

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ  
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 51-76:574.34

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ  
ДИНАМИКИ НА ОСНОВЕ РЕКУРРЕНТНЫХ УРАВНЕНИЙ:  
РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ. Ч. II

© 2021 г. Е. Я. Фрисман\*, О. Л. Жданова\*, \*\*, М. П. Кулаков\*,  
Г. П. Неверова\*, \*\*., @, О. Л. Ревуцкая\*

\*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема, 4, Биробиджан, 679016 Россия

\*\*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, ул. Радио, 5, Владивосток, 690041 Россия

@E-mail: galina.nev@gmail.com

Поступила в редакцию 16.06.2020 г.

После доработки 02.12.2020 г.

Принята к публикации 02.12.2020 г.

Во второй части обзора основное внимание уделено моделированию процессов эволюции лимитированных популяций, а также влиянию миграции на динамику популяций и особенности их пространственного распределения. Представлены существующие подходы и математические дискретные во времени модели для изучения возникновения мультистабильности, синхронизации и кластеризации в популяционных системах.

DOI: 10.31857/S000233292103005X

Для понимания механизмов, вызывающих популяционные колебания, важно применять рекуррентные уравнения к изучению и моделированию динамики численности тех биологических видов, которые характеризуются четко выраженным сезоном размножения и стадийностью развития. Рекуррентные уравнения позволили объяснить резкие колебания численности популяций при сравнительно постоянных внешних условиях. Оказалось, что периодические колебания, наблюдаемые в живых системах, могут определяться не только внешними воздействиями, но и внутренними свойствами самой системы. Кроме того, часто в экспериментальных и полевых исследованиях данные собираются с регулярными интервалами времени, что также указывает на целесообразность использования рекуррентных уравнений.

В предыдущей части обзора были рассмотрены динамические эффекты (мультистабильность, фазовая мультистабильность), к которым приводят плотностно-зависимая регуляция, усложнение возрастной, половой, стадийной структур и влияние внешних факторов (Фрисман и др., 2021). В данной части обзора основное внимание уделяется задачам, связанным с моделированием процессов эволюции лимитированных популяций, а также влиянию миграции на динамику популяций и особенности их пространственного распределения. Предлагаемый обзор будет полезен для исследователей, которые имеют набор данных

наблюдений или экспериментов и находятся в поиске математических методов и моделей для их описания и анализа.

ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ  
МИКРОЭВОЛЮЦИИ НА  
ПОПУЛЯЦИОННУЮ ДИНАМИКУ

Базовые концепции общей биологии, связанные с эволюцией популяций и динамикой экосистем, были сформированы в предположении, что экологические и эволюционные процессы тесно взаимосвязаны. В частности, автор эволюционной теории Ч. Дарвин (Darwin, 1859), создатели синтетической “генетической” теории эволюции Р. Фишер (Fisher, 1930), С. Райт (Wright, 1930), Дж. Холдейн (Haldane, 1932) и С.С. Четвериков (Четвериков, 1926), а также основоположники теоретической экологии (динамической теории экосистем) П. Ферхюльст, В. Вольтера и Г.Ф. Гаузе (Гаузе, 1935, 1984) рассматривали эволюционные и экологические процессы как неотъемлемые характеристики одного целого.

Более детально механизм взаимосвязи эволюционных и экологических процессов впервые был описан в 1950-х и 1960-х гг. Одной из первых появилась гипотеза Читти (Chitty, 1952, 1960) о том, что циклические изменения численности полевых животных могут быть следствием естественного отбора, благоприятствующего различным геноти-

пам в противоположные фазы цикла внешних условий. Затем было предположено, что именно эволюция создает условия для контроля численности травоядных, паразитов и хищников в природе (Pimentel, 1968). Развивались представления о плотно- и частотно-зависимых составляющих в действии естественного отбора (Birch, 1955; Charlesworth, 1971), а также о плотно-независимых формах естественного отбора, действие которых в условиях экологического лимитирования способно вызвать изменение характера динамики численности популяций (Gottlieb, 1974; Gaines *et al.*, 1978; Фрисман, 1986, 1995).

Позже интерес к этой теме практически пропал в связи с неудачными попытками экспериментально подтвердить взаимосвязь эколого-генетических процессов, например, гипотезу Читти (Boonstra, Voag, 1987). В результате укоренилось мнение, что у эволюционных и экологических процессов значительно отличаются временные шкалы (Carroll *et al.*, 2007). Несмотря на преобладающий пессимизм, постепенно накапливались результаты исследований, подтверждающие возможность наблюдать существенные адаптивные генетические изменения, происходящие в настоящее время (например, изменение окраски и признаков жизненного цикла гупий при смене хищника (Endler, 1980; Reznick, Bryga, 1987; Reznick *et al.*, 1990); изменения признаков жизненного цикла комаров, завезенных на Гавайи (Stearns, 1983); фенотипические признаки кроликов, завезенных в Новую Зеландию (William, Moore, 1989)). Позже удалось экспериментально подтвердить, что естественный отбор и генетическая изменчивость могут влиять на популяционную динамику (Sinervo *et al.*, 2000; Yoshida *et al.*, 2003). В последнее время наблюдается рост исследовательского интереса к анализу коэволюционной динамики, однако полного синтеза экологических и генетических представлений и концепций нет до сих пор (Carroll *et al.*, 2007; Pelletier *et al.*, 2009), экологические и генетические популяционные процессы, как правило, рассматриваются отдельно (Mallet, 2012; Bertram, Masel, 2019). В частности, в популяционно-генетических моделях изучается динамика генетических частот в зависимости от различных особенностей наследования, при этом используются относительные значения приспособленностей генотипов, что позволяет считать численность популяции постоянной (модель Фишера–Райта) (Stearns, 1992; Ellner, 1996; Barton *et al.*, 2007; Yamamichi, Ellner, 2016; Yamamichi, Hosono, 2017).

Отметим модели, в которых показано, что эволюционный процесс естественного отбора может привести к изменению параметров роста популяции и связанной с этим смене динамических режимов ее численности, и обсудим возможные механизмы и направленность этих изменений.

Для понимания основных закономерностей эволюции динамического поведения численности лимитированной популяции ограничимся подробным рассмотрением простой модельной ситуации, когда все адаптивное разнообразие в популяции определяется одним диаллельным  $A$  локусом с аллеломорфами  $A_1$  и  $A_2$ , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования, а смежные поколения особей не перекрываются. В этом случае действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из генотипических классов особей  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$ , и  $A_2A_2$  по одному коэффициенту  $w_{11}$ ,  $w_{12}$  и  $w_{22}$  соответственно, называемому приспособленностью особей данного генотипа (fitness). Будем считать, что  $w_{ij}$  равно среднему числу потомков, произведенных одной особью данного генотипического класса и доживших до репродуктивного возраста (внесших вклад в следующее поколение). Это определение приспособленности формально эквивалентно определению Фишера (Fisher, 1930; Ратнер, 1977).

Несмотря на максимальное упрощение, моногенная модель отбора не полностью оторвана от реальности. В качестве яркого примера можно привести моногенный характер наследования размера помета у арктических песцов *Alopex lagopus*. На основе комплексного сегрегационного анализа типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов было показано, что для данного адаптивного (напрямую определяющего приспособленность) признака наследование математического ожидания размера приплода можно описать в рамках моногенной модели с контролем малого размера приплода по рецессивному типу (Axenovich *et al.*, 2007).

Перейдем к математическому описанию процесса эволюции популяции и введем следующие обозначения:  $q$  – частота гамет, несущих аллель  $A_1$ ,  $N$  – численность популяции. Сделанные предположения позволяют получить рекуррентные уравнения, связывающие значения этих переменных в смежных поколениях (Ратнер, 1977):

$$\begin{cases} N_{n+1} = \bar{w}_n N_n, \\ q_{n+1} = q_n(w_{11}q_n + w_{12}(1 - q_n)) / \bar{w}_n, \end{cases} \quad (1)$$

где  $n$  – номер поколения,  $\bar{w}_n = w_{11}q_n^2 + 2w_{12}q_n \times (1 - q_n) + w_{22}(1 - q_n)^2$  – средняя приспособленность популяции.

Рассмотрим ситуацию, когда действие отбора не зависит от численности (плотности населения) популяции, однако будем учитывать влияние плотно-зависимых факторов, лимитирующих рост популяции. Такое представление, по-видимому, вполне соответствует реальному действию отбора на те признаки, природная генотипическая из-

менчивость по которым никак не коррелирует с изменениями плотности в популяции. Подобным образом должны, по-видимому, отбираться многие физиологические мутации, влияющие на общую жизнеспособность.

В этом случае относительные приспособленности (отношения  $w_{ij}/w^*$ , где  $w_{ij}$  – приспособленность  $ij$ -го генотипа, а  $w^*$  – приспособленность одного из генотипов, принятая за эталон) не зависят от численности популяции, т.е. их можно считать константами. Поскольку популяция находится под действием плотно-зависимых лимитирующих факторов, то абсолютные приспособленности каждого генотипического класса должны зависеть от численности популяции:

$$w_{ij}(N) = a_{ij}f(N). \tag{2}$$

Здесь  $f(N)$  – функция, характеризующая плотностную регуляцию численности, одинаковую для каждого генотипа,  $a_{ij}$  – коэффициенты, равные относительным генотипическим приспособленностям. Функцию  $f(N)$  будем считать монотонно убывающей с ростом численности, причем  $f(0) = 1$ . Такое действие отбора предлагаем называть F-отбором, подчеркивая этим, что отбор осуществляется при постоянных относительных приспособленностях (fitnesses). Легко видеть, что в случае F-отбора уравнения динамики (1) преобразуются к виду

$$\begin{cases} N_{n+1} = a_n N_n f(N_n), \\ q_{n+1} = q_n(a_{11}q_n + a_{12}(1 - q_n))/a_n. \end{cases} \tag{3}$$

Динамика численности рассматриваемой популяции, находящейся под действием F-отбора, может описываться моделью Рикера ( $f(N) = \exp(-bN)$ ), дискретным аналогом модели Ферхюльста ( $f(N) = 1 - kN$ ) и др. В отличие от классических моделей здесь коэффициент роста популяции  $a$  зависит от  $n$ . Это связано с тем, что  $a_n$  равно среднему значению относительных приспособленностей  $a_{ij}$  в популяции в  $n$ -м поколении, т.е.

$$a_n = a_{11}q_n^2 + 2a_{12}q_n(1 - q_n) + a_{22}(1 - q_n)^2.$$

Отметим, что без потери общности модель (3) может быть записана в относительных значениях численности:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_n x_n f(x_n), \\ q_{n+1} = \frac{a_{11}q_n^2 + a_{12}q_n(1 - q_n)}{a_{11}q_n^2 + 2a_{12}q_n(1 - q_n) + a_{22}(1 - q_n)^2}, \end{cases} \tag{4}$$

причем в случае дискретного аналога модели Ферхюльста  $f(x_n) = 1 - x_n$ , а для модели Рикера  $f(x_n) = \exp(-x_n)$ .

Уравнение изменения генетической структуры популяции при F-отборе не зависит от ее численности и может быть исследовано отдельно. Кроме того, оно совпадает с уравнением динами-

ки генетической структуры нелимитированной популяции. Следовательно, здесь справедлива теорема Фишера, доказанная для дискретного случая Кингманом (Kingman, 1961):  $a_{n+1} \geq a_n$ , т.е. среднее значение относительных приспособленностей  $a_i$  может лишь возрасть в процессе эволюции независимо от их конкретных значений и начального состояния популяции. Это означает, что репродуктивный потенциал лимитированной популяции возрастает в процессе эволюции так же, как средняя приспособленность свободной. Однако такой монотонный рост репродуктивного потенциала, вызванный динамикой генетической структуры, может привести к изменению характера динамического поведения численности даже однородной популяции и обусловить возникновение периодических и нерегулярных колебаний. Таким образом, в лимитированных популяциях с неперекрывающимися поколениями прогрессивное возрастание средней приспособленности может оказаться в диссонансе со стабильностью роста популяции.

Рассмотрим модель эволюционной динамики популяции, содержащей два возрастных класса: младший, включающий в себя неполовозрелых особей, и старший, состоящий из особей, участвующих в размножении. Предполагается, что рождаемость половозрелых особей меняется в процессе микроэволюции, а репродуктивный потенциал – максимально возможная плодовитость особей – является адаптивным признаком, который определяется одним аутосомным диаллельным локусом с аллеломорфами  $A$  и  $a$ . Следовательно, в популяции выделяются генотипические группы  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  с различающимися репродуктивными потенциалами. Модель имеет вид (Неверова и др., 2020)

$$\begin{cases} X_{n+1} = B_n Y_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n), \\ Y_{n+1} = sX_n + vY_n, \\ q_{n+1} = \frac{p_n [b_{AA}p_n + b_{Aa}(1 - p_n)]}{B_n}, \\ p_{n+1} = \frac{sq_n X_n + vp_n Y_n}{sX_n + vY_n}, \end{cases} \tag{5}$$

где  $X$  и  $Y$  – численности младшего и старшего возрастных классов соответственно;  $n$  – номер периода размножения;  $s$  ( $0 < s \leq 1$ ) и  $v$  ( $0 < v \leq 1$ ) – коэффициенты выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей соответственно;  $q$  и  $p$  – частоты аллеля  $A$  в младшем и старшем возрастных классах соответственно;  $B_n = b_{AA}p_n^2 + 2b_{Aa}p_n(1 - p_n) + b_{aa}(1 - p_n)^2$  – средний репродуктивный потенциал старшего возрастного класса в году  $n$ ;  $b_{AA}$ ,  $b_{Aa}$  и  $b_{aa}$  – репродуктивные потенциалы соответствующих генотипов;  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия неполо-

возрелых и половозрелых особей на уменьшение рождаемости.

Проведенные ранее исследования нелинейных моделей динамики популяций с возрастной структурой показали, что увеличение средней индивидуальной приспособленности приводит к колебаниям численности, а затем к возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении параметров модели. В частности, увеличение рождаемости и уменьшение смертности возрастных групп приводят к усложнению структуры аттракторов и росту фрактальной размерности (Фрисман, Скалецкая, 1994; Фрисман, Жданова, 2009; Фрисман и др., 2010; Frisman *et al.*, 2011).

Согласно моделям (4) и (5) перечисленные типы динамики численности могли бы последовательно возникать в эволюции лимитированной популяции под действием плотностно-независимого естественного отбора, повышающего среднюю приспособленность популяции в соответствии с фундаментальной теоремой естественного отбора Фишера. Показано, что результаты F-отбора в экологически лимитированных популяциях не отличаются от результатов отбора по “фишеровским” приспособленностям в свободно размножающихся популяциях: промежуточные значения приспособленностей гетерозигот (относительно приспособленностей гомозигот (движущий отбор) приводят к установлению мономорфизма по аллелям, обеспечивающим большой репродуктивный потенциал; сверхдоминирование приводит к устойчивому полиморфизму, а пониженная относительная приспособленность гетерозигот – к бистабильности мономорфных состояний.

Плотностное лимитирование приводит к тому, что с ростом среднего репродуктивного потенциала равновесная численность популяции теряет устойчивость и возникают колебания. При этом генетическая структура определяется соотношением приспособленностей: при движущем отборе устанавливается мономорфизм, при сверхдоминировании – полиморфизм, при пониженном репродуктивном потенциале гетерозигот – ловушка бистабильности (Неверова и др., 2020).

Наличие возрастной структуры обеспечивает возникновение колебаний по двум сценариям: сценарию удвоения периода, приводящему к “пилообразным” колебаниям численности, редко встречающимся в природе, и сценарию рождения инвариантной кривой, при котором возникают квазипериодические колебания, сравнительно часто наблюдающиеся в природе.

Динамические режимы, наблюдаемые в наших эколого-генетических моделях, – следствие объединения двух подходов: естественный отбор приводит к эволюционному росту приспособленности (в модели (5) – к росту репродуктивного

потенциала), а плотностное регулирование при увеличении репродуктивного потенциала приводит к бифуркациям, обеспечивающим возникновение колебаний численности. Только теперь эти флуктуации появляются в ходе генетической эволюции.

Принципиально новое здесь – возникновение устойчивых колебаний не только численности, но и частот генов. Отметим, что F-отбор не является плотностно-зависимым отбором: репродуктивные потенциалы генотипов – константы, независящие ни от численности, ни от плотности. Ожидалось, что F-отбор вызовет монотонное изменение частот, которое может привести к изменению динамического режима популяции. Однако оказалось, что в рамках F-отбора возможны бифуркации, которые приводят к возникновению устойчивых колебаний частот аллелей. При этом нарушается принцип суперпозиции результатов двух моделей: плотностно-независимого естественного отбора и плотностно-зависимой регуляции роста численности; появляются режимы, которые не наблюдались отдельно в каждой из моделей.

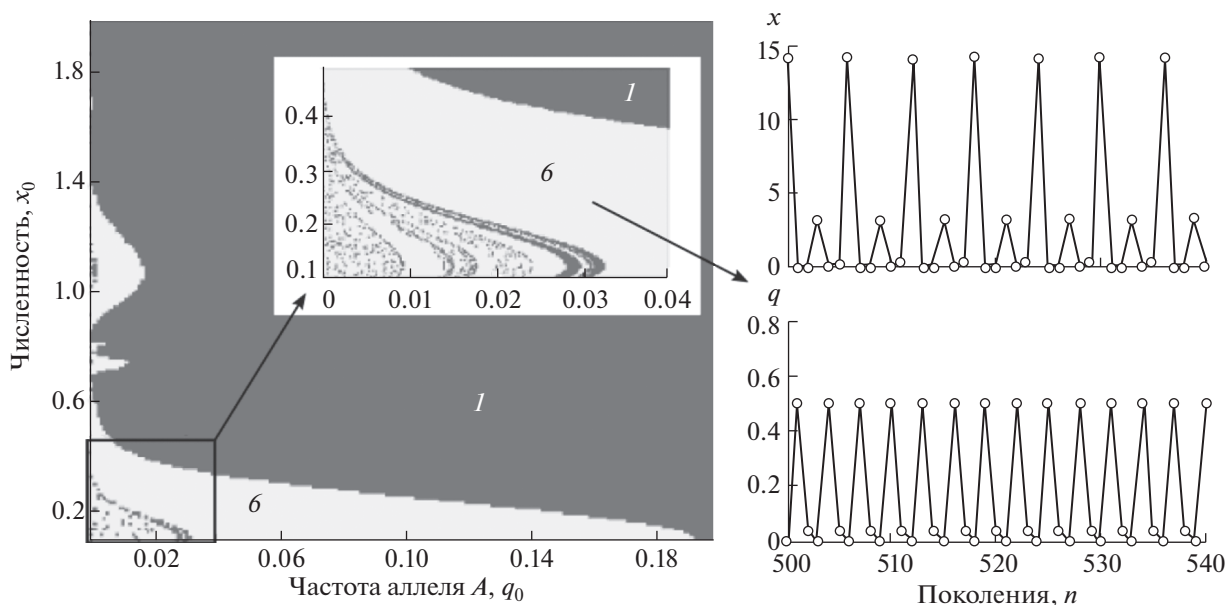
Другой парадокс F-отбора заключается в том, что он, будучи независимым от плотности, приводит к периодическим колебаниям и нерегулярным режимам динамики численности, которые создают условия для плотностно-зависимого отбора, такого как g- и K-отбор.

В случае g- и K-отбора зависимость приспособленности генотипов от численности оказывается более сложной, чем при F-отборе. Наиболее часто эту зависимость формализуют в виде

$$w_{ij}(x_n) = \exp[R_{ij}(1 - x_n/K_{ij})]. \quad (6)$$

Формула (6) – обобщение модели Рикера для популяции, развивающейся под действием естественного отбора.  $R_{ij}$  ( $R_{ij} > 0$ ) – мальтузианский параметр, характеризующий репродуктивный потенциал  $ij$ -го генотипа,  $K_{ij}$  ( $K_{ij} > 0$ ) – ресурсный параметр генотипа: это равновесное значение численности, которое было бы достигнуто популяцией, если бы она состояла только из особей с  $ij$ -м генотипом. Коэффициент  $R$  измеряется в абсолютных единицах, а  $K$  – в относительных. Рассматриваемый тип естественного отбора – биологически содержательный, поскольку известны результаты наблюдений g- и K-стратегий отбора в лабораторных и природных популяциях низших и высших организмов (Long, Long, 1974; MacNaughton, 1975; Graham, 1977).

Исследование модели (1) показало, что, когда приспособленности генотипов описываются уравнением (6), можно выделить аналоги основных типов отбора на базе соотношения ресурсных параметров генотипов. В отличие от результатов действия отбора в популяциях без учета плот-



**Рис. 1.** Бассейны притяжения двух типов динамики модели (1), (6) при  $K_{aa} = 0.8, K_{AA} = 1, K_{Aa} = 2.2, R_{AA} = 2.3, R_{Aa} = 1, R_{aa} = 5.69$ . Полиморфная неподвижная точка ( $x = 1.19, q = 0.62$ ) устойчива.

ностного лимитирования, здесь зависимость от начальных условий при пониженном ресурсном параметре гетерозиготы в лимитированной популяции приобретает весьма сложную форму. В этом случае помимо начальной генетической структуры популяции на результат эволюции может влиять и ее начальная численность. При повышенном ресурсном параметре гетерозигот в популяции сохраняется полиморфизм, при этом характер динамики как численности, так и частот генов может быть как равновесным, так и флуктуирующим, а смена динамического режима может быть вызвана изменением начальных условий (рис. 1).

Даже при промежуточном значении ресурсного параметра гетерозиготы (что соответствует направлению отбору) популяция с плотностным лимитированием роста численности может оставаться полиморфной, при этом динамика ее численности и генетического состава нестационарна. На рис. 2 показана область существования устойчивого полиморфизма при промежуточном доминировании ресурсных параметров генотипов. Динамика популяции в этом случае может быть весьма разнообразной — от строго регулярной (циклы различной длины) до нерегулярной.

Таким образом, сложившиеся представления о направленном действии естественного отбора как силы, ведущей популяцию к некоторой оптимальной приспособленности, нарушаются уже даже в такой простой модели вследствие ее мультистабильности. Оказалось, что изменение начальных условий, которое может быть обусловлено влиянием

внешней среды, способно значительно изменить результат эволюции. Выявленная мультистабильность дает возможность популяции оставаться полиморфной даже при пониженной приспособленности гетерозиготы. При этом сложная фрактальная структура бассейнов притяжения альтернативных аттракторов свидетельствует о колоссальных сложностях прогноза эволюционных последствий даже при известных значениях приспособленностей конкретных генотипов.

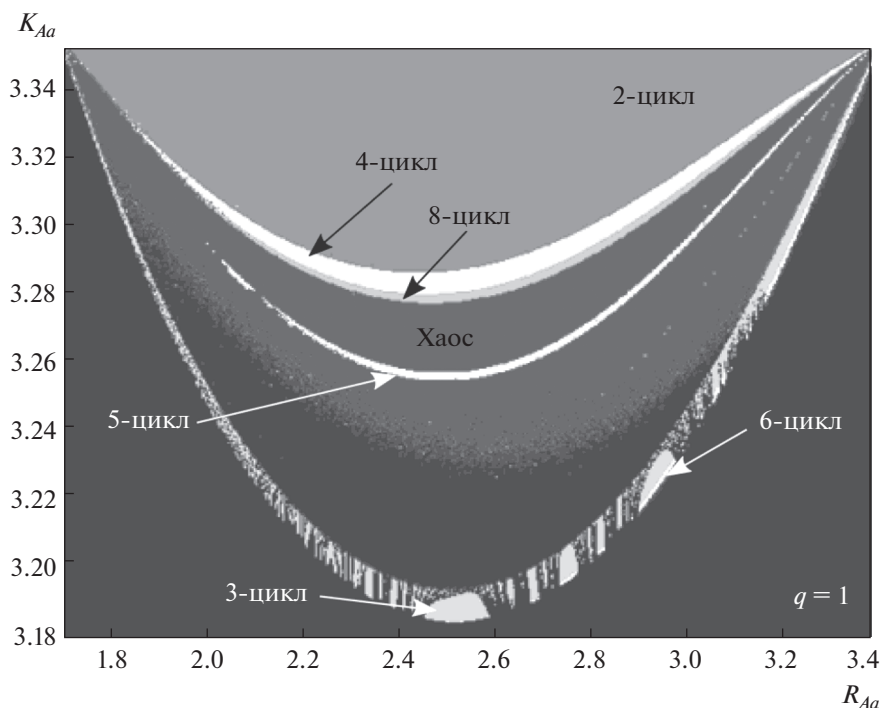
### ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ МИГРАЦИИ

Рассмотрим систему двух миграционно связанных популяций, динамика каждой из которых описывается моделью Рикера:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (1 - m)ax_n e^{-x_n} + ma y_n e^{-y_n}, \\ y_{n+1} = (1 - m)ay_n e^{-y_n} + m x_n e^{-x_n}, \end{cases} \quad (7)$$

где  $m$  — коэффициент связи между двумя полностью идентичными локальными популяциями или коэффициент миграции,  $x$  и  $y$  — относительные численности популяций,  $n$  — номер сезона размножения,  $a$  — коэффициент рождаемости.

Подобного типа модель известна давно (Орро, Kapral, 1986; Кузнецов, Кузнецов, 1991; Gyllenberg, Hanski, 1992; Gyllenberg *et al.*, 1993; Hanski, Gyllenberg, 1993; Безручко и др., 2002; Астахов и др., 2006). Несмотря на свою простоту и большую историю модель (7) имеет ряд особенностей динамического поведения, изученных относительно недавно (Кулаков, Фрисман, 2010; Кулаков и др., 2013). Так, известно, что при одних и тех



**Рис. 2.** Карта режимов динамики генетического состава популяции при  $K_{aa} = 1.46$ ,  $K_{AA} = 3.35$ ,  $R_{AA} = 3.4$ ,  $x_0 = 0.1$ ,  $q_0 = 0.2$ . Черным цветом отмечена область параметров, соответствующих мономорфному равновесию ( $q = 1$ ); оттенками серого – полиморфному состоянию системы (1), (6).

же значениях демографических параметров в зависимости от начальных значений численности популяций в системе оказывается возможным возникновение принципиально разных динамических режимов. Фазовое пространство модели при этом дробится бассейнами притяжений этих режимов. В частности, показано, что могут одновременно сосуществовать синхронные и несинхронные режимы. С ростом репродуктивного потенциала  $a$  происходит рост числа возможных мультистабильных состояний (рис. 3). Так, в диапазоне существования устойчивого цикла длины 2 наблюдается единственный цикл, противофазный ему ( $2_1$ ). В то время как несинхронные циклы больших длин представлены несколькими своими разновидностями, которые отличаются временным сдвигом (фазой) значений рядов  $x_n$  и  $y_n$  на целую величину  $\tau$ , такую, что  $|x_n - y_{n+\tau}| \rightarrow 0$  при  $n \rightarrow \infty$ . Например, 4-цикл в системе (7) имеет 3 несинхронных вида –  $4_1$ ,  $4_2$  и  $4_3$  (нижний индекс равен  $\tau$ ). Однако несинхронный 8-цикл в системе (7) представлен лишь 5 своими разновидностями ( $8_1, 8_2, 8_3, 8_5, 8_7$ ). Кроме того, цикл  $8_2$  имеет “двойника”  $8_2^*$ , для которого не существует предела  $|x_n - y_{n+\tau}| \rightarrow 0$ , однако для  $\tau = 2$  эта разница минимальна. Каждый из перечисленных режимов имеет свои сложно устроенные области (бассейны) притяжения (рис. 4). Это позволяет заключить,

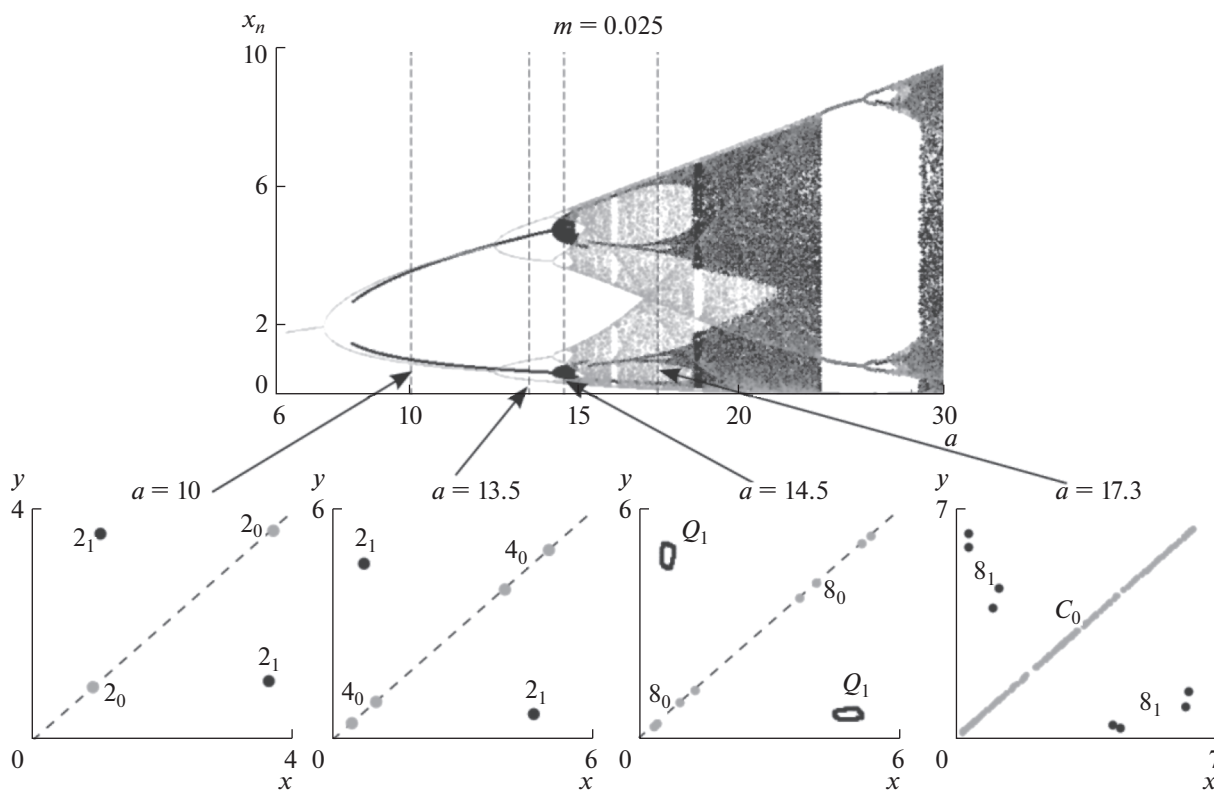
что из-за малого размера некоторых бассейнов самые незначительные внешние воздействия (промысел, болезни, хищничество и т.п.) могут перекинуть траекторию в другой бассейн с принципиально иным типом динамики (рис. 4).

### БОЛЬШИЕ МЕТАПОПУЛЯЦИИ: СИНХРОНИЗАЦИЯ И КЛАСТЕРИЗАЦИЯ

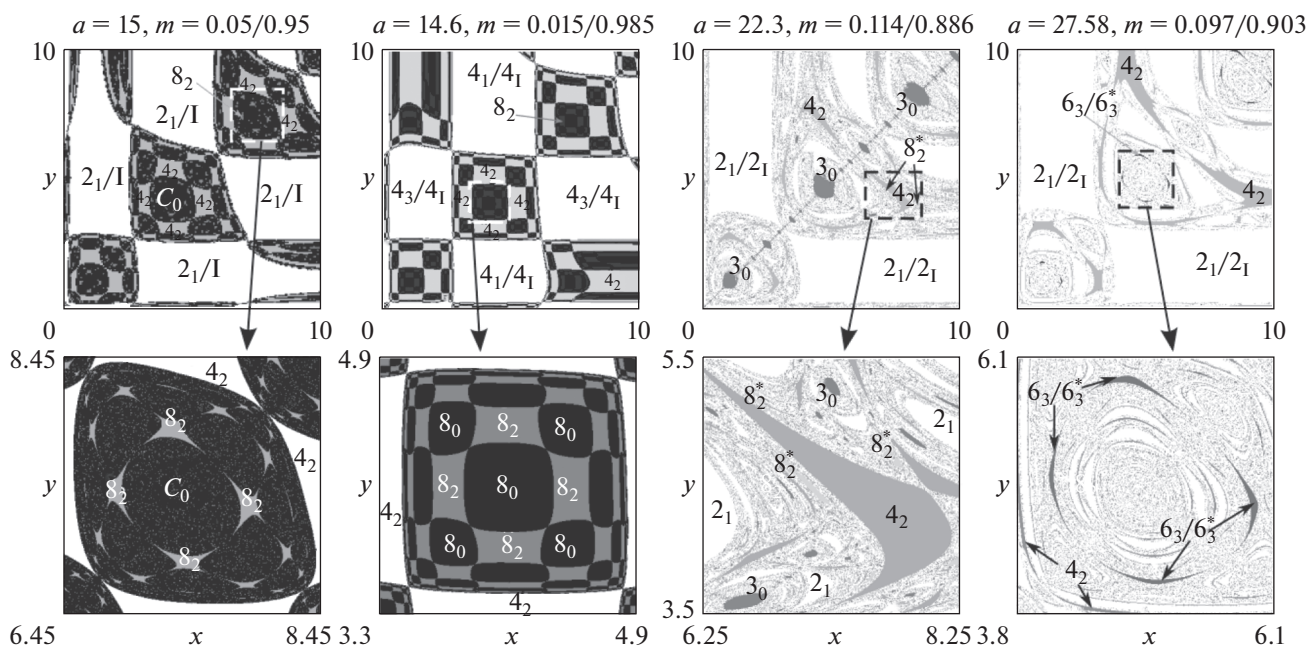
Дальнейшее развитие моделей, описывающих динамику миграционно связанных популяций, исходит из следующих соображений:

во-первых, система популяций или метапопуляция может состоять более чем из двух локальных групп особей, которые каким-то образом рассредоточены по двумерному ареалу. В этом случае модель динамики такой системы будет состоять более чем из двух связанных рекуррентных уравнений. Логично предположить, что такие системы наследуют ряд свойств системы (7), а также демонстрируют ряд принципиально новых;

во-вторых, особи в популяции могут отличаться одна от другой по половому, возрастному или генетическому признакам, а также подвижностью по ареалу. Например, способными к миграции могут быть особи старшего возрастного класса, в то время как молодежь не участвует в расселении.



**Рис. 3.** Бифуркационная диаграмма (сверху) и фазовые портреты (снизу) модели (7). Черным цветом отмечены синхронные циклы ( $2_0, 3_0, 4_0, 8_0$ ), серым цветом – асинхронные ( $2_1, 4_2, 6_3, 8_1$ ).  $Q_1$  и  $C_0$  – квазипериодическая и хаотическая динамика соответственно.



**Рис. 4.** Бассейны притяжения модели (7). Черным цветом выделена область притяжения полностью синхронных режимов, белым цветом – область противофазных режимов, серым – множество иных асинхронных режимов, в том числе с частичной синхронизацией.

Рассмотрим следующую математическую модель (Кулаков, Фрисман, 2017, 2019; Кулаков, 2018):

$$\begin{cases} x_{ij}(t+1) = ay_{ij}(t) \exp[-\rho x_{ij}(t) - y_{ij}(t)], \\ y_{ij}(t+1) = rx_{ij}(t) + vy_{ij}(t) + \\ + \frac{mv}{S} \sum_{g=i-P}^{i+P} \sum_{h=j-P}^{j+P} M(i, j, g, h) [y_{gh}(t) - y_{ij}(t)], \end{cases} \quad (8)$$

где  $x_{ij}(t)$  и  $y_{ij}(t)$  – относительные численности (плотности) младшей (неполовозрелой) и старшей (половозрелой) части метапопуляции в  $t$ -й номер сезона ( $t = 0, 1, 2, \dots$ ) на участке двумерного ареала с номером  $(i, j)$ . Индекс  $i$  – номер строки ( $i = 1, 2, \dots, s$ ),  $j$  – столбца ( $j = 1, 2, \dots, k$ ),  $k$  и  $s$  – размеры ареала. В отсутствие миграции ( $m = 0$ ) уравнения (8) описывают ситуацию, при которой численность потомства нелинейно зависит от численности обоих возрастных классов, что соответствует плотностно-зависимой регуляции рождаемости. Предполагается, что старший возрастной класс состоит из выживших в прошлом сезоне половозрелых особей (доля таких особей составляет  $0 \leq v < 1$ ) и тех особей, которые перешли из младшего класса в старший (за счет выживаемости молодежи с интенсивностью  $0 < r \leq 1$ ). Параметр  $a$  в первом уравнении – репродуктивный потенциал. Величина  $\rho > 0$  определяет вклад неполовозрелых особей в плотностно-зависимое лимитирование рождаемости (Frisman *et al.*, 2011).

Функция  $M$  задает характер расселения особей из каждой субпопуляции, т.е.  $M$  – это функция связи. Если местообитания с номерами  $(i, j)$  и  $(g, h)$  связаны, то  $0 < M < 1$ , в противном случае –  $M = 0$ . Величина  $S$  – нормирующий коэффициент, рассчитываемый так, чтобы обеспечить строгое равенство между числом особей, покинувших  $(i, j)$ -е местообитание (эмигранты), и числом тех, кто пополняет каждое  $(g, h)$ -е местообитание (иммигранты). Одна из возможных функций, описывающих связь, – это Гауссова кривая следующего вида:

$$\begin{aligned} M(i, j, g, h) &= \frac{1}{S} \exp \left[ -\frac{(i-g)^2 + (j-h)^2}{P} \right], \\ S &= \sum_{g=-P}^P \sum_{h=-P}^P \exp \left[ -\frac{g^2 + h^2}{P} \right] - 1. \end{aligned} \quad (9)$$

Согласно выражениям (9) интенсивность потока мигрантов из  $(i, j)$ -й субпопуляции экспоненциально уменьшается по мере удаления от нее. Параметры  $m$  и  $P$  в рамках системы, состоящей из уравнений (8) и (9), интерпретируются как сила и радиус связи соответственно. Такой подход описывает очевидное наблюдение: чем дальше от источника расположен участок, принимающий эмигрантов, тем труднее до него добраться

за короткое время. Таким образом, на смежные участки перемещается максимально большое число мигрантов, а в более удаленные местообитания доходит все меньше и меньше особей. Использование нелинейных функций связи для описания дальнедействующих взаимодействий не ново. Например, часто используют гиперболическую или экспоненциальную зависимость (Vasconcelos *et al.*, 2004; Viana *et al.*, 2017), но, как правило, для одномерных решеток, состоящих из связанных одномерных логистических отображений. Функция вида (9) была приведена в ранее опубликованных работах (Tuzinkevich, Frisman, 1990; Фрисман и др., 1996).

В модели (8) используются периодические граничные условия, т.е. ареал описывается в форме тора. Для этого принимается, что первая строка решетки системы (8) связана с последней, а первый столбец – с последним, т.е. каждая субпопуляция с номером  $(i, j)$  связана с  $(s, j)$ , а  $(i, 1)$  – с  $(i, k)$ . Такое представление ареала широко используется при моделировании пространственно-временной динамики популяции на небольшом участке огромного ареала, если моделирование на всем ареале технически сложно (Comins *et al.*, 1992; Liang *et al.*, 2005; Burton, Travis, 2008; Banerjee *et al.*, 2016; Huang, Zhang, 2016; Kolobov, Frisman, 2016; Huang *et al.*, 2019; Pommerening, Grabarnik, 2019), например, если условия среды на всем ареале оказываются достаточно неоднородными, в то время как на моделируемом участке небольшой площади условия примерно равные. Замыкание границ в этом случае восполняет пробелы информации о состоянии популяции за пределами моделируемого участка.

Система (9) описывает развитие групп связанных популяций, которые изначально имеют разные численности, вследствие чего их динамика оказывается несинхронной. Миграционная связь стремится сгладить возможные различия между ними, т.е. синхронизировать их динамику. Оказывается, что это возможно не всегда. Например, при малых силе и радиусе связи это практически невозможно (возможно лишь при специально подобранных начальных условиях). Вместе с тем синхронизация может быть не полной, а кластерной, когда синхронными оказываются группы или кластеры рядом располагающихся субпопуляций. Например, если каждая субпопуляция при определенных значениях демографических параметров демонстрирует колебания с периодом 2, то в зависимости от начальных численностей колебания на разных территориях могут иметь разные фазы колебаний. Поэтому в простейшем случае динамика в разных кластерах отличается только фазой.

На двумерном ареале кластеры синхронных популяций приобретают форму пятен, полос,



спиралей, лабиринтных и мозаичных узоров из концентрации численностей. Однако, несмотря на тот факт, что часто формируются довольно простые пространственные структуры (пятна или полосы), динамика в разных частях двумерного ареала иногда отличается не только фазой (оказывается некогерентной), даже несмотря на тот факт, что все локальные субпопуляции абсолютно идентичные, а связь между ними достаточно сильная (Кулаков, Фрисман, 2018, 2019, 2020). Можно привести несколько примеров, в которых пятна состоят из субпопуляций с синхронной (когерентной) динамикой, но окружены субпопуляциями, демонстрирующими колебания численности с другим периодом и амплитудой (рис. 5). Такое сложное коллективное поведение связано со следующим:

во-первых, согласно (9) поток мигрантов уменьшается по мере удаления от каждого местообитания. Поэтому кластеры редко однородны по степени синхронизации – она, как правило, снижается от центра кластера к границам, на которых иногда возникают кластеры с переходным типом динамики (рис. 5б);

во-вторых, динамика локальной двухвозрастной популяции в отсутствие какого-либо расселения (при  $m = 0$ ) обладает мультистабильностью: при разных начальных численностях возникают колебания, которые отличаются не только фазой колебаний, как в случае простой метапопуляции с непересекающимися поколениями (модель (7)), но и периодами и амплитудами (Кулаков и др., 2014).

В результате при определенных условиях складывается ситуация, когда в одной части ареала наблюдается синхронизация одних циклов, а в другой части – принципиально других. С учетом существенной разницы в размахе колебаний формируемые кластеры хорошо контрастируют на фоне друг друга или на фоне полностью синхронного (рис. 5б) или несинхронного поведения (рис. 5а), или даже пространственно-временного хаоса (рис. 5в).

В ряде случаев на фоне когерентной динамики появляются одиночные субпопуляции, которые не синхронизируются ни с кем. Колебательные элементы с таким динамическим поведением называют уединенными состояниями (Шепелев, Вадивасова, 2017; Rybalova *et al.*, 2019). В модели (8) их появление связано с одним из мультистабильных режимов динамики локальной популяции: 3-цикл или трехкомпонентный хаотический аттрактор (результат серии бифуркаций 3-цикла). С одной стороны, такие субпопуляции характеризуются случайным расположением на ареале (но появляются они не только при случайных начальных условиях), с другой стороны, для них характерен взрывной тип динамики, когда после

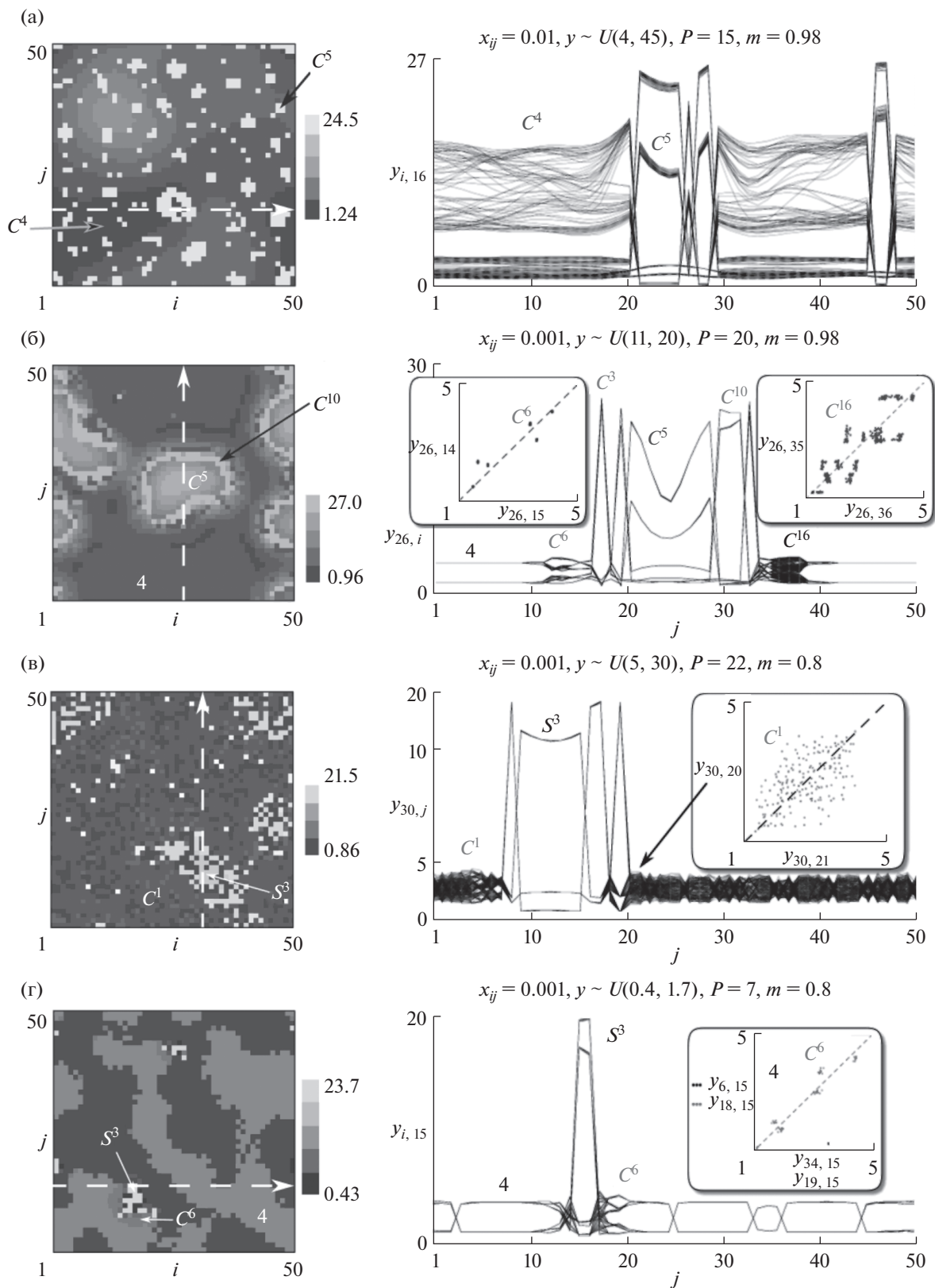
стремительного роста численности следует столь же стремительное падение.

Анализ закономерностей формирования описанных пространственно-временных структур выявил несколько особенностей:

во-первых, регулярные когерентные структуры в виде пятен или полос формируются даже при максимальной силе и радиусе связи ( $m = 1$ ,  $P = \min(k, s)/2$ ). Это объясняется тем, что интенсивность потока мигрантов уменьшается по мере роста расстояния между субпопуляциями. В результате связь никогда не бывает по-настоящему глобальной, при которой должна наступать полная синхронизация. Дальнейшая эволюция пятен при снижении интенсивности связи сопровождается либо увеличением их количества с уменьшением размера, либо слиянием и образованием полос. Впоследствии эти полосы закручиваются и приобретают форму лабиринтов, спиралей или колец. При таком усложнении пространственных структур динамика в целом остается когерентной, т.е. динамика в разных кластерах отличается лишь фазой;

во-вторых, при любых силе и радиусе связи появляются некогерентные остальным популяции – уединенные состояния. Их число растет по мере снижения силы или радиуса связи, и в какой-то момент они начинают синхронизироваться и образовывать кластеры, которые существенно отличаются от окружающих (рис. 5г). Следует отметить, что если фоновые субпопуляции уже давно несинхронны между собой (при низких  $m$  и  $P$ ) и невозможно выделить четкие пространственные узоры, или даже формируется пространственно-временной хаос, то появление кластеров из уединенных состояний приводит вновь к регулярному типу пространственного распределения особей в пространстве даже при слабой связи.

В контексте изучения миграционно связанных популяций полная синхронизация свидетельствует о равномерном распределении особей по ареалу. В модели (8) такое распределение почти невозможно (лишь только при специально подобранных начальных условиях). Появление пятен, особенно отличающихся амплитудой, соответствует пятнистому пространственному распределению особей по ареалу, и свидетельствует о синхронизации динамики субпопуляций в некоторой окрестности, размер которой прямо зависит от радиуса связи. В случае появления пятен можно утверждать, что ячейки образуют неотличимые от локальных популяций группы, динамика которых качественно совпадает с одиночной популяцией (Кулаков, Фрисман, 2015). С точки зрения метапопуляционной биологии пятно – это большая ядерная популяция, а все что вокруг него – это мелкие спутниковые популяции (Hanski, Gyl-



**Рис. 5.** Примеры кластеров, возникающих в системе (8), в виде пятен, состоящих из когерентных субпопуляций (кластер  $C^5$ ) на фоне некогерентных хаотических колебаний в виде пространственных волн (кластер  $C^4$ ) (а) или абсолютно синхронных субпопуляций (кластер 4) (б). Кластеры, сформированные из уединенных состояний ( $S^3$ ), на фоне пространственно-временного хаоса ( $C^1$ ) (в) или лабиринтного узора (г) при  $a = 130, s = 0.5, v = 0.25, \rho = 0.5$  (а)–(б) и  $\rho = 0.6$  (в)–(г). Параметры связи и начальные значения численностей указаны над каждым примером.

lenberg, 1993; Hanski, Gaggiotti, 2004). Появление протяженных полос, которые тянутся через всю территорию, можно интерпретировать как синхронизацию довольно удаленных субпопуляций вдоль некоторых направлений, что указывает на наличие миграционного коридора, по которому наблюдается наиболее интенсивный поток особей. Появление уединенных состояний даже на фоне простых регулярных пространственных структур (иногда полностью однородного распределения), наблюдаемых в модели (8), вполне соотносится с таким явлением, как вспышка массового размножения, характерная для некоторых насекомых (например, для сибирского шелкопряда, саранчи и др.) (Barbosa, Schultz, 1987; Исаев и др., 2015). Это явление аналогично уединенным состояниям характеризуется быстрым нарастанием численности одиночной субпопуляции, после которого следует ее резкое снижение. Более того, это состояние оказывается когерентным выбросом на других территориях, что указывает на принципиальную возможность прогноза таких катастрофических явлений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сегодня методы нелинейной динамики позволили масштабнo переосмыслить целый ряд сугубо физических и технических проблем и явлений, а также привели к формулировкам и решениям принципиально новых математических задач. При этом методы нелинейной динамики достаточно давно (фактически с момента их появления) и вполне успешно применялись к решению задач в области математической популяционной биологии. Однако только теперь появилось понимание того, что именно эти методы позволяют не только по-новому взглянуть на общебиологические проблемы, но и выявить некоторые фундаментальные закономерности, которые до этого оставались незамеченными. Кроме того, результаты демонстрируют возможности математического моделирования при решении биологических задач, формировании и обосновании биологических гипотез и позволяют сделать важные выводы. С помощью математического аппарата нелинейной динамики в перспективе можно получить сведения, относящиеся к развитию и осмыслению нелинейных представлений и закономерностей в разделах общей и математической биологии.

Исследование выполнено в рамках государственных заданий Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН и Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН при

частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50326.

**Acknowledgments:** This work was performed in the framework of the State targets of the Institute for Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS and the Institute for Automation and Control Processes FEB RAS and supported by the Russian Foundation for Basic Research (№ 19-14-50326).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов В.В., Шабунин А.В., Стальмахов П.А.* Бифуркационные механизмы разрушения противофазной синхронизации хаоса в связанных системах с дискретным временем // Изв. вузов. ПНД. 2006. Т. 14. № 6. С. 100–111.
- Безручко Б.П., Прохоров М.Д., Селезнев Е.П.* Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжения аттракторов симметрично связанных систем с удвоением периода // Изв. вузов. ПНД. 2002. Т. 10. № 4. С. 47–68.
- Гаузе Г.Ф.* Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14. № 2. С. 243–270.
- Гаузе Г.Ф.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5–105.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В.* Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: КМК, 2015. 264 с.
- Кузнецов А.П., Кузнецов С.П.* Критическая динамика решеток связанных отображений у порога хаоса // Изв. вузов. Радиофизика. 1991. Т. 34. № 10–12. С. 1079–1115.
- Кулаков М.П.* Об одной модели миграционно связанных популяций с дальнедействующими взаимодействиями // Регион. проблемы. 2018. Т. 21. № 2. С. 52–60.
- Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.* Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас–пополнение в которых описывается функцией Рикера // Изв. вузов. ПНД. 2010. Т. 18. № 6. С. 25–41.
- Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.* Использование эффекта кластеризации в системах связанных отображений для описания динамики метапопуляций // Матем. биология и биоинформатика. 2015. Т. 10. № 1. С. 220–233.
- Кулаков М.П., Фрисман Е.Я.* Кластеризация и химеры в пространственной динамике популяций с возрастной структурой на кольцевом ареале // Регион. проблемы. 2017. Т. 19. № 4. С. 5–11.
- 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.

- Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Моделирование пространственно-временной динамики популяции с возрастной структурой и дальнедействующими взаимодействиями: синхронизация и кластеризация // Матем. биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 1. С. 1–18.
- Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Подходы к исследованию мультистабильности пространственно-временной динамики двухвозрастной популяции. // Изв. вузов. ПНД. 2020. Т. 28. № 6. С. 653–678.
- Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: анализ синхронизации циклов // Регион. проблемы. 2013. Т. 16. № 1. С. 5–15.
- 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.
- Неверова Г.П., Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Возникновение сложных режимов динамики численности в ходе эволюции структурированной лимитированной популяции // Генетика. 2020. Т. 56. № 6. С. 714–725.
- Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика. Новосибирск: Наука, 1977. 126 с.
- Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
- Фрисман Е.Я. Изменение характера динамики численности популяции: механизмы перехода к хаосу // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 4. С. 97–106.
- Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. 2009. Т. 45. № 9. С. 1277–1286.
- Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обзорение прикл. и пром. математики. 1994. Т. 1. № 6. С. 988–1008.
- Фрисман Е.Я., Тузинкевич А.В., Громова Н.П. “Пятнистость” пространственных структур популяции и происхождение видов как следствие динамической неустойчивости // Вестн. ДВО РАН. 1996. № 4. С. 120–129.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Изв. вузов. ПНД. 2010. Т. 18. № 2. С. 111–130.
- Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. I // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 1. С. 3–18.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Сер. А. Т. 2. № 1. С. 3–54.
- Шенелев 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.
- Axenovich T.I., Zorkoltseva I.V., Akberdin I.R., Beketov S.V., Kashtanov S.N., Zakharov I.A., Borodin P.M. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) // Heredity. 2007. V. 98(2). P. 99–105.
- Banerjee T., Dutta P.S., Zakharova A., Schöll E. Chimera patterns induced by distance-dependent power-law coupling in ecological networks // Phys. Rev. E. 2016. V. 94. № 032206.
- Barbosa P., Schultz J.C. Insect outbreaks. London and N.Y.: Acad. Press Inc., 1987. 578 p.
- Barton N., Briggs D., Eisen J., Goldstein D., Patel N. Evolution. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 2007. 649 p.
- Bertram J., Masek J. Density-dependent selection and the limits of relative fitness // Theor. Popul. Biol. 2019. V. 129. P. 81–92.
- Birch L.C. Selection in *Drosophila pseudoobscura* in relation to crowding // Evolution. 1955. V. 9. № 4. P. 389–399.
- Boonstra R., Boag P.T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. 1987. V. 41. P. 929–947.
- Burton O., Travis J. Landscape structure and boundary effects determine the fate of mutations occurring during range expansions // Heredity. 2008. V. 101. P. 329–340.
- Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N., Fox C.W. Evolution on ecological time-scales // Func. Ecol. 2007. V. 21(3). P. 387–393.
- Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ecology. 1971. V. 52(3). P. 469–474.
- Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936–9 // Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B, Biol. Sci. 1952. V. 236(638). P. 505–552.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38. P. 99–113.
- Comins H.N., Hassell M.P., May R.M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems // J. Anim. Ecol. 1992. V. 61. P. 735–748.
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection. Murray; London, 1859. 502 p.
- Ellner S. Environmental fluctuations and the maintenance of genetic diversity in age or stage-structured populations // Bull. Math. Biol. 1996. V. 58(1). P. 103–127.
- Endler J.A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata* // Evolution. 1980. V. 34. № 1. P. 76–91.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.

- Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L.* Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // *Ecol. Model.* 2011. V. 222. P. 1943–1950.
- Gaines M.S., Leroy R., McClenaghan Jr., Rose R.K.* Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* // *Evolution.* 1978. V. 32. № 4. P. 723–739.
- Gottlieb L.D.* Genetic stability in a peripheral isolate of *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* that fluctuates in population size // *Genetics.* 1974. V. 76(3). P. 551–556.
- Graham J.* Reproductive effect and r- and K-selection in two species of *Lacuna* (Gastropods: Prosobranchia) // *Mar. Biol.* 1977. V. 40. № 3. P. 217–224.
- Gyllenberg M., Hanski I.* Single-species metapopulation dynamics: a structured model // *Theor. Popul. Biol.* 1992. V. 42. № 1. P. 35–61.
- Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S.* Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model // *Math. Biosci.* 1993. V. 118. P. 25–49.
- Haldane J.B.S.* *The Causes of Evolution.* London: Longman Green, 1932. 235 p.
- Hanski I.A., Gaggiotti O.E.* *Ecology, genetics and evolution of metapopulations.* San Diego: Elsevier, 2004. 696 p.
- Hanski I., Gyllenberg M.* Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis // *Amer. Natur.* 1993. V. 142. № 1. P. 17–41.
- Huang T., Zhang H.* Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator-prey system // *Chaos, Solit., Fract.* 2016. V. 91. P. 92–107.
- Huang T., Zhang H., Hu Z., Pan G., Ma S., Zhang X., Gao Z.* Predator-prey pattern formation driven by population diffusion based on Moore neighborhood structure // *Adv. Diff. Equat.* 2019. V. 2019. № 1. P. 399.
- Kingman J.F.C.* A mathematical problem in population genetics // *Proc. Can. Phil. Soc.* 1961. V. 57. P. 574–582.
- Kolobov A.N., Frisman E.Y.* Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // *Ecol. Compl.* 2016. V. 27. P. 29–39.
- Liang D., Wu J., Zhang F.* Modelling population growth with delayed nonlocal reaction in 2-dimensions // *Math. Biosci. Eng.* 2005. V. 2. № 1. P. 111–132.
- Long Th., Long G.* The effects of r- and K-selection on components of variance for two quantitative traits // *Genetics.* 1974. V. 76. № 3. P. 567–573.
- MacNaughton S.J.* R- and K-selection in *Tipha* // *Amer. Natur.* 1975. V. 109. № 961. P. 251–261.
- Mallet J.* The struggle for existence. How the notion of carrying capacity, K, obscures the links between demography, Darwinian evolution and speciation // *Evol. Ecol. Res.* 2012. V. 14. P. 627–665.
- Oppo G.-L., Kapral R.* Discrete models for the formation and evolution of spatial structure in dissipative systems // *Phys. Rev. A.* 1986. V. 33. № 6. P. 4219.
- Pelletier F., Garant D., Hendry A.P.* Eco-evolutionary dynamics // *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* 2009. V. 364. P. 1483–1489.
- Pimentel D.* Population regulation and genetic feedback // *Science.* 1968. V. 159. P. 1432–1437.
- Pommerening A., Grabarnik P.* *Individual-based methods in forest ecology and management.* Cham: Springer Inter. Publ. 2019. 411 p.
- Reznick D.A., Bryga H., Endler J.A.* Experimentally induced life-history evolution in a natural population // *Nature.* 1990. V. 346(6282). P. 357–359.
- Reznick D.N., Bryga H.* Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). I. Phenotypic and genetic changes in an introduction experiment // *Evolution.* 1987. V. 41(6). P. 1370–1385.
- Rybalova E., Anishchenko V.S., Strelkova G.I., Zakharova A.* Solitary states and solitary state chimera in neural networks // *Chaos.* 2019. V. 29. № 071106.
- Sinervo B., Svensson E., Comendant T.* Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection // *Nature.* 2000. V. 406. P. 985–988.
- Stearns S.C.* The genetic basis of differences in life-history traits among six populations of mosquitofish (*Gambusia affinis*) that shared ancestors in 1905 // *Evolution.* 1983. V. 37(3). P. 618–627.
- Stearns S.C.* *The evolution of life histories.* Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. 264 p.
- Tuzinkevich A.V., Frisman E.Ya.* Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // *Ecol. Model.* 1990. V. 52. P. 207–223.
- Vasconcelos D.B., Viana R.L., Lopes S.R., Batista A.M., Pinto S.E. de S.* Spatial correlations and synchronization in coupled map lattices with long-range interactions // *Physica A.* 2004. V. 343. P. 201–218.
- 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 // *Nonlin. Dyn.* 2017. Vol. 87. № 3. P. 1589–1601.
- William, C.K., Moore R.J.* Phenotypic adaptation and natural selection in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in Australia // *J. Anim. Ecol.* 1989. P. 495–507.
- Wright S.* The genetical theory of natural selection: a review // *J. Hered.* 1930. V. 21. P. 340–356.
- Yamamichi M., Ellner S.P.* Antagonistic coevolution between quantitative and Mendelian traits // *Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci.* 2016. V. 283. 20152926.
- Yamamichi M., Hosono M.* Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect // *Evolution.* 2017. V. 71(2). P. 449–457.
- Yoshida T., Jones L.E., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston Jr. N.G.* Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system // *Nature.* 2003. V. 424. P. 303–306.

## **Mathematical Modeling of Population Dynamics Based on Recurrent Equations: Results and Prospects. P. II**

**E. Ya. Frisman<sup>1</sup>, O. L. Zhdanova<sup>1,2</sup>, M. P. Kulakov<sup>1</sup>, G. P. Neverova<sup>1,2, #</sup>, and O. L. Revutskaya<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,  
Sholom-Aleikhem st. 4, Birobidzhan, 679016 Russia*

*<sup>2</sup>Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,  
ul. Radio 5, Vladivostok, 690041 Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: galina.nev@gmail.com*

The second part of the article focuses on subjects devoted to mathematical modeling of the evolution of limited populations and migration affecting the dynamics of coupled populations and the patterns of their spatial distribution. The purpose of this article is to present developed approaches and mathematical discrete-time models to study emergence of multistability, synchronization and clustering in population systems.