УДК 517.958:57

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРОЙ

© 2009 О.Л. Ревуцкая, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем, г. Биробиджан;
e-mail: oksana-rev@mail.ru, frisman@mail.ru

Исследуется нелинейная трехкомпонентная модель динамики численности популяции. В модели учитываются половая и возрастная структура и плотностно зависимые эффекты, действующие на выживаемость младшего возрастного класса. Рассматриваются два частных случая модели, когда в популяции наблюдается максимальная равновесная численность самок или самцов. Изучаются сценарии перехода к нелинейным режимам динамики.

Ключевые слова: *популяционные модели, возрастной и половой состав популяции, устойчивость, динамические режимы, хаос.*

ВВЕДЕНИЕ

Обоснование и развитие классических матричных моделей динамики популяций [5-7] позволяет подробно описывать и исследовать роль и значение возрастной структуры и стадийности развития для поддержания и эволюции популяционной цикличности [2-4]. Формирование половой структуры рассматривается здесь зачастую как сопутствующий процесс, однозначно определяющийся различиями коэффициентов выживаемости разнополых ровесников. Однако в случае полигамных видов, как формирование половой структуры, так и характер популяционной динамики в целом, оказываются существенно связаны с параметрами, определяющими тип «брачных отношений» и роль самцов в процессе воспроизводства [1, 8, 10].

В данной работе предлагается простая математическая модель, в рамках которой удается одновременно проследить формирование возрастной и половой структур и явно учесть асимметричность влияния полов на демографические процессы.

Такая постановка задачи подробно до сих пор не рассматривалась, ее исследование позволяет описать картину качественного изменения динамического поведения популяции в зависимости от уровня различий характеристик полов, определяющих процессы выживания и воспроизводства.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Рассматривается динамика численности популяции, которая может быть представлена совокупностью трех групп: младшей, включающей неполовозрелых особей, и двух старших, состоящих из самок и самцов, участвующих в размножении. Обозначим n - номер сезона размножения; P - численность особей в младшем возрастном классе; F, M - численности самок и самцов, участвующих в размножении. Предлагаемая модель может быть записана системой трех рекуррентных уравнений

$$\begin{cases} P_{n+1} = r \cdot F_n \\ F_{n+1} = \delta w_1 P_n + s_1 F_n \\ M_{n+1} = (1-\delta) w_2 P_n + s_2 M_n \end{cases}, \qquad (1)$$

где r - коэффициент рождаемости, δ - доля самок среди новорожденных, w_1 и w_2 - выживаемости неполовозрелых, а s_1 и s_2 - выживаемости половозрелых самок и самцов, соответственно.

Предполагается, что рождаемость r зависит от соотношения численностей самцов и самок в популяции, и выбирается в виде зависимости

$$r = \frac{aM}{hF + M}, \qquad (2)$$

где a - максимально возможный коэффициент рождаемости, или, другими словами, репродуктивный потенциал популяции (максимально возможное среднее число потомков, приходящихся на одну оплодотворенную самку), определяемый видовыми особенностями. Параметр h характеризует тип брачных отношений в популяции. Фактически, безразмерный параметр h - это такое соотношение самцов и самок в популяции, при котором оплодотворенными оказываются ровно половина самок.

Величина коэффициента h определяется видовыми особенностями и фактически характеризует половую активность самцов: чем меньше h, тем больше активность самцов и тем меньше их требуется для поддержания высокого коэффициента рождаемости.

Предполагается, что выживаемости неполовозрелых самок и самцов являются наиболее чувствительными к плотности популяционными параметрами и линейно зависят от численности младшего возрастного класса

$$w_1 = 1 - \beta_1 P,\ w_2 = 1 - \beta_2 P,$$

где β_1 и β_2 - коэффициенты, описывающие интенсивность внутрипопуляционной конкуренции. Кроме того, будем считать, что рождается равное количество самок и самцов ($\delta = 0,5$), а выживаемость половозрелых особей не зависит от пола ($s_1 = s_2 = s$).

Замена переменных позволяет избавиться от параметра β_2 и (с учетом сделанных предположений) записать модель (1) в новых переменных - «относительных» численностях:

$$\begin{cases} p_{n+1} = af_n \dfrac{m_n}{hf_n + m_n} \\ f_{n+1} = 0,5(1 - bp_n)p_n + sf_n \\ m_{n+1} = 0,5(1 - p_n)p_n + sm_n \end{cases}, \qquad (2)$$

где $b = \beta_1/\beta_2$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МОДЕЛИ

Координаты ненулевой равновесной точки с положительными координатами определяются по формулам

$$\bar{p} = \frac{1 + C - bA}{2}\left(1 - \sqrt{1 - \frac{4(C - A)}{(bA - C - 1)^2}}\right),$$

$$\bar{f} = \frac{\bar{p}(1 - b\bar{p})}{2(1 - s)},\ \bar{m} = \frac{\bar{p}(1 - \bar{p})}{2(1 - s)}, \qquad (3)$$

где $C = \dfrac{2s + a - 2}{ab}$, $A = \dfrac{2h(1 - s)}{ab}$.

Нетривиальное равновесие с положительными координатами существует тогда, когда выполняются условия:

$0 < \bar{p} < 1$ при $0 < b < 1$,

$0 < \bar{p} < 1/b$ при $b > 1$,

или $a > 2((1 - s) + h(1 - v))$,

а его устойчивость определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих характеристическому уравнению

$$(\lambda - s)\left(\lambda^2 - s\lambda + G\right) = 0, \qquad (4)$$

где $G = a\dfrac{h\bar{f}^2(2\bar{p} - 1) + \bar{m}^2(2b\bar{p} - 1)}{2(h\bar{f} + \bar{m})^2}$.

Характеристическое уравнение (4) имеет три корня, одно из которых $l = s$ всегда будет меньше или равно 1.

Тогда для изучения устойчивости нетривиального равновесия необходимо рассмотреть поведение корней уравнения $\lambda^2 - s\lambda + G = 0$. Согласно теореме Виета корни этого трехчлена находятся по формулам $\lambda_1 + \lambda_2 = s$, $\lambda_1 \cdot \lambda_2 = G$. Из уравнения $\lambda_1 + \lambda_2 = s$ следует, что $\lambda_1 = \lambda_{\max} > 0$, так как $s > 0$, причем $|\lambda_2| < \lambda_1$. Это означает, что $\lambda_{\max} \neq -1$, а следовательно, через λ = -1 не может произойти потеря устойчивости ненулевой стационарной точкой.

Потеря устойчивости равновесного решения может произойти только при прохождении пары комплексно-сопряженных корней характеристического уравнения через единичную окружность ($|\lambda| = 1$).

Критическое значение коэффициента рождаемости a, при котором равновесная точка теряет устойчивость, может быть найдено из выражения

$$a = \frac{2(h\bar{f} + \bar{m})^2}{(h\bar{f}^2(2\bar{p} - 1) + \bar{m}^2(2b\bar{p} - 1)}.$$

Исследование динамических режимов системы (2) удобно проводить последовательно, анализируя ее различные частные случаи.

Как видно из выражений (3), равновесные численности половозрелых самок $\bar{f}$ и самцов $\bar{m}$ нелинейно зависят от равновесной численности младшего возрастного класса $\bar{p}$. В связи с этим были рассмотрены следующие случаи: *а)* $\bar{p} = 1/2b$ и *б)* $\bar{p} = 1/2$ которые обеспечивают максимальную равновесную численность самок и самцов, соответственно. Для каждого случая определены равновесные решения, условия их существования и устойчивости.

1. Рассмотрим сначала поведение системы (2), когда $\bar{p} = 1/2b$.

Равенство $\bar{p} = 1/2b$ эквивалентно зависимости коэффициент b от других параметров

$$b = \frac{1}{2}\frac{(-4 + 4s + a)}{(-4 + 2sh + 4s - 2h + a)}.$$

Равновесные численности половозрастных групп, при которых в популяции наблюдается максимальная равновесная численность самок, определяются по формулам

$$\bar{p} = 1/2b,\ \bar{f} = \frac{1}{8b(1 - s)},$$

$$\bar{m} = \frac{2b - 1}{8b^2(1 - s)}.$$

Из отношения $\bar{m}/\bar{f} = (2b - 1)/b$ следует, что параметр b должен удовлетворять условию $b > 1/2$.

Равновесное половозрастное распределение численностей при $\bar{p} = 1/2b$ устойчиво, если для параметров системы выполняется неравенство

$$a < h + 2(1 + h)(1 - s) + \sqrt{h(h(3 - 2s)^2 + 8(1 - s))}. \quad (5)$$

Если параметры системы изменяются таким образом, что неравенство (5) нарушается, то в системе возникают квазипериодические колебания численности, которые при дальнейшем изменении параметров системы приобретают хаотический характер.

В фазовом пространстве системы появляется предельная инвариантная замкнутая кривая, которая при изменении параметров (направленном вглубь неустойчивой зоны) разрушается с образованием сложных предельных структур (рис. 1).

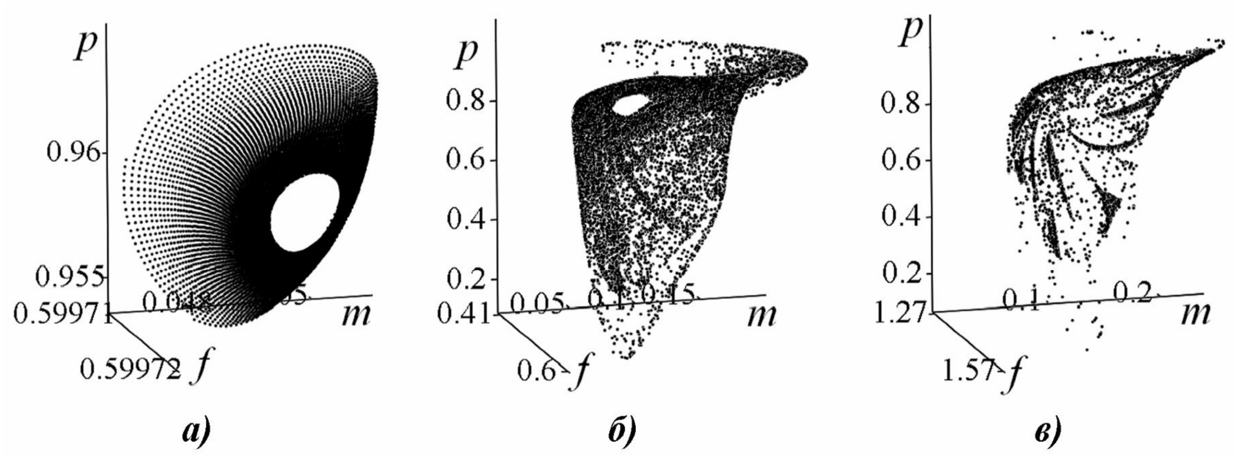

Рис. 1. Предельные траектории (аттракторы) при $\overline{p} = 1/2b$, $h = 0{,}01$:
а) a = 1,79779, b = 0,521075926, s = 0,6; б) a = 1,845, b = 0,516877637, s = 0,6;
в) a = 0,78901, s = 0,8, b = 0,366577718

Увеличение репродуктивного потенциала a приводит к потере устойчивости равновесного решения системы и появлению квазипериодических колебаний (рис. 2а).

Причем бифуркационное значение a уменьшается с ростом коэффициента выживаемости взрослых особей (s) и при больших значениях s удовлетворяющих неравенствам:

$$\frac{7h+6}{8(h+1)} + \frac{\sqrt{h(9h+8)}}{8(h+1)} < s < 1,$$

где h < 0,5 может оказаться даже меньше 1 (рис. 1в).

Уменьшение величины h, характеризующей зависимость рождаемости от соотношения полов (фактически, уменьшение «роли» самцов или увеличение их половой активности), также приводит к потере устойчивости равновесия и переходу к циклическим и хаотическим режимам (рис. 2б).

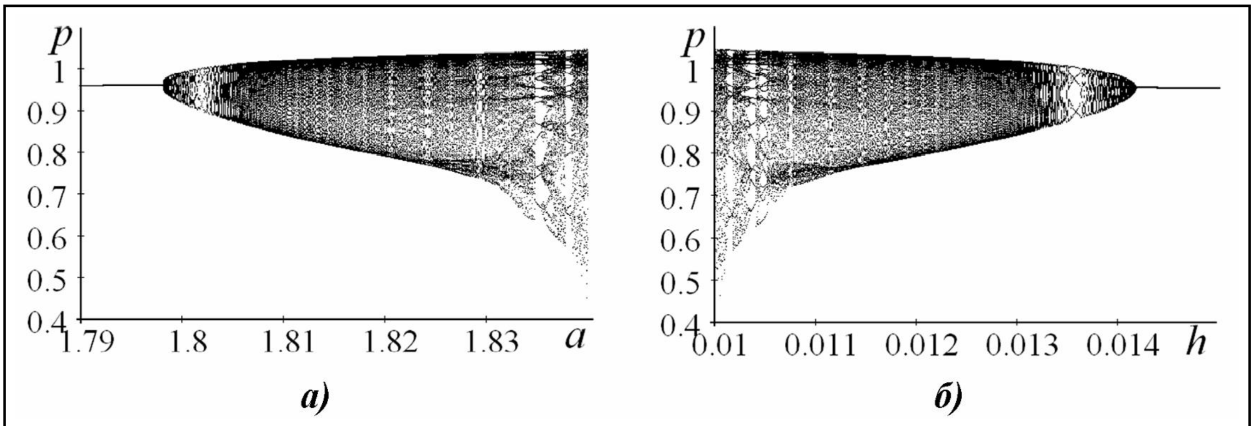

Рис. 2. Сценарии изменений предельных распределений численности особей младшего возрастного класса (p) в аттракторах системы (2) в зависимости от величин параметров
a (слева) и (справа) при фиксированных значениях: a) h = 0,01, б) a = 1,84 и s = 0,6.
Поведения предельных распределений численностей половозрелых
самцов (m) и самок (f) аналогичны

2. Рассмотрим теперь поведение системы (2) в случае, когда $\overline{p} = 1/2$.

Максимальная численность самцов, т.е. $\overline{p} = 1/2$, наблюдается, когда значение параметра b удовлетворяет равенству

$$b = 2\frac{-2+4sh+2s-4h+a}{-4h+4sh+a}.$$

Равновесная численность половозрастных групп определяется по формулам

$$\bar{p} = 1/2,\ \bar{f} = \frac{2-b}{8(1-s)},\ \bar{m} = \frac{1}{8(1-s)}.$$

Из отношения $\bar{m}/\bar{f} = 1/(2-b)$ следует, что $b < 2$.

Равновесные значения численностей при $\bar{p} = 1/2$ устойчивы, если выполняется условие:

$$a < 1+2(1+2h)(1-s)+\sqrt{(3-2s)^2+8h(1-s)}\cdot \quad (6)$$

При нарушении неравенства (6) происходит потеря устойчивости равновесных значений численностей.

В результате возникают квазипериодические колебания, которые при изменении параметров системы приобретают хаотический характер (рис. 3).

Отметим, что потеря устойчивости происходит при $a > 1$.

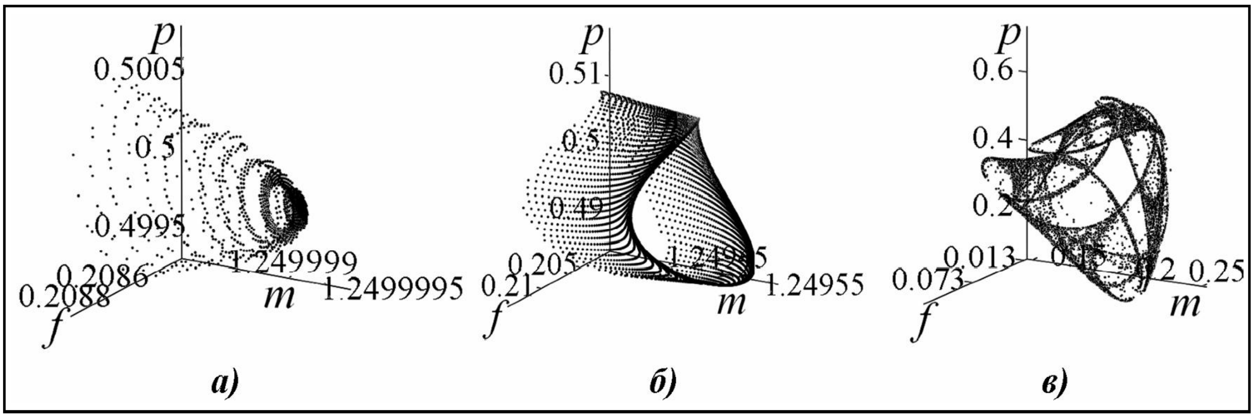

Рис. 3. Предельные траектории (аттракторы) системы при $\bar{p} = 1/2b$, h = 0,01:
а) a = 2,3999, s = 0,9, b = 1,159628556; б) a = 2,409, s = 0,9; b = 1,162829636,
в) a = 5,15, s = 0,5, b = 1,610136452

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, мы показали, что увеличение средней индивидуальной приспособленности особей (т.е. увеличение коэффициентов плодовитости и выживаемости) в экологически лимитированных популяциях может приводить к потере устойчивости и возникновению хаотических аттракторов. Такая хаотизация динамики неудивительна при больших репродуктивных потенциалах [9], характерных для многих животных: насекомых, рыб, птиц, мелких млекопитающих. Несколько неожиданной оказалась возможность появления хаотических режимов динамики численности при росте половых потенций самцов (например, при переходе к полигамному характеру размножения) и при уменьшении доли самцов, необходимой для успешного воспроизводства. Однако возможность перехода к полигамии в ряде случаев (например, при пониженной выживаемости самцов) фактически эквивалентна росту репродуктивного потенциала популяции, поскольку ведет к увеличению числа приплода, приходящегося на одну самку. Следовательно, здесь мы также имеем дело с увеличением средней приспособленности популяции. Весьма интересен полученный результат о возможности хаотизации популяционной динамики для видов с низкой плодовитостью, в случае, когда регуляция роста численности осуществляется путем падения выживаемости неполовозрелых самцов с ростом численности пополнения популяции. Подобный механизм регуляции весьма характерен для полигамных видов и именно для них часто наблюдается нерегулярные длиннопериодические колебания численности [1, 8].

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-I-P15-01, № 09-I-ОБН-12, № 09-II-СО-06-006), РФФИ (проект № 09-04-00146), РФФИ и ЕАО (проект № 08-01-98505-р_восток_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I. Kuzyn A.E.* A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // Ecological Modelling, 1982. V. 16. P. 151-172.
2. *Hastings A.* Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability, and chaos // Theor. Popul. Biol. 1992. V. 41, № 3. P. 388-400.
3. *Kooi B.W. and Kooijman S.A.L.M.* Discrete Event versus Continuous Approach to Reproduction in Structured Population Dynamics // Theor. Popul. Biol. 1999. V. 56. № 1. P. 91-105.
4. *Lebreton J.D.* Demographic Models for Subdivided Populations: The Renewal Equation Approach //

Theor. Popul. Biol. 1996. V. 49, № 3. P. 291-313.
5. *Lefkovitch L.P.* The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. 1965. V. 21, P. 1-18.
6. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika. 1945. V. 33, № 3. P. 183-212.
7. *Логофет Д.О., Белова И.Н.* Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. М., 2007. Т. 13, № 4. С. 145-164.
8. *Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Кузин А.Е.* Математическое моделирование динамики численности северного морского котика. Простейшая модель локальной популяции // Жур. общ. биол. 1980. Т. 41, №2. С. 270-278.
9. *Фрисман Е.Я.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Докл. РАН, 1994. Т. 338, № 2. С. 282-286.
10. *Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Храмцов В.В.* Оптимальное управление размерами и структурой стад пятнистых оленей Cervus nippon на основе математической модели популяционной динамики // Зоол. журн. 1988. № 2.

COMPLEX DYNAMIC MODES OF POPULATION WITH AGE AND SEX STRUCTURE

© 2009 O.L. Revutskaya, E.Ya. Frisman

Institute for Complex Analysis of Regional Problems Far-Eastern Branch Russian Academy of Science, Birobidzhan; e-mail: oksana-rev@mail.ru, frisman@mail.ru

We consider the nonlinear three-componential model of population number dynamics. It considers the sex and age structure dynamics and density-dependent effects impact on survival rates of a younger age class. We consider two special cases of the model, when maximum equilibrium number of females or males exists. We investigate some scenarios of the stabilized number transition to nonlinear modes of dynamics.

Key words: *population models, age and sex structure, stability, dynamic modes, chaos.*