

VI региональная школа-семинар молодых ученых,
аспирантов и студентов
«ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ: ЦЕЛИ,
РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ»

Биробиджан - Пронькино, 25-27 октября 2011 г.

**МОДЕЛИРОВАНИЕ
ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ
МЕТАПОПУЛЯЦИЙ**

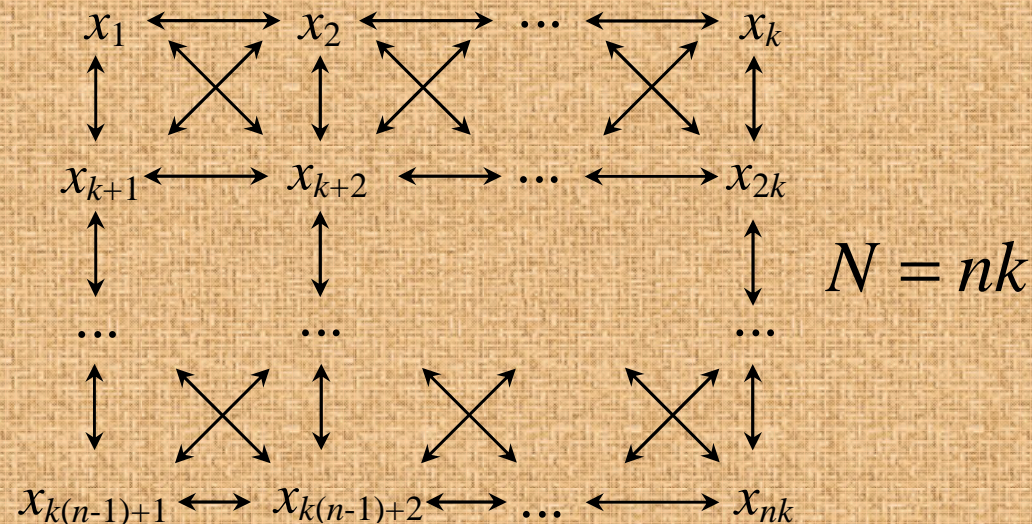
Кулаков Матвей Павлович

ИКАРП ДВО РАН, г. Биробиджан

- ❑ В данной работе предлагается и исследуется математическая модель пространственной динамики популяции, состоящей из некоторого числа локальных популяций, между которыми наблюдается миграция особей (*метапопуляция*)
- ❑ Показаны механизмы формирования и сохранения нерегулярной и периодической мультистабильной динамики численности такой метапопуляции
- ❑ Описаны условия, приводящие, как к полной синхронизации динамики всех связанных очагов, так и образование групп элементов, состояния которых полностью совпадают (*кластеризация*)
- ❑ Выполнена верификация модели по данным о реальном пространственном распределении некоторых видов копытных на территории ЕАО

Система локальных популяций, обменивающихся мигрантами (метапопуляция)

- Ареал моделируемой популяции делится на $N=kn$ равных ячеек
- За эти ячейки принимаются примыкающие друг к другу учетные территории (очаги метапопуляции)
- Особи на этих территориях изолированы от других и связаны между собой лишь сезонными миграциями
- Каждая такая территория нумеруется от 1 до N и через x_i обозначается численность в i -м очаге



При стадийном характере развития особей популяции и расселении один раз в сезон, уравнения пространственной динамики метапопуляции имеют вид:

$$x_i(t+1) = \sum_{j=1}^N m_{i,j} f(x_j(t)) \quad (i = 1, 2, \dots, N, t = 0, 1, 2, \dots) \quad (1)$$

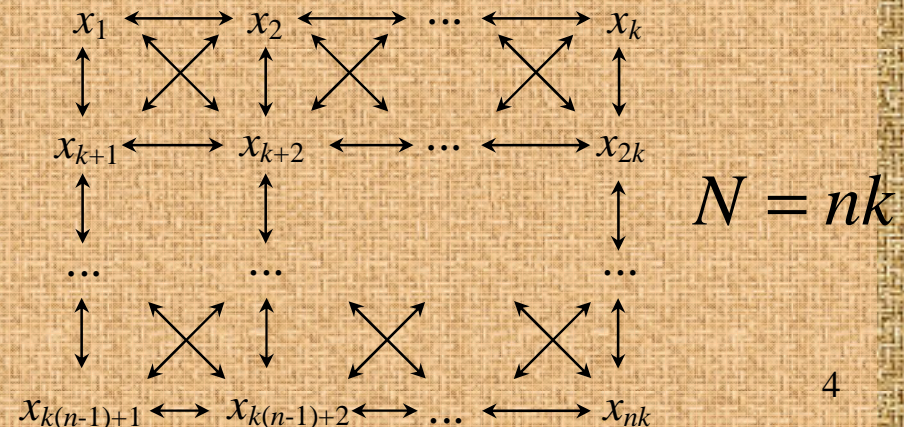
$x_i(t)$ – численность i -й популяции в t -й сезон

$m_{i,j} \geq 0$ ($i \neq j$) – доля мигрантов из j -й популяции в i -ю

$m_{i,i} = 1 - \sum_{j=1}^N m_{j,i} \geq 0$ – диагональный элемент равен доле не эмигрировавших из i -й популяции особей

$M = (m_{i,j})$ – матрица миграционной связи

$f(x)$ – некоторая функция локального воспроизводства



Функция локального воспроизводства

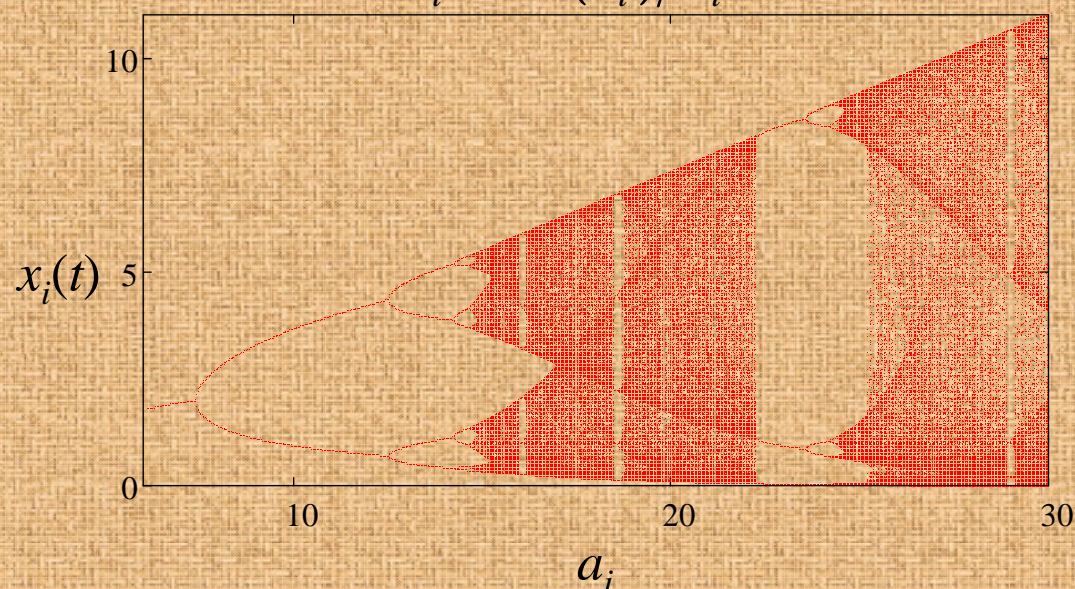
$f(x) = axe^{-bx}$ – зависимость запас-пополнение Рикера

При $M=E$, т.е. в отсутствии миграций динамика каждого локального очага описывается совокупностью уравнений:

$$x_i(t+1) = a_i x_i(t) e^{-b_i x_i(t)} \quad (i = 1, 2, \dots, N, t = 0, 1, 2, \dots)$$

стационарные значения численности тогда равны:

$$\bar{x}_i = \ln(a_i)/b_i$$



$$\bar{x}_i = \ln(a_i)/b_i = \bar{x} \quad \text{при } M \neq E \text{ для любого } i = 1, 2, \dots, N \quad \Leftrightarrow$$

$$\Leftrightarrow \begin{cases} m_{i,j} = m_{j,i} = m & \text{т.е. при симметричной миграции,} \\ & \text{когда равны доли иммигрантов и} \\ & \text{эмигрантов} \\ a_i = a_i = a & \text{т.е. при полной идентичности всех} \\ b_i = b_i = b & \text{очагов метапопуляции (равенство} \\ & \text{популяционных параметров)} \end{cases}$$

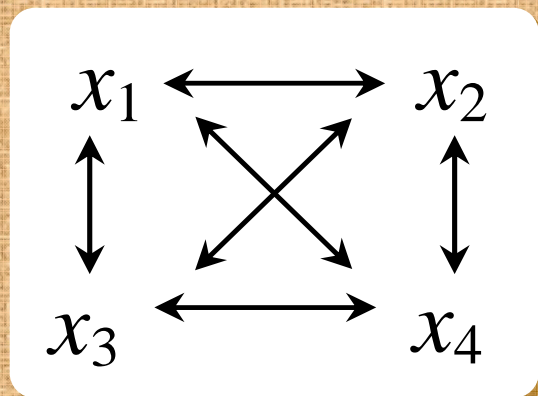
Якобиан системы отображений: $J = (1 - \ln(a))M$

Собственные числа: $\lambda = (1 - \ln(a))\lambda_M$, где $\lambda_M = \text{spec}(M)$

$$\lambda_M = 1 - \chi \cdot m, \text{ где } \chi - N \text{ чисел } (0 \leq \chi < 8)$$

$$\underline{n=2, k=2}$$

$$x_i(t+1) = \sum_{j=1}^4 m_{i,j} f(x_j(t)) \quad (i = 1, 2, \dots, 4, t = 0, 1, 2, \dots)$$

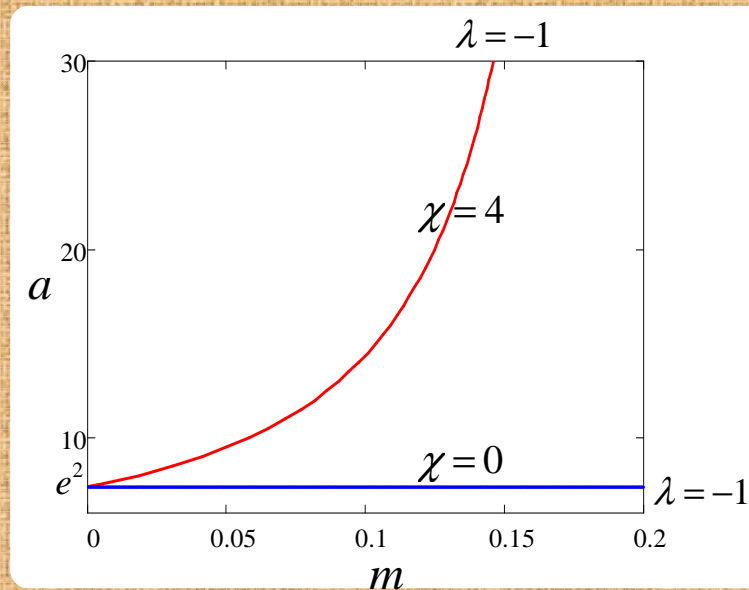


$$M = \begin{pmatrix} 1-3m & m & m & m \\ m & 1-3m & m & m \\ m & m & 1-3m & m \\ m & m & m & 1-3m \end{pmatrix} \quad m \leq \frac{1}{3}$$

Характеристический многочлен имеет вид:

$$(\lambda - (1 - \ln(a)))(\lambda - (1 - \ln(a))(1 - 4m))^3$$

Бифуркационные линии



$$n=2, k=2$$
$$m \leq \frac{1}{3}$$

Первая бифуркация неподвижной точки – потеря устойчивости ненулевой неподвижной точки и появление устойчивого синфазного 2-цикла во всех локальных популяциях, а дальнейшая эволюция динамических режимов идет так же, как и в модели Рикера

Последующие бифуркации неподвижной точки – каскад рождения вокруг неустойчивой неподвижной точки различных несинфазных циклов в отдельных частях метапопуляции, стремление к которым определяется начальной точкой итерирования

Мультистабильность (на примере $n=2, k=1$)

Синфазные режимы
(аттракторы)

$$x_1(t) = x_2(t) \text{ при } t \rightarrow \infty$$

Несинфазные режимы

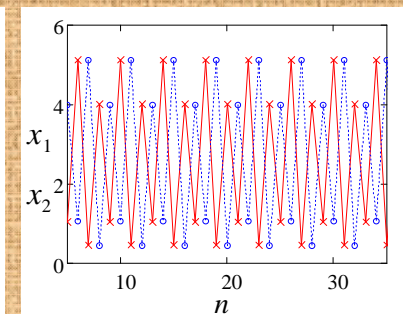
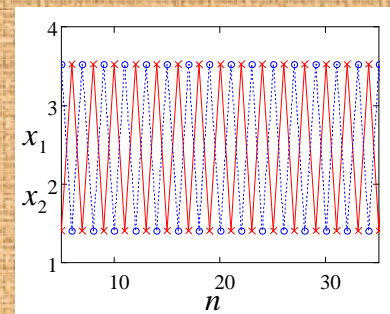
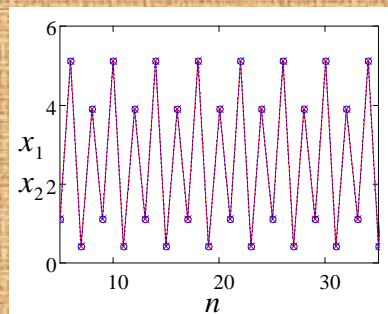
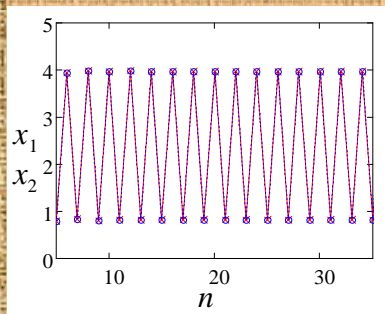
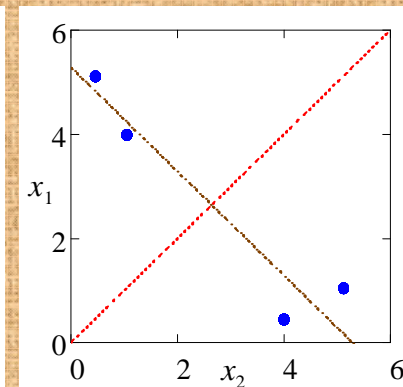
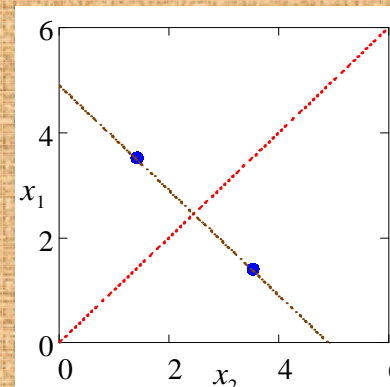
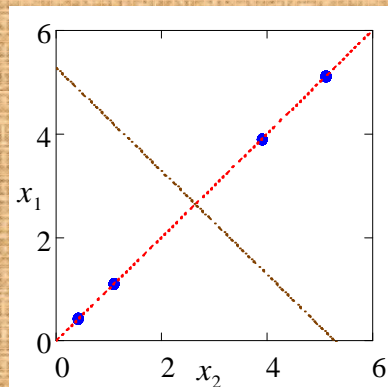
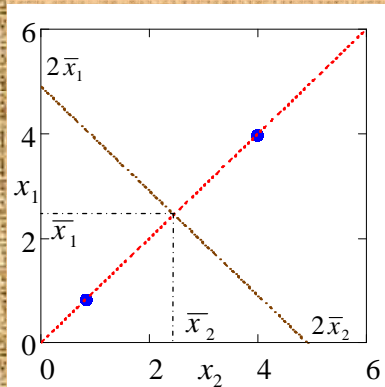
$$x_1(t) \neq x_2(t) \text{ при } t \rightarrow \infty$$

$a=11, m=0.1$

$a=14, m=0.005$

$a=11, m=0.1$

$a=14, m=0.005$



—x— - x_1 —o— - x_2

Для того, что бы изучить механизмы формирования несинфазных режимов можно

- построить бифуркационные линии системы отображений:

$$x_{n+2}^{(i)} = \sum_{j=1}^N m_{i,j} f \left(\sum_{k=1}^N m_{i,k} f(x_n^{(k)}) \right) \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (2)$$

соответствующие и $\lambda^* = -1$, $\lambda^* = +1$ и $\lambda^* = a + ib$ ($|\lambda^*| = 1$)

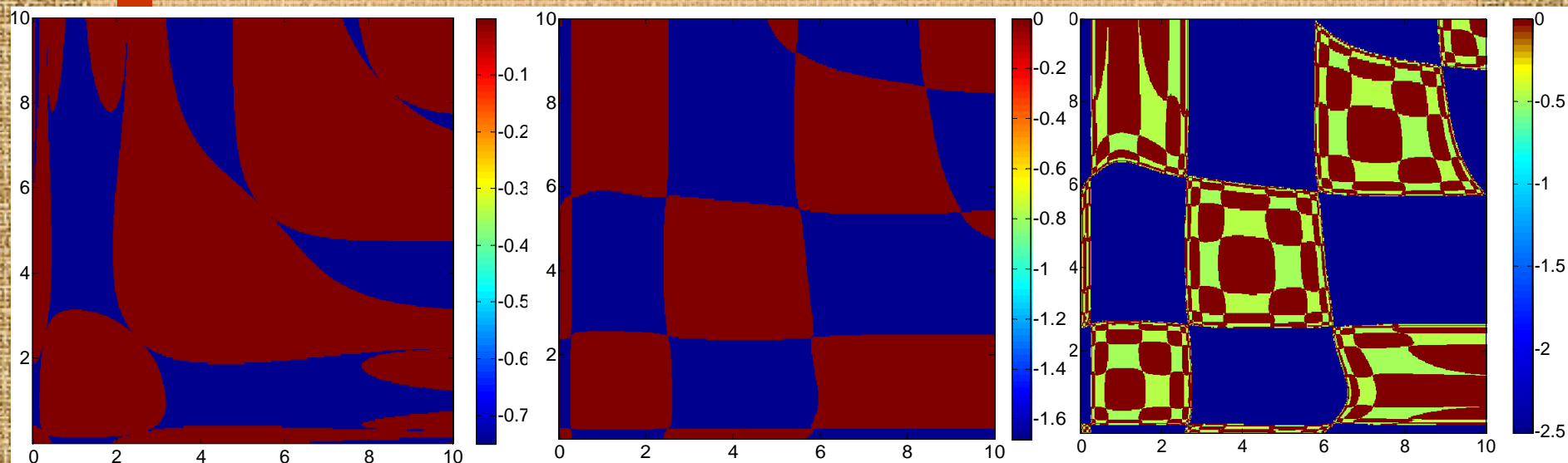
- построить карту динамических режимов при начальном значении фазовых переменных, лежащих в бассейне притяжения одного из режимов синхронизации

Для $n=2$, $k=2$ частью таких бассейнов являются:

- биссектриса положительного квадранта фазового пространства (синфазное поведение)
- части плоскостей

$$4 \cdot \bar{x} = \sum_{i=1}^4 x_i \quad \text{и} \quad 3x_2 = x_1 + x_3 + x_4 \quad (\text{несинфазное поведение})$$

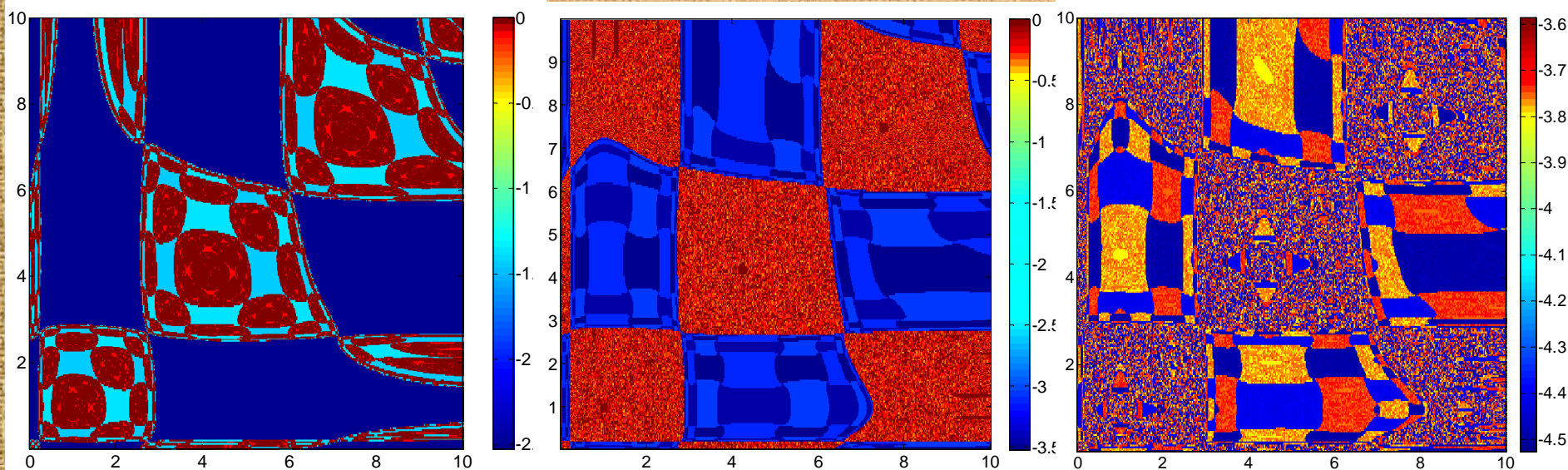
Бассейны притяжений синфазных и несинфазных аттракторов на фазовой плоскости при $n=2, k=1$



$a=12, m=0,1$

$a=12, m=0,025$

$a=13, m=0,025$



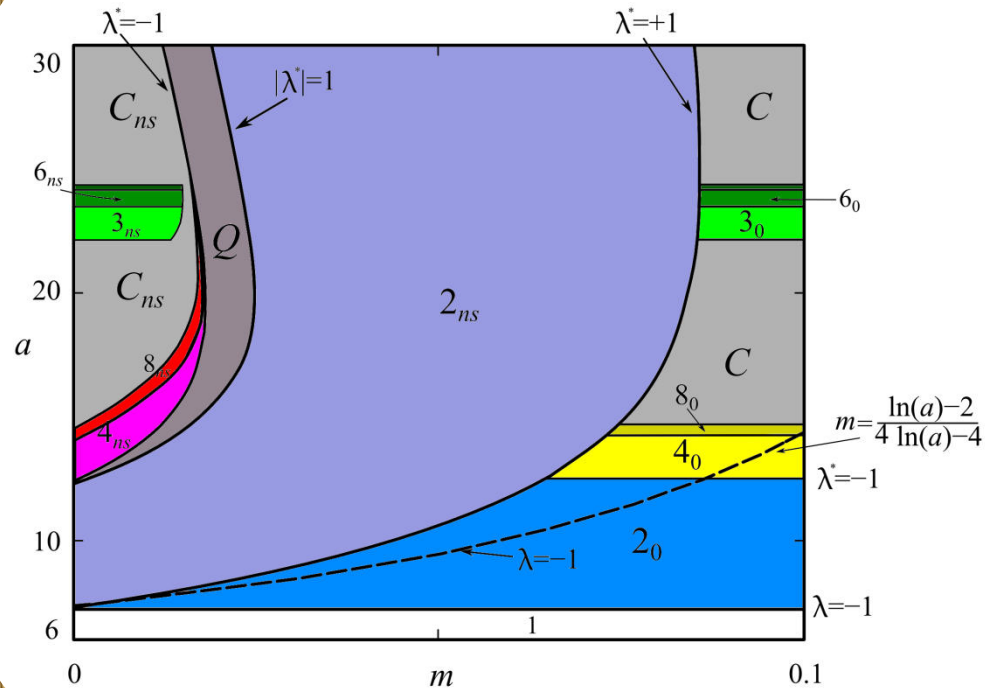
$a=15, m=0,025$

$a=16, m=0,025$

$a=18, m=0,025$

Области существования синфазных и несинфазных циклов

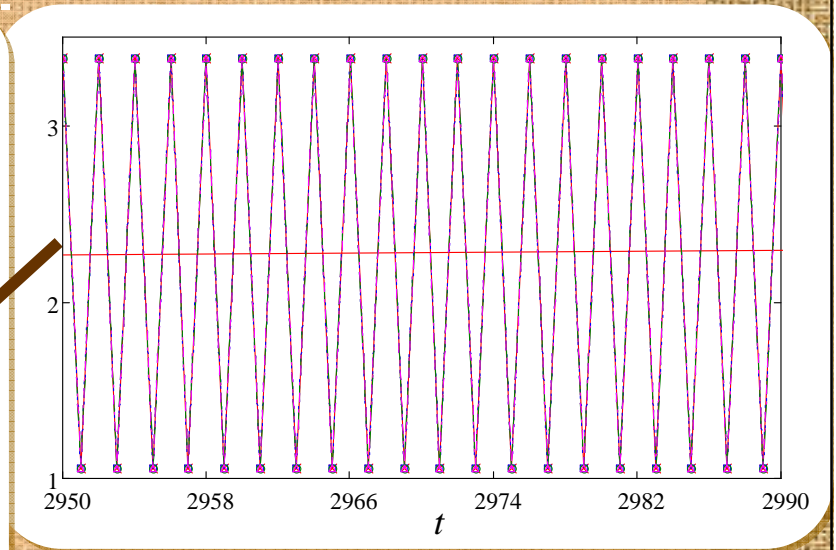
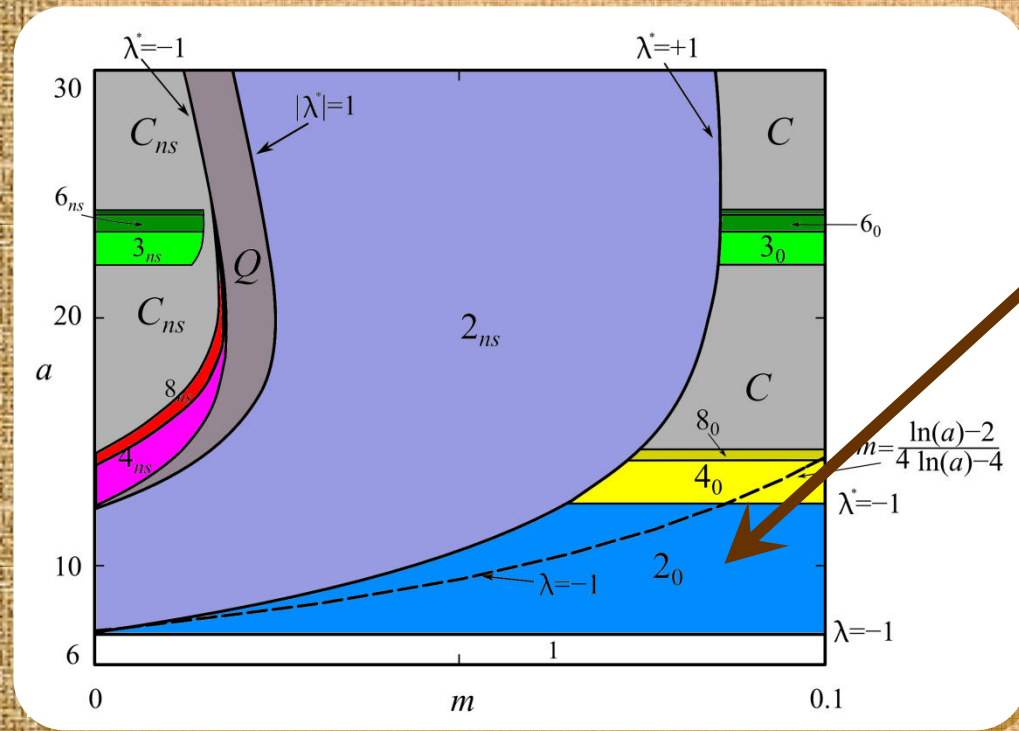
При $x_1(0)+x_2(0)+x_3(0)+x_4(0)=4\ln(a)$
 $x_2(0)=x_4(0)=0.5\ln(a)$, $x_3(0)=1.5\ln(a)$



- $2_0, 3_0, 4_0$ и т.д. – синфазные циклы длины 2, 3, 4 и т.д.
- $2_{ns}, 3_{ns}, 4_{ns}$ и т.д. – несинфазные циклы длины 2, 3, 4 и т.д.
- C и C_{ns} синфазная и несинфазная хаотическая динамика
- Q - область существования несинфазной квазипериодической динамики

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $x_1(0)+x_2(0)+x_3(0)+x_4(0)=4\ln(a)$
 $x_2(0)=x_4(0)=0.5\ln(a)$, $x_3(0)=1.5\ln(a)$

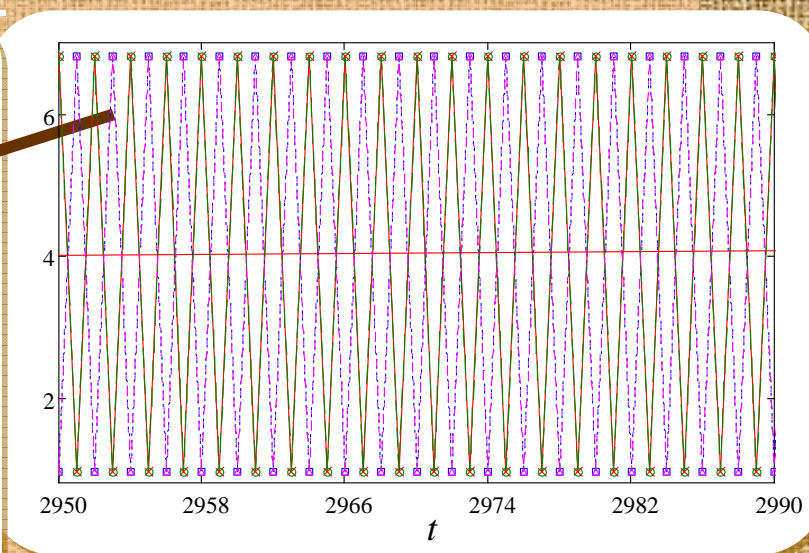
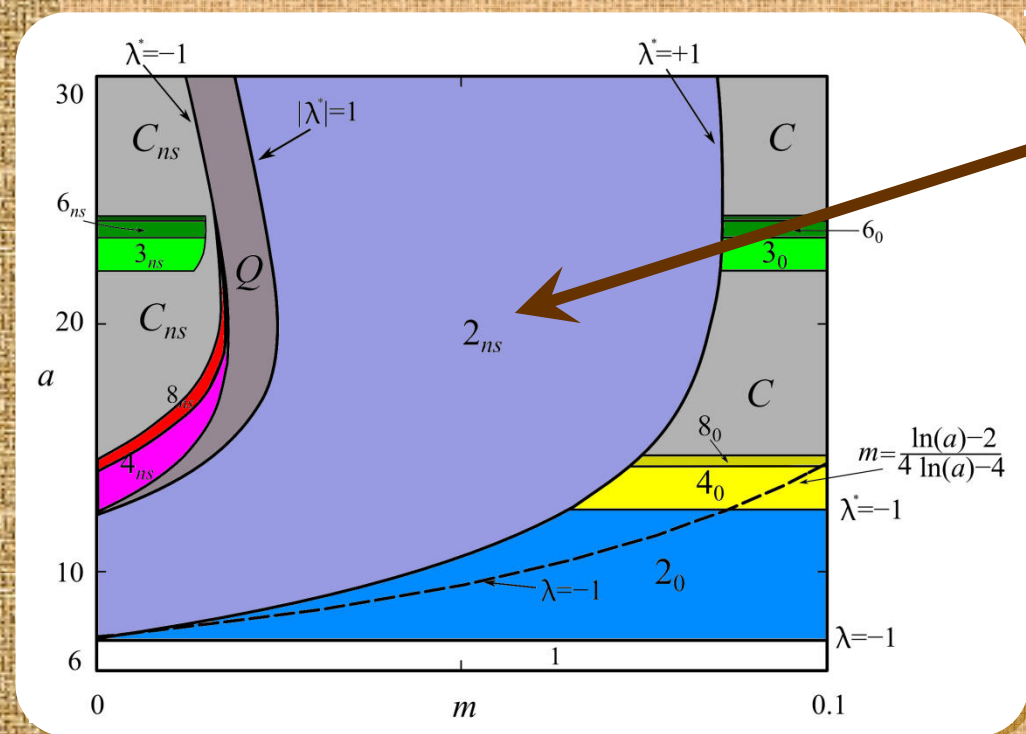


- ××× — $x_1(t)$
- — $x_2(t)$
- — $x_3(t)$
- △△△ — $x_4(t)$

**Все очаги
 метапопуляции
 синхронны**¹³

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $x_1(0)+x_2(0)+x_3(0)+x_4(0)=4\ln(a)$
 $x_2(0)=x_4(0)=0.5\ln(a)$, $x_3(0)=1.5\ln(a)$

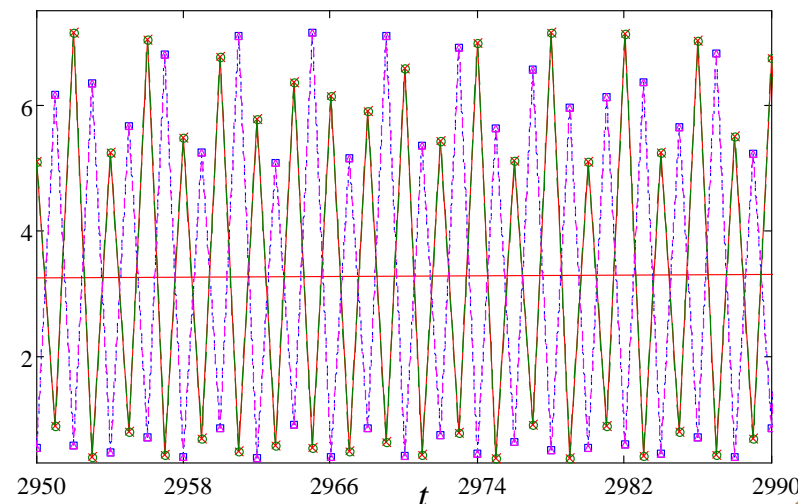
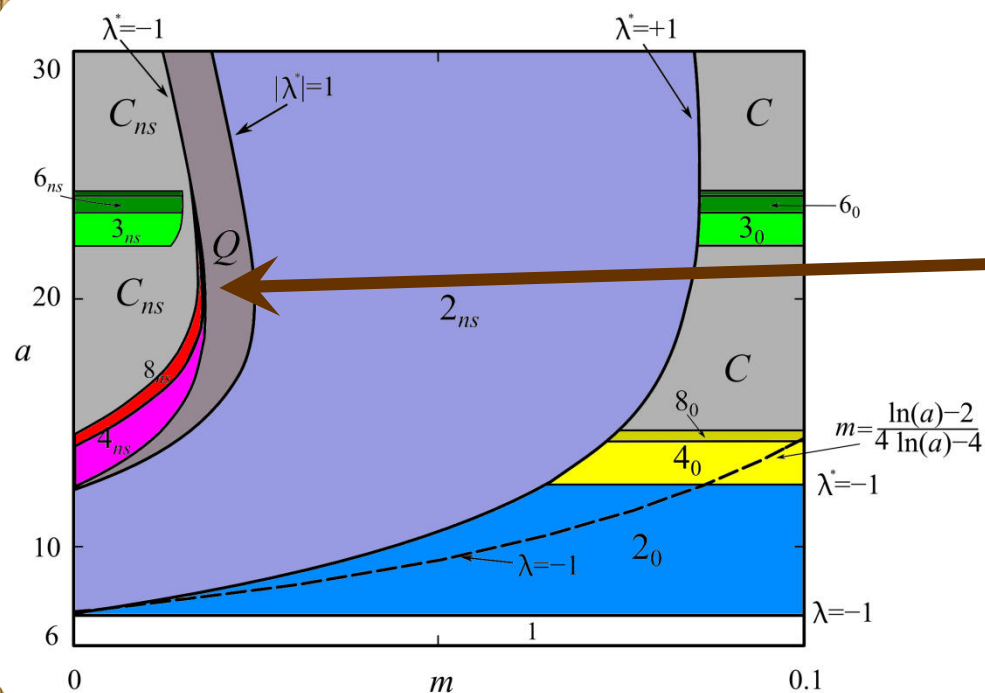


↑
**Два равных
 кластера
 синхронизации**

- ××× — $x_1(t)$
- — $x_2(t)$
- — $x_3(t)$
- △△△ — $x_4(t)$

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $x_1(0)+x_2(0)+x_3(0)+x_4(0)=4\ln(a)$
 $x_2(0)=x_4(0)=0.5\ln(a)$, $x_3(0)=1.5\ln(a)$



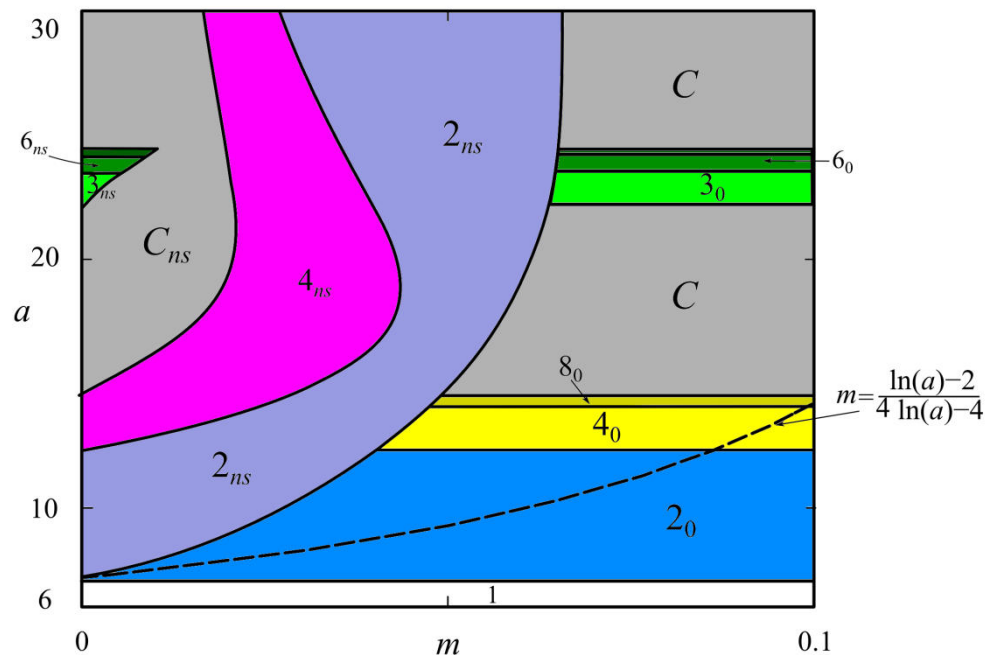
- ××× — $x_1(t)$
- — $x_2(t)$
- — $x_3(t)$
- △△△ — $x_4(t)$



**Два равных
кластера
синхронизации**

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $3x_2(0)=x_1(0)+x_3(0)+x_4$
 $x_2(0)=x_4(0)=1.5\ln(a)$, $x_3(0)=0.5\ln(a)$



□ $2_0, 3_0, 4_0$ и т.д. – синфазные циклы длины 2, 3, 4 и т.д.

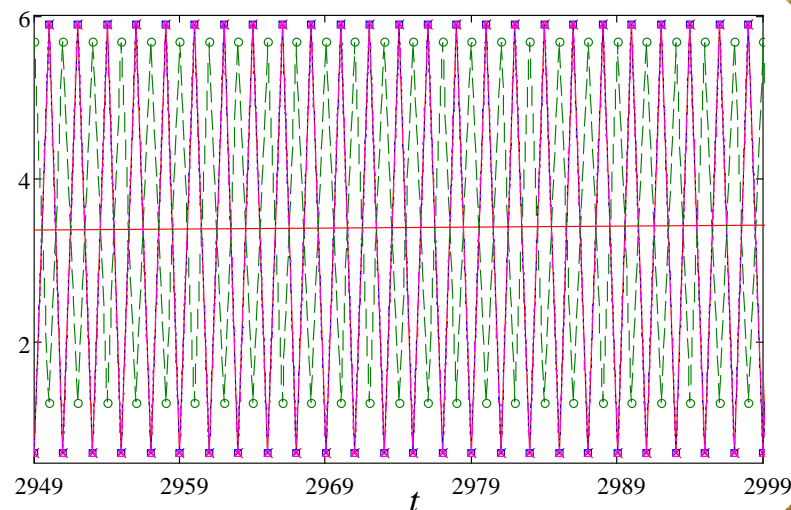
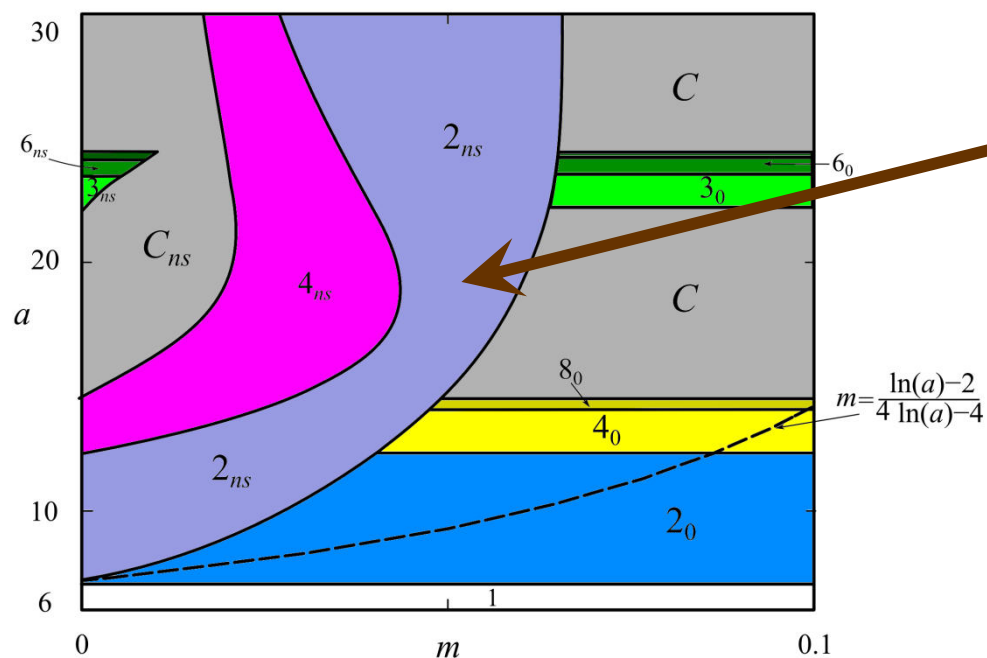
□ $2_{ns}, 3_{ns}, 4_{ns}$ и т.д. – несинфазные циклы длины 2, 3, 4 и т.д.

□ **C** и **C_{ns}** синфазная и несинфазная хаотическая динамика

□ **Q** - область существования несинфазной квазипериодической динамики

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $3x_2(0)=x_1(0)+x_3(0)+x_4$
 $x_2(0)=x_4(0)=1.5\ln(a)$, $x_3(0)=0.5\ln(a)$

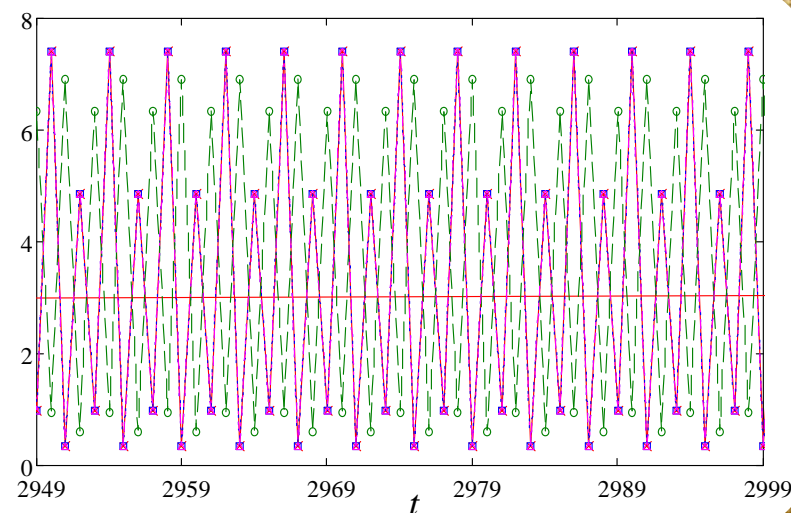
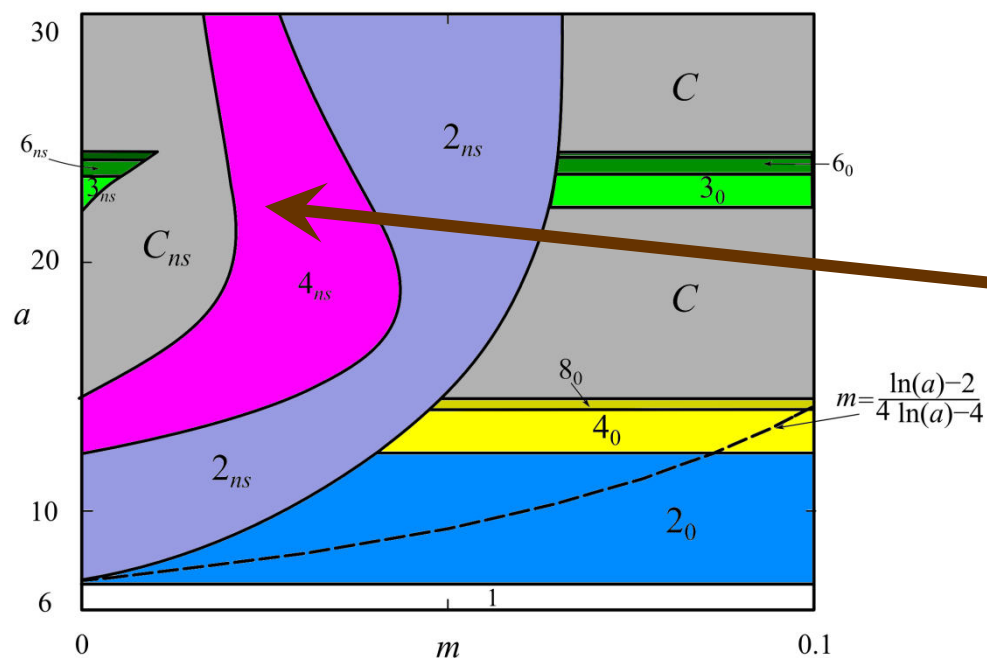


- ××× — $x_1(t)$
- — $x_2(t)$
- — $x_3(t)$
- △△△ — $x_4(t)$

Два не равных
 кластера
 синхронизации¹⁷

Области существования синфазных и несинфазных циклов

При $3x_2(0)=x_1(0)+x_3(0)+x_4$
 $x_2(0)=x_4(0)=1.5\ln(a)$, $x_3(0)=0.5\ln(a)$

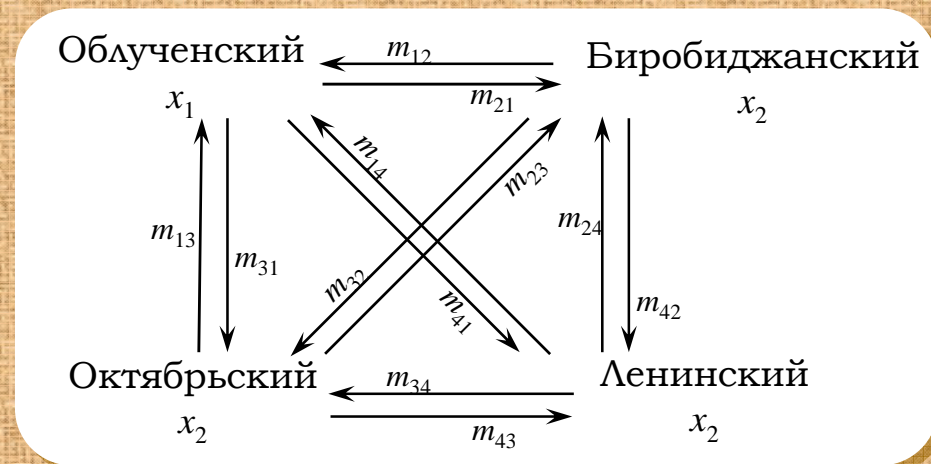


- ××× — $x_1(t)$
- — $x_2(t)$
- — $x_3(t)$
- △△△ — $x_4(t)$

Два не равных
 кластера
 синхронизации¹⁸

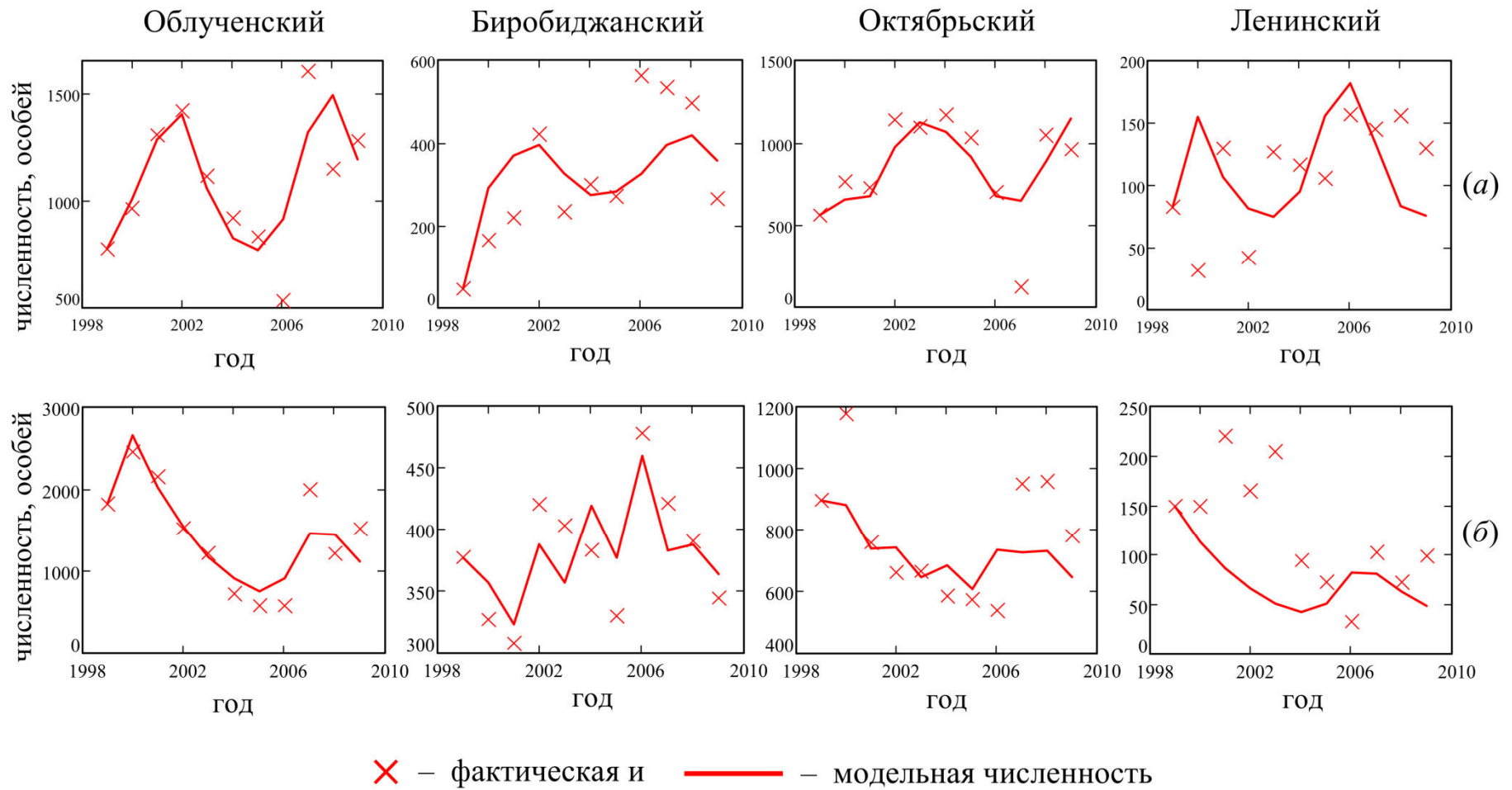
Верификация модели

- Для изучения динамики реальных популяций использовался общий случай модели (1) (при не идентичных параметрах)
- Оценка параметров проводилась по данным зимнего маршрутного учета на различных территориях ЕАО, на примере популяций изюбря (*Cervus elaphus xanthopigus* Milne-Edwards, 1867) и кабана уссурийского (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888)
- Решетка модели (1) подбиралась таким образом, чтобы центры ее ячеек совпали с существующими административными единицами области: территория Облученского, Биробиджанского, Октябрьского, Ленинского и Сидовичского района



$$n=2, k=2$$

Динамика численности



(a) кабан и (б) изюбрь

Оценки популяционных параметров модели (1)

Учетная территория	Параметр	Кабан	Изюбрь
Облученский	$a^{(1)}$	16.6468	12.0846
	$b^{(1)}$	0.00519	0.00701
Биробиджанский	$a^{(2)}$	4.3297	2.7850
	$b^{(2)}$	0.00016	0.0188
Октябрьский	$a^{(3)}$	17.9732	17.8087
	$b^{(3)}$	0.00393	0.00406
Ленинский	$a^{(4)}$	36.2462	24.1558
	$b^{(4)}$	0.01999	0.00004

Оценки параметров миграции

$$M_1 = \begin{matrix} & \text{кабан} & & \\ \begin{matrix} \text{кабан} \\ \text{изюбрь} \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0.03141 & 0.4642 & 0.8131 & 0.0044 \\ 0.2767 & 0.1566 & 0.1748 & 0.0043 \\ 0.1198 & 0.3438 & 0.000001 & 0.9845 \\ 0.5721 & 0.0353 & 0.0121 & 0.0068 \end{pmatrix} & & \\ & & & \end{matrix}$$

$$M_2 = \begin{matrix} & \text{изюбрь} & & \\ \begin{matrix} \text{кабан} \\ \text{изюбрь} \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0.0000003 & 0.00005 & 0.0064 & 0.7396 \\ 0.0531 & 0.9976 & 0.4323 & 0.0486 \\ 0.0004 & 0.0023 & 0.5613 & 0.1802 \\ 0.9465 & 0.00004 & 0.00004 & 0.0016 \end{pmatrix} & & \\ & & & \end{matrix}$$

Выводы:

- ❑ Показано, что пространственная динамика простейших одновидовых метапопуляций, образующих в пространстве решетку, обладает мультистабильным характером своих возможных режимов, т.е. зависит от начального распределения особей по ареалу
- ❑ Потеря устойчивости в подобных популяциях может идти по двум сценариям: каскад удвоения периода и образование синфазных циклов во всех частях метапопуляции, а так же каскады рождения различных несинфазных циклов в отдельных частях метапопуляции и формирование кластеров синхронизации
- ❑ Выявлено, что территории с максимальным воспроизводством характеризуются высоким миграционным оттоком особей, а на территориях с минимальным воспроизводством стабильная численность поддерживается только благодаря иммигрантам