

## ВЛИЯНИЕ ПРОЦЕССОВ ВОССТАНОВЛЕНИЯ РЕСУРСОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Неверова Г.П.<sup>1,2,\*</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup> *Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

\*[galina.nev@gmail.com](mailto:galina.nev@gmail.com)

<sup>2</sup> *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*

\*\*[frisman@mail.ru](mailto:frisman@mail.ru)

**Аннотация:** на основе модификации модели Морана–Рикера исследуется влияние процессов восстановления ресурсов на динамику популяций. Показано, что в системе наблюдается большое разнообразие динамических режимов и возникает мультирежимность. Модель применяется к описанию динамики численности реальных популяций. Показано, что точечные оценки параметров, располагаются в области квазипериодических колебаний, и, как правило, соседствуют с другим режимом.

### 1. Введение

В природе нередко наблюдаются ситуация, когда высокая плотность популяции негативно сказывается на воспроизводстве следующего поколения (Turchin, 1990; Williams, Liebhold, 1995). Это связано с тем, что возникает плотностно зависимая регуляция с запаздыванием в силу того, что ресурсы необходимые для жизнедеятельности вида потреблены предыдущими поколениями и на текущий момент времени не успели восстановиться. В качестве одного из подходов, позволяющего анализировать и исследовать такую ситуацию, может быть использовано модифицированное уравнение Морана–Рикера (Moran, 1950; Ricker, 1954), учитывающее влияние предыдущих поколений на изменение численности популяции.

### 2. Уравнения динамики

Модифицированная модель Морана–Рикера в общем виде может быть представлена уравнением:

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

где  $x_n$  численность популяции, с которой она вступает в  $n$ -ый период размножения,  $a$  –

репродуктивный потенциал популяции. Множитель  $\exp\left(-\sum_{i=0}^{m} b_i x_{n-i}\right)$  характеризует

экологическое лимитирование роста численности популяции,  $m$  – величина временного лага – число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности. При  $m = 0$  параметр  $b_0$  играет роль масштабирующего коэффициента и определяется интенсивностью плотностно зависимого экологического лимитирования и косвенно характеризует емкость экологической ниши, поскольку при  $x_n = 1/b_0$  численность следующего поколения достигает максимума, возможного для данной популяции (Ricker, 1954). Включение в модель плотностно зависимой регуляции с запаздыванием позволяет учитывать уменьшение ресурсов, вызванное их потреблением предыдущими поколениями. Так при  $m = 1$ , если  $b_1 < b_0$ , 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. При  $b_1 > b_0$  наоборот, вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции больше вклада

текущего поколения, и чем больше  $\rho$  относительно 1, тем меньше ресурсов достанется следующему поколению. Аналогично для больших значений временного лага.

Проведено подробное аналитическое и численное исследование модели (1) для значений временного лага 1, 2, 3 (Неверова, Фрисман, 2015). Показано, что модель Рикера-Морана с запаздыванием обладает богатым спектром динамических режимов. Более того, в этой системе наблюдается явление мультирежимности, когда при одних и тех же значениях демографических параметров популяция демонстрирует различные типы динамики, либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую. Данное явление позволяет объяснить и выявить смену наблюдаемого динамического режима, вызванную вариацией текущей численности популяции.

### 3. Применение модели к описанию динамики популяций насекомых

В рамках данной работы модель Морана-Рикера с различным значением лага применяется к описанию динамики серой листовенничной листовёртки (*Zeiraphera griseana*), еловой листовертки-иглоеда, совки сосновой (*Panolis flammea*) и пяденицы сосновой (*Bupalus piniaria*). Используемые данные по численности насекомых имеются в свободном доступе в Интернете (The Global Population Dynamics Database). Анализ соответствия между эмпирическими временными рядами и модельными траекториями проведен на основе стандартной методики. Среди моделей с разным значением лага предпочтение отдавалось той, у которой значение критерия Акаике было наименьшим. Показано, что модель Морана-Рикера с запаздыванием удовлетворительно описывает динамику характер динамики популяций насекомых и улавливает вспышки численности (Neverova, Yarovenko, Frisman, 2016).

Далее каждая точечная оценка популяционных параметров была дополнена картой динамических режимов. Показано, что найденные точечные оценки демографических параметров, соответствующие динамике реальных популяций, располагаются в области квазипериодических колебаний, и, как правило, соседствуют с другим динамическим режимом. Анализ динамических режимов в окрестности точечных оценок позволяет заключить, что вариация демографических параметров, например, в результате эволюции может привести к смене динамического режима. Более того, в случае сосуществования нескольких динамических режимов, смена динамического режима может произойти из-за изменения величины текущей численности популяции.

Таким образом, показано, что для анализа и описания динамики реальных популяций помимо проверки точечной оценки модели на адекватность и соответствие реальному объекту, необходимо дополнительное исследование возможных динамических режимов модели в окрестности найденной точечной оценки. Изучение данного аспекта позволяет в получить представление о динамических режимах, между которыми возможны переходы.

*Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-29-02658 офи\_м.*

### Литература

- Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrics. 1950. V. 6(3). P. 250-258.  
Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // Ecological Modelling. 2016. V.340. P. 64–73.  
Ricker W.E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. board of Canada. 1954. V. 11(5). P. 559-623.  
Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? // Nature. 1990. V. 344. P. 660–663.  
Williams D.W., Liebhold A. Detection of Delayed Density Dependence: Effects of Autocorrelation in an Exogenous Factor // Ecology. 1995. V. 76. № 3. P.1005-1008.  
Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики однородных популяций с учетом эффектов запаздывания // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т.10. №2. С. 309-324.