или h оказываются меньше 1 либо больше k или s , что можно проинтерпретировать как выход номера местообитания за край решетки. В этом случае при численных расчетах системы (2) можно обнулять соответствующий член. Однако

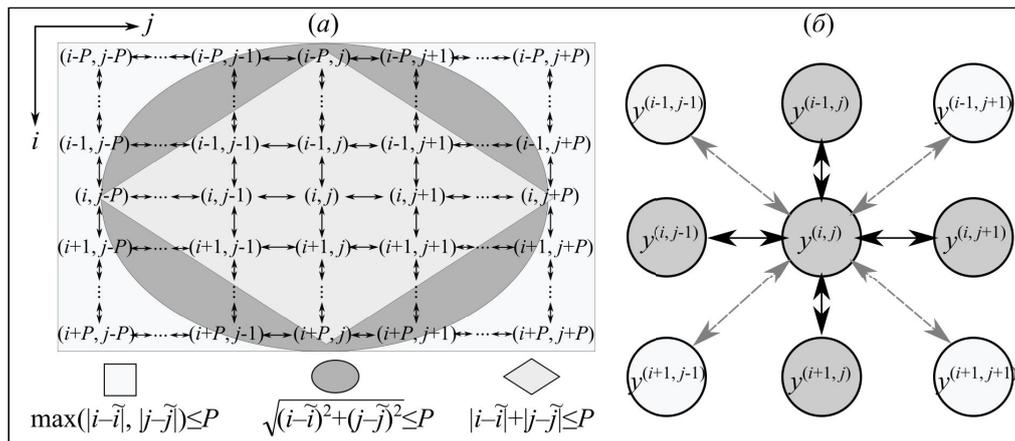


Рис. 1: а – окрестность местообитания с номером (i, j) в форме квадрата, круга и ромба; б – направления миграции (связи) по граням прямоугольной решетки (сплошные линии со стрелками) и по диагоналям (пунктир)

Fig. 1: а – Neighborhood of (i, j) -th habitat in the form of a square, circle or rhombus; б – directions of migration (coupling) along the edges of a rectangular graph (solid lines with arrows) and along the diagonals (dotted lines)

при этом неизбежно возникает проблема «граничного эффекта», связанная с тем, что модельные субпопуляции, расположенные на краю решетки, оказываются в более выгодном положении, чем те, что расположены ближе к центру. В результате значения численностей на краю, как правило, оказываются выше, чем в центре. Традиционным приемом, позволяющим избежать столь несвойственного живым системам поведения, является представление ареала в виде двумерного тора, при котором первая строка решетки связана с последней, а первый столбец с последним, т.е. каждая субпопуляция с номером $(1, j)$ связана с (s, j) ($j=1, 2, \dots, k$), а $(i, 1)$ с (i, k) ($i=1, 2, \dots, s$). Такое представление ареала легко формализуется в виде функции, равной периодическому остатку от деления индексов g и h на размеры решетки, т.е. с помощью замены $g \rightarrow g \bmod s$ и $h \rightarrow h \bmod k$ в выражении под знаком двойной суммы.

Очевидным недостатком данного подхода и модели (2), в частности, является тот факт, что число эмигрантов не зависит от расстояния (выраженного через пространственные координаты (i, j)) между связанными местообитаниями. В результате смежные территории, удаленные на одно местообитание в любом направлении, будут пополняться тем же числом особей, что и более удаленные местообитания, а, достигнув края окрестности местообитания, число эмигрантов резко падает до нуля (рис. 2а). Это означает, что в ходе перемещения без какой либо «цены» особи кроме того, что не испытывают сопротивления и рассе-

яния, имеют очевидный барьер, через который за один сезон они не способны перебраться, что не совсем корректно.

Чтобы избавиться от этой некорректности, опишем зависимость доли особей, эмигрирующих из (i, j) -го местообитания в (\tilde{i}, \tilde{j}) -е, экспоненциальной зависимостью вида:

$$\mu(\tilde{i}, \tilde{j}) = \frac{m}{\kappa} \exp\left(-\frac{(i-\tilde{i})^2 + (j-\tilde{j})^2}{\sigma^2}\right), \quad (3)$$

где σ задает характер падения числа эмигрантов с удалением от (i, j) . Параметр κ – нормировочный коэффициент, который выбирается так, чтобы обеспечить равенство между числом особей, покинувших (i, j) -е местообитание (эмигрантов), и тех, кто его пополняет (\tilde{i}, \tilde{j}) -е (иммигранты), т.е. необходимо, чтобы выполнялось равенство:

$$\sum_{g=1}^s \sum_{h=1}^k \mu(g, h) = m.$$

Тогда значение κ легко найти как сумму экспонент, стоящих в (3), которые вычислены в каждом узле решетки, за исключением узла (i, j) , для которой экспонента равна 1, в результате можно записать:

$$\kappa(i, j) = \sum_{g=1}^s \sum_{h=1}^k \exp\left(-\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{\sigma^2}\right) - 1$$

В этом случае оказывается, что функция μ довольно быстро падает при удалении от (i, j) -

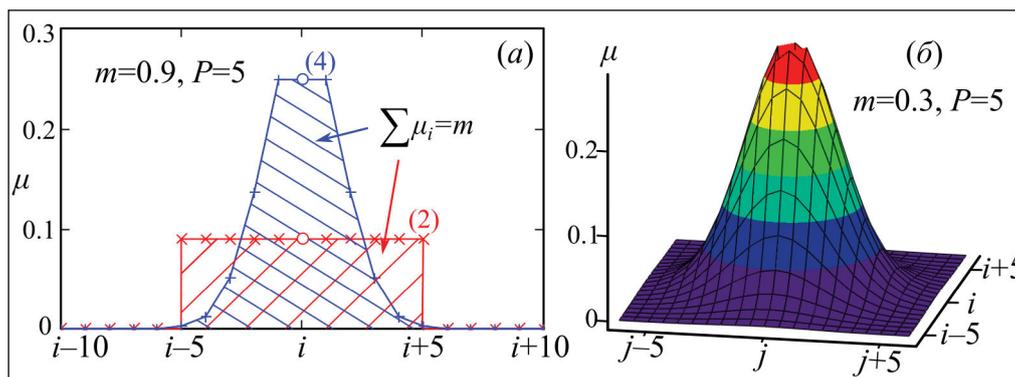


Рис. 2: а – зависимость доли эмигрирующих особей μ при удалении от i -й субпопуляции в случае одномерного ареала ($s>1, k=1$): отрезок прямой – модель (2), экспоненциальная кривая – модель (4); центральная точка – особая, где $\mu=0$; б – величина μ модели (4) в случае двумерного ареала ($s>1, k>1$), где $\mu(0,0)=0$

Fig. 2: а – Fraction of emigrating individuals μ at a distance from i -th subpopulations in the case of a one-dimensional area ($s>1, k=1$): straight line segment for the model (1), exponential curve for the model (4); the central point is a singular where $\mu=0$; б – Value of μ for the model (4) in the case of a two-dimensional area ($s>1, k>1$) where $\mu(0,0)=0$

го местообитания (рис. 2). Например, на рис. 2а $m=0.9$ и $\sigma^2=5$, а значения функции μ в точках, расположенных далее чем σ^2 от точки i , оказываются менее 10^{-6} , а на рисунке 2б менее 10^{-9} . В результате ее значениями, расположенными далее чем σ^2 от (i, j) , можно пренебречь. В этом случае, как и для модели (2), оказывается, что дрейф особей из (i, j) -й субпопуляции возможен в некоторой окрестности от (i, j) радиуса σ^2 . Поэтому, без нарушения общности, положим $\sigma^2=P$, а при вычислении величины κ суммирование будем проводить лишь по тем элементам (g, h) , которые попадают в

$$\text{круг: } (i - \tilde{i})^2 + (j - \tilde{j})^2 \leq P^2.$$

Тогда с учетом перечисленных предположений модель (2) преобразуется к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1}^{(i,j)} = a y_n^{(i,j)} \exp(-\mu_n^{(i,j)} - y_n^{(i,j)}) \\ y_{n+1}^{(i,j)} = r x_n^{(i,j)} + v y_n^{(i,j)} + \\ + \frac{m v}{\kappa} \sum_{g=-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} \mu(g, h) \theta(\rho((i, j), (g, h)) - P) (y_n^{(g, h)} - y_n^{(i, j)}) \end{cases}, (4)$$

где $g' = g \bmod s$ и $h' = h \bmod k$ (для замыкания границ и представления ареала в виде тора), величина μ вычисляется по формуле (3) с граничным условием $\mu(0,0) = 0$, а окрестность задается рас-

стоянием $\rho = \left| \sqrt{(i-g)^2 + (j-h)^2} \right|$. Значение κ в этом случае оказывается постоянной величиной, не зависящей от координат (i, j) , и равно:

$$\kappa = \sum_{g=-P}^P \sum_{h=-P}^P \theta(g^2 + h^2 - P^2) \exp\left(-\frac{g^2 + h^2}{P}\right) - 1. (5)$$

Пространственно-временные режимы

Большинство исследователей, занимающихся изучением систем связанных осцилляторов, сходятся на том, что наблюдаемые в них режимы пространственно-временной динамики обусловлены эффектами синхронизации [7, 10]. В общем случае достаточно удаленные осцилляторы подстраивают свои ритмы, и происходит переход от абсолютно несинхронного поведения к когерентному либо возникают разнообразные, в том числе смешанные режимы типа химер, уединенных состояний, кластеров уединенных состояний и т.п. [9]. Как правило, рассматриваются осцилляторы, которые в отсутствие связи демонстрируют сложные хаотические режимы, т.е. их динамика изначально несинхронная, а при определенных параметрах связи их динамика оказывается когерентной или синхронной, в частности, формиру-

ются кластеры, элементы которых синфазны, а динамика часто оказывается более регулярной, чем без связи. Возникает вопрос, какие режимы синхронизации будут наблюдаться для осцилляторов, демонстрирующих мультистабильное поведение. Подобная задача в последнее время вызывает определенный интерес. Например, в работе [7] обнаружены абсолютно новые режимы, связанные с существованием двух потенциальных состояний (ям) у бистабильного осциллятора. В результате в кольце таких элементов возможна ситуация, когда динамика первого кластера соответствует первому потенциальному состоянию, а второго – другому состоянию бистабильного осциллятора. Ранее [3] похожие режимы были обнаружены для системы (2) в случае ареала в форме одномерного кольца ($s>1, k=1$), но лишь при специальных (неслучайных) начальных условиях, которые изначально задают некоторую пространственно-временную структуру и форму кластеров, а при случайных, т.е. из изначально несинхронного поведения, таких режимов обнаружить не удалось.

Рассмотрим формируемые в системе (4) режимы динамики.

Зафиксируем параметры локальной популяции следующим значениями: $a=138, \gamma=0.505, r=0.5, v=0.25$. При этих параметрах одиночный осциллятор (1) демонстрирует мультистабильность, которая выражается в том, что в зависимости от начальных численностей x_0 и y_0 система (1) демонстрирует устойчивые колебания с периодом 2 (2-цикл) либо хаотическую динамику (значение старшего показателя Ляпунова ≈ 0.12) [2]. Другими словами, существует два потенциально возможных режима локального осциллятора, которые могут определенным образом синхронизироваться, приводя к некоторым сценариям пространственно-временной динамики. Рассмотрим их подробнее.

Для начала рассмотрим специальные начальные условия вида:

$$\begin{aligned} x_0^{(1,1)} = \dots = x_0^{(k,s)} = y_0^{(1,1)} = \dots = y_0^{(I,J-1)} = \\ = y_0^{(I,J+1)} = \dots = y_0^{(k,s)} = 0, y_0^{(I,J)} > 0 \end{aligned},$$

которые приводят к задаче заселения или колонизации изначально пустого ареала, рассмотренной, например, в [4]. Учитывая, что ареал имеет форму тора, абсолютно не важно, какую именно (I, J) -ю субпопуляцию с ненулевой численностью старшего возрастного класса рассматривать. Рассмотрим ареал, представленный $N=ks=2500$ потенциальными местообитаниями, т.е. $k=s=50$. Пусть началь-

ная популяция расположена в середине ареала, положим $y_0^{(2.5,2.5)} = 15$.

В результате можно показать, что при небольшой силе связи возникают пространственные режимы, основанные на мультистабильных режимах системы (1). Так, на рис. 3 показан один из таких режимов, который примечателен тем, что формируется два типа кластеров. Первый, в центре имеющий довольно причудливую форму, сформированный вокруг начальной популяции с номером (25,25), состоит из субпопуляций с несинхронной динамикой, представленной хаотическими колебаниями численностей. Второй тип представлен несколькими кластерами синхронных популяций, демонстрирующих регулярную динамику. Но самое главное, что размах колебаний двух этих типов кластеров существенно отличается (около 25 у первого, против 0.5 у второго), они соотносятся с соответствующими аттракторами системы (1). Расположение этих кластеров не меняется со временем, что соответствует стоячим волнам.

С ростом силы связи m или (и) радиуса связи P , когда заселение ареала идет интенсивней, размер центрального кластера растет, а его форма значительно трансформируется (рис. 4а), и он за-

полняет весь ареал. В результате происходит своего рода перемешивание субпопуляций с разными типами динамики, сформированных на основе мультистабильных режимов одиночной популяции, и пространственная динамика представляет собой некогерентную динамику в виде смеси регулярной и нерегулярной динамики численностей.

При достаточно сильной связи ($P > 20, m > 0.9$) формируется режим, основанный лишь на нерегулярных колебаниях численности с большим размахом. Однако именно в этот момент появляются регулярные пространственные структуры в виде бегущих волн численностей, представленные, как правило, концентрическими замкнутыми фигурами. Пример такой динамики изображен на рис. 4б. Период пространственной волны в этом случае примерно равен 6, что косвенно свидетельствует о другом мультистабильном режиме системы (1) – 3-цикле и результате его удвоения – 6-цикле (здесь очевидно произошла значительная трансформация области существования этих мультистабильных состояний).

Рассмотрим то, насколько обнаруженные пространственные структуры являются «грубыми», т.е. устойчивыми к вариациям начальных

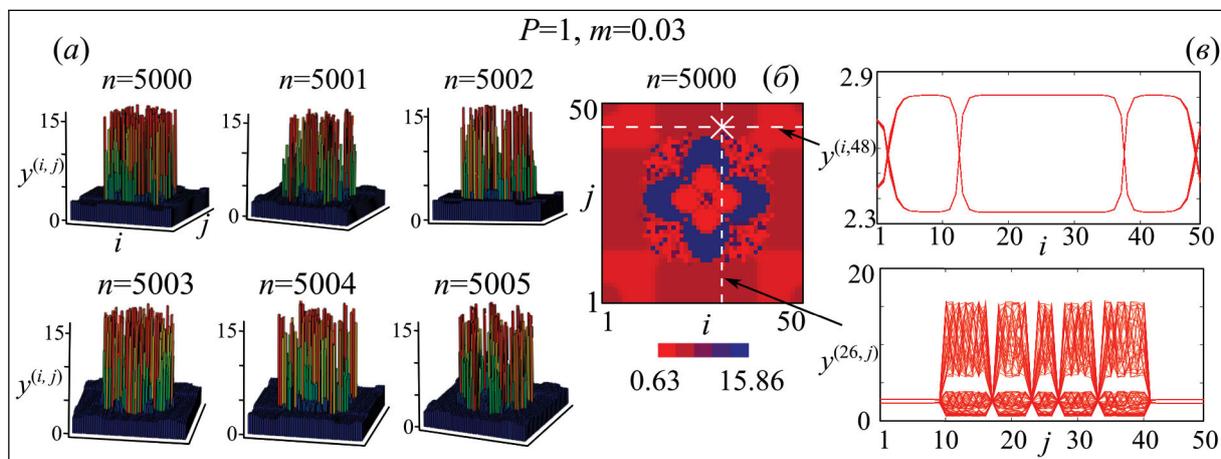


Рис. 3. Представление пространственно-временной динамики системы (4) разными способами:
а–б – через значения численности $y_n^{(i,j)}$ в разные моменты времени в зависимости от пространственных координат (i, j) , *в* – в виде профилей пространственно-временной динамики при фиксированном номере i (снизу) или j (сверху)

Fig. 3. Presentation of space-time dynamics for the system (4) in different ways:

а–б – through the number values $y_n^{(i,j)}$ at different moments, dependent on the spatial coordinates (i, j) , *в* – in the form of space-time profiles with a fixed number i (bottom) or j (top)

численностей. Один из приемов, позволяющих решать данную задачу, основан на использовании случайных начальных условий. Будем получать их с помощью генератора псевдослучайных чисел, т.е. положим:

$$x_0^{(i,j)} = 0, y_0^{(i,j)} \sim U[y_{\min}, y_{\max}],$$

$$(i = 1, 2, \dots, s, j = 1, 2, \dots, k), \quad (6)$$

где y_{\max} и y_{\min} – минимальное (коэффициент сдвига) и максимальное значения равномерно-распределенной случайной величины ($y_{\max} - y_{\min}$ – коэффициент масштаба).

В [3] было показано, что системе (2) при $s > 1, k = 1$ и использовании начальных условий вида (6) свойственна проблема выбора параметров распределения случайной величины. Связано это с тем, что при одном наборе параметров y_{\max} и y_{\min} формируется когерентная динамика (полная или кластерная синхронизация), а при другом лишь абсолютно некогерентные режимы при любых па-

раметрах миграции. Используя обнаруженные в [3] закономерности, для системы (4) удалось определить диапазоны y_{\max} и y_{\min} , при которых формируются более или менее регулярные структуры. Рассмотрим их.

Предсказуемо оказалось, что в системе (4) при начальных условиях (6) когерентные режимы возможны лишь при сильной связи, что свидетельствует о «не грубости» пространственных структур, аналогичных показанным на рисунках 3 и 4а. Однако все же обнаружен узкий диапазон начальных условий и параметров связи ($20 < P < 22, 0.79 < m < 0.82$), при которых динамика системы связанных популяций демонстрирует режим с двумя потенциальными формами предельных флуктуаций – регулярной и нерегулярной, которые значительно отличаются амплитудами (рисунок 4в). В отличие от случая специальных начальных условий, регулярные и нерегулярные флуктуации численности «меняются местами» таким образом,

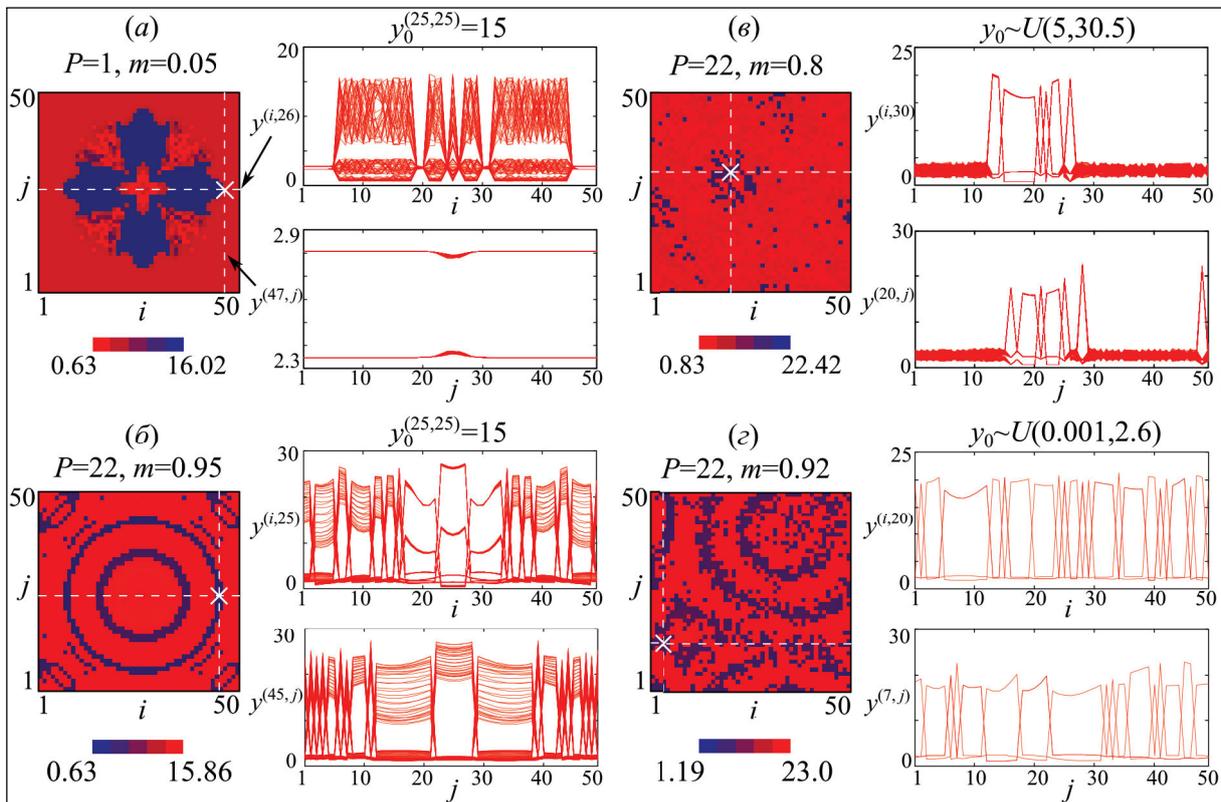


Рис. 4. Примеры пространственно-временной динамики системы (4) через 10 000 итераций при разных начальных условиях и параметрах связи: а–б – специальные, в–г – случайные с параметрами, указанными над профилями

Fig. 4. Examples of the system (4) spatial-temporal dynamics after 10 000 iterations and for different initial conditions and coupling parameters: а–б – special (nonrandom) initial ones, в–г – random ones with the parameters specified above the profiles

что регулярные колебания демонстрируют большой размах колебаний на фоне слабых нерегулярных (см. рис. 4а, в). Кроме того, субпопуляции с большой амплитудой колебаний, которые можно соотнести с так называемыми уединенными состояниями, оказываются случайно разбросаны по ареалу и крайне редко образуют пространственные структуры типа кластеров.

Снижение силы или (и) радиуса связи приводит к тому, что число уединенных состояний растёт, и при слабой связи пространственная динамика представляет собой смесь из несинхронных регулярных и нерегулярных режимов с разными амплитудами.

При довольно сильной связи, как и в случае специальных начальных условий, и малом размахе случайных начальных численностей формируются структуры типа бегущих волн, которые имеют вид концентрических кривых или даже спиралей (рис. 4з). Динамика субпопуляций во времени при этом стабилизируется и переходит от нерегулярной к 3-циклу, как это показано на рис. 4з. Наконец при очень сильной связи возможна полная синхронизация.

Выводы

В работе предложена математическая модель пространственной динамики связанных двухвозрастных популяций, в которой связь, в виде миграционного дрейфа особей из локальной популяции на большие расстояния, возможна в некоторой окрестности, а интенсивность потока мигрантов падает с удалением от субпопуляции. В работе предложена функциональная зависимость коэффициента миграции от пространственных координат. В отличие от рассматриваемых другими исследователями зависимостей [12], в работе используется гаусовая кривая, которая обладает перегибом при больших радиусах связи. В результате снижение числа мигрантов на относительно близкие территории (удаленных не далее чем на 2–3 местообитания) происходит не так интенсивно, как для расположенных ближе к краю окрестности субпопуляции, от которой исходит поток мигрантов.

Рассмотрены наблюдаемые в данной модели пространственно-временные режимы с учетом возможной мультистабильности локальной популяции. Оказалось, что наличие нескольких потенциально возможных режимов или состояний (аттракторов) у субпопуляции приводит к тому, что формируемые кластеры по отдельности демонстрируют принципиально разные типы динамики, соответствующие каждому из таких состояний.

Показано, что такие кластеры, выглядящие как стоячие волны для специальных начальных условий или уединенные состояния для случайных начальных условий, оказываются устойчивыми лишь при сильной связи.

Обнаружены периодические пространственные структуры в виде колец и спиралей, соответствующие бегущим волнам. Такие структуры формируются как при случайных, так и специальных (неслучайных) начальных условиях при одних тех же параметрах связи, что говорит об их устойчивости.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюллетень МГУ. Серия Математика и механика. 1937. № 1(6). С. 1–26.
2. 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.
3. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31.
4. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в пространственной динамике популяций с возрастной структурой на кольцевом ареале // Региональные проблемы. 2016. Т. 19, № 4. С. 5–11.
5. Разжевайкин В.Н. О возникновении стационарных диссипативных структур в системе типа «хищник-жертва» // Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький: Горьковский ун-т, 1981. С. 243–249.
6. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия вузов «ПНД». 2010. Т. 18, № 2. С. 111–130.
7. 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.
8. Fischer В.А. The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugenica. 1937. Vol. 7. P. 355–369.
9. Jaros P., Brezetsky S., Levchenko R., Dudkowski D., Kapitaniak T., Maistrenko Y. Solitary states

- for coupled oscillators with inertia // *Chaos*. 2018. Vol. 28. 011103.
10. Shepelev I.A., Bukh A.V., Vadivasova T.E., Anishchenko V.S., Zakharova A. Double-well chimeras in 2D lattice of chaotic bistable elements // *Commun Nonlinear Sci Numer Simulat*. 2018. Vol. 54. P. 50–61.
 11. Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // *Ecol. Modelling*. 1990. Vol. 52. P. 207–223.
 12. Viana R.L., Batista A.M., Batista C.A.S., Iarosz K.C. Lyapunov spectrum of chaotic maps with a long-range coupling mediated by a diffusing substance // *Nonlinear Dynamics*. 2017. Vol. 87, N 3. P. 1589–1601.

ON A MODEL OF MIGRATION-RELATED POPULATIONS WITH LONG-RANGE INTERACTIONS

M.P. Kulakov

The article is devoted to *modeling for spatial dynamics of a two-aged population in a two-dimensional area. The model based on non-locally coupled two-dimensional maps. The main assumption is that the intensity of the local individuals outflow decreases with distance. The author has found the complex spatial regimes: traveling waves in the form of concentric closed figures or spirals and spatial regimes with two clusters differing in the types of dynamics.*

Keywords: *age structure, space-time dynamics, coupled map lattice, synchronization, clustering.*