

**Пятая Национальная научная конференция
с международным участием
«Математическое моделирование в экологии»**

16-20 октября 2017 г.

Пушино

**ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ
РЕСУРСОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ
ПОПУЛЯЦИИ**

Г.П. Неверова, Е.Я. Фрисман

*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
Владивосток*

МОДЕЛЬ МОРАНА–РИКЕРА

$$x_{n+1} = ax_n \exp\left(-\sum_{i=0}^m b_i x_{n-i}\right)$$

x_n численность популяции, с которой она вступает в n -ый период размножения,

n номер сезона размножения,

a репродуктивный потенциал популяции,

$\exp\left(-\sum_{i=0}^m b_i x_{n-i}\right)$ характеризует экологическое лимитирование роста численности популяции,

m величина временного лага – число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ПРИ $m=1$

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1})$$

b_0 характеризует интенсивность плотностно-зависимого экологического лимитирования в условиях ограничения ресурсов, приходящихся на одну особь популяции,

b_1 характеризует степень уменьшения величины необходимых ресурсов, связанного с их потреблением предыдущим поколением. Уменьшение ресурсов, может быть, в частности, интерпретировано, как эквивалентное снижение репродуктивного потенциала текущего поколения

Поскольку $t = 1$, то неявно предполагается, что за время, протекающее между двумя сезонами размножения, ресурсы, необходимые для жизнедеятельности популяции, способны восстановиться

СИСТЕМА УРАВНЕНИЙ С 2 ПАРАМЕТРАМИ

$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n - \rho \cdot y_n) \\ y_{n+1} = x_n \end{cases} \quad (1)$$

$$y_n = x_{n-1}, \quad b_0 \cdot x_n \rightarrow x_n, \quad b_0 \cdot y_n \rightarrow y_n, \quad \rho = b_1 / b_0$$

ρ характеризует относительный «вклад» предыдущего поколения в экологическое плотностно-зависимое лимитирование воспроизводства популяции

Если $\rho < 1$ ($b_1 < b_0$) то вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции не превосходит вклада текущего поколения, а ресурсы, используемые популяцией для жизнедеятельности, успевают существенно восстановиться за время, протекающее между сезонами размножения .

Если $\rho > 1$ ($b_1 > b_0$) , тогда вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции больше вклада текущего поколения, и чем больше ρ относительно 1, тем меньше ресурсов достанется следующему поколению.

ОБЛАСТЬ УСТОЙЧИВОСТИ

Нетривиальное
равновесие:

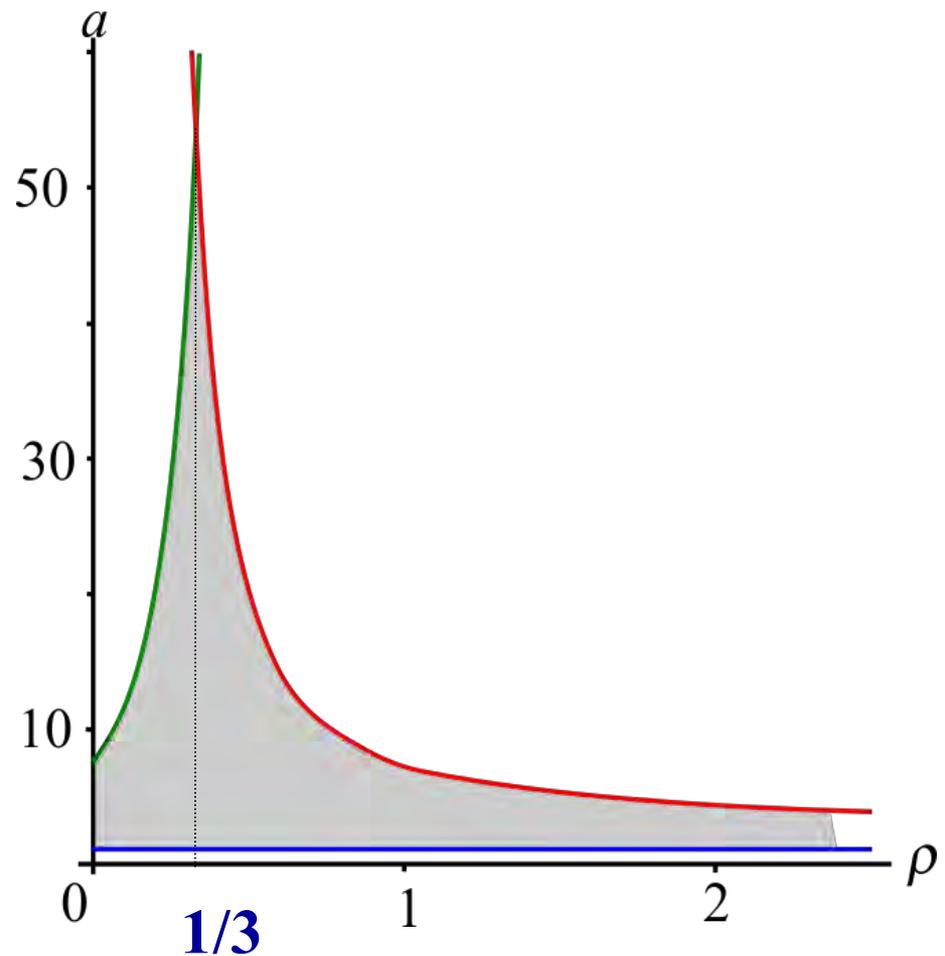
$$\bar{x} = \bar{y} = \frac{1}{1 + \rho} \ln a$$

Границы области
устойчивости:

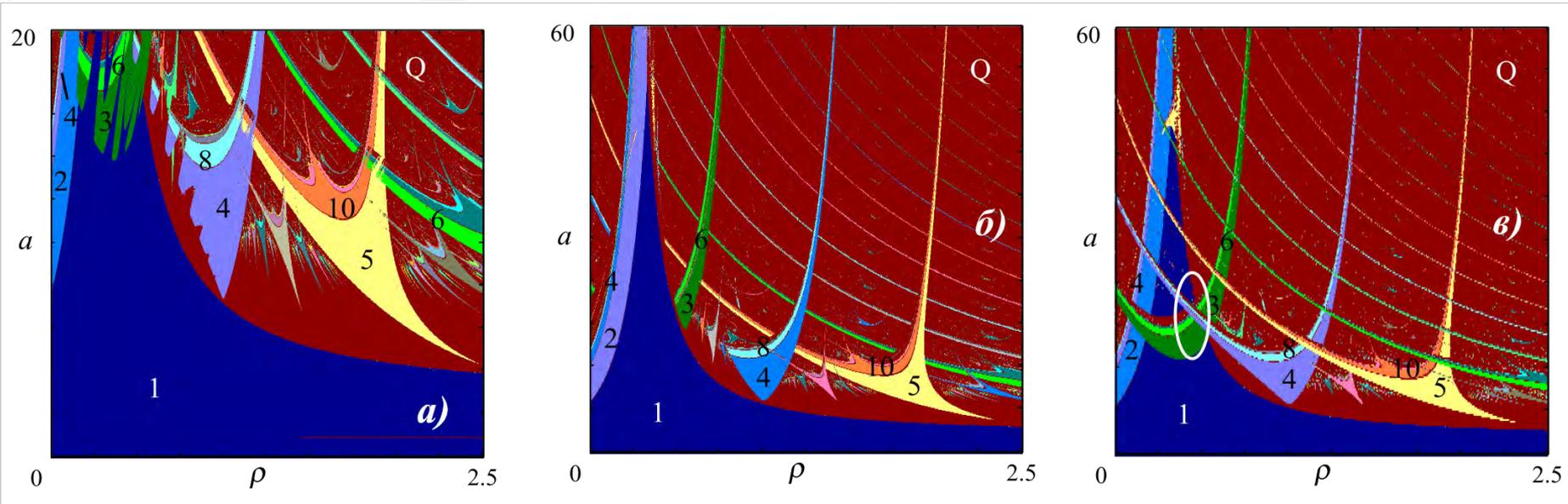
$$a = \exp\left(\frac{2(\rho + 1)}{\rho - 1}\right)$$

$$a = \exp\left(\frac{\rho + 1}{\rho}\right)$$

$$a = 1$$



АСИМПТОТИЧЕСКИЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ



Карты динамических режимов: а) при начальном приближении $x_0 = y_0 = 10$, б) при начальном приближении, принадлежащем бассейну притяжения устойчивого равновесия; в) при начальном приближении, принадлежащем бассейну притяжения цикла длины 3. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых предельных циклов, Q – квазипериодическая динамика.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ПРИ $m=2$

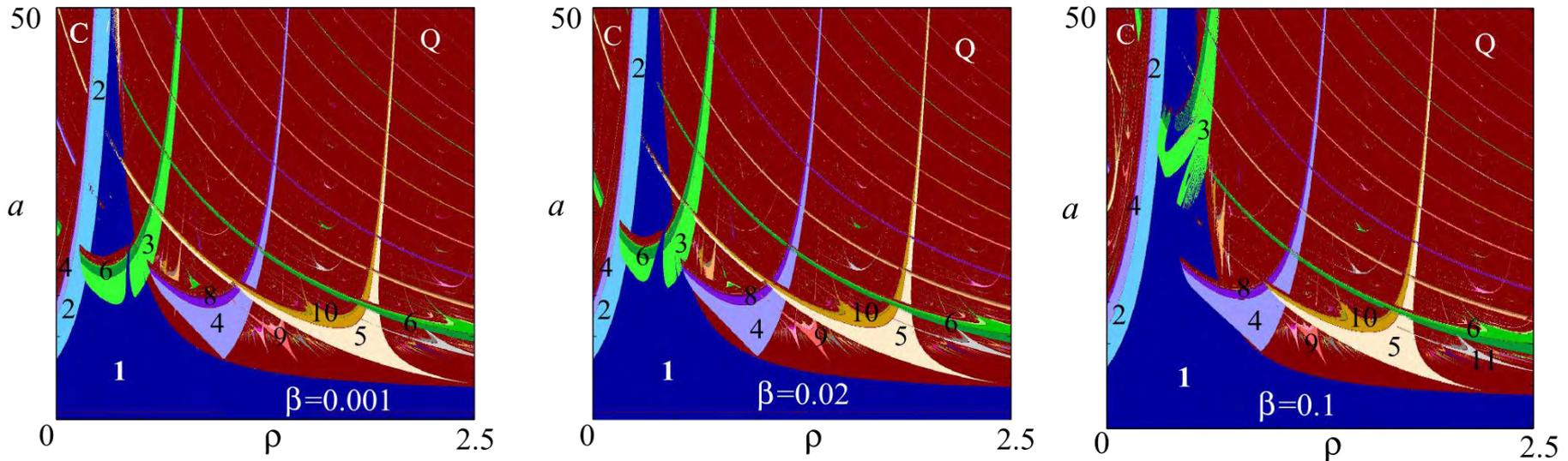
$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1} - b_2 x_{n-2})$$

**Замена
переменных
и параметров:**

$$y_n = x_{n-1}, \quad z_n = x_{n-2}, \quad b_0 \cdot x_n \rightarrow x_n, \quad b_0 \cdot y_n \rightarrow y_n, \\ b_0 \cdot z_n \rightarrow z_n \quad \rho = b_1 / b_0, \quad \beta = b_2 / b_0$$

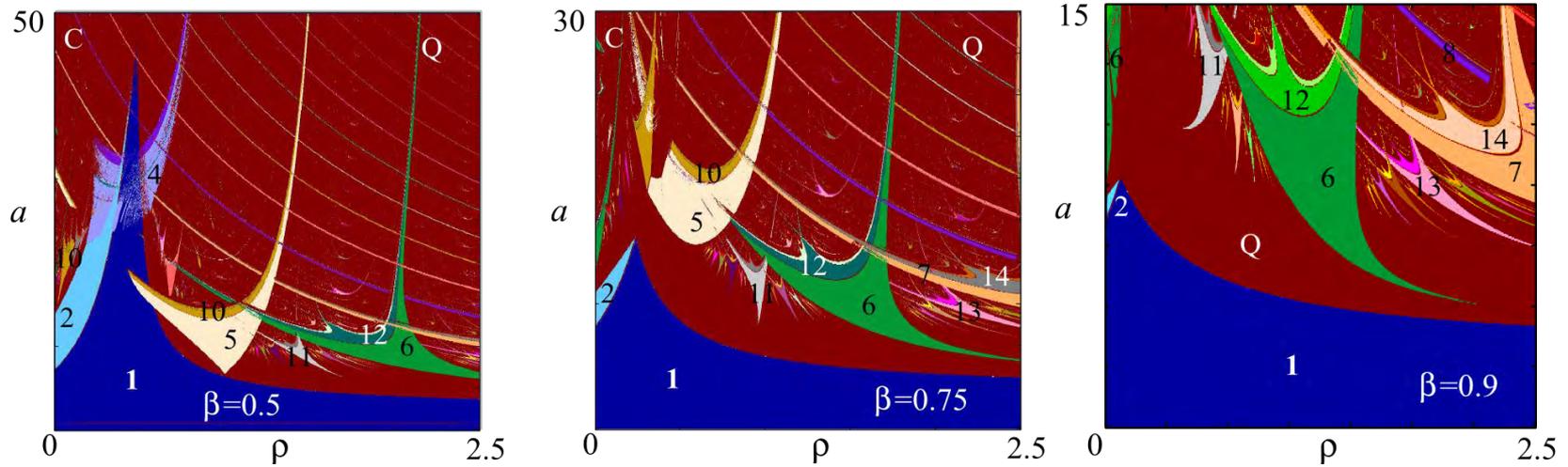
$$\begin{cases} x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n - \rho y_n - \beta z_n) \\ y_{n+1} = x_n \\ z_{n+1} = y_n \end{cases} \quad (2)$$

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $0 < \beta \leq 0.25$



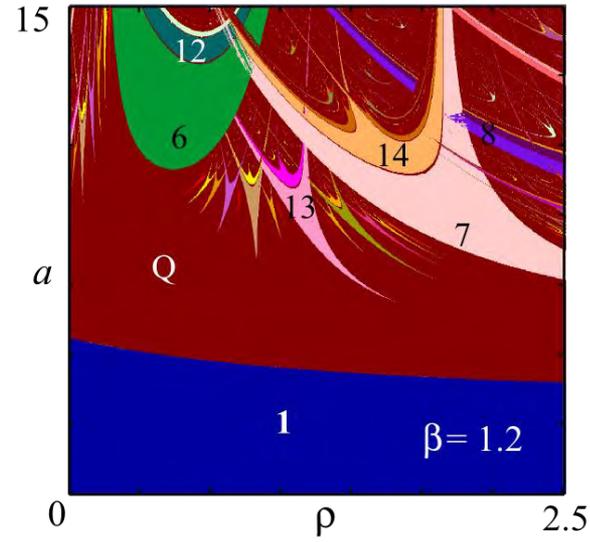
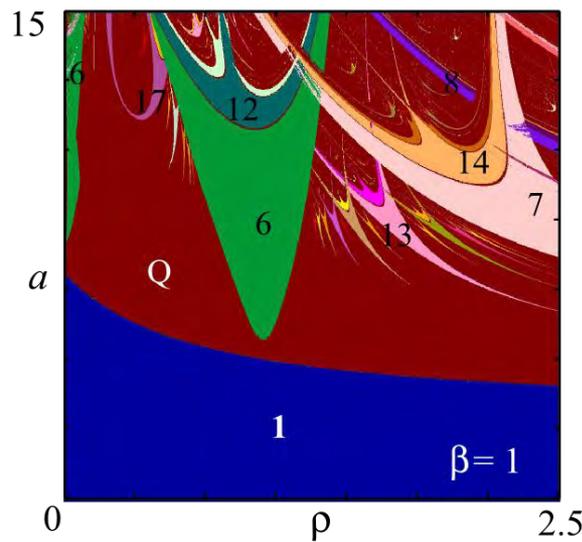
Рост значений параметра β приводит к существенному расширению области устойчивости. Цикл длины 3, возникающий вследствие касательной бифуркации, наблюдается при более высоких значениях репродуктивного потенциала. При этом цикл длины 3, сосуществующий со стационарным ненулевым решением, сменяется циклами с периодами 4 и 5, которые с увеличением β также возникают при все более и более высоком репродуктивном потенциале

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $0.25 < \beta \leq 1$



Рост значений параметра β ведет к сокращению площади области устойчивости. При $\beta=0.5$ ее размер соизмерим со случаем, когда $\beta=0$, при этом типы бифуркационных переходов остаются прежними. Диапазон значений коэффициента ρ , при которых потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, сужается. Здесь еще существуют значения параметра ρ , при которых область устойчивости не меньше области устойчивости классической модели Рикера.

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ ПРИ $\beta > 1$



Рост значений параметров β и ρ приводит к сужению области устойчивости, она меньше размеров области устойчивости классической модели Рикера. Более того, в этом диапазоне значений параметра потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума становится невозможной. Таким образом, существенная зависимость динамики численности популяции от состояния экологической ниши местообитания ведет к возникновению квазипериодических колебаний при достаточно низком репродуктивном потенциале.

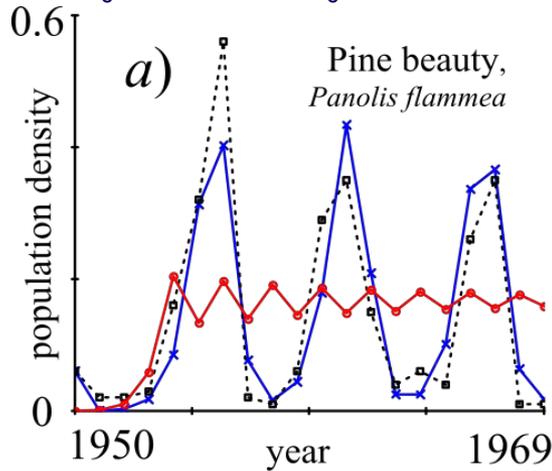
ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ К ОПИСАНИЮ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

Используемые данные (The Global Population Dynamics Database (GPDD)).

- 1) динамика серой листовенничной листовёртки (*Zeiraphera griseana*, синоним: *Zeiraphera diniana*), обитающей в Альпах (Schwerdtfeger, 1939, 1952; Суховольский, Тарасова, 2014):
- 2) динамика еловой листовертки-иглоеда (*Epinotia tedella*); Data set 20631:
- 3) динамика совки сосновой (*Panolis flammea*); Data set 10065:
- 4) динамика пяденицы сосновой (*Bupalus piniaria*); Data set 2728:

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ С ОДНОЛЕТНИМ ЗАПАЗДЫВАНИЕМ К ОПИСАНИЮ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

$$a = 5.1, b_0 = 2.35, b_1 = 7.52, \\ x_0 = 1.2 \cdot 10^{-3}, y_0 = 0.06$$



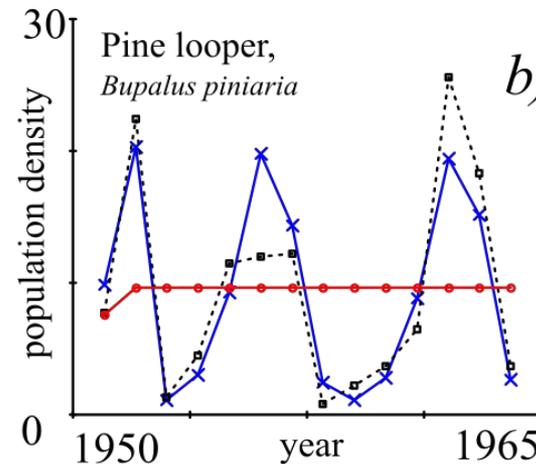
□□□- real dataset

●●● dataset of the model without time lag

××× dataset of the model with time lag 1

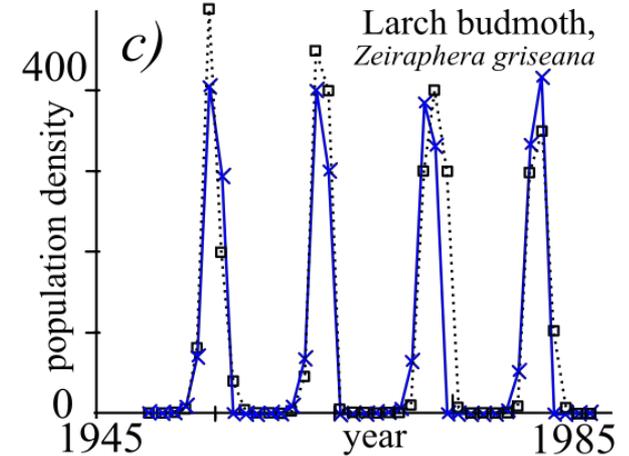
Совка сосновая

$$a = 3.809, b_0 = 0.015, b_1 = 0.147, \\ x_0 = 20.27, y_0 = 9.835$$



Пяденица сосновая

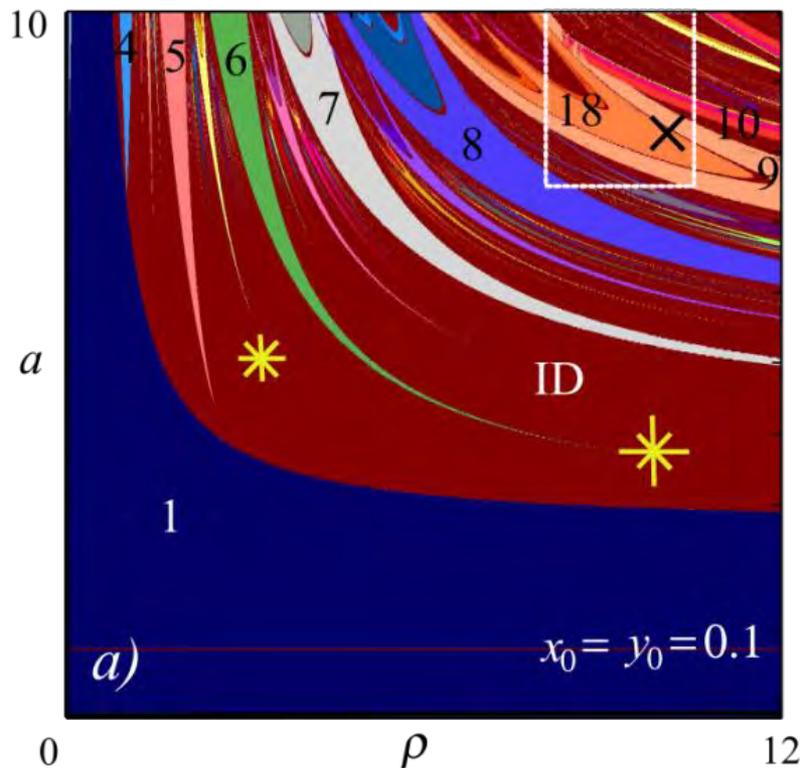
$$a = 8.3, b_0 = 2.2 \cdot 10^{-3}, b_1 = 0.0227 \\ \text{(Nedorezov \& Sadykova, 2013, 2015)}$$



Серая лиственничная
листовертка

Оценки параметров модели показывают, что во всех случаях b_1 значительно больше b_0 , т.е. вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции существенно больше вклада текущего поколения.

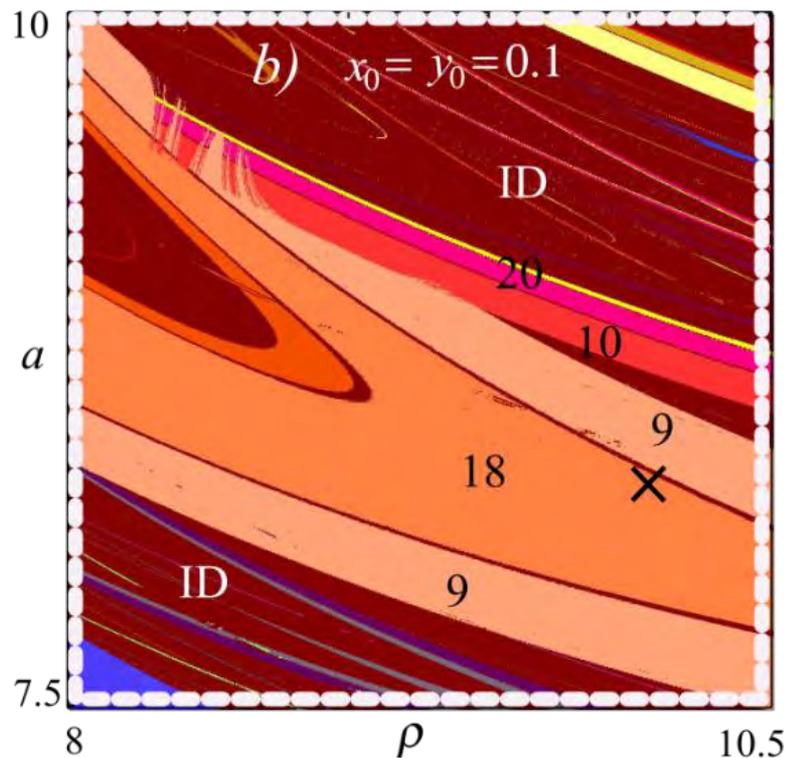
КАРТА ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ДОПОЛНЕННАЯ ТОЧЕЧНЫМИ ОЦЕНКАМИ



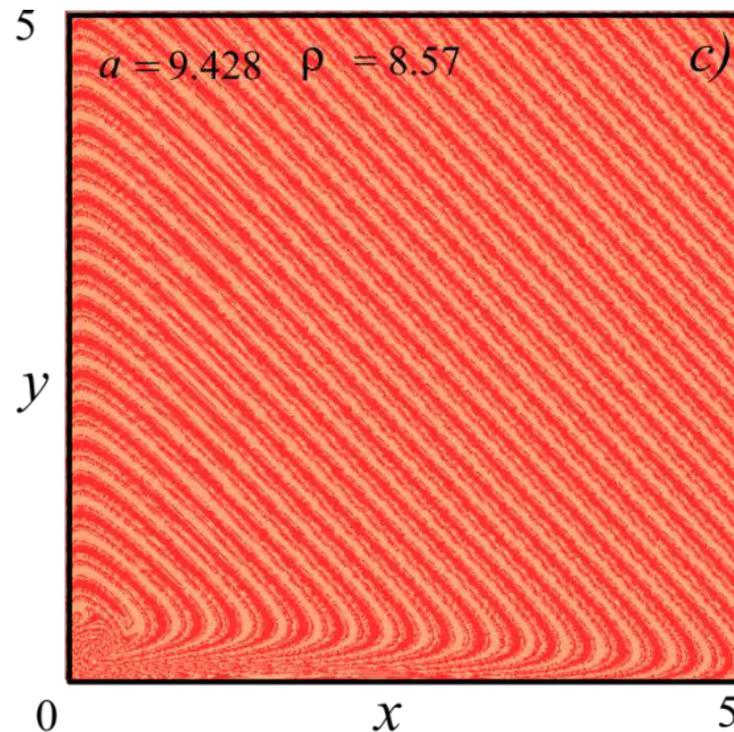
- Серая
X лиственничная
листовертка
- Совка
* сосновая
- Пяденица
* сосновая

Карта динамических режимов модели Морана-Рикера при $m=1$, дополненная точечными оценками, соответствующими динамике реальных популяций. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов, Q-квазипериодическая динамика

ФРАГМЕНТ КАРТЫ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ДОПОЛНЕННЫЙ ТОЧЕЧНОЙ ОЦЕНКОЙ ДЛЯ СЕРОЙ ЛИСТВЕННИЧНОЙ ЛИСТОВЕРТКИ



*Фрагмент карты
динамических режимов,
выделенный прямоугольником*

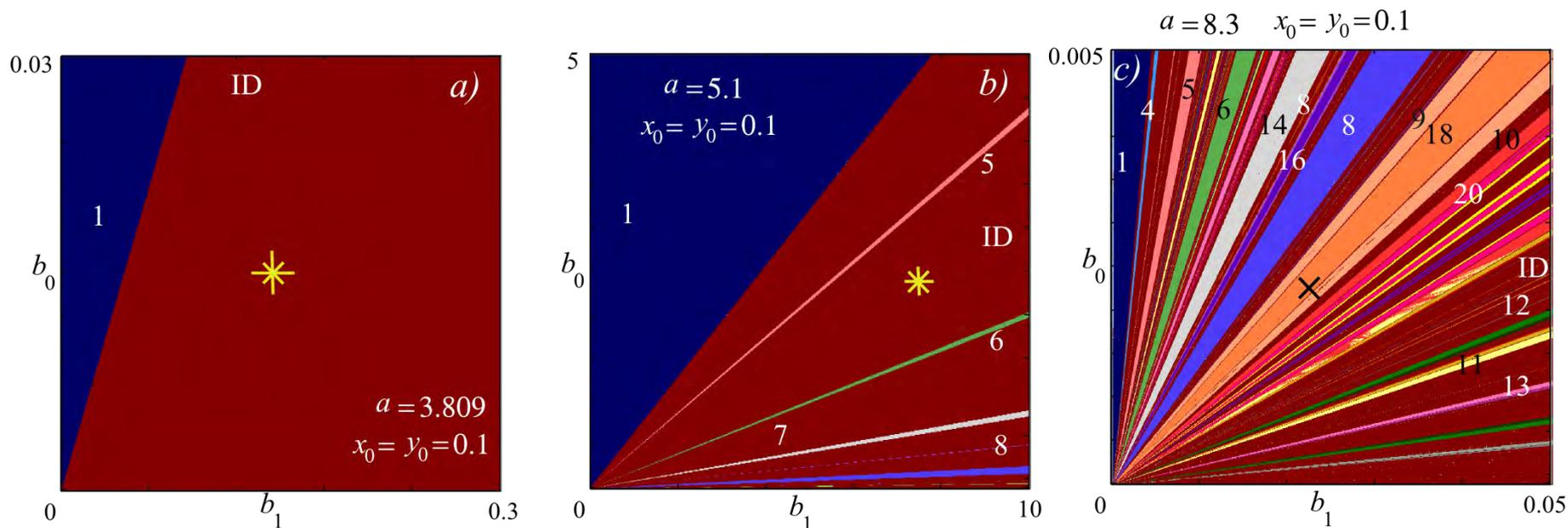


*Бассейн притяжения
предельных динамических
режимов*

9-cycle

10-cycle

КАРТЫ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ В ПЛОСКОСТИ ПАРАМЕТРОВ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИХ ПЛОТНОСТНУЮ РЕГУЛЯЦИЮ ЧИСЛЕННОСТИ

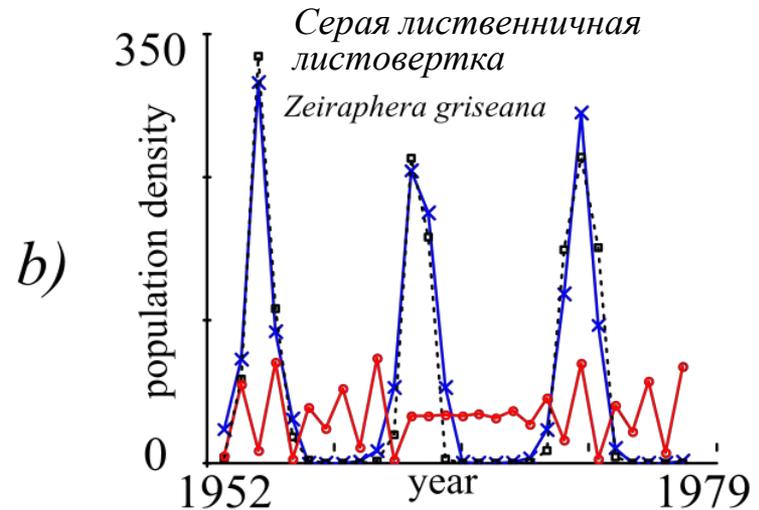
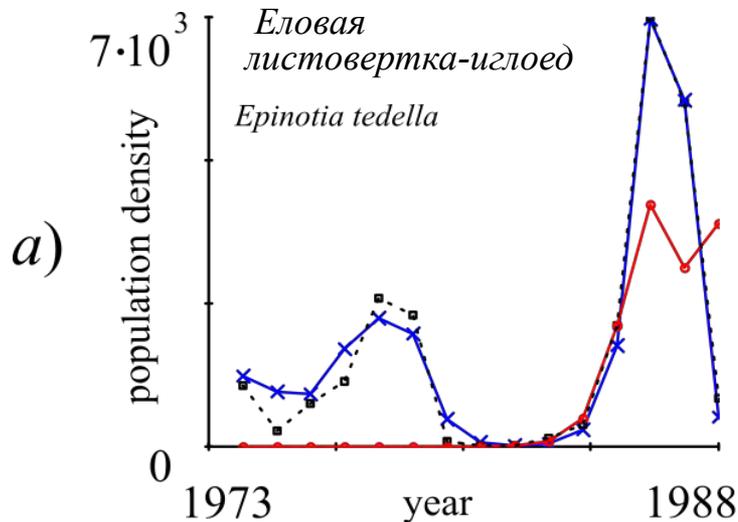


Карты динамических режимов, дополненные точечными оценками параметров для следующих видов а) совки сосновой, б) пяденицы сосновой, в) серой лиственничной листовертки.

ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ С ЛАГОМ 2 К ОПИСАНИЮ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ

$$a = 6.86, b_0 = 2.42 \cdot 10^{-4}, b_1 = 9.3 \cdot 10^{-6}, b_2 = 0.0017, x_0 = 928, y_0 = 652, z_0 = 718$$

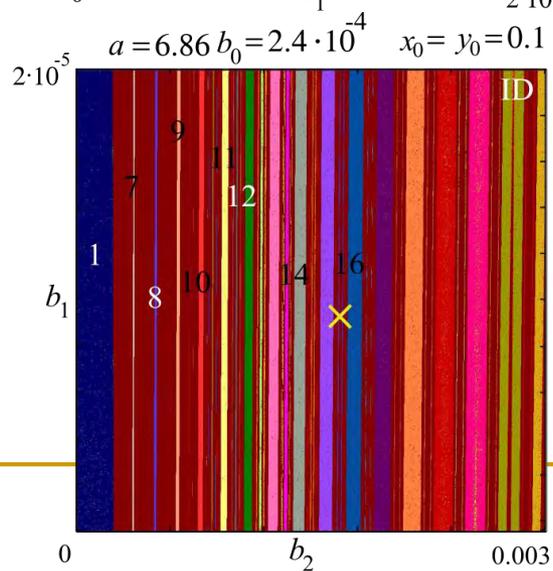
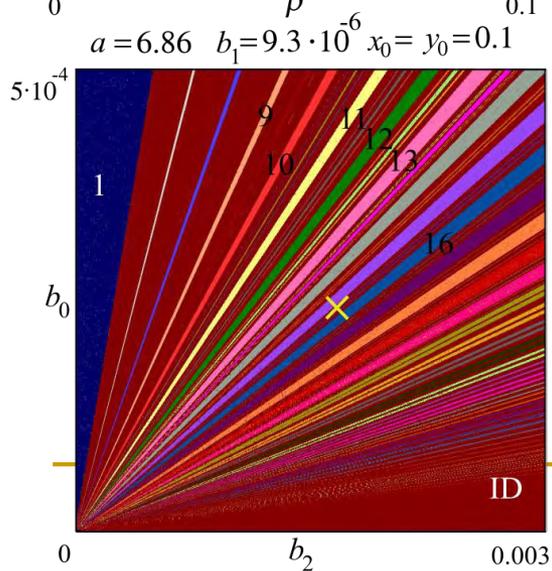
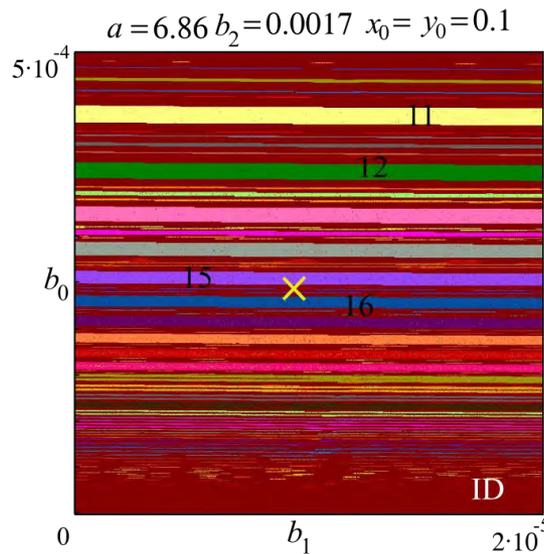
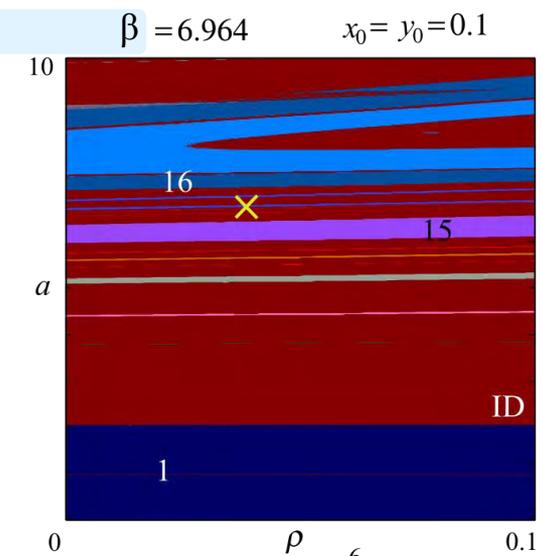
$$a = 6.28, b_0 = 7.14 \cdot 10^{-3}, b_1 = 9.2 \cdot 10^{-4}, b_2 = 0.022, x_0 = 311, y_0 = 85, z_0 = 27$$



▣▣▣ real dataset ●●● dataset of the model without time lag ××× dataset of the model with time lag 2

Оценки параметров модели показывают, что во всех случаях b_2 значительно больше b_0 и b_1 , т.е. вклад поколения двухлетней давности в лимитирование воспроизводства популяции в текущем году существенно больше вклада поколений данного и предыдущего годов

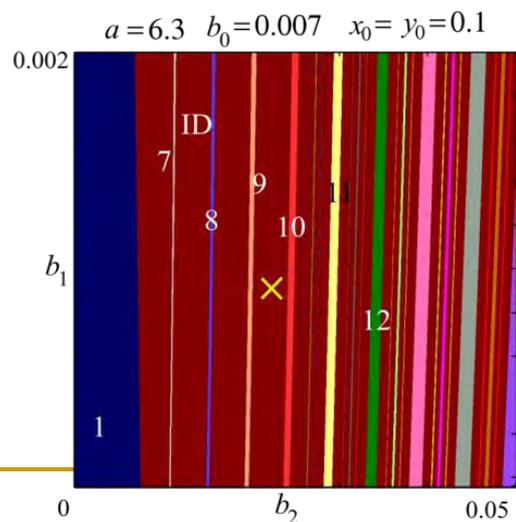
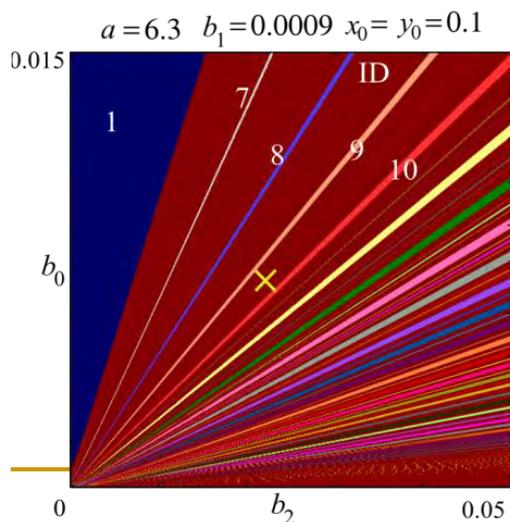
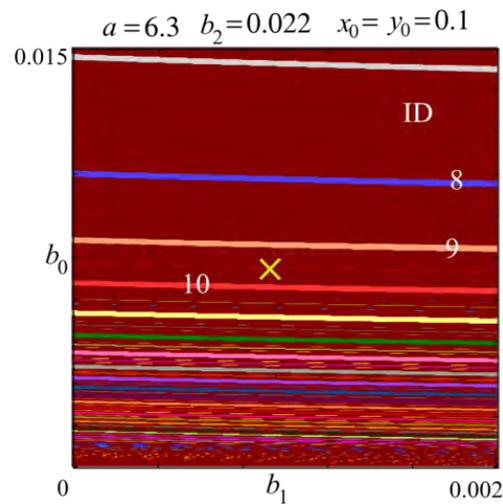
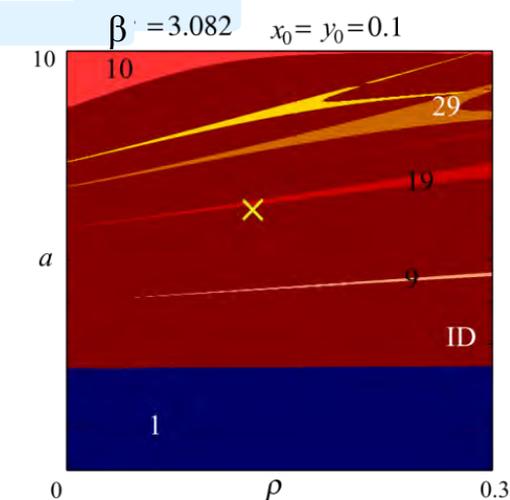
КАРТЫ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ДОПОЛНЕННЫЕ ТОЧЕЧНОЙ ОЦЕНКОЙ ДЛЯ ЕЛОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ-ИГЛОЕДКИ



Вариация значений параметров b_2 и b_0 может привести к цепочке изменений динамических режимов, звеньями которой будут являться: квазипериодическая динамика и целый спектр «языков Арнольда».

Вследствие этого траектория реальной динамики может представлять собой совокупность переходных процессов от одного режима к другому.

КАРТЫ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ДОПОЛНЕННЫЕ ТОЧЕЧНОЙ ОЦЕНКОЙ ДЛЯ СЕРОЙ ЛИСТВЕННИЧНОЙ ЛИСТОВЕРТКИ



Точечная оценка популяционных параметров серой лиственничной листовёртки, обитающей в Альпах (Schwerdtfeger, 1939, 1952), располагается в области квазипериодической динамики вблизи «языка Арнольда», соответствующего 19-летнему циклу. Данная оценка наиболее чувствительна к вариации параметра b_2 , характеризующего интенсивность плотностной регуляции с двухлетним запаздыванием.

ВЫВОДЫ:

Явный учет факторов запаздывания, обусловленных вкладом ряда предыдущих поколений в экологическое лимитирование процессов воспроизводства, приводит к существенному усложнению поведения математических моделей динамики локальных популяций.

В моделях наблюдается явление мультирежимности: при одних и тех же значениях популяционных параметров воспроизводства, в зависимости от начальных условий (или изменения значений текущей численности популяции в связи со случайным воздействием внешних факторов) популяция может демонстрировать различные типы динамики, либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую.

Результаты исследования позволяют заключить, что зависимость популяционной динамики от скорости восстановления ресурсов, необходимых для жизнедеятельности вида, приводит к тому, что популяция в большинстве случаев демонстрирует квазипериодическую динамику.

ВЫВОДЫ:

Двухгодичные колебания возможны в достаточно узком диапазоне значений демографических параметров, и, как правило, реализуются, когда ограничение роста численности осуществляется преимущественно через плотностно-зависимую регуляцию в текущем году.

Модель Морана-Рикера с запаздыванием может быть успешно применена к описанию динамики численности популяций некоторых видов насекомых.

Полученные оценки располагаются в области квазипериодических колебаний, и, как правило, соседствуют с другим динамическим режимом. Таким образом, вариация демографических параметров, например, вследствие эволюции популяции или глобальных климатических изменений, может привести к смене динамического режима. Кроме того, в случае сосуществования нескольких динамических режимов, его смена может произойти путем изменения текущей численности популяции, вызванного влиянием случайных модифицирующих факторов.

ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ РЕСУРСОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!

*Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке
РФФИ в рамках научного проекта
№ 15-29-02658 офи_м*