

Неверова Галина Петровна

**Моделирование и исследование влияния внутривидовой
конкуренции разных возрастных групп на характер динамики
численности популяций**

Специальность 03.01.02 – биофизика

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук



Владивосток – 2011

**Работа выполнена в Учреждении Российской Академии наук Институте
комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН**

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Фрисман Ефим Яковлевич

Официальные оппоненты: доктор физико-математических наук, профессор
Цициашвили Гурами Шалвович
кандидат физико-математических наук, доцент
Жданова Оксана Леонидовна

Ведущая организация: Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова, кафедра биофизики
Биологического факультета (г. Москва)

Защита состоится « 18 » ноября 2011 года в 12⁰⁰ часов на заседании
диссертационного совета Д 005.007.02 в Институте автоматизации и процессов
управления ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 5.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института автоматизации и
процессов управления ДВО РАН.

Автореферат разослан « 14 » октября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Е.Л. Гамаюнов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Анализ характера и механизмов колебаний численности природных популяций продолжает оставаться одной из центральных проблем популяционной биологии. Открытие циклических и хаотических режимов в простейших моделях динамики биологических популяций (Ricker, 1954; Шапиро, 1972; May, 1974) дало новый важный импульс исследованиям природы популяционных колебаний. В частности, была показана возможность существования флуктуаций и хаоса в популяциях с возрастной структурой, в случае, когда средний за поколение коэффициент воспроизводства популяции достаточно высок, а популяция находится в условиях экологического плотностно-зависимого лимитирования роста численности (Hastings, 1992; Grover et al., 2000; Caswell, 2001; Фрисман, Ласт, 2005).

Биологами-популяционистами выделяются следующие типы плотностной регуляции, обусловленные внутривидовой конкуренцией: лимитирование выживаемости молодежи, лимитирование выживаемости старших возрастных классов, лимитирование рождаемости (Chitty, 1960, 1967; Дэвис, Кристиан, 1976; Пианка, 1981). Отмечается еще один (наименее исследованный) тип плотностной регуляции, когда рост численности популяции приводит к более позднему наступлению половой зрелости особей или к более позднему переходу пополнения в репродуктивную часть популяции.

В большинстве работ, посвященных математическому моделированию популяционной динамики, плотностная регуляция, как правило, описывается зависимостью того или иного демографического параметра от общей численности популяции, либо от численности одной возрастной группы, связанной с этим демографическим параметром (Шапиро, 1972; 1983; Фрисман и др., 1988; Фрисман, Скалецкая, 1994). При таком подходе обычно не учитывается, что возрастные группы могут конкурировать с разной интенсивностью за один и тот же ресурс. Однако, в природных популяциях такая ситуация наблюдается достаточно часто (Одум, 1975; Пианка, 1981) и безусловно требует подробного модельного исследования.

В предлагаемом диссертационном исследовании изучаются эволюционные сценарии возникновения колебательных и хаотических режимов в популяциях с

возрастной структурой, вызванных экологическим лимитированием, приводящим к дифференциальной внутривидовой конкуренции особей разных возрастных групп. Нелинейные взаимовлияния возрастных групп учитываются при формировании демографических параметров популяции. Выявляются принципиально новые эволюционные сценарии возникновения хаотических режимов динамики, и сравнивается эффективность различных путей (механизмов), которыми может осуществляться регуляция скорости роста популяции.

Цель работы. Качественное описание и исследование наиболее общих механизмов и сценариев динамики численности популяций с возрастной структурой, вызванных воздействием плотностно-зависимых факторов и внутривидовой конкуренцией возрастных групп, проявляющейся на разных стадиях жизненного цикла.

В ходе работы решаются следующие задачи.

1. Моделирование и исследование внутривидовой конкуренции особей разных возрастных групп, проявляющейся на разных стадиях жизненного цикла двухвозрастной популяции. Аналитическое и численное исследование условий возникновения и структуры колебательных и хаотических режимов популяционной динамики.
2. Моделирование и анализ влияния внутривидовой конкуренции особей разных возрастных групп на динамику численности двухвозрастной популяции с учетом изменения интенсивности полового созревания (или интенсивности перехода пополнения в репродуктивную часть популяции) с ростом численности популяции.
3. Моделирование и исследование влияния внутривидовой конкуренции особей разных возрастных групп на динамику численности популяции с трехлетним жизненным циклом.
4. Применение разработанных моделей к описанию и анализу динамики природных популяций.

Методы исследования. Математическая модель динамики численности популяции с возрастной структурой построена на основе идеологии моделей Лесли и Лефковича (Свирижев, Логофет, 1978; Логофет, 2002) с использованием аппарата рекуррентных уравнений (Шапиро, Луппов, 1983). Использовались классические методы исследования устойчивости систем и элементы качественной

теории бифуркаций, теории многочленов, вычислительные алгоритмы и компьютерные программы для исследования бифуркаций. Оценка параметров моделей проводилась на основе методов наименьших квадратов и безусловной оптимизации Левенберга-Маркварда.

Научная новизна. Подробно исследованы модели с дискретным временем, предназначенные для анализа динамики численности биологических популяций с возрастной структурой при наличии плотностно-зависимых факторов, приводящих к конкурентному взаимодействию различных возрастных классов.

Получена детальная картина качественного изменения динамического поведения популяции в зависимости от типа плотностной регуляции, определяющего процессы выживания и воспроизводства.

Впервые проведен подробный количественный анализ влияния внутривидовой конкуренции между возрастными классами на динамику численности реальных популяций. Предложен подход для оценки основных демографических параметров, характеризующих динамику природных популяций со сложной возрастной структурой на основе данных об общей численности.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Наиболее эффективными механизмами регуляции роста численности двухвозрастной популяции являются: уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Уменьшение выживаемости половозрелых особей не может служить эффективным механизмом сдерживания популяционного роста, однако этот тип регуляции способен существенно ослабить интенсивность и размах популяционных колебаний.
2. Увеличение периода времени, в течение которого особи достигают половой зрелости (или уменьшение интенсивности перехода пополнения в репродуктивную часть популяции), существенно расширяет зону параметрической устойчивости, и тем самым ведет к стабильному развитию популяции.
3. В лимитированных популяциях с различной рождаемостью у особей разных возрастов, составляющих репродуктивную группу, параметрическая область нерегулярной динамики тем шире, чем больше возрастные различия в коэффициентах воспроизводства. При этом рост репродуктивного

потенциала в некоторых ситуациях способен обеспечить переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам.

4. Применение динамических моделей для описания поведения численности охотничье-промысловых видов млекопитающих и оценка параметров моделей по данным учета животных позволяют количественно описать тенденции изменения численности связанные с особенностями внутривидовой конкуренции.

Теоретическая и практическая ценность работы. Описаны новые сценарии возникновения хаотических режимов популяционной динамики, связанных с внутривидовой конкуренцией возрастных групп, проявляющейся на разных стадиях жизненного цикла, и проведено детальное сравнение эффективности трех различных типов плотностной регуляции популяционного роста: лимитирование рождаемости, лимитирование выживаемости неполовозрелых или половозрелых особей.

Предложенный метод оценки параметров модели по данным об общей численности популяции может использоваться для анализа и описания динамики популяции с возрастной структурой. Полученные результаты по оценке параметров моделей конкретных популяций промысловых видов, могут быть применены при прогнозировании процесса развития этих популяций и оптимизации объема промыслового изъятия.

Апробация работы. Результаты диссертационной работы докладывались и обсуждались на 25 научных конференциях: International Union of Game Biologist XXVIII Congress, Упсала, Швеция, 2007; 6th European Nonlinear Dynamics Conference (ENOC-2008), Saint-Petersburg, Russia, 2008; 7th International Symposium on Wild Boar (*Sus scrofa*) and on Sub-order Suiformes. Sopron (Hungary), 2008; 4th International Scientific Conference on Physics and Control (Physcon 2009), Catania, Italy, 2009; 8th International Symposium on Wild Boar and Other Suids, York, UK, 2010; на Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Экоматмод-2009), Пушкино, 2009 г.; на III международной конференции "Математическая биология и биоинформатика", Пушкино, 2010 г.; на Дальневосточных математических школах - семинарах имени академика Е.В. Золотова, Хабаровск, 2005, 2008, Владивосток, 2006, 2007, 2009 гг.; на Дальневосточной конференции студентов, аспирантов и

молодых ученых по теоретической и прикладной математике, Владивосток, 2009 г.; на научной конференции «Природопользование на Дальнем Востоке России», Хабаровск, 2006 г.; на региональных школах - семинарах молодых ученых, аспирантов и студентов «Территориальные исследования Дальнего Востока», Биробиджан, 2005, 2007, 2009 гг.; «Современные проблемы регионального развития», Биробиджан, 2006, 2008, 2010 гг.; на Научно-практической конференции, посвященной 10-летию заповедника «Бастак», Биробиджан, 2007 г.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 6 статей в журналах, входящих в Перечень изданий ВАК РФ.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав и заключения. Работа изложена на 145 страницах машинописного текста, содержит 69 иллюстраций и 12 таблиц. Список литературы включает 170 наименований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** излагается предмет исследования диссертации, дается обоснование его актуальности, ставятся основные цели и пути их достижения. Дается краткое содержание разделов диссертации и обзор работ по теме диссертации.

В **главе 1** исследуются и сравниваются результаты воздействия различных типов плотностной регуляции, приводящих к внутривидовой конкуренции на характер динамики численности популяций. Популяция рассматривается как совокупность двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Акцент делается на конкурентное взаимодействие между возрастными классами. Результаты могут рассматриваться как обобщение работ (Шапиро, 1972, 1983; Фрисман и др., 1988; Фрисман, Скалецкая, 1994).

В **§ 1.1** приводятся уравнения динамики численности двухвозрастной лимитированной популяции:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n)y_n \\ y_{n+1} = s(x_n, y_n)x_n + v(x_n, y_n)y_n \end{cases} \quad (1)$$

где x – численность младшего возрастного класса, y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, $a(x, y)$ – функция, характеризующая зависимость

рождаемости от численностей возрастных классов, $s(x, y)$, $v(x, y)$ – функции, определяющие зависимость выживаемости неполовозрелых и половозрелых особей от соответствующих численностей.

Предполагается, что функции $a(x, y)$, $s(x, y)$, $v(x, y)$ монотонно убывают и стремятся к нулю при бесконечном возрастании каждого из аргументов. Тем самым в модели учитывается плотностно-зависимое лимитирование роста численности популяции.

В §§ 1.2, 1.3, 1.4 исследуются частные случаи модели (1), когда два параметра фиксируются, а третий описывается экспоненциальной функцией. Каждая из задач соответствует определенному типу плотностной регуляции:

- лимитирующие факторы роста численности популяции воздействуют только на рождаемость популяции: $a(x, y) = a_0 \cdot e^{-\alpha x - \beta y}$, $s(x_n, y_n) = s = const$, $v(x_n, y_n) = v = const$;

- действие лимитирующих факторов сосредоточено на стадии неполовозрелого возрастного класса: $a(x_n, y_n) = a = const$, $s(x, y) = s_0 e^{-\alpha x - \beta y}$, $v(x_n, y_n) = v = const$;

- лимитирующие факторы роста численности популяции действуют только в репродуктивной части популяции: $a(x_n, y_n) = a = const$, $s(x_n, y_n) = s = const$, $v(x, y) = v_0 e^{-\alpha x - \beta y}$,

где a_0 – репродуктивный потенциал популяции ($a_0 > 0$), s_0 и v_0 выживаемости молодежи и старшего возрастного класса при отсутствии лимитирующих факторов ($0 < v_0 \leq 1, 0 < s_0 \leq 1$), α ($\alpha \geq 0$) и β ($\beta \geq 0$) – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей младшего и половозрелого возрастного класса на соответствующий демографический параметр. При фиксированных значениях параметров естественны следующие ограничения: $a > 0$, $0 < v \leq 1$, $0 < s \leq 1$, где a – коэффициент рождаемости, s и v – выживаемости молодежи и старшего возрастного класса.

Для каждого из указанных частных случаев изучаются возникающие динамические режимы, выявляются области значений параметров модели, при которых у системы есть устойчивое положение равновесия, определяется количество устойчивых равновесных точек, анализируются возникающие циклические и хаотические режимы динамики (характер колебаний и их размах).

Проводится классификация возможных сценариев потери устойчивости в зависимости от значений параметра, характеризующего интенсивность конкурентного взаимодействия между возрастными классами.

В § 1.5 проводится сравнение различных типов плотностной регуляции, делаются содержательные биологические выводы, вытекающие из качественных свойств модели. Показано, что наиболее эффективными механизмами регуляции роста численности являются: уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Зона параметрической устойчивости популяции может существенно увеличиться, если коэффициент рождаемости будет уменьшаться не только с ростом численности половозрелых особей, но еще и с ростом численности приплода. Однако, такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при слабом воздействии, не превосходящим регуляторную роль взрослых особей, поскольку рост численности, в совокупности с увеличением репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию (рис. 1).

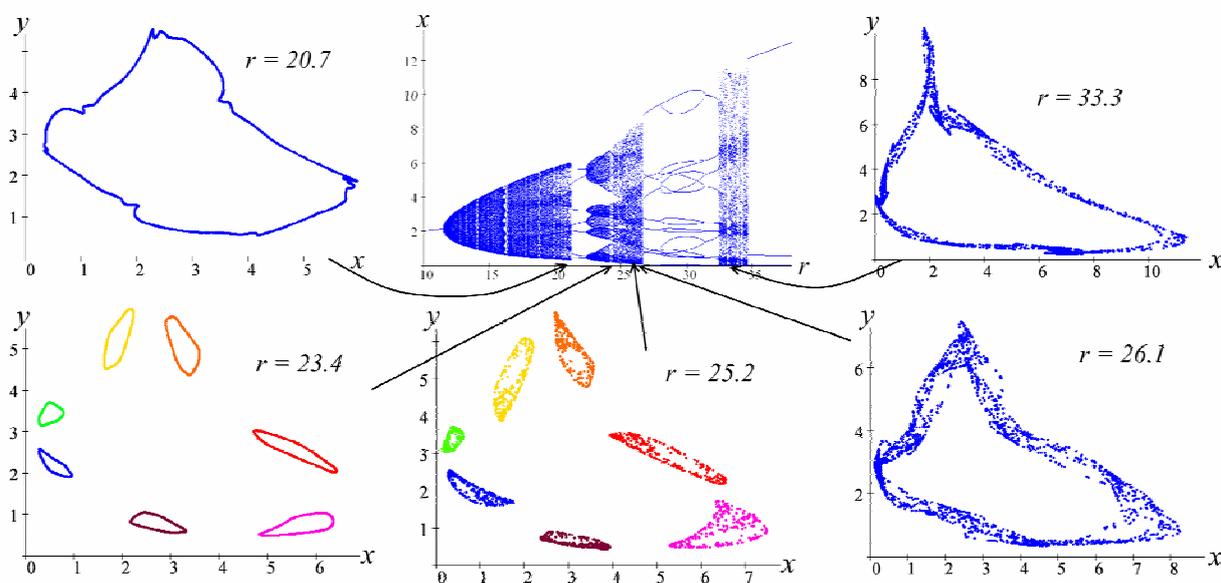


Рис. 1. Бифуркационная диаграмма дополнена фазовыми портретами, соответствующими конкретным значениям параметра $r = as$, при плотностном лимитировании рождаемости

Аналогично, увеличивает область параметрической устойчивости популяции добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и небольшое лимитирование взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых). Вместе с тем,

регуляция выживаемости молодежи преимущественно взрослыми особями оказывается мало эффективна: область устойчивости сильно сужается, и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные биениям. Комплексное влияние возрастных классов на выживаемость старших возрастов способно, существенно ослабить интенсивность и размах популяционных колебаний.

В **главе 2** модель (1) дополняется членом, позволяющим учитывать длительность периода, в течение которого особи достигают половозрелости (Lefkovitch, 1965; Динамическая теория биологических популяций, 1974; Свирежев, Логофет, 1978; Логофет, Белова, 2007). Введение данной модификации в совокупности с гипотезой о том, что все половозрелые особи обладают одинаковым репродуктивным потенциалом, позволяет сделать исследуемую модель более универсальной, поскольку при таком подходе она может быть применена к описанию и анализу динамики численности биологической популяции с произвольной возрастной структурой.

В § 2.1 приводится описание модели динамики численности двухвозрастной популяции с учетом интенсивности полового созревания

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n + dx_n \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n \end{cases}, \quad (2)$$

где x – численность младшего возрастного класса, y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, a – коэффициент рождаемости, параметр d описывает ту часть класса, которая, повзрослев, остается в нем же, s характеризует ту часть младшего класса, которая повзрослев, перешла в старшую группу, v – параметр выживаемости репродуктивных особей. На фиксированные значения параметров действуют следующие ограничения: $a > 0$, $0 < v \leq 1$, $0 < s \leq 1$, $0 < d \leq 1$, $s + d \leq 1$.

В §§ 2.2, 2.3, 2.4 исследуются частные случаи модели (2), соответствующие определенному типу плотностной регуляции, когда один из демографических параметров является функцией, зависящей от плотности популяции, а остальные зафиксированы. Функции, характеризующие зависимость значений параметров от численности возрастных классов популяции, выбраны по аналогии с моделью Рикера (Ricker, 1954):

$$a(x, y) = a_0 \cdot e^{-\alpha x - \beta y}, \quad s(x, y) = s_0 e^{-\alpha x - \beta y}, \quad d(x, y) = d_0 e^{-\alpha x - \beta y}, \quad v(x, y) = v_0 e^{-\alpha x - \beta y},$$

где в условиях неограниченности ресурсов a_0 – репродуктивный потенциал популяции, коэффициент задержки d_0 описывает ту часть класса, которая, повзрослев, остается в нем же, s_0 характеризует ту часть младшего класса, которая повзрослев перешла в старшую группу, v_0 – параметр выживаемости репродуктивных особей. α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на соответствующий демографический параметр.

Проводится исследование стационарных состояний моделей на устойчивость, анализируются возникающие циклические и хаотические режимы динамики. Проводится классификация возможных сценариев потери устойчивости в зависимости от значений параметра, характеризующего интенсивность конкурентного взаимодействия между возрастными классами.

В § 2.5 в модель (2) вводится модификация, позволяющая описывать наблюдаемую в природе ситуацию, когда увеличение плотности популяции приводит к тому, что половая зрелость у особей наступает позже:

$$d(x, y) = \mathfrak{A}(1 - e^{-\alpha x - \beta y}), \quad s(x, y) = \mathfrak{E}e^{-\alpha x - \beta y},$$

где \mathfrak{E} – коэффициент выживаемости особей, которые, повзрослев, остались в предрепродуктивной группе, и тех, что в данном сезоне достигли половозрелости.

Результаты моделирования такого эффекта показали, что возникновение сложных динамических режимов, а именно квазициклических и хаотических колебаний, в первую очередь, определяются регуляторным воздействием численности младшего возрастного класса.

В § 2.6 анализируется влияние усложнения возрастной структуры, связанное с более поздним наступлением половой зрелости, на динамику численности популяции. Проводится сравнение возникающих динамических режимов для различных способов воздействия лимитирующих факторов, делаются биологически содержательные выводы.

Показано, что увеличение периода времени в течение, которого организм достигает половой зрелости, существенно расширяет зону параметрической устойчивости популяции (рис. 2).

В главе 3 исследуется модель динамики численности популяции с различной рождаемостью у особей разных возрастов, составляющих репродуктивную группу под воздействием плотностно-зависимых факторов.

Модели такого типа могут быть применены к описанию и анализу динамики трехлетних растений, некоторых видов насекомых и животных. Они частично рассматривались в работах (Динамическая теория биологических популяций, 1974; Шапиро, Скалецкая, Фрисман, 1979). В данном исследовании проведено последовательное изучение всех типов плотностной регуляции, возникающей в процессе внутривидового конкурентного взаимодействия между тремя возрастными классами.

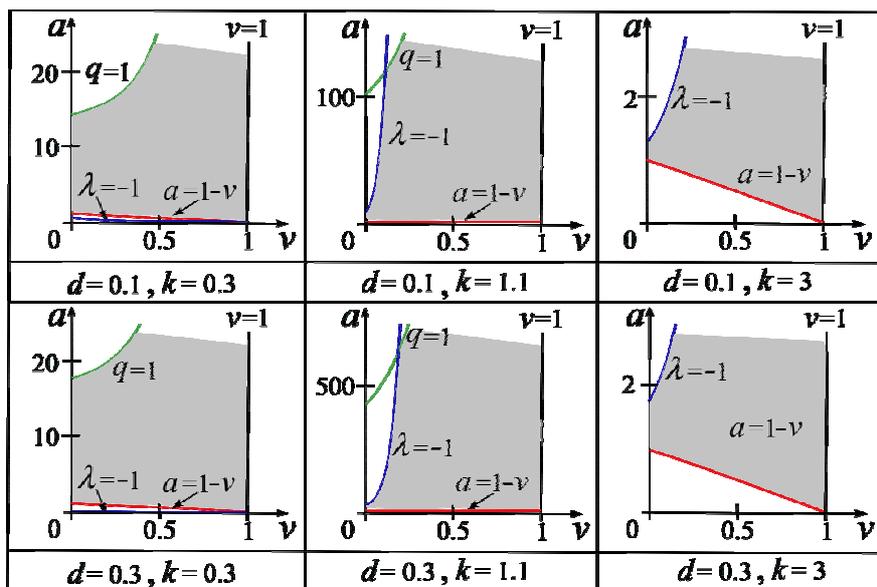


Рис. 2. Расширение области устойчивости нетривиального решения модели (2) при фиксированных значениях параметра $k = \beta/(a\alpha)$, связанное с ростом коэффициента d (случай плотностного лимитирования выживаемости молоди). Границы области устойчивости найдены на основе следующего утверждения: корни характеристического уравнения $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$ принадлежат кругу $|\lambda| < 1$ если и только если $|p| - 1 < q < 1$

В § 3.1 двухкомпонентная модель (1) модифицируется для описания динамики численности трехлетних популяций, в которых половозрелые особи разного возраста имеют различный коэффициент рождаемости:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_1(x_n, y_n, z_n)y_n + a_2(x_n, y_n, z_n)z_n \\ y_{n+1} = s(x_n, y_n, z_n)x_n \\ z_{n+1} = v(x_n, y_n, z_n)y_n \end{cases}, \quad (3)$$

где x_n, y_n, z_n – численности младшего (неполовозрелого), среднего и старшего (половозрелых) классов в n -й год, соответственно. $a_1(x, y, z)$ и $a_2(x, y, z)$ – функции характеризующие воспроизводительную способность средней и старшей групп половозрелых особей. $s(x, y, z)$ и $v(x, y, z)$ – функции выживаемости среднего и старшего возрастного класса.

В §§ 3.2, 3.3, 3.4, 3.5 исследуются возникающие динамические режимы при плотностном лимитировании рождаемости каждой из репродуктивной групп (лимитирование рождаемости среднего возрастного класса: $a_1(x, y, z) = \tilde{a}_1 \cdot e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y - \gamma \cdot z}$, $a_2(x, y, z) = \mathfrak{K}_2$, $s(x, y, z) = s$, $v(x, y, z) = v$; лимитирование рождаемости старшего возрастного класса: $a_1(x, y, z) = \mathfrak{K}_1$, $a_2(x, y, z) = \tilde{a}_2 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y - \gamma \cdot z}$, $s(x, y, z) = s$, $v(x, y, z) = v$), выживаемости молодежи ($a_1(x, y, z) = \mathfrak{K}_1$, $a_2(x, y, z) = \mathfrak{K}_2$, $s(x, y, z) = s_0 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y - \gamma \cdot z}$, $v(x, y, z) = v$) и выживаемости старшего возрастного класса ($a_1(x, y, z) = \mathfrak{K}_1$, $a_2(x, y, z) = \mathfrak{K}_2$, $s(x, y, z) = s$, $v(x, y, z) = v_0 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y - \gamma \cdot z}$), соответственно. \mathfrak{K}_1 и \mathfrak{K}_2 – коэффициенты, характеризующие воспроизводительную способность средней и старшей групп половозрелых особей. Эти параметры включают индивидуальную плодовитость, долю самок в популяции, выживаемость на ранних стадиях развития. s и v – коэффициенты выживаемости среднего и старшего возрастного класса. \tilde{a}_1 и \tilde{a}_2 – репродуктивный потенциал средней и старшей группы, соответственно, s_0 , v_0 – выживаемости среднего и старшего класса в условиях неограниченности ресурсов. Влияние внутривидовой конкуренции на демографические параметры описывается с помощью функции $e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y - \gamma \cdot z}$, где α , β и γ – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей младшего, среднего и старшего возрастных классов на соответствующий демографический параметр.

Проводится исследование стационарных точек моделей на устойчивость, анализируются возникающие режимы динамики.

В § 3.6 анализируется влияние изменений репродуктивных коэффициентов возрастных групп в совокупности с различными типами плотностной регуляции на возможные режимы динамики численности популяции. Показано, что в популяциях с отличающимся коэффициентом рождаемости у половозрелых особей разного возраста воздействие лимитирующих факторов приводит к тому, что нерегулярная динамика возникает, когда коэффициент рождаемости у одной из половозрелых групп намного больше чем у другой. Более того, рост репродуктивного потенциала в некоторых ситуациях способен обеспечить переход «от хаоса к порядку» (рис. 3) и даже привести к устойчивым динамическим режимам.

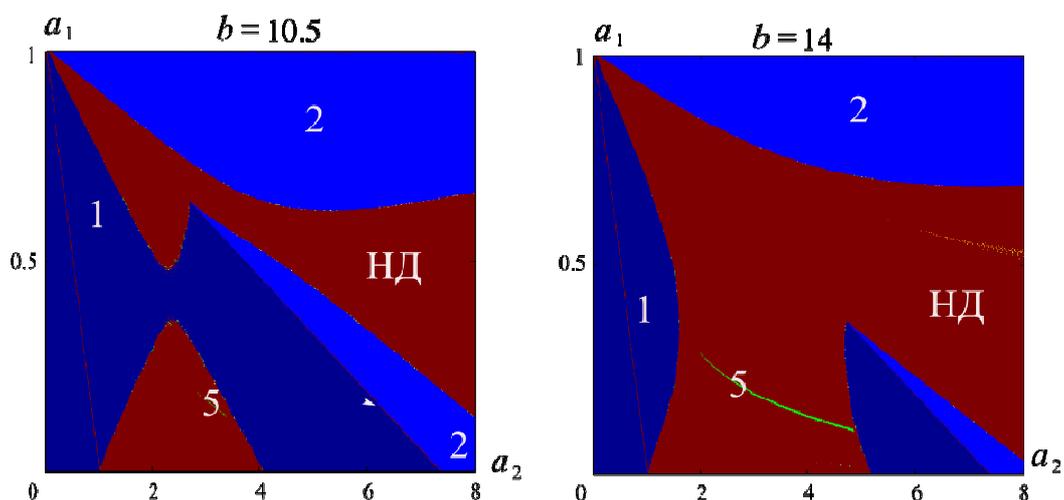


Рис.3. Карты динамических режимов при различных значениях параметра $b = \gamma / \beta$ в случае лимитирования выживаемости старших особей, где $a_1 = s\mathcal{E}_1$, $a_2 = s\mathcal{E}_2$. Цифрами отмечены периоды наблюдаемых колебаний, НД – нерегулярная динамика

Глава 4 посвящена проверке согласования результатов моделирования с реальными данными. Математические модели применены к описанию динамики численности популяций промысловых млекопитающих. На основе оценок параметров моделей анализируются механизмы возникновения колебаний численности, характер этих колебаний, их причины и следствия. Кроме этого, предложенная популяционная модель адаптирована к описанию демографических процессов в регионе и применена к анализу динамики численности населения Еврейской автономной области (ЕАО).

В § 4.1 модель (1) применяется к описанию динамики численности промысловых видов животных, характеризующихся быстрым наступлением половой зрелости (заяц, енотовидная собака, белка). Параметры моделей оценивались методом Левенберг-Маркварда. Найденным коэффициентам дана биологическая интерпретация. Предлагается метод оценки основных демографических параметров, характеризующих динамику природных популяций с возрастной структурой, на основе данных об общей численности.

В § 4.2 получены оценки параметров модели (2) для описания динамики численности промысловых популяций, характеризующихся сложной возрастной структурой (например, кабан, лисица, волк, изюбрь) (рис. 4).

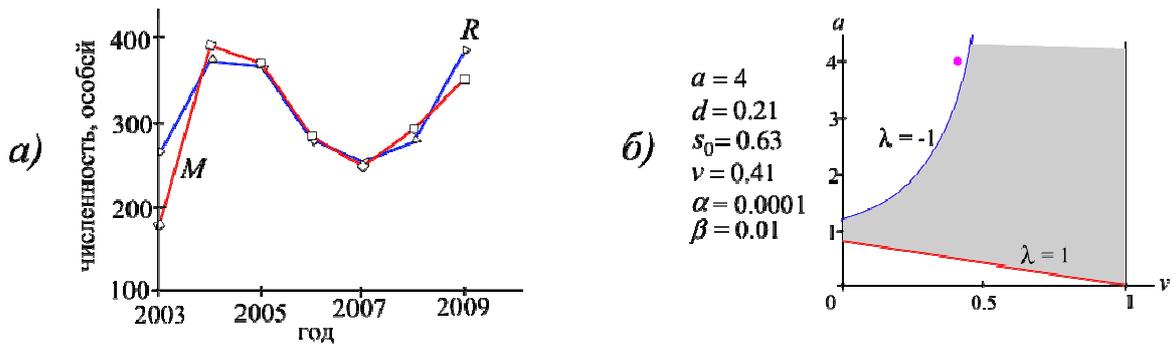


Рис.4. (а) Динамика численности кабана, обитающего на территории «Ирбис», где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели. (б) Область устойчивости равновесного решения модели (2) при плотностном лимитировании выживаемости молоди с оцененными коэффициентами в плоскости параметров (v, a) . Точка имеет координаты $(0.41, 4)$ и соответствует найденным оценкам параметров

В § 4.3 двухкомпонентная модель с учетом интенсивности пополнения старшего возрастного класса применяется к описанию динамики численности населения региона. На основе статистических данных о численности населения ЕАО оценены параметры модели. Показано, что в данной модели возможно появление нерегулярной динамики в связи с потерей устойчивости нетривиального равновесия через границы $q = 1$ и $\lambda = -1$ (рис. 5).

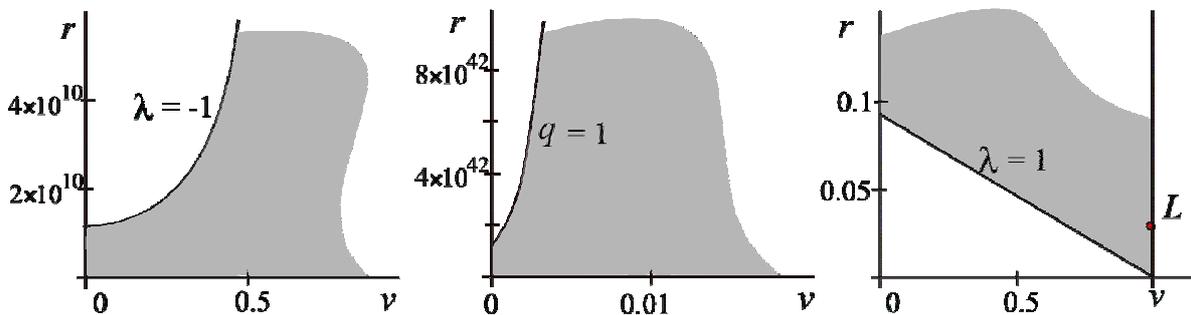


Рис. 5. Границы устойчивости равновесного решения с оцененными коэффициентами в плоскости параметров (v, r) , $r = as$. Точка L имеет координаты $(0.98, 0.03)$ и соответствует найденным оценкам параметров

Однако колебательные режимы численности наблюдаются при очень высоких значениях параметра $r = as$, что не свойственно для человека. В плоскости параметров (v, r) , точка L , соответствующая найденным оценкам параметров, расположена в области устойчивости рядом с границей $\lambda = 1$ (рис.5). Естественно, что изменение значений параметров модели, при котором произойдет бифуркационный переход через эту границу в область устойчивости тривиального равновесия, будет сопровождаться снижением численности населения, вплоть до полного вырождения.

Вместе с тем, для такого перехода требуется существенное и нереалистичное уменьшение рождаемости и повышение смертности и эмиграции. В силу этого, учитывая, что текущая численность выше, чем в стационарной точке L , и предполагая сохранение существующих тенденций в регионе, следует ожидать некоторое небольшое снижение численности населения с последующей стабилизацией.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

В рамках диссертации исследована дискретная по времени математическая модель динамики численности популяции с возрастной структурой. Найдены условия существования и устойчивости стационарных точек модели при различных типах плотностной регуляции роста численности. В пространстве модельных параметров выделены области с различными типами динамики, построены подробные параметрические портреты системы.

Основные результаты проведенного исследования:

1. Определены условия существования и устойчивости неподвижных точек, найдены области различных периодических и нерегулярных динамических режимов, построены параметрические портреты.
2. Показано, что наиболее эффективными механизмами регуляции роста численности являются: уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Комплексное влияние возрастных классов на выживаемость старших возрастов способно, существенно ослабить интенсивность и размах популяционных колебаний.
3. Показано, что увеличение периода времени в течение, которого особи достигают половой зрелости, существенно расширяет зону параметрической устойчивости популяции. При таком типе плотностной регуляции снижение выживаемости старших особей в связи с ростом численности неполовозрелых особей, а также увеличение репродуктивного потенциала способны стабилизировать возникающие колебания.
4. В лимитированных популяциях с различной рождаемостью у особей разных возрастов, составляющих репродуктивную группу, параметрическая область нерегулярной динамики тем больше, чем больше возрастные различия в

коэффициентах воспроизводства. При этом рост репродуктивного потенциала в некоторых ситуациях способен обеспечить переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам.

5. Проведена апробация теоретических моделей на основе данных о численности природных популяций. Показано, что предложенные модели с учетом внутривидовой конкуренции в области биологически значимых значений параметров способны демонстрировать динамику численности популяций, наблюдаемую в живой природе.
6. Предложен метод оценки основных демографических параметров, характеризующих динамику природных популяций со сложной возрастной структурой на основе данных об общей численности.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ

1. Ревуцкая, О.Л., Неверова, Г.П., Фрисман, Е.Я. Математическое моделирование динамики численности и оценка репродуктивного потенциала популяции изюбра, обитающей на территории Среднего Приамурья // Региональные проблемы. 2007. № 8. С. 30-37.
2. Фрисман, Е.Я., Ревуцкая, О.Л., Неверова, Г.П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала // Биологические ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН /под ред. Ю.Н. Журавлева. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С.184-202.
3. Frisman, E.Ya., Revutskaya O.L., Neverova, G.P. Population Dynamics of Hunting Mammals in Russian Middle Priamurye: Mathematical Modeling and Estimation of Resource potential // International Union of Game Biologist XXVIII Congress, August 13-18, 2007, Uppsala (Sweden). Uppsala, 2007. P. 129
4. Revutskaya, O.L., Neverova, G.P., Frisman, E.Ya. Model analysis the wild boar population number dynamics in the Russian Middle Priamurye // 7th International Symposium on Wild Boar (*Sus scrofa*) and on Sub-order Suiforme, August 28-30, 2008, Sopron (Hungary). Sopron, 2008. P.45.

5. Revutskaya, O., Neverova, G., Frisman, E. Dynamics modes of a number in density-dependent two-age-structured model // 6th European Nonlinear Dynamics Conference (ENOC-2008), June 30–July 4, 2008, Saint-Petersburg (Russia). Saint-Petersburg, 2008. P.107
6. Неверова, Г.П., Фрисман, Е.Я. Сложные режимы динамики модели двухвозрастной популяции с плотностно-зависимой регуляцией выживаемости молодежи // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т.11, №1(7). С.1546-1553. (Из перечня ВАК РФ).
7. Revutskaya, O.L., Neverova, G.P. and Frisman, E.Y. Complex modes of population number dynamics with age and sex structures // 4th International Scientific Conference on Physics and Control (Physcon 2009), September 1-4, 2009, Catania: University Campus, Italy. Catania, 2009. P.104.
8. Неверова, Г.П., Фрисман, Е.Я. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции с плотностным лимитированием выживаемости молодежи // Материалы Национальной конференции с международным участием, 1-5 июня 2009 г., Пущино. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2009. С. 186-187.
9. Фрисман, Е.Я., Ревуцкая, О.Л., Неверова, Г.П. Сложные режимы динамики численности популяции с возрастной и половой структурой // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431, № 6. С. 844–848. (Из перечня ВАК РФ).
10. 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. (Из перечня ВАК РФ).
11. Фрисман, Е.Я., Ревуцкая, О.Л., Неверова Г.П. Моделирование динамики лимитированной популяции с возрастной и половой структурой // Математическое моделирование. 2010. Том 22, № 11. С. 65-78. (Из перечня ВАК РФ).
12. Неверова, Г.П. Применение двухкомпонентной модели к описанию демографической динамики // Информатика и системы управления. 2010. №4(26). С. 22-35. (Из перечня ВАК РФ).
13. Неверова, Г.П. Режимы динамики двухкомпонентной модели Лефковича с плотностным лимитированием пополнения репродуктивной группы // Доклады Третьей международной конференции "Математическая биология

- и биоинформатика", 10-15 октября 2010 г. Пущино. М: МАКС Пресс, 2010. С. 206-207.
14. Неверова, Г.П. Сложные режимы динамики популяции с трехгодичным циклом жизни //XXXV Дальневосточная математическая школа-семинар имени академика Е.В. Золотова, 31 августа-5 сентября 2010г. Владивосток: сб. докл. [электронный ресурс]. Владивосток: ИАПУ ДВО РАН, 2010. С. 307-313.
15. Frisman, E.Ya., Neverova, G.P., Revutskaya, O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // Ecological Modelling. 2011. 222. P. 1943-1950. (Из перечня ВАК РФ).

Личный вклад автора. Результаты, составляющие основное содержание диссертации, получены автором самостоятельно. В работах, выполненных в соавторстве, автору принадлежат следующие результаты: в публикациях [1-4] автором разработано программное обеспечение, проведены вычислительные эксперименты и частично дана биологическая интерпретация результатов. В [5-11, 15] автору принадлежит исследование модели динамики численности двухвозрастной популяции с экспоненциальным видом зависимости демографических параметров от численности. Работы, опубликованные в статьях [12-14], выполнены автором самостоятельно.

Неверова Галина Петровна

**Моделирование и исследование влияния
внутривидовой конкуренции разных возрастных групп
на характер динамики численности популяций**

Автореферат

Подписано к печати 11.10.2011 Усл. п. л. 1.0. Уч-изд л. 1.0.
Формат 60x84/16. Тираж 100. Заказ 33/2011

Издано ИКАРП ДВО РАН, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4.
Отпечатано типографией дальневосточной государственной социально-
гуманитарной академии по адресу: г. Биробиджан, ул. Широкая, 70-а,
к. 115, тел. 4-01-46.