

ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИИ ВЫЖИВАЕМОСТИ ОСОБЕЙ НА ДИНАМИКУ ДВУХВОЗРАСТНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В.П. Лютарь, Г.П. Неверова

Дальневосточный федеральный университет,

п. Аякс 10, г. Владивосток, о. Русский, 690922,

e-mail: lyutar.vp@dvfu.ru, <https://orcid.org/0009-0008-9823-0416>;

e-mail: neverova.gp@dvfu.ru, orcid.org/0000-0001-7567-7188

Предложена математическая модель динамики двухвозрастной популяции с плотностным лимитированием выживаемости. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что в модели могут возникать регулярные, квазипериодические и хаотические колебания, а также мультистабильность. В результате сравнительного анализа продемонстрировано, что совокупное влияние обоих типов регуляции существенно сужает область устойчивости нетривиального равновесия, в то время как увеличение выживаемости старшего возрастного класса расширяет её.

Ключевые слова: популяционная динамика, динамические режимы, устойчивость, бифуркации, лимитирование выживаемости.

EFFECT OF DENSITY-DEPENDENT REGULATION OF INDIVIDUAL SURVIVAL ON THE DYNAMICS OF A TWO-AGE POPULATION

V.P. Lyutar, G.P. Neverova

A mathematical model of two-age population dynamics with density-limited survival is proposed. Analytical and numerical investigation of the model is conducted. It is shown that regular, quasiperiodic and chaotic oscillations as well as multistability can occur in the model. As a result of the comparative analysis, it is demonstrated that the combined influence of both types of regulation significantly narrows the stability region of the nontrivial equilibrium, while the increase in the survival rate of the older age class expands it.

Keywords: population dynamics, dynamical regimes, stability, bifurcations, survival limitation.

В данной работе исследуется математическая модель динамики численности двухвозрастной популяции с сезонным характером размножения и плотностным лимитированием выживаемости особей.

Снижение выживаемости молоди с ростом плотности популяции является широко распространённым механизмом регуляции численности и может проявляться на различных стадиях онтогенеза. На эмбриональной стадии это может быть рассасывание эмбрионов, переход в латентное состояние или внутриутробная оофагия, как у живородящих акул [5]. На последующих стадиях регуляция может осуществляться через конкуренцию за ресурсы и внутривыводковую агрессию, характерную для многих видов птиц и млекопитающих [4]. При этом выжи-

ваемость потомства нередко зависит и от численности взрослых особей. У некоторых рыб наблюдается каннибализм, когда взрослые поедают молодь, тем самым ограничивая рост популяции [6].

Регуляция численности взрослых особей также подвержена плотностным эффектам. Сюда входят конкуренция за пищу, партнёра, территорию, а также повышение риска гибели в результате хищничества или истощения ресурсов. Кроме того, при высокой плотности могут наблюдаться процессы эмиграции, которые эквивалентны снижению выживаемости оставшихся особей [2].

Отметим, что лимитирование выживаемости молоди считается эффективным механизмом регуляции скорости роста популяции, и его влияние на динамику довольно хорошо изучено [3]. Оно способно приводить к колебаниям численности или стабилизации популяции, в зависимости от интенсивности внутривидовой конкуренции и биологических особенностей вида. Напротив, лимитирование выживаемости взрослых особей само по себе не препятствует росту численности, что показано в ряде [2, 3]. Поэтому влияние плотностно-зависимого лимитирования старшего класса целесообразно рассматривать в комплексе с другими механизмами регуляции.

В рамках данной работы предлагается модель динамики популяции, объединяющая два механизма плотностно-зависимой регуляции — лимитирование выживаемости как молоди, так и взрослых особей. Это позволяет учесть влияние возрастной структуры на динамику популяции и получить представление о совокупном влиянии обоих типов регуляции на возможные сценарии ее развития. При этом предполагается, что к началу очередного сезона размножения популяция может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, принимающих участие в размножении. Считается, что интервал между двумя последовательными периодами размножения, достаточен для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей — до состояния младшего возраста. Уравнения, описывающие численность таких популяций с учётом плотностного лимитирования выживаемости, имеют следующий вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \\ y_{n+1} = (sx_n + vy_n)\exp(-\alpha x_n - \beta y_n) \end{cases} \quad (1)$$

где x_n — численность младшего возрастного класса в период n ; y_n — численность старшего возрастного класса; a — средний коэффициент рождаемости; s и v — выживаемости соответствующих возрастных групп ($0 < s, v \leq 1$) в отсутствие процессов лимитирования; α и β — интенсивности снижения выживаемостей с ростом численностей соответствующих возрастных групп. Отметим, что в данной работе предполагается, что внутривидовая конкуренция и процессы лимитирования оказывают одинаковое влияние на выживаемость как молоди, так и взрослых особей.

Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели, для этого произведен переход к системе с относительными численностями, путем замен $ax \rightarrow x$, $ay \rightarrow y$, и $\rho = \frac{\beta}{\alpha}$. Показано существование тривиального и единственного нетривиального решений системы. Устойчивость решений определяется значениями собственных чисел λ , удовлетворяющих характеристическому полиному матрицы Якоби исследуемой модели, по хорошо известной методологии [1]. Подставляя $\lambda = 1$, $\lambda = -1$ и $\lambda = a^{\pm i\theta}$ в характеристический полином, были определены границы области устойчивости для каждой из неподвижных точек.

Найденные области устойчивости ненулевой неподвижной точки при различных значениях параметров приведены на рис. 1 (верхний ряд). Как видно,

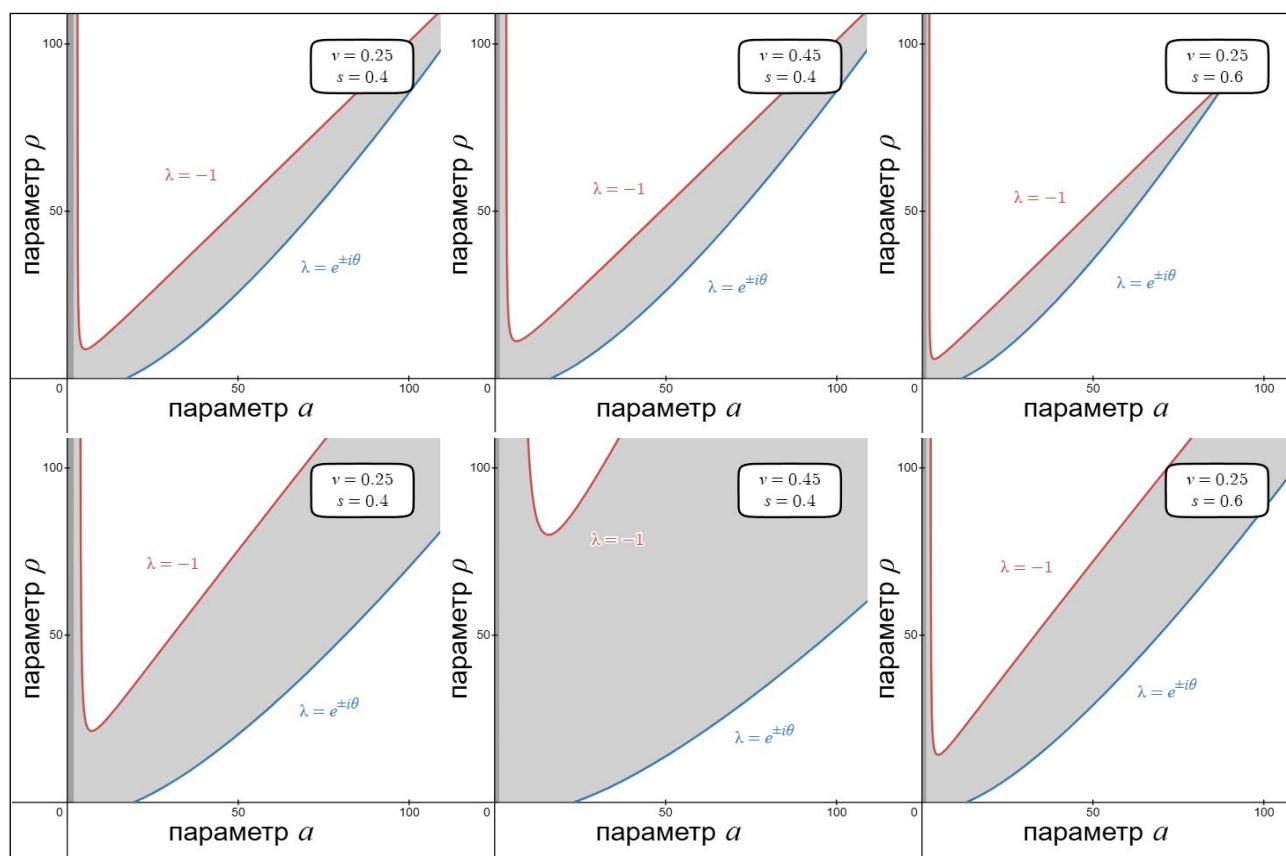


Рис. 1. Области устойчивости нетривиального равновесия модели (1). Верхний ряд – параметрические портреты модели (1). Нижний ряд соответствует случаю лимитирования только выживаемости молоди. Область устойчивости залита серым; $\lambda = -1$ – линия бифуркации удвоения периода; $\lambda = a^{\pm i\theta}$ – линия бифуркации Неймарка-Сакера

Fig. 1. Stability area of nontrivial fixed point of model (1). Top row - parametric portraits of the model (1). Bottom row corresponds to the case of limiting only the survival of young class. Stability area is filled by gray; $\lambda = -1$ – period doubling bifurcation; $\lambda = a^{\pm i\theta}$ – Neumark-Sacker bifurcation line

потеря устойчивости возможна как по сценарию Неймарка-Сакера, так и через бифуркацию удвоения периода, при этом с ростом коэффициента рождаемости возможна стабилизация динамики популяции (рис. 1, верхний ряд). Отметим, что при значениях рождаемости меньше $\frac{1-v}{s}$ популяция гибнет (устойчиво тривиальное равновесие), при $a = \frac{1-v}{s}$ происходит транскритическая бифуркация, и нетривиальное равновесие приобретает устойчивость. Если $a > \frac{1-v}{s}$, то система выходит на стационарный уровень и ее динамика стабилизируется. Дальнейший рост значений параметра a может привести к возникновению двухгодичных колебаний, которые затем стабилизируются, и уже после наблюдается переход к квазипериодической динамике (рис. 1, верхний ряд). Построенная бифуркационная диаграмма отражает все описанные аспекты аналитического исследования и демонстрирует, что динамика популяции может стабилизироваться при увеличении параметра a (рис. 2а). По-видимому, возможность стабилизации связана с процессами плотностной регуляции (параметр ρ), которые в данном случае подавляют колебания и выводят численность популяции на плато.

При $\rho < \rho_0$, где ρ_0 – ордината точки минимума бифуркационной линии $\lambda = -1$ в плоскости параметров (a, ρ) , потеря устойчивости нетривиального равновесия с ростом a всегда происходит по сценарию Неймарка-Сакера, то есть возникают квазипериодические колебания (рис. 1). В свою очередь при $a < a_0$, где a_0 – абсцисса точки пересечения границы $\lambda = a^{\pm i\theta}$ с осью Оа в плоскости (a, ρ) , с ростом значений ρ потеря устойчивости реализуется через бифуркацию удвоения периода. При этом увеличение интенсивности экологического лимитирования способно как стабилизировать динамику популяции, так и раскачать колебания, что и демонстрирует бифуркационная диаграмма, представленная на рис. 2б.

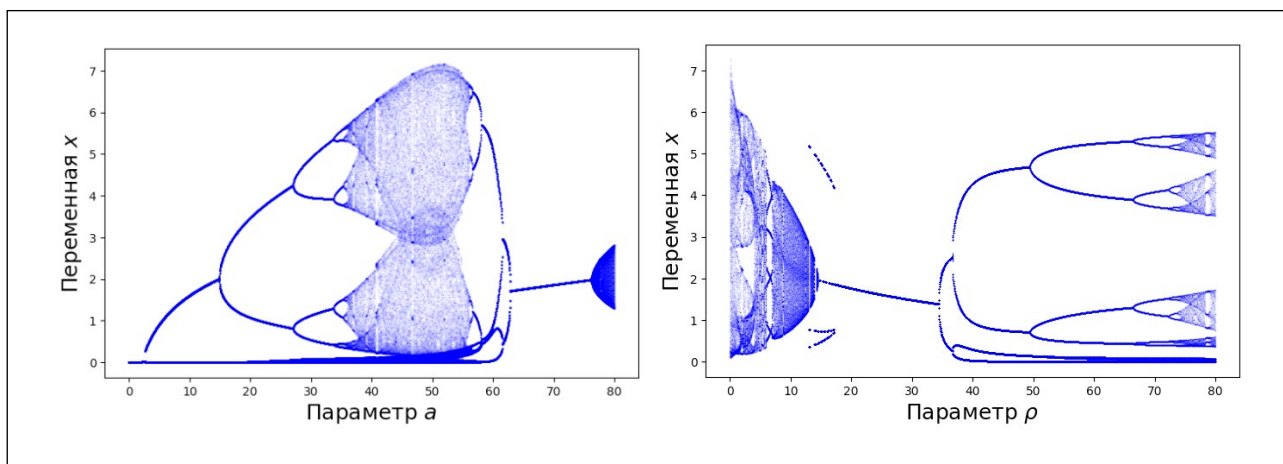


Рис. 2. Бифуркационные диаграммы по фазовой переменной x
а) по параметру a при $\rho = 64$; б) по параметру ρ при $a = 33$

Fig. 2. Bifurcation diagrams for the phase variable x
а) by parameter a at $\rho = 64$; б) by parameter ρ at $a = 33$

Таким образом, показано, что сценарий потери устойчивости, а именно характер возникающих колебаний зависит не только от интенсивности экологического лимитирования, но и от скорости роста популяции. Дополнительно было проведено сравнении случаев, когда в популяции регуляция численности осуществляется только через лимитирование выживаемости молоди с системой (1) (рис. 1). Как оказалось, совокупное влияние обоих типов регуляции существенно сужает область устойчивости нетривиального равновесия, в то время как увеличение выживаемости старшего возрастного класса расширяет (рис. 1). Следовательно, в случае совокупного влияния обоих типов лимитирования выживаемости особей, колебания численности могут возникать при более низких значениях скорости роста популяции. При построении бифуркационных диаграмм также было установлено, что в системе возникает мультистабильность, т.е. вариация начального условия может оказывать влияние на тип достигаемого динамического режима (рис. 2б).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Кузнецов А. П., Седова Ю. В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: Универсальные свойства // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2012. Т. 20, № 5. С. 26–43.
2. Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Эволюционная динамика двухвозрастной популяции при плотностно-зависимой регуляции выживаемости старших возрастов // Математическая биология и биоинформатика. 2024. Т. 19, № 2. С. 293–303.
3. Фрисман Е. Я. и др. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 2. С. 113–130.
4. Antonevich, A. L., & Naidenko, S. V. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx. *Acta Zoologica Sinica*, 2008. Vol. 54(11). P. 12–19.
5. Chapman, D. D., Wintner, S. P., Abercrombie, D. L., Ashe, J., Bernard, A. M., Shivji, M. S., & Feldheim, K. A. The behavioural and genetic mating system of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, an intrauterine cannibal. *Biology letters*, 2013. Vol. 9(3). P. 20130003. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0003>
6. Smith, C., & Reay, P. Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1991. Vol.1(1). P.41–64.

REFERENCES

1. Neverova G. P., Frisman E. Ya. Evolutionary dynamics of a two-age population under density-dependent regulation of senior survival. *Mathematical Biology and Bioinformatics*. 2024, vol. 19, no. 2, pp. 293–303.
2. Frisman E. Y. et al. Dynamics modes of a two-age population model. *Izvestiya vysshee uchebnykh uchebnykh obrazovaniye. Applied Nonlinear Dynamics*. 2010, vol. 18, no. 2, pp. 113–130.
3. Kuznetsov A. P., Sedova Yu. V. Bifurcations of three-dimensional and four-dimensional mappings: Universal properties. *Izvestiya vysokikh uchebnykh obrazovaniya. Applied Nonlinear Dynamics*. 2012, vol. , № 5. С. 26–43.

4. Antonevich, A. L., & Naidenko, S. V. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx. *Acta Zoologica Sinica*, 2008, vol. 54(11), pp. 12–19.
5. Chapman, D. D., Wintner, S. P., Abercrombie, D. L., Ashe, J., Bernard, A. M., Shivji, M. S., & Feldheim, K. A. The behavioural and genetic mating system of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, an intrauterine cannibal. *Biology letters*, 2013, vol. 9(3), pp. 20130003. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0003>
6. Smith, C., & Reay, P. Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1991, vol. 1(1), pp. 41–64.