

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

УДК 517.9:574.34

ПРОЯВЛЕНИЯ МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТИ И МУЛЬТИРЕЖИМНОСТИ В ДИНАМИКЕ РЕАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Кулаков М.П.,¹ Неверова Г.П.,² Фрисман Е.Я.¹¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: k_matvey@mail.ru, frisman@mail.ru;

²Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,

ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041,

e-mail: galina.nev@gmail.com

*В работе исследуются мультистабильные режимы модели динамики численности лимитированных популяций с коротким жизненным циклом. Изучается влияние внешних факторов на смену динамических режимов. Особое внимание уделяется результатам верификации модели по данным о численности рыжей полевки (*Myodes glareolus*, Schreber, 1780). Показано, что наблюдаемая реальная динамика может быть представлена как серия переходных процессов к циклам разных периодов. При этом смена динамических режимов вызвана постоянными трансформациями бассейнов притяжений и блужданием по параметрическому пространству вследствие влияния внешних факторов.*

Ключевые слова: динамика численности, возрастная структура, дискретная модель, устойчивость, мультистабильность, бассейн притяжения.

Динамика численности как биологической популяции в целом, так и ее отдельных структурных компонентов (групп особей разного возраста, пола и т.п.) может быть относительно стабильной, флуктуирующей либо иметь характер вспышки. Широко известно, что лимитированные популяции при сравнительно постоянных условиях способны демонстрировать сложные колебания численности [8, 13, 14]. Вследствие этого определенный интерес вызывает эволюция динамических режимов лимитированной популяции в случае непостоянных условий внешней среды. В рамках данной работы изучается совокупное влияние непостоянных внешних факторов и процессов авторегуляции на динамику численности реальных популяций.

При плотностном лимитировании рост численности локальной популяции ограничен экологической емкостью среды [6, 7]. Рост численности возможен при низкой конкуренции между особями, а вот снижение может объясняться дефицитом ресурсов, необходимых для жизнедеятельности, и высокой внутривидовой конкуренцией. Вместе

с тем смена роста численности падением и наоборот ведет к возникновению сложно организованных колебаний. Естественно, что добавление непостоянных внешних факторов способно существенно усложнить динамику лимитированных популяций, в частности, может произойти смена динамического режима. Действительно, популяция может развиваться по одному из множества вариантов (сценариев), каждый из которых соответствует конкретным фиксированным внешним условиям. Однако непостоянство (вариация) условий приводит к смене сценария развития, в результате чего может измениться тип наблюдаемого динамического режима. Таким образом, малые вариации условий среды могут принципиально изменить тип динамики или, наоборот, значительно модифицировать режим динамики.

С позиции теории динамических систем такое поведение связано с существованием нескольких устойчивых аттракторов (периодических режимов, притягивающих множеств, типа, инвариантных кривых или странных аттракто-

ров), которое укладывается в термин «мультистабильность», а реализация одного из этих режимов определяется начальными условиями (начальной или текущей численностью популяции) [3]. Однако в непостоянных условиях само существование множества мультистабильных режимов зависит от внешних факторов – при одних условиях популяция может демонстрировать несколько различных устойчивых режимов, которые зависят от начальной или текущей численности, а при других, напротив, существует единственно возможный режим, который будет реализован безусловно. Для обозначения этого явления ранее в [9, 10] был предложен термин «мультирежимность», который, на наш взгляд, в сравнении с «мультистабильностью» более точно выражает суть явления смены динамических режимов.

Данная публикация продолжает и развивает цикл работ, посвященных изучению динамики лимитированных структурированных популяций [8, 11, 16]. Целью исследования является описание, изучение и обнаружение явлений мультистабильности и мультирежимности в реальных популяциях с плотностно-зависимой регуляцией на основе математической модели, описывающей динамику численности популяций с коротким жизненным циклом, в частности мышевидных грызунов. Особое внимание уделяется поиску этих явлений в популяциях путем детального сопоставления модельных режимов и реальной динамики, на примере популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*).

Модель динамики популяции с коротким жизненным циклом: мультистабильность динамических режимов

Динамика численности популяций с коротким жизненным циклом может быть описана при помощи следующей модели:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a_1 x_n + a_2 y_n) \cdot e^{-\beta_1 x_n - \beta_2 y_n} \\ y_{n+1} = s x_n + y_n \end{cases}, \quad (1)$$

где x_n описывает численность младшей возрастной группы, вторая переменная y_n – численность старшей возрастной группы в n -й дискретный момент времени. Вообще, под популяцией с коротким жизненным циклом следует понимать такую популяцию, у которой в течение сезона размножения половозрелые особи приносят несколько приплодов, при этом часть потомства этого года успевает достичь половозрелости, вступить в размножение и принести потомство [1, 2]. Следует отметить, что модель (1) разрабатывалась с учетом особенностей жизненного цикла мышевидных грызунов,

а именно полевков [5, 9]. В этом контексте x_n – число сеголеток n -го года, y_n – численность переживавших особей к началу сезона размножения n . Ненулевые параметры $a_1 > 0$ и $a_2 > 0$ соответствуют репродуктивным потенциалам младшего и старшего возрастных классов. Параметр $s \in [0,1)$ соответствует выживаемости младшего возрастного класса. Параметр $v \in [0,1)$ – выживаемость старшей группы. Экспонента в первом уравнении системы (1) – это убывающая от 1 до 0 функция, которая описывает плотностную регуляцию рождаемости, т.е. чем больше численность, тем меньше значение этой функции и тем меньше рождаемость. Вклад конкретного возрастного класса в этот процесс определяется соотношением параметров β_1 и β_2 . Логично ввести замену $s\beta_1 x \rightarrow x$, $\beta_2 y \rightarrow y$, $s a_2 \rightarrow a_2$ и $\rho = \beta_1 / s\beta_2$, которая приводит к системе вида:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a_1 x_n + a_2 y_n) \cdot e^{-\rho x_n - y_n} \\ y_{n+1} = x_n + y_n \end{cases}. \quad (2)$$

Модель (2) описывает не абсолютные, а относительные численности, выживаемость младшей возрастной группы включена в рождаемость (a_2), а вклад возрастных классов в плотностную регуляцию задается долей участия в этом процессе каждой группы (ρ).

В ходе исследования модели (2) [4, 9, 10] была обнаружена ранее не описанная для популяционных систем мультистабильность динамических режимов, которая выражается в сосуществовании устойчивой нетривиальной неподвижной точки и устойчивых циклов, в частности 3-цикла. Следует отметить, что возможность одновременного существования в области устойчивости нетривиального равновесия нескольких устойчивых аттракторов впервые была показана при изучении отображения Эно и некоторых его разновидностей [17–20]. Применительно к популяционным моделям мультистабильность как фундаментальное нелинейное явление позволяет с другой точки зрения взглянуть на феномен смены динамического режима, наблюдаемый в живой природе. Рассмотрим подробнее, в чем он проявляется.

На рис. 1 представлены бассейны притяжения, демонстрирующие сосуществование различных динамических режимов системы (2). Как видно, устойчивая нетривиальная неподвижная точка и устойчивые циклы с периодом 3 и 4 делят между собой фазовое пространство (рис. 1). При этом области притяжения режимов выглядят как чередующиеся «полосы» устойчивой динамики и колеба-

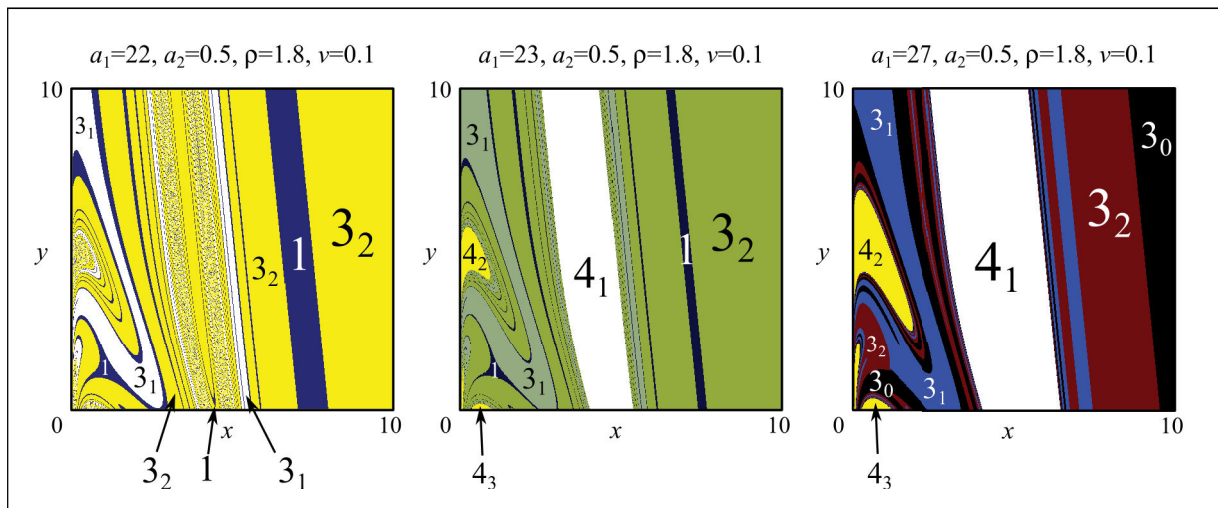


Рис. 1. Бассейны притяжения режимов модели (2). Цифрами обозначены периоды наблюдаемых циклов, нижний индекс указывает на отличия в фазах колебаний, которые наблюдаются при различных начальных численностях

Fig. 1. Basins of model modes attraction (2). In figures are designated periods of observable cycles; the bottom index specifies differences in oscillation phases at different initial numbers

ний с периодом 3 или 4. Сильная раздробленность областей притяжения позволяет заключить, что даже незначительные вариации численности способны изменить характер динамики, в частности, монотонный рост популяции (стационарная динамика) может смениться трехгодичными (четырёхгодичными) колебаниями или наоборот (рис. 1). В данном случае сосуществование циклов 3 и 4 особо примечательно, поскольку для популяций мелких грызунов отмечают как трехлетние, так и четырехлетние колебания [12].

На картах динамических режимов мультистабильность модели проявляется следующим образом: области значений параметров, при которых существуют 3- и 4-циклы, или режимы, возникшие в результате их бифуркаций, пересекают область существования и устойчивости ненулевой неподвижной точки (рис. 2а). Кроме того, в модели (2) возможно одновременное существование нескольких видов предельных инвариантных кривых, циклов разных длин или странных аттракторов, которые формируются на основе неподвижной точки или отмеченных 3- или 4-циклов. В целом обнаруженная мультистабильность позволяет объяснить как возникновение колебаний с периодом 3 и 4 года, так и исчезновение флуктуаций [10]. В феноменологическом смысле это означает, что динамика реальных двухвозрастных популяций, описываемых такими моделями, может демонстрировать режимы, сопровождающиеся смешанной типом динамики.

Верификация модели по данным динамики численности рыжей полевки (*Myodes glareolus*)

Следующим этапом исследования стало применение модели (1) к описанию динамики реальных популяций. Модель верифицировалась на данных многолетних учетов численности рыжих полевок на территории Удмуртского стационара. Данные представлены численностью особей грызунов разных возрастов, выраженные на 100 ловушка/сутки. Отбор осуществлялся в апреле, июле, августе и октябре с 1973 по 2001 гг. [1, 2]. В результате первичной оценки параметров получена удовлетворительная аппроксимация реальных данных. Модельная траектория в целом неплохо описывает тенденцию динамики, однако не полностью улавливает основные пики численности популяции рыжей полевки (рис. 2а).

Как нам представляется, расхождение данных наблюдений и моделирования связано с влиянием внешних факторов. Один из основных факторов, влияющих на репродуктивную активность многих грызунов, – запас кормовых ресурсов. Рост активности размножения при увеличении обилия корма носит резкий («взрывной») характер. При прочих равных условиях этот процесс вполне можно описать экспоненциальной функцией типа $r = r_0 \exp(kC)$, где C – запас обилия корма. Этот подход был, в частности, вполне успешно применен для описания зависимости роста активности размножения маньчжурских белок при увеличе-

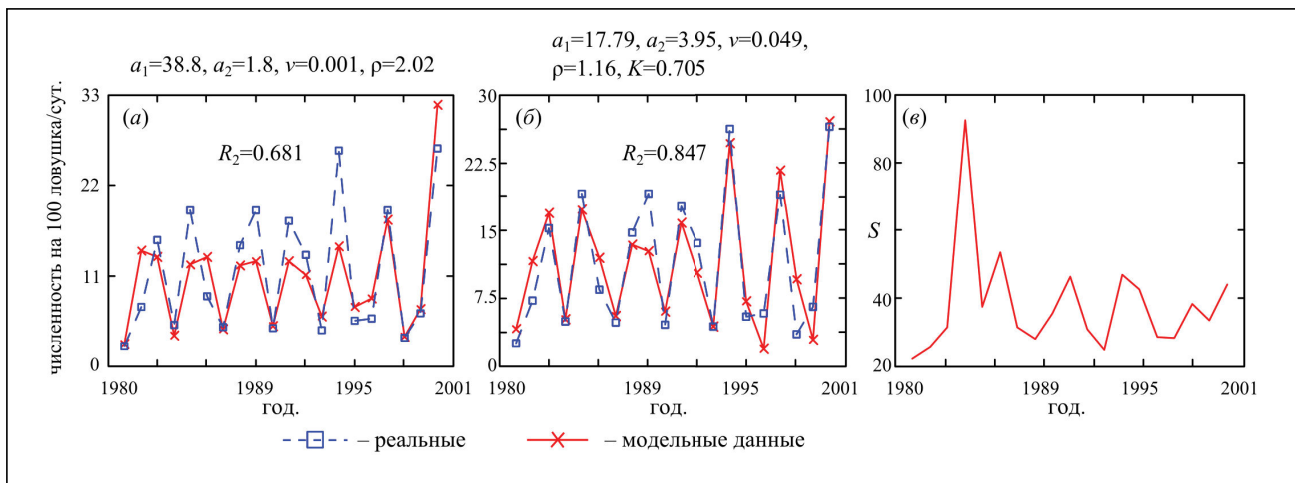


Рис. 2. Динамика численности рыжей полевки (а) по модели (2) и (б) модели (3), дополненные оценками параметров модели и коэффициентом детерминации, (в) динамика коэффициента Селянинова. Для удобства восприятия оценки параметров модели (3) приведены к значениям после их переобозначения к модели вида (4)

Fig. 2. Dynamics of the bank vole number (a) on the model (2) and (b) on the model (3), augmented by values of model parameters and coefficients of determination; dynamics of the Selyaninov coefficient (c). For convenience, estimation of the model parameters (3) are reduced to the values after their modification to the (4) type model

нии урожайности их основного корма – кедровых орехов [15]. К сожалению, адекватных прямых оценок обилия кормов для рыжей полевки, по-видимому, не существует. Приходится прибегать к косвенным методам. Все основные виды корма полевки имеют растительное происхождение и определяются интенсивностью вегетационных процессов на ее ареале. Интенсивность вегетационных процессов в текущем году прямо и с высокой корреляцией зависит от увлажненности территории (влагообеспеченности) в вегетативный период. Характеристикой влагообеспеченности территории в данном году является гидротермический коэффициент Селянинова (S_n), который мы и предлагаем использовать в качестве индикатора обилия кормовых запасов в текущем сезоне. В итоге имеем $r = r_0 \exp(KS_n)$. Динамика значений коэффициента Селянинова приведена на рис. 2в. Соответственно добавление его в систему (1) приводит к модели с учетом внешних факторов:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a_1 x_n + a_2 y_n) \cdot e^{-\beta_1 x_n - \beta_2 y_n + K \cdot S_n} \\ y_{n+1} = s x_n + y_n \end{cases}, \quad (3)$$

где S_n – значение коэффициента Селянинова, рассчитанного для периода с апреля по июль n -го сезона, K – коэффициент, характеризующий интенсивность влияния внешних факторов на процессы воспроизводства особей рыжей полевки. Неслож-

ная замена переменных и параметров позволяет модель (3) свести к следующей системе:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a_1 x_n + a_2 y_n) \cdot e^{-\beta x_n - \gamma y_n + K \cdot S_n} \\ y_{n+1} = x_n + y_n \end{cases}, \quad (4)$$

которая при $K=0$ аналогична системе (2). Результаты применения модели (4) к описанию реальной динамики представлены на рис. 2б. Как видно, включение внешнего фактора позволило лучше описать основные пики численности популяции.

Мультирежимность – мультистабильность и непостоянный внешний фактор

Применение модификации $r = r_0 \exp(KS_n)$ приводит к тому, что модели (3) и (4) перестают быть автономными, в них появляются параметры, меняющиеся со временем (зависимые от номера сезона n). Так, параметр a_1 стал функцией $A_1(n) = a_1 \exp(KS_n)$, а параметр a_2 стал функцией $A_2(n) = a_2 \exp(KS_n)$. При этом их значения меняются год от года, каждый раз в плоскости параметров A_1 и A_2 попадая в области существования разных режимов.

Для изучения динамических режимов системы (4) была построена карта при постоянных значениях коэффициентов A_1 и A_2 , когда $K=0$ (рис. 3а). Далее карта была дополнена модельными значениями $A_1(n)$ и $A_2(n)$, соответствующими

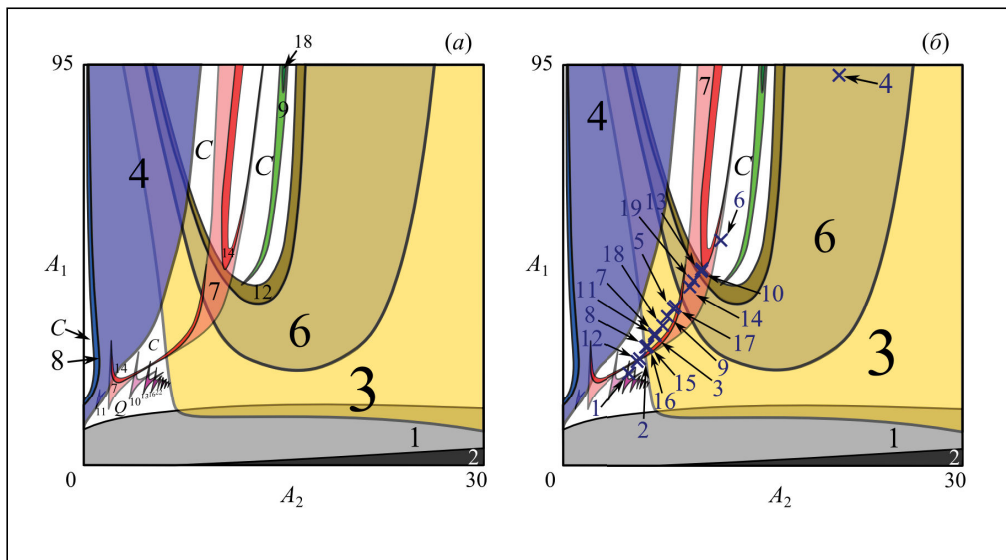


Рис. 3. Карты динамических режимов (а-б) и (б) распределение по параметрической плоскости значений пар параметров $(A_1(n), A_2(n))$ в разные годы, обозначенных крестами. Цифры показывают периоды регистрируемых циклов, Q и C – область квазипериодической и хаотической динамики; цифры, от которых отходят стрелки к крестам, – номера сезонов наблюдения

Fig. 3. Charts of dynamic modes and values of pairs of the parameters $(A_1(n), A_2(n))$ distribution on a parametrical plane in different years, indicated by crosses. Figures show periods of registered cycles, Q and C - the area of quasi-periodic and chaotic dynamics, the figures with the arrows turning to crosses are the numbers of observation seasons

различным годам наблюдений (рис. 3б), т.е. разным значениям коэффициента Селянинова S_n . При этом легко заметить, что $A_1(n)/A_2(n) = a_1/a_2$, тогда значения A_1 и A_2 лежат на прямой с угловым коэффициентом a_1/a_2 . Следовательно, любые изменения внешних факторов приводят к тому, что пара параметров A_1 и A_2 движется по этой прямой, попадая при этом в области различных мультистабильных режимов. Анализ этого движения позволяет рассмотреть происходящие между режимами переходы вследствие влияния внешних факторов.

На рис. 3а можно увидеть множество мультистабильных режимов. В данном случае на одновременное существование режимов указывает пересечение областей соответствующих режимов. Это, например, цикл длины 3 и 7, 6 и 7, 4 и 3, 4 и 6 и т.д. Кроме того, можно увидеть, что при полученных оценках параметров неподвижная точка теряет устойчивость через образование предельной инвариантной кривой (в сторону роста A_1), а разнообразные мультистабильные режимы – через удвоение периода. На рис. 3б показан разброс значений параметров A_1 и A_2 , которые они принимают в разные годы. Несложно заметить, что пары $(A_1(n), A_2(n))$ покрывают разнообразные динамические режимы – это и хаотический режим

для $n=6$, и циклы длины 3, 6, 7, 12 и даже 14. В табл. на основе рис. 3б представлен тип существующих или сосуществующих динамических режимов системы (4) на плоскости параметров A_1 и A_2 в точках, соответствующих конкретному году наблюдений.

Как видно по табл., ежегодное изменение погодных условий приводит к постоянным переключениям от одного динамического режима к другому. При этом смена динамического режима происходит не только вследствие вариации значений демографических параметров (влияние внешнего фактора), но и из-за изменений текущей численности. Так, для $n=14$ численность популяции рыжей полевки может колебаться либо с периодом 6, либо 7. Однако уже для значений n от 15 до 18 динамика будет близка к трехлетним колебаниям. А вот для $n=19$ параметры опять попадают в область, где возможен либо 6-, либо 7-цикл. В результате ни один из этих режимов просто не успевает установиться, т.е. можно говорить о том, что реальная динамика – это лишь череда переходных процессов.

Неавтономный характер уравнений (3) и (4) приводит к постоянной трансформации областей притяжения различных режимов. Рассмотрим,

Dynamic modes observed in a particular year

Номер года наблюдений*, n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Тип динамического режима	20/ 52	14**	3	6	3	C	3/ 17	3	3	7/ 12	3	7/ C	7/ 12	6/ 7	3	3	3/ 14	3	6/ 7

* Соответствует наблюдениям с 1973 по 2001 гг. таким образом, что $n=0$ – 1973 г. (начальная точка), $n=1$ – 1974 г., ... $n=19$ – 2001 г.

** Мультистабильные режимы представлены лишь различными фазами указанного цикла (цифра – период колебаний, C – хаотическая динамика), полужирным шрифтом выделен наблюдаемый режим

каким образом устроено фазовое пространство в разные годы наблюдений. На рис. 4 показаны наиболее типичные бассейны, в силу того, что в ряде случаев сосуществующие динамические режимы и области их притяжения совпадают (табл.).

Для $n=1$ фазовое пространство состоит из очень тонких сильно закрученных областей су-

ществования колебательных режимов с периодами 20 или 52. Для $n=5$ фазовая плоскость состоит лишь из разных фаз цикла с периодом 3, а вот для $n=12$ она состоит из циклов с периодом 7 и хаотической динамики. Причем модельная численность попадает именно в нее. Для последующих представленных годов фазовая плоскость – это ком-

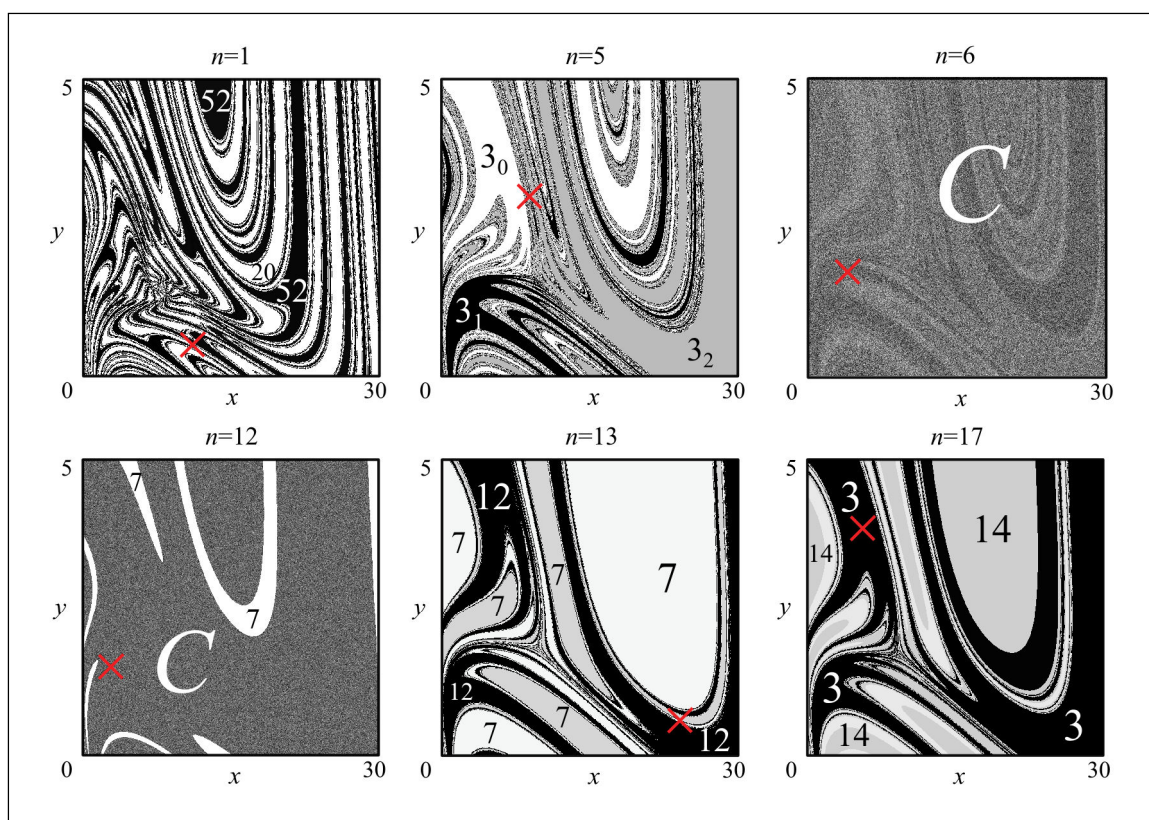


Рис. 4. Бассейны притяжения системы (3) при различных значениях S_n (номер n сезона указан над бассейном). Цифры показывают периоды регистрируемых циклов, C – хаотическая динамика, крестом отмечена численность (x_n, y_n) , которая наблюдалась в n -й сезон

Fig. 4. The system (3) basins of attraction at different values S_n (season number n is above a basin). Figures show the periods of registered of cycles; C designates chaotic dynamics, and a cross marks the number of population (x_n, y_n) observed in the n -th season

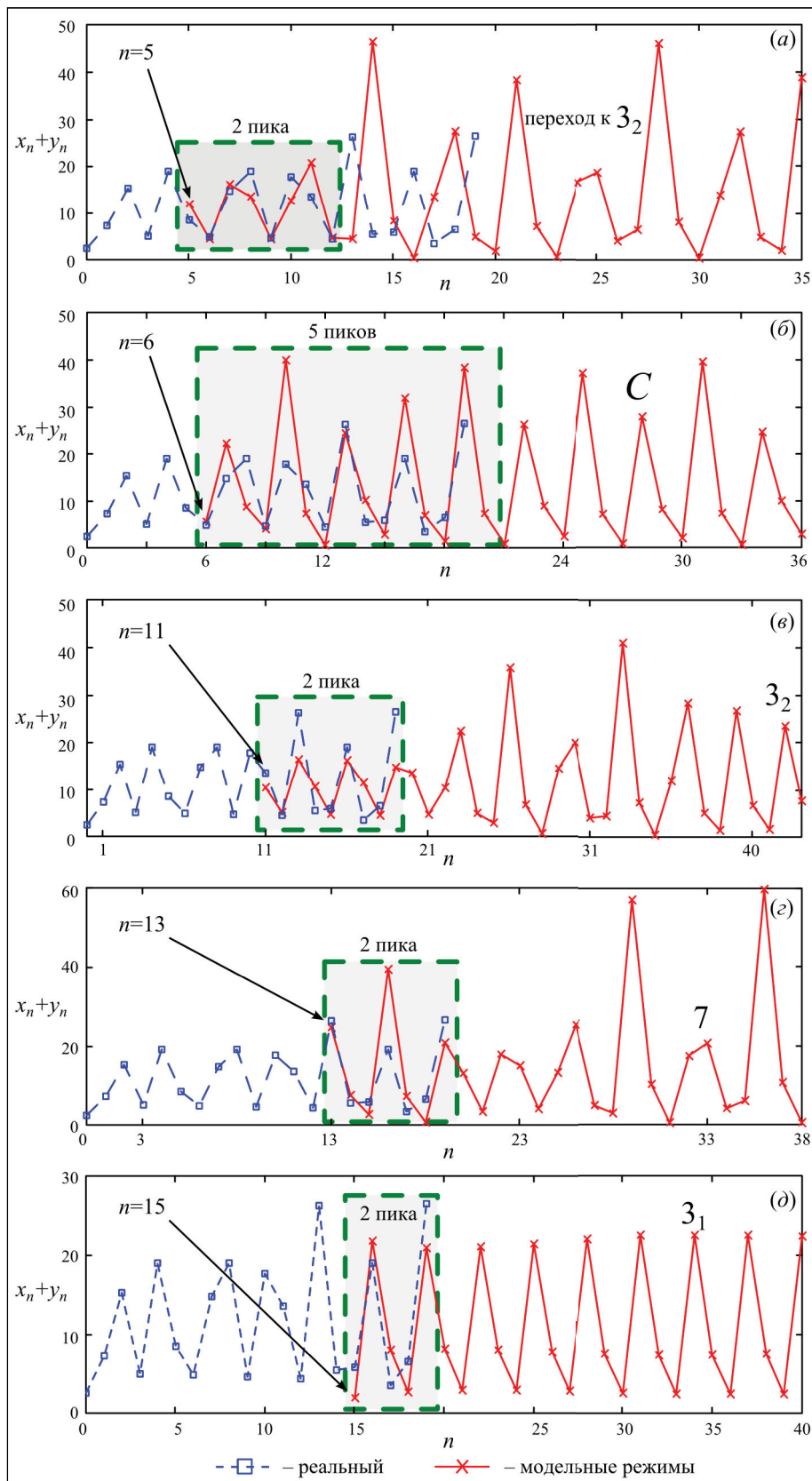


Рис. 5. Демонстрация аппроксимации части реальной динамики рыжей полевки некоторыми мультистабильными режимами системы (3) при фиксированном значении $S = S_n = const$ и начальной численности, равной реальной численности в указанном n -м сезоне. Квадратом выделен период наилучшей аппроксимации, после которого следует указанный мультистабильный режим (3_1 , 3_2 , 7 и C , либо переходный процесс к нему)

Fig. 5. An example of the bank vole real dynamics approximation by some multistable regimes of the system (3) at a fixed value $S=S_n=const$ and the initial number, equal to the actual number in a specified n -th season. The best approximation period followed by a specified multistable mode ($3_1, 3_2, 7, C$ or transition process towards them) is marked out with a square

бинация областей режимов с периодами 3, 7, 12 и 14. Причем модельная численность попеременно попадает во все эти области.

Таким образом, изменение внешнего фактора, с одной стороны, значительно трансформирует бассейны притяжения, а с другой приводит к тому, что параметры модели постоянно блуждают в параметрическом пространстве, переводя режим динамики от одного к другому. В результате численность популяции постоянно перескакивает из одного бассейна в другой и лишь в отдельные годы ненадолго задерживается в диапазоне значений параметров, при которых наблюдаются схожие режимы (циклы одного периода и фазы колебаний). Другими словами, популяция, которая развивается в текущем году в одних условиях, стремится выйти на какой-либо режим, а в следующем сезоне с иными условиями этот режим оказывается неустойчив или не существует и, подстраиваясь под новые условия, популяция стремится выйти уже на другой режим. Проиллюстрируем это.

Зафиксируем значение коэффициента Селянинова $S=S_n=const$ и примем в качестве начальной точки системы (3) численность в 5-м сезоне наблюдений ($n=5$). Тогда можно показать, что динамика системы (3) опишет 2 пика численности с 5-го года, охватывающие 8 лет наблюдений, и через серию переходных процессов выйдет на устойчивый 3-цикл (3_2) (рис. 5а). Однако уже в следующем сезоне ($n=6$) коэффициент S_n примет такое значение, при котором система (3) будет демонстрировать лишь хаотическую динамику (рис. 4). Если при этом выбрать начальную точку равной численности рыжей полевки в 6-й сезон и зафиксировать $S=S_6=const$, то динамика системы (3) с 6-го года сносно опишет 5 пиков реальной динамики (17 лет) рыжей полевки (рис. 5б). Аналогичные результаты можно получить и для ряда других периодов наблюдений. Например, $n=11$ (рис. 5в), $n=13$ (рис. 5г), $n=14$ и $n=15$ (рис. 5д) соответствуют 3-, 7- и 6-циклам, которые описывают 2–3 пика наблюдаемой динамики рыжей полевки. Для других n фиксирование коэффициента Селянинова и начальной точки приводит к тому, что модельная траектория системы (3) описывает динамику максимум 3 сезонов наблюдения, после чего выходит на один из мультистабильных режи-

мов, представленных на рис. 3 и 4.

Выводы

Проведенное исследование позволяет заключить, что действие внешнего случайного фактора на системы, описываемые двумерными дискретными моделями, в которых наблюдается мультистабильность (зависимость предельных режимов динамики от начальных условий), приводит к явлению иного рода – мультирежимности. Это явление заключается в перманентных сменах динамического режима, обусловленных блужданием управляющих параметров (популяционных параметров) в параметрическом пространстве и значительными трансформациями областей притяжения. На примере популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в работе предложен некоторый подход к выявлению этого явления по данным динамики численности и оценкам параметров рассматриваемой дискретной модели двухвозрастной популяции. В результате показано, что реальную динамику можно представить чередой сменяющих друг друга переходных процессов, которые в стационарных условиях привели бы к колебаниям с периодом 3, 6, 7 и 14 лет.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток».

ЛИТЕРАТУРА:

1. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
2. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 6. С. 733–746.
3. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. Бифуркации отображений. Саратов: Наука, 2012. 196 с.
4. 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.
5. Неверова Г.П., Жигальский О.А., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики весенней чис-

- ленности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*) // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 1. С. 15–22.
6. Новиков Е.А., Панов В.В., Мошкин М.П. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73, № 1. С. 49–58.
 7. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
 8. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Доклады Академии наук. 1994. Т. 338, № 2. С. 282–286.
 9. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9, № 2. С. 414–429. DOI: 10.17537/2014.9.414.
 10. 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.
 11. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 2. С. 113–130.
 12. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
 13. Шапиро А.П. Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции // Исследования по математической популяционной экологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 3–17.
 14. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
 15. Ashichmina E.V., Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kulikov A.N. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of Manchurian squirrels // Ecological Modelling. 1985. Vol. 30. P. 145–156.
 16. Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // Ecological Modelling. 2011. Vol. 222. P. 1943–1950.
 17. Pisarchik A.N., Feudel U. Control of multistability // Physics Reports. 2014. Vol. 540. P. 167–218.
 18. Romera M., Banuls V., Pastor G., Alvarez G., Montoya F. Snail-like pattern generation with the Hénon family of maps // Computers & Graphics. 2001. Vol. 25. P. 529–537.
 19. Saucedo-Solorio J.M., Pisarchik A.N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors // Physics Letters. 2002. Vol. 304. P. 21–29.
 20. Shrimali M.D., Prasad A., Ramaswamy R., Feudel U. The nature of attractors basins in multistable systems // Int. J. Bif. And Chaos. 2008. Vol. 18, N 6. P. 1675–1688.

*This article investigates multistable regimes in the population dynamics model for limited populations with short life cycles and density-dependent regulation. The authors study external factors influence on a change in the dynamic modes. Special attention is paid to verification of the model on the bank vole number real data. (*Myodes glareolus*, Schreber, 1780). It is shown that the observable real dynamics can be described as transient series to the cycles of different periods. At this, the dynamic modes change is caused by transformations of attraction basins and moving about the parametric space, due to the external factors influence.*

Keywords: *population dynamics, age structure, discrete model, stability, multistability, basin of attraction.*