

УДК 517.929

Модель сценария популяционного кризиса в результате бифуркации Андропова-Хопфа¹

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
Санкт-Петербург 199178. E-mail: temp_elf@mail.ru

Аннотация. В работе предложена модификация дифференциального уравнения с запаздыванием с целью описания специфического варианта развития популяционного процесса. Рассмотрены примеры реальной популяционной динамики со сценариями неожиданных переходов к резким колебаниям. Включенная изначально в уравнение ёмкость экологической ниши не полностью определяет асимптотические условия существования многих популяций и требует дополнения. Обоснование оригинальной формы правой части исходит из значимости действующего с запаздыванием величины превышения численности над оптимальной. После бифуркации Андропова-Хопфа траектория демонстрирует свойственный некоторым видам бабочек продолжительно происходящий переход к негармоническим флуктуациям численности. В отличие от уравнения Гопалсами характеристика ёмкости среды выступает не асимптотическим предельным значением для затухающих осцилляций, но исполняет роль порогового уровня для амплитуды релаксационного цикла. Сценарий увеличения репродуктивной активности описывает популяционный кризис от чрезмерного истощения ресурсов при пиках флуктуаций, который реализуется в виде выброса траектории возникшего цикла за пределы допустимых значений существования биологической системы.

Ключевые слова: уравнения с запаздыванием, специфические эффекты популяционной динамики, релаксационные циклы, модели кризисных явлений.

Model for the scenario of population crisis resulting from Andronov-Hopf bifurcation

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS, St.Petersburg 199178.

Abstract. We offered the modification of a differential equation with delay to describe a specific embodiment of the population process. It was shown the examples of real population dynamics with transitions to sharp fluctuations. Included in equations capacity of the ecological niche not fully determines the asymptotic conditions for the existence of the population and require a supplement. Reasonable form of right-hand side on the basis of the importance of acting with a time lag of magnitude exceeding the size from the optimum was proposed. After the Andronov-Hopf bifurcation trajectory shows a prolonged transition to anharmonic population fluctuations, which can be seen for some moths. Unlike Gopalsamy equation carrying capacity does not serves the asymptotic

¹Работа выполнена в рамках проектов РФФИ: No.15-07-01230 СПИИРАН, No.05-04-01226 ВИЗР.

limit value for damped oscillations, but there is a threshold for the amplitude of the relaxation cycle. Computational scenario of excess capacity during fluctuations describes the crisis due to over saturation in form of ejection cycle outside the allowable values of the existence of a biological system. **Keywords:** delay equations, specific effects of population dynamics, relaxation cycles, models of crisis phenomena.

MSC 2010: 92D25, 65L07, 34K18

1. Введение

Обоснованное описание особых нетривиальных изменений динамики для саморегулируемого экологического сообщества остается актуальной задачей прикладного применения непрерывных вычислительных систем. Балансовое равновесие ключевое понятие для теоретической экологии [11]. Первой популяционной моделью ограниченного роста стала модель Ферхюльста 1838 г. Асимптотика решения уравнения подразумевала плавный выход численности к стационарному состоянию K , соответствующему балансу со средой:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), N(t) = \frac{N(0)e^{rt}}{1 + N(0)(e^{rt} - 1)/K} \quad (1)$$

Ферхюльст проводил оценку репродуктивного параметра r уравнения (1) по демографическим данным европейских стран. Квадратичная регуляция численности в (1) не рассматривалась Ферхюльстом как единственно возможная для модели ограниченного роста. В 1845 г. он выписал обобщенное уравнение:

$$M \frac{dp}{dt} = mp - np^u$$

Современные обозначения r, K модели (1) и понятия K -отбор и r -стратегия в экологии появились значительно позднее. Позднее он предположил [4], что динамика народонаселения Европы развивается согласно (1) только до некоторого порога, так как не наблюдалось замедления темпов прироста населения, которое для (1) должно происходить после $N > K/2$.

В (1) можно добавить сомножитель $(N - L)$ увеличивая число нулей правой части. Для той же цели отдельно учесть смертность, зависящую от плотности скопления δ и естественную ς . Так предложил Базыкин, расширив набор параметров:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \frac{\gamma N^2}{\gamma + \sigma N} - \varsigma N - \delta N^2 \quad (2)$$

и получил дополнительно репеллерную точку равновесия L . Базыкин искал модель для видов с минимально допустимой численностью группы [1]. Отметим, для формы правой части с сомножителем $(N - L)$ в вычислительных моделях необходима компенсирующая сверхбыстрый прирост перенормировка репродуктивного параметра: $r_1 \ll r$, но вымирание $N(t) \rightarrow 0$ будет выглядеть стремительным и безвозвратным явлением. Однако, многие популяции могут восстанавливать численность от нескольких сохранивших репродуктивную активность особей. Несколько

куколок бабочки *Lymantria dispar* привезенные в Америку вызвали сокрушительное опустошение хвойного леса². Подобные вселенцы через некоторое время снова начинают демонстрировать нестационарные режимы изредка прерывающиеся депрессиями численности.

Исчезновение ряда популяций (характерно для островных сообществ без разреженной границы ареала) может происходить как раз не из состояния близкого к L , но из благополучной окрестности балансовой ёмкости K . Мы ставим задачу получения в уравнении режима, соответствующего частному, но значимому сценарию популяционной динамики.

2. Уравнения Хатчинсона и Гополсами

Решение (1) плохо согласовывалась с наблюдавшимися разнообразного вида флуктуациями популяций самых разных животных. Флуктуации наблюдаются даже для слонов в Национальном парке Крюгера, потому там приходится проводить отстрелы с целью удержать популяцию в оптимальном по расчетам для сохранения растительной среды состоянии [3]. На рис. 1 видно, как слоны способны стремительно достигать пиковых значений, тогда как для них рассчитано $K = 7000$. Хотя согласно экологической теории именно слоны считаются примером K -стратегии, подавляющей возмущения среды и стремящейся к асимптотическому равновесию. Признаков скорого достижения предела не наблюдается и после изъятия особей через некоторое время слоны начинают вновь оказывать чрезмерное давление на растительность. Лемминги считаются примером r -стратегии с нерегулярностью своих больших пиков, но вспышки грызунов заканчивающиеся их массовой гибелью для полярных кустарничков тундры эквиваленты воздействию слонов на леса.



Рис. 1. Динамика регулируемой численности слонов [3], оценка $K = 7000$.

²*Lymantria* означает «разрушитель», и эта невзрачная бабочка оправдывает латинское название.

Модель взаимодействия двух видов Вольтерра, как известно, позволяет получить циклическое решение системы двух дифференциальных уравнений. Казалось бы, уравнения позволяют описать наблюдаемые с отставанием по фазе колебания в сообществе «зайцы-рыси» после бифуркации рождения цикла. Однако, как было установлено, колебания численности канадских зайцев наблюдаются и в местах, где рыси не обитают. Более того, аналогичные псевдоциклические колебания свойственны многим другим северным популяциям грызунов, в том числе обособленным островным группам. Подобные флуктуации с немного меняющимся периодом по экологическим причинам не могут быть описаны из модели взаимодействия двух видов типа хищник-жертва. Не подтвердились выводы об устойчивых колебаниях из модели Вольтерра в лабораторных экспериментах Г. Гаузе с простейшими организмами. Колебания в лабораторных экспериментах с насекомыми получил С. Утида, но для взаимоотношений паразит-хозяин. Паразитизм имеет отличия от трофического взаимодействия хищник-жертва, так текущая репродуктивная активность паразитической осы зависит от количества доступных яиц (но не взрослых жуков) в предшествующем поколении.

Из лабораторных экспериментов энтомолога Никольсона [13] стало понятно, что колебания численности могут появляться у изолированной популяций, обитающих при постоянных условиях и получающих фиксированное количество корма. Хатчинсоном [10] была предложена модификация (1) исходя из запаздывающего действия саморегуляции, что привело к уравнению «logistic DDE» с отклоняющимся по времени аргументом:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) \quad (3)$$

Введенное в уравнение запаздывание τ служит характеристикой регуляции — использования и восстановления ресурсов или накопления/распада отравляющих продуктов метаболизма, но не связано с возрастом полового созревания.

Возникающие в уравнении режимы поведения траектории были подробно исследованы в работах отечественных авторов [2]. При малых значениях запаздывания τ динамика модели опишет затухающие колебания $N(t) \rightarrow K$. В (3) установлена возможность возникновения бифуркации Андронова-Хопфа с появлением устойчивого предельного цикла $N_*(t, r)$. Нарушение устойчивости состояния равновесия зависит от величины $r\tau$. Дальнейшее увеличение $r\tau > \pi/2$ вызывает переход в режим релаксационных колебаний. Быстрое возрастание амплитуды колебаний выраженной негармонической формы при увеличении временного промежутка между максимумами и стремящиеся к нулю минимумы приводят такой релаксационный цикл к затруднениям при экологическом обосновании в реальных наблюдениях (рис. 2).

Многим насекомым свойственны продолжительные вспышки численности, но они начинаются после преодоления некоторого порогового значения, когда паразиты не могут эффективно подавлять размножение. Формы колебаний для автохтонных и инвазионных популяций могут быть различными. Помимо зату-

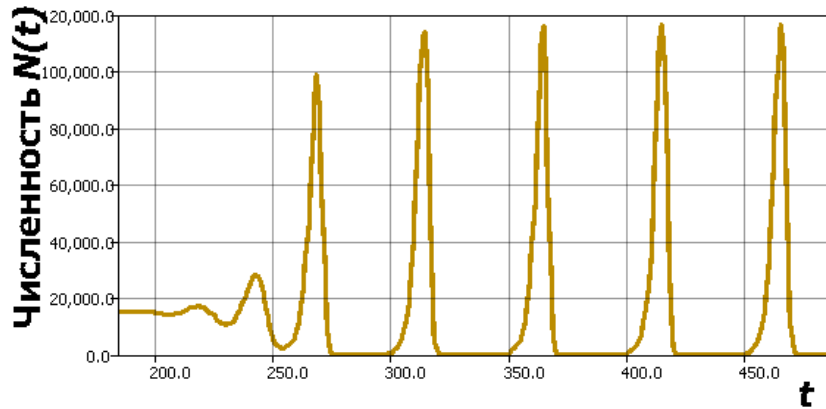


Рис. 2. Релаксационный цикл в уравнении (3), $K = 15000$.

хающих и гармонических колебаний может возникать и противоположное явление — возникновение флуктуации с затяжными пиками численности. Такие всплески возможны при переходе популяций к каннибализму и/или может быть обусловлены изменением направления естественного отбора в особых условиях существования. Дополнение «репродуктивного» сомножителя запаздыванием $rN(t - \tau)f[N(t), N(t - \tau)]$ не несет экологического смысла. В [7], [8] предложена модификация с включением запаздывания для альтернативной модели роста изолированной популяции (с приведенными коэффициентами):

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t - 1)), \tag{4}$$

где f — бесконечно дифференцируемая функция, разложимая в асимптотический ряд, например удовлетворяет: $f(x) = (1 - x)/(1 + cx)$. В модели Гополсами коэффициент $c > 0$ становится еще одним параметром, определяющим характеристики цикла, при увеличении c сжимается амплитуда, но по-прежнему непонятно, какой именно нелинейный популяционный процесс сможет помочь предсказать (4). Для (4) при дополнительных условиях для $f(x)$ установлено существование единственного устойчивого релаксационного цикла неклассической формы [12], но предлагаемые нами далее модификации этим условиям удовлетворять не будут.

3. Релаксационный цикл еловой листовертки

Отдельным северным популяциям вредителей свойственно специфическое нерегулярное явление пилообразной вспышки численности «sawtooth oscillations» [5], которую можно описать при некотором дополнении модели (4). После равновесного состояния при численности бабочек не вызывающей дефолиации вдруг (мы не нашли объяснения стартовых механизмов) появляется серия непоследовательных очень многочисленных поколений, на порядок превышающих среднепогодную численность за предшествующую декаду в очаге вспышки. Так внезапно

проявляет себя еловая листовертка в лесах Северной Америки (на рис. 3 — изменение площади погибшего леса с тремя выраженными пиками [9]). Более 30 лет постоянно наблюдалась полная потеря хвои (дефолиация) на значительных площадях вплоть до прекращения вспышки в конце 1980 гг. Завершение атипичной вспышки может происходить так же внезапно, как и ее развитие.

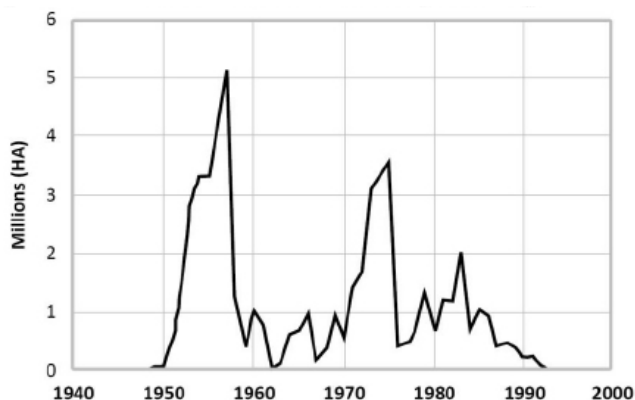


Рис. 3. Пилообразная вспышка *Choristoneura fumiferana* в масштабах гибели леса.

Мы предлагаем математическое описание такого частного, но весьма опасного сценария популяционной динамики, увеличивая степень нелинейности правой части (4):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau))} \right), \quad (5)$$

Так удается сгладить недостаток у минимумов $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow 0$, слишком низких для возможностей быстрого роста. В вычислительных исследованиях для (5) мы при бифуркации получаем реализацию сценария пилообразной вспышки (рис. 4), когда очередной стремительный неконтролируемый рост численности вредителя начинается от значения близкого к существовавшему ранее равновесию.

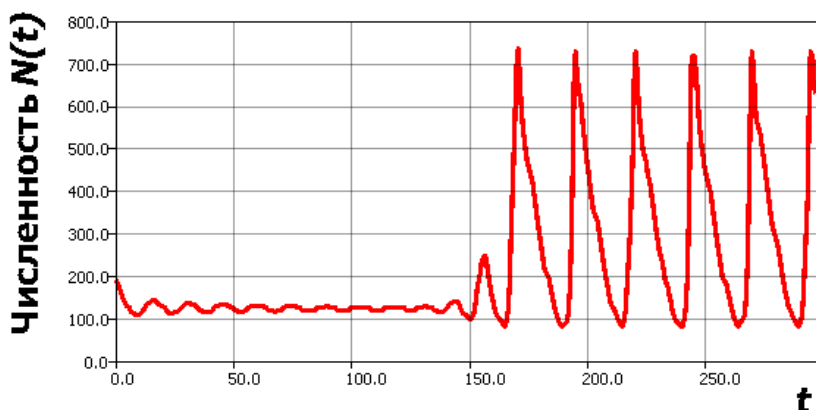


Рис. 4. Переход к релаксационному циклу в модификации (5).

Возникает вопрос, как из двух возможных бифуркационных параметров следует так резко изменять в первую очередь? Мы предполагаем, что в реальных ситуациях они оба согласованно изменяются с незначительным отставанием.

Замечание. В итерациях нелинейных функций $R_{j+1} = \psi(R_j)$ имеющих максимум $\psi'(R_m) = 0, \psi''(R_m) \neq 0$ поведение траектории весьма разнообразно и есть мнение, что дискретизация задачи поможет найти оптимальное описание. В ихтиологии применяют:

$$R_{j+1} = aR_j e^{-bR_j}, a > 1, 0 < b < 1,$$

где при $a > e^2$ возникают циклы разнообразных периодов. Однако, помимо периода циклы итераций отличаются взаимным расположением точек. При бифуркациях удвоения периода вокруг теряющей устойчивость циклической точки возникнет две новые, сохраняя симметрию ветвей на бифуркационной диаграмме сценария Фейгенбаума [6]. Короткие циклы грызунов в таких терминах это монотонные перестановки с пиком в конце, которые можно найти в окнах периодичности с циклами $p \neq 2^i$ при узких диапазонах значений параметра a .

В предыдущих работах мы обсуждали причины, из-за которых возникновение хаотического аттрактора в точке накопления каскада бифуркаций удвоения не является хорошим свойством для описания популяционных процессов [14].

4. Модель популяционного кризиса

Целенаправленно развивая (3) получим описание еще одного специфического экологического явления, которое не было рассмотрено в известных работах. В случае вспышек насекомых понятие ёмкости экологической ниши утрачивает смысл, а равновесие при малой их численности имеет другую природу. Из анализа дилеммы парка Крюгера предположим существование некоторого предкритического порогового уровня $H < K$. Положим, что достижение значения численности K означает не уравнивание, но непоправимую деградацию для среды обитания. Переход через мягкий порог имеет значение для механизмов контроля внутривидовой популяционной структуры. Тогда на динамику системы оказывает влияние отклонение $(H - N(t - \tau))$, и величина отклонения может быть как положительной, так и отрицательной. Модифицируем (3) следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) (H - N(t - \tau)) \quad (6)$$

Можно считать, что при смене знака отклонения члены правой части (воспроизводства и регуляции) меняются своими функциональными ролями в модели.

4.1. Вычислительный анализ новой модели

При малом значении запаздывания в (6) получаем затухающие осцилляции с $N \rightarrow H$. Очевидно из рассуждений [12], что при увеличении τ или r_1 в таком

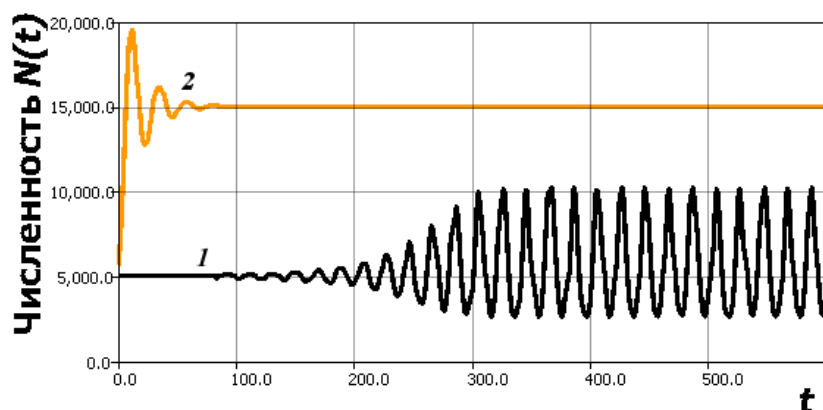


Рис. 5. 1 — цикл после бифуркации в (6), 2 — динамика (3) при аналогичных параметрах.

уравнении (с $r_1 = 10^{-3}r$) возникнет устойчивый цикл (рис. 5, $K = 15000$, $H = 5000$).

На рис. 5 динамика после плавного прохождения бифуркационного изменения по сценарию Андронова-Хопфа при переходе r_1 через критическое значение, (в вычислительном эксперименте рис. 5 все параметры модели сохраняются) показывающая установление цикла при $N(0) = H + \epsilon$, $H = 5000$, $K = 15000$.

Цикл быстро становится релаксационным с возрастанием r_1 . Амплитуда колебаний в отличие аналогичного случая модели (3) не возрастает до нереалистичных величин, но остается в разумных для биологии границах. Скошенная форма пиков даже более похожа на реальные данные популяционной динамики. В (6) при $N(0) < H$ переход к установившимся флуктуациям происходит не плавно, но через скачкообразный переходный режим.

Изменение репродуктивного параметра можно трактовать как следствие ослабления давления паразитов на выживаемость личинок. Пусть давление исчезнет совсем. С дальнейшим увеличением значения $r_1\tau$ увидим другое резкое изменение поведения траектории, которая перестанет притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства. При такой бифуркации траектория системы вместо установления цикла со все увеличивающейся огромной амплитудой будет резко выброшена за пределы допустимых для её существования значений при $N(t - \tau) > K$. Такая потеря установившегося режима считается жесткой (катастрофической). На рис. 6 ситуация после бифуркации, когда в результате изменения параметра r_1 (в сравнении с аналогичным изменением r в (3) в момент $t = 150$) траектория в релаксационных колебаниях преодолевает значение K , и далее $N(t) \rightarrow \infty$ реализует сценарий демографического кризиса переполнения.

Цикл сжимается и выбрасывается, вычислительный эксперимент заканчивается сообщением программы о переполнении при вычислениях с плавающей точкой. Неожиданный кризисный сценарий нам видится более реалистичным, чем возможность неограниченного возрастания амплитуды в известных моделях Хатчинсона-Гополсами.

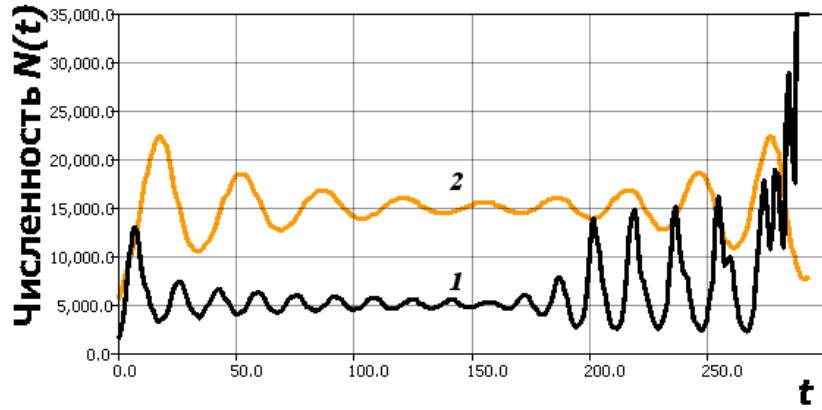


Рис. 6. Сценарий популяционного кризиса по (6). 1 — выброс за границы емкости среды в (6), 2 — динамика (3) при аналогичном изменении параметра.

4.2. Об улучшении модели (6)

На первый взгляд очевидно дальнейшее развитие модели как объединения идей обсуждавшихся ранних модификаций. Для осмысленного улучшения нужно понимать, какое поведение решения интересно, а какое заведомо противоречит смыслу. Можно представить популяционное уравнение с запаздыванием в следующем виде:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau))} \right) (H - N(t - \tau)), \quad (7)$$

увеличивая нелинейность в правой части до кубической. Тогда образующая для $N(0) < H$ релаксационный цикл траектория при уменьшении c начнет достаточно параболически плавно возрастать (рис. 7, $c_0 = 0.11, c_{bif} = 0.1, \tau = 8$). Подобный

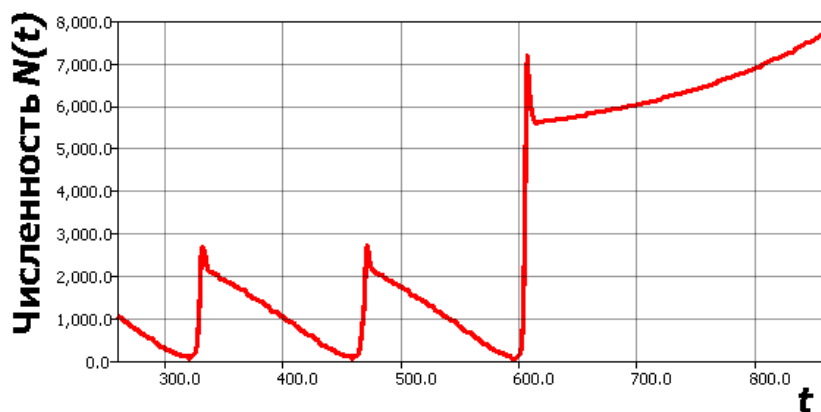


Рис. 7. Медленный сценарий ухода траектории из цикла в (7).

сценарий видится экологически не обоснованным и в реальности такая ситуация

вряд ли встретится. Должно присутствовать ограниченное сверху равновесное состояние, либо система может разрушаться скачком. Возможно (7) интересно в другой предметной области.

4.3. Заключение

Мы модифицировали уравнение, описывающее переход численности из окрестности неявного порога в режим колебаний с интересными для популяционной динамики насекомых свойствами. Предложена вычислительная модель возникновения популяционных колебаний релаксационной формы, где вместо дальнейшего увеличения амплитуды происходит выброс траектории в режим за рамками ограниченного прироста численности. Будем считать введенное в уравнение (6) значение H мягким пороговым состоянием отложенного действия, в отличие от явной нижней критической точки в (2) и жесткой уровнем останова прироста K в (1). В новой модели критическим, но спонтанно преодолеваемым состоянием служит K . $N > K$ на время $\delta t > \tau$ подразумевает стремительное катастрофическое разрушение популяцией своей среды обитания. Пример катастрофы успешно размножавшейся искусственно вселенной популяции — исчезновение оленей с острова Беринга, куда в 1882 г. было завезено 15 голов, через 20 лет численность колебалась 1,5–3 тыс. с учетом промысла. Без регуляции к 1917 г. на острове не осталось оленей, а обильные лишайниковые пастбища полностью истощены. В демографии самый известный случай кризиса перенаселения загадка падения цивилизации острова Пасхи.

В современном обзоре по применению уравнений с отклоняющимся аргументом [15] в математической биологии подобный сценарий не рассматривался. Бифуркация, для которой требовалось изменение условий регуляции, приводит системе не к изменению амплитуды/периода цикла или переходу к хаотическому движению, но к скачку за границы экологического баланса в виде резкой потери замкнутого колебательного контура. Полученные характеристики критических случаев популяционного процесса не могут быть по нашему мнению быть распространены на обобщенный случай динамики распространения вида-вселенца.

Список цитируемых источников

1. *Базыкин А. Д., Березовская Ф. С.* Эффект Олли, нижняя критическая численность популяции и динамика системы хищник–жертва // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 1979. — Т. 2. — С. 161–175.
Bazykin A. D., Berezovskaya S. C. (1979). Allee effect for lower critical population size and dynamics of the predator-prey ecosystem. Problemy ehkologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ehkosistem. 2, 161–175.
2. *Борздыко В. И.* Об исследовании популяционной модели Хатчинсона // Дифференциальные уравнения. — 1985. — Т. 21. — С. 316–318.
Borzdyko V. I. (1985). An investigation of Hutchinson's population model (in Russian). Differ. Uravn. 21:2, 316–318.

3. *Aarde R.* Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population. // *Animal Conservation*. — 1999. — Vol. 2, no.2. — P. 287-294.
4. *Bacaer N.* A Short History of Mathematical Population Dynamics. — London.: Springer-Verlag, 2011. — 160 pp.
5. *Cooke B., Nealis V., Regniere J.* Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems // *Plant disturbance ecology: the process and the response*. — Burlington: Elsevier, 2007. — P. 487-525.
6. *Feigenbaum M.* Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*. — 1983. — Vol.7. — P. 16-39.
7. *Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G.* Time lags in a «food-limited» population model // *Applicable Analysis*. — 1988. — Vol. 31. — P. 225-237.
8. *Gopalsamy K.* Global stability in the Delay-logistic Equation with discrete delays // *Houston J. Math.* — 1990. — Vol. 16. — P. 347–356.
9. *Gray D. R.* Historical spruce budworm defoliation records adjusted for insecticide protection in New Brunswick // *Journal of the Acadian Entomological Society*. — 2007. — Vol. 115, no.1. — P. 1–6.
10. *Hutchinson G.* An Introduction to Population Ecology. — New Haven: Yale University Press. — 1978, 260 pp.
11. *Jeffers J.* An introduction to systems analysis: with ecological applications. — London: Edward Arnold, 1978. — 198 pp.
12. *Kolesov A. Y., Mishchenko E. F., Rozov N. K.* A modification of Hutchinson's equation // *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. — 2010. — Vol. 50, no.12. — P. 1990–2002.
13. *Nicholson A.* An outline of the dynamics of animal populations // *Australian Journal of Zoology*. — 1954. — Vol.2, no.1. — P. 9–65.
14. *Perevaryukha A. Y.* Cyclic and unstable chaotic dynamics in models of two populations of sturgeon fish // *Numerical Analysis and Applications*. — 2012. — Vol.5. — P. 254–264.
15. *Ruan S.* Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // *Delay Differential Equations and Applications*. — Berlin.: Springer, 2006. — P. 477-517.

Получена 12.06.2016