

На правах рукописи

Белова Ия Николаевна

**МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ
С ДИСКРЕТНЫМИ СТРУКТУРАМИ**

Специальность 05.13.18

Математическое моделирование,
численные методы и комплексы программ

Автореферат на соискание учёной степени
кандидата физико-математических наук

Москва – 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте физики атмосферы имени А.М. Обухова РАН.

Научный руководитель	доктор физико–математических наук, профессор Дмитрий Олегович Логофет.
Официальные оппоненты:	доктор физико–математических наук Валерий Николаевич Разжевайкин; доктор биологических наук, профессор Александр Сергеевич Комаров.
Ведущая организация	Институт автоматки и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Защита состоится 28 мая 2009 года в 14 часов 00 минут на заседании Диссертационного совета Д 002.017.04 Учреждения Российской академии наук Вычислительный центр им. А.А. Дородницына РАН по адресу: Москва, улица Вавилова, дом 40, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Вычислительный центр им. А.А. Дородницына РАН.

Автореферат разослан 27 апреля 2009 года.

Учёный секретарь Диссертационного совета
доктор физико-математических наук,
профессор Наталья Михайловна Новикова.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Диссертационная работа направлена на решение фундаментальной проблемы математической экологии, связанной с построением моделей, описывающих динамику структурированных популяций на основе онтогенеза вида, а также на исследование математических моделей, созданных для подобных биологических объектов.

Актуальность темы диссертации. Классические матричные модели динамики популяций одного биологического вида (Leslie, 1945, 1948) опирались на весьма жёсткие постулаты о «расписании» основных событий в жизненном цикле организмов (рождение, созревание, воспроизводство, смертность) и о постоянстве соответствующих демографических параметров во времени. Исторические успехи в приложениях матричного формализма были связаны, главным образом, с популяциями млекопитающих, имевших ярко выраженные годовые возрастные классы (Lowe, 1969; Уатт, 1971; Usher, 1972), тогда как ботаники не признавали применимость матричных моделей, ссылаясь и на трудности определения хронологического возраста растений в поле, и на поливариантность путей их индивидуального развития во времени (Ценопопуляции растений..., 1988). В первых попытках преодолеть эти трудности рассматривались популяции растений с возрастной и размерной структурами (Law, 1983; Cook, 1985), что позднее нашло обобщение в моделях популяции с возрастной и дополнительной структурами (Csetenyi, Logofet, 1989; Логофет, 1989, 1991; Caswell, 2001). Состояние популяции описывалось уже не вектором, а прямоугольной матрицей. Проекционная матрица модели приобретала тогда блочную структуру, и анализ её свойств приводил к нетривиальным математическим задачам (Логофет, 1989, 1991). В подобных обстоятельствах ограниченность вычислительных ресурсов и определённые трудности в получении надёжных данных сдерживали развитие этого направления в моделировании динамики структурированных популяций.

В настоящей диссертационной работе поставлены и решены задачи, которые возникли из потребностей современной практики моделирования: отказа от постоянства демографических параметров, учёта поливариантности онтогенеза и нежёсткого «расписания» смены стадий в онтогенезе многолетних растений.

Матричные модели динамики популяции изначально линейны, т.е. способны давать адекватное описание лишь на (непродолжительном) участке неограниченного роста популяции, – например, при захвате новых территорий растительным видом-колонистом. Для последующего этапа сукцессии растительности характерно ограничение роста в результате эффектов конкуренции внутри вида и между видами-конкурентами, что обычно воспроизводится в нелинейных моделях динамики взаимодействующих популяций. Последние хорошо изучены в рамках дифференциальных моделей для неструктурированных популяций (Разжевайкин В.Н., 2006, Свирежев Ю.М., 1987, Begon M. Et al., 1996, Jørgensen S. E., Vondricchio G., 2001, May R.M., 2001, Svirezhev Yu.M., 2008), однако в нашем случае исход конкуренции существенно зависит от жизненной формы (стадии) конкурирующих особей. Поэтому в нелинейных моделях конкуренции должны рассматриваться популяции с соответствующей (дискретной в случае матричных моделей) структурой.

В настоящем исследовании матричная модель конкуренции двух видов строится как развитие матричных моделей изолированной динамики соответствующих популяций, причём нелинейные модификации статусно-специфичных параметров выживания и рождаемости зависят от размеров тех статусных групп в популяции конкурента, которые способны оказать конкурентное давление в наблюдаемых условиях. Синтез полевых, теоретических и модельных исследований позволил создать нелинейную матричную модель динамики двух популяций, обладающих нетривиальными дискретными структурами и конкурирующих за общие ресурсы.

Цель диссертационной работы – изучение важных в практических приложениях математических аспектов матричных моделей динамики популяций с разнообразными дискретными структурами.

Для достижения поставленной цели были определены следующие основные задачи:

1. Изучить математические свойства модели Лефковича на примере модели динамики популяции пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* с периодической зависимостью демографических параметров.

2. Изучить математические свойства обобщённой модели Лефковича на примере динамики популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*.

3. Для обобщённой модели Лефковича сформулировать и решить задачу об *индикаторе потенциального роста (ИПР)* модельной популяции, т.е. найти такую явную функцию от демографических параметров, по значениям которой на заданном наборе значений параметров можно делать однозначный вывод об асимптотике модельной популяции.

4. Построить и изучить нелинейную матричную модель конкуренции вейника и берёзы, обобщая линейные матричные модели динамики одновидовой популяции со стадийно-возрастной структурой; снизить размерность нелинейного матричного оператора до уровня, допускающего точную калибровку параметров модели по данным наблюдений, найти равновесное решение и проанализировать его устойчивость, интерпретировать состояние модели в содержательных терминах.

Теоретической основой диссертации явились следующие фундаментальные научные труды: Leslie, 1945, 1948; Lefkovitch, 1965; Usher, 1972; Свирижев, Логофет, 1978; Caswell, 1989, 2001; Hansen, 1986; Logofet, 1993; Логофет, 1989, 1991; Lotka, 1925; Volterra, 1926, 1931; Wikan, 2001; Cushing et al., 2004; Kon, 2004.

Методы исследования. В работе используется аппарат разностных уравнений, линейная алгебра, элементы математического анализа, теория устойчивости, теория графов, машинный эксперимент.

Новизна диссертационной работы состоит в том, что впервые удалось благодаря предложенному формализму описать с помощью реалистичной матричной модели динамику популяции вида с чётко выраженной двойной структурой, а также провести калибровку по данным полевого эксперимента. Доказана теорема, дающая решение задачи об ИПР впервые на заявленном уровне общности. Впервые построена и откалибрована по полевым данным четырёхмерная нелинейная разностная модель конкуренции двух видов.

Практическая ценность. Формулировки рассмотренных математических задач возникли в ходе выполнения совместных с биологами проектов изучения динамики конкретных видов; результаты диссертации уже применены в этих проектах (что отражено в трёх совместных публикациях) и будут применяться в последующих проектах моделирования популяций с дискретной структурой.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Сезонные особенности жизненного цикла организмов учтены в матричной модели путём произведения соответствующих сезонных матриц Лефковича.

2. Динамика популяции многолетнего растения с поливариантным онтогенезом (например, вейника седеющего *Calamagrostis canescens*) поддаётся адекватному описанию с помощью обобщённой модели Лефковича для популяций с двойной структурой.

3. Задача об ИПР для обобщённой модели Лефковича решена путём перенесения на проекционную матрицу понятий *пути* и *цикла*, известных в теории ориентированных графов.

4. Построена нелинейная матричная модель конкуренции вейника и берёзы, обобщающая линейные матричные модели динамики одновидовой популяции со стадийно-возрастной структурой; снижена размерность нелинейного матричного оператора до уровня, допускающего калибровку параметров модели по данным наблюдений, найдено равновесное решение и проанализирована его устойчивость, состояние модели интерпретировано в содержательных терминах.

Апробация результатов диссертации прошла на 12 научных конференциях: на четырёх конференциях за рубежом с секционными докладами на Международной конференции по математической экологии в Алкале (Alcala 2nd International Conference on Mathematical Ecology, Алкала де Хенарес, Мадрид, Испания, 2003) и на XIII международной конференции Общества линейной алгебры (13th ILAS conference, Амстердам, Нидерланды, 2006); со стендовыми докладами на Европейской конференции по математической и теоретической биологии (European Conference on Mathematical and Theoretical Biology ECMTB05, Дрезден, Германия, 2005) и на VII международном семинаре по клональным растениям (Clonal Plant Workshop "Reproductive Strategies, Biotic Interactions and Metapopulation Dynamics", Куусамо, Финляндия, 2003). Основные результаты настоящей диссертационной работы были представлены на следующих конференциях в России: X Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов», Москва, 2003 г.; Всероссийская конференция «Актуальные проблемы экологии и природопользования», РУДН, Москва, 2003 г.; Всероссийский симпозиум по прикладной и промышленной математике, г. Петрозаводск, 2003 г.; IV международная конференция "Tools for mathematical modelling", г. Санкт-Петербург, 2003 г.; III Международная конференция молодых учёных «Леса Евразии – Белые ночи», г. Санкт-Петербург, 2003 г.; 10-я Пушинская школа-конференция молодых учёных «Биология – наука XXI века», г. Пушино, 2006 г.; X Всероссийская конференция молодых учёных «Состав атмосферы. Климатические эффекты. Атмосферное электричество», г. Звенигород, 2006 г.; XI Всероссийская школа-конференция молодых учёных «Состав атмосферы. Атмосферное электричество. Климатические эффекты», г. Нижний Новгород, 2007 г.

Личный вклад автора: диссертант принимала участие на всех этапах работы, в том числе в формулировке задач и интерпретации полученных результатов. Основные результаты диссертационной работы получены автором лично: построение и изучение обобщённой модели Лефковича, доказательства теорем об индикаторе потенциального роста для классических и обобщённых матриц Лефковича, а также построение и исследование четырёхмерной модели конкуренции вейника и берёзы.

Научному руководителю профессору Д.О. Логофету принадлежит общее руководство и указания частных методов исследования; данные полевых экспериментов и наблюдений предоставлены д.б.н. Б.Р. Стригановой, д.б.н. Н.Г. Улановой и к.б.н. А.Н. Демидовой.

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 работа, в том числе 7 статей в рецензируемых журналах, статья в научном сборнике, статья в зарегистрированном научном электронном издании.

Структура и объём диссертации. Диссертационная работа объёмом 110 страниц состоит из введения, трёх глав, заключения, библиографического списка и четырёх приложений, включает 9 таблиц и 16 рисунков. Библиографический список содержит 173 источника, из них 92 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю главному научному сотруднику ИФА им. А.М. Обухова РАН, доктору физико-математических наук, профессору МГУ им. М.В. Ломоносова Дмитрию Олеговичу Логофету за неоценимую помощь в работе над диссертацией, в подготовке научных публикаций и докладов на всероссийских и международных конференциях, а также за высокий пример верного и достойного служения науке. Благодарю зав. Лабораторией почвенной зоологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН д.б.н. Б.Р. Стриганову и сотрудников кафедры геоботаники МГУ им. М.В. Ломоносова д.б.н. Н.Г. Уланову, к.б.н. А.Н. Демидову за предоставленные данные полевых исследований и плодотворное сотрудничество; коллег д.ф.-м.н. А.С. Гинзбурга, к.ф.-м.н. Н.Н. Завалишина, к.ф.-м.н. Л.Л. Голубятникова за ценные советы и обсуждение диссертации. Автор благодарит своих близких и коллег за помощь и поддержку.

Работа поддержана проектом INTAS-2001-0527 "Early successional changes in forest ecosystems after a gap-forming disturbance", 2002-2005 гг., грантами РФФИ 05-04-49291-а "Роль межвидовой конкуренции и способов размножения в динамике видов-доминантов при восстановлении леса на вырубках", 2005-2007 гг., 05-05-65167-а.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИОННОЙ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность темы диссертации, сформулированы цели работы, перечислены основные этапы и методы исследования.

Глава 1. Модель динамики популяции со стадийной структурой

Первая глава диссертации посвящена обзору матричных моделей динамики популяций и построению дискретной матричной модели Лефковича динамики популяции пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* с сезонными вариациями в параметрах жизненного цикла, её исследованию, постановке и решению задачи об индикаторе потенциального роста для матриц Лефковича.

Пусть $x(t)$ обозначает вектор численности популяции в момент времени t ($t = 0, 1, \dots$). Его 6 компонент $c(t)$, $j(t)$, $a_1(t)$, $a_2(t)$, $a_3(t)$, $a_4(t)$ суть числа коконов, ювенилов, половозрелых особей на стадиях a_1, \dots, a_4 в данный момент времени. Стадиоспецифические параметры $0 \leq b_i \leq 1$ и $0 < s_S \leq 1$ имеют следующий смысл. Коэффициент b_1 показывает, какая доля половозрелых червей, находящихся в стадии a_1 , отложила коконы. Коэффициенты b_2, b_3, b_4 показывают то же самое для стадий a_2, a_3, a_4 . Коэффициенты s_S – это по определению доли численности особей стадии S ($S = c, j, a_1, a_2, a_3$), перешедшие в следующую стадию за 1 шаг по времени. При переходе из одной стадии в другую отсутствует строгая привязка ко времени: за 1 шаг особь может «повзрослеть», но остаться в той же стадии. Это учитывается в модели с помощью дополнительных коэффициентов задержки r_S ($0 \leq r_S, r_S + s_S \leq 1$). Тогда соотношения численностей на стадиях жизненного цикла в последовательные моменты времени сводятся к уравнению в векторно-матричной форме

$$x(t+\Delta t) = Ax(t), \quad (1)$$

где A – матрица Лефковича (Hansen, 1986) имеет следующий вид:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_1 & b_2 & b_3 & b_4 \\ s_c & r_j & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_j & r_{a_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_{a_1} & r_{a_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{a_2} & r_{a_3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{a_3} & r_{a_4} \end{bmatrix}.$$

Индикатор потенциального роста (ИПР) – это, в математическом смысле, такая величина R , которая позволяет по заданным значениям демографических параметров установить, какой из нижеперечисленных случаев при $t \rightarrow \infty$ имеет место, не прибегая к вычислению λ_{\max} – максимального собственного числа проекционной матрицы:

$$\mathbf{x}(t) \rightarrow \infty, \text{ если } \lambda_{\max} > 1; \mathbf{x}(t) \rightarrow 0, \text{ если } \lambda_{\max} < 1; \mathbf{x}(t) \rightarrow \mathbf{x}^*, \text{ если } \lambda_{\max} = 1.$$

Для модели Лефковича введём ИПР как $R(A) = 1 - p(1)$, где $p(\lambda)$ – монический характеристический полином матрицы Лефковича A

$$A = \begin{bmatrix} r_1 + b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & r_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & r_3 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & \dots & & \\ 0 & 0 & 0 & \dots & r_{n-1} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & r_n \end{bmatrix},$$

где $0 < r_i + s_i \leq 1, i=1, \dots, n-1$. Справедлива Теорема об ИПР для матрицы Лефковича.

Теорема. Если $R(A) > 1$, то максимальное собственное число ρ неразложимой матрицы Лефковича A больше 1; если $R(A) < 1$, то $\max_i r_i < \rho < 1$; если $R(A) = 1$, то $\rho = 1$.

Явное выражение ИПР $R(A)$ через стадийно-специфические параметры популяции (где формально $r_{n+1} = 0$):

$$R(A) = 1 - \prod_{j=1}^n (1 - r_j) + \sum_{i=1}^n l_i b_i \prod_{j=i+1}^{n+1} (1 - r_j).$$

Построена также модель Лефковича с сезонной зависимостью демографических параметров для популяции пашенного червя.

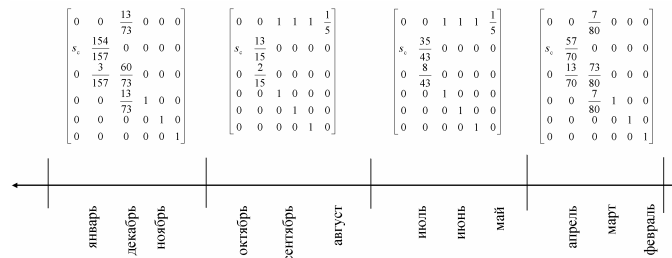


Рисунок 1. Сезонно зависимые матрицы Лефковича для популяции пашенного червя в условиях Подмосковья.

Показано, что произведение сезонных матриц Лефковича имеет вид:

$$A_4 A_3 A_2 A_1 = \begin{bmatrix} * & * & * & 0 & 0 & 0 \\ * & * & * & * & * & * \\ * & * & * & * & * & * \\ * & * & * & 0 & 0 & 0 \\ 0 & * & * & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & * & * & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Общий анализ сезонной модели показал отсутствие циклов в годичной динамике и наличие цикла по сезонам, формирующего равновесную стадийную структуру в годичной динамике. Гипотеза сохранения ИПР и его явное выражение через демографические параметры позволили количественно оценить неопределённый параметр и установить равновесные структуры популяции по сезонам.

Глава 2. Моделирование динамики популяции с двойной структурой

Во второй главе предложен оригинальный формализм для описания динамики различных популяций с двойной структурой, не страдающий избыточностью блочного описания. Переход, сделанный от матричного представления популяционной структуры «назад» к векторному, утрачивает наглядность первого лишь формально, ибо между ними есть очевидное взаимнооднозначное соответствие. Вместе с тем, предложенное векторное представление порождает проекционную обобщённую матрицу Лефковича гораздо меньшего размера, которая, как оказалось, допускает проведение математического анализа по всем основным направлениям, свойственным традиционным матричным моделям динамики популяции с «одномерной» дискретной структурой, а также по новому направлению, связанному с понятием «индикатора потенциального роста».

Исследование проведено на примере моделирования динамики популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*. Переход от проекционной матрицы, имеющей блочную структуру и довольно большую размерность в связи с учётом второй структуры помимо хронологического возраста – стадию развития, к проекционной обобщённой матрице Лефковича осуществляется с помощью специального преобразования конкатенации, превращающего таблицу, описывающую состояние популяции в момент времени t

$$X(t) =$$

1	2	3	4	5	6	Возраст
						Стадии
v^1	v^2	v^3				v
	g^2	g^3				g
		ss^3	ss^4	ss^5		ss
			s^4	s^5	s^6	s

в вектор-столбец, содержащий только реальные компоненты. В ячейках этой таблицы содержатся численности соответствующих стадийно-возрастных групп (верхний индекс указывает хронологический возраст кустов в годах). Традиционная конкатенация приводила бы данную таблицу к весьма разреженной проекционной матрице размера 24×24 , но если в вектор *стадийно-возрастной* структуры популяции включать только реальные компоненты, упорядочив их лексикографически, например, сначала по стадиям, а внутри стадии – по возрасту:

$$x(t) = [v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3, ss^4, ss^5, s^4, s^5, s^6]^T,$$

то проекционная матрица 11×11 , отвечающая уравнению $x(t+1) = Ax(t)$, принимает следующий вид:

$$A = \left[\begin{array}{cccccc|cccccc} 0 & a & b & c & d & e & & & & & & \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & g & 0 & 0 & 0 & 0 & & & 0 & & & \\ h & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & m & 0 & n & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & p & p & q & 0 & 0 & & & & & & \\ \hline 0 & 0 & r & 0 & s & t & 0 & & & & & \\ & & & & & & 0 & 0 & u & 0 & & \\ & & & & & & & v & 0 & 0 & 0 & \\ & & 0 & & & & & & w & 0 & x & 0 \\ & & & & & & & & & y & 0 & z & 0 \end{array} \right].$$

Эта матрица, принадлежащая особому классу обобщённых матриц Лефковича, обладает определёнными свойствами традиционных моделей динамики популяции, в частности, допускает определение равновесной структуры популяции и относительных репродуктивных ценностей её стадийно-возрастных групп, а также допускает простое вычисление ИПР

популяции по заданным 12 параметрам. Количественная оценка экспоненциальной скорости роста (или убыли) популяции даётся максимальным собственным числом λ_1 проекционной матрицы.

Таким образом, во второй главе разработан метод исследования матричных моделей динамики популяций с двойной структурой, а также предложено расширение понятия ИПР на обобщённые модели Лефковича и решение задачи об ИПР для обобщённой матрицы Лефковича.

Доказана **Теорема об ИПР** (Клочкова (Белова), 2004):

пусть L – неразложимая обобщённая матрица Лефковича размера $n \times n$

$$L = \begin{bmatrix} b_1 + r_1 & b_2 & b_3 & \cdots & b_{n-1} & b_n \\ a_{21} & r_2 & & & & 0 \\ a_{31} & a_{32} & r_3 & & & \\ \cdots & & \cdots & \ddots & & \\ a_{n-1,1} & a_{n-1,2} & \cdots & & r_{n-1} & \\ a_{n,1} & a_{n,2} & \cdots & a_{n,n-1} & r_n & \end{bmatrix}, 0 \leq a_{ij} \leq 1 (i > j).$$

Тогда ИПР со свойством $R(L) \begin{cases} > \\ < \\ = \end{cases} 1 \Leftrightarrow \lambda_1(L) \begin{cases} > \\ < \\ = \end{cases} 1$ (где символ \Leftrightarrow означает «если и только если»), а λ_1 – максимальное собственное число L , служит функция

$$R(L) = 1 - (1 - r_1 - b_1) \prod_{h=2}^n (1 - r_h) + \sum_{k=2}^n \sum_{\substack{c_k \\ \rightarrow}} [L[c_k] \prod_{j \in \Omega(c_k)} (1 - r_j)],$$

где $c_k \rightarrow$ – любой простой цикл длины k для матрицы L в ассоциированном с матрицей L орграфе, а $\Omega(c_k) = \{1, 2, \dots, n\} \setminus V[c_k \rightarrow]$ есть множество вершин, не принадлежащих циклу $c_k \rightarrow$ (произведение пустого набора сомножителей полагается равным 1).

Следствие из Теоремы об ИПР. Если максимальное (наибольшее) собственное число обобщённой матрицы Лефковича больше единицы, то в спектре матрицы нет других значений, больших единицы.

Согласно Теореме, ИПР для модели динамики вейника принимает вид

$$R(A) = (af + ch) + (bfg + dfm + dhn + efp + ehq).$$

Эта явная функция демографических параметров используется в процедурах калибровки модели по коротким рядам данных полевых наблюдений при наличии так называемой *репродуктивной неопределённости*.

Глава 3. Конкурентная матричная модель динамики двух популяций, растущих совместно

В третьей главе построена четырёхмерная нелинейная матричная модель конкуренции двух видов берёзы повислой (*Betula pendula*) и вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*). Специальная агрегация структуры популяции каждого из видов-конкурентов позволяет снизить размерность нелинейного матричного оператора до уровня, допускающего точную калибровку параметров модели по данным наблюдений; предложена концептуальная схема учёта эффектов конкуренции в динамике изучаемых видов, а также поиск равновесного решения и анализ его устойчивости. Последнее дало возможность интерпретировать состояние модели в содержательных терминах и наметить путь дальнейшего – более общего – анализа модели с целью выявления её потенциала как инструмента для прогноза хода лесовосстановления.

В развитии отношений вейника и берёзы на ранних стадиях сукцессии после вырубki ельника выделяются три последовательных этапа. Первый из них (первый – четвёртый годы) связан с доминированием (по проективному покрытию) вейника. Второй этап (пятый – шестой годы сукцессии) знаменует выход берёз из травяного вейникового яруса и переходом в имматурное состояние. Третий этап начинается с седьмого года сукцессии и соответствует формированию нового – уже лесного – берёзового фитоценоза. Берёза переходит во взрослое виргинильное состояние, кроны деревьев не просто смыкаются, а перекрывают друг друга, в результате возникает лесное сообщество со своим микроклиматом и преобладанием у берёз внутривидовой конкуренции, реализуемой в виде самоизреживания.

Модель конкуренции построена как развитие и совмещение матричных моделей динамики изолированных популяций. Поскольку данные наблюдений различают растения и по возрасту, и по стадии онтогенеза,

для описания динамики изолированной популяции был использован формализм обобщённой модели Лефковича. Структура популяции вейника представлена 18-мерным вектором

$$\mathbf{w}(t) = [im^1, v^1, v^2, v^3, v^4, v^5, g_1^2, g_1^3, g_2^2, g_3^3, g_3^4, ss^2, ss^3, ss^4, ss^5, ss^6, s^3, s^4]^T,$$

где верхний индекс указывает на возраст, а символ ^T означает транспонирование.

Аналогично, структура популяции берёзы представлена 19-мерным вектором

$$\mathbf{b}(t) = [p^1, j^1, j^2, j^3, im_1^3, im_1^4, im_1^5, im_2^4, im_2^5, im_2^6, v_1^5, v_1^6, v_1^7, v_1^8, v_1^9, v_1^{10}, v_2^8, v_2^9, v_2^{10}]^T,$$

а их проекционные матрицы L_w и L_b имеют вид обобщённых матриц Лефковича и соответствующие размеры 18×18 и 19×19 .

Однако линейный формализм может адекватно описывать динамику популяции лишь на этапе неограниченного роста, чему на вырубке соответствуют лишь первые несколько лет после нарушения лесного сообщества (Уланова и др., 2002; Logofet et al., 2006). В дальнейшем вступают в действие механизмы саморегуляции по плотности и взаимоконкуренции, которые снижают выживаемость и темпы воспроизводства. В модели это снижение происходит в соответствующих – возрастно-стадийно-специфических – коэффициентах онтогенетических переходов (для вейника и берёзы) и репродукции (для вейника), т.е. элементы проекционных матриц оказываются некоторыми убывающими функциями векторов $\mathbf{w}(t)$ и $\mathbf{b}(t)$. Параметры этих функций подлежат оценке (*калибровке*) по данным наблюдений. К сожалению, решение соответствующих математических задач для нелинейных матричных операторов $L_w(\mathbf{w}, \mathbf{b})$ и $L_b(\mathbf{w}, \mathbf{b})$ (размера 18×18 и 19×19) весьма затруднительно, поэтому предлагается воспользоваться обычным в таких случаях приёмом – *агрегацией* переменных состояния модели в более крупные образования. Для вейника принцип участия/неучастия в вегетативном размножении выделяет две макрогруппы растений, а именно, *репродуктивную R* и *пострепродуктивную P*. *Кустарникообразные* (низкорослые) формы берёзы можно объединить в макрогруппу *S*, а *молодые деревья* – в макрогруппу *T*.

К сожалению, из-за нелинейности неагрегированных матричных операторов агрегация переменных не приводит автоматически к агрегации уравнений, и их приходится параметризовать заново согласно

концептуальной схеме конкурентных влияний (рис. 2а). Если через $I(t)$ и $J(t)$ обозначить, соответственно, семенное возобновление вейника и берёзы в начальные годы наблюдений и учесть баланс пополнения макрогрупп, то модельная система из четырёх уравнений относительно четырёх неизвестных функций времени $R(t)$, $P(t)$, $S(t)$, $T(t)$ (численностей соответствующих макрогрупп) принимает следующий вид (2), где функции $f_1(\dots), \dots, f_4(\dots)$ убывают по каждому из своих аргументов, причём состав аргументов у каждой из них специфичен и задаётся графом влияний (рис. 2а).

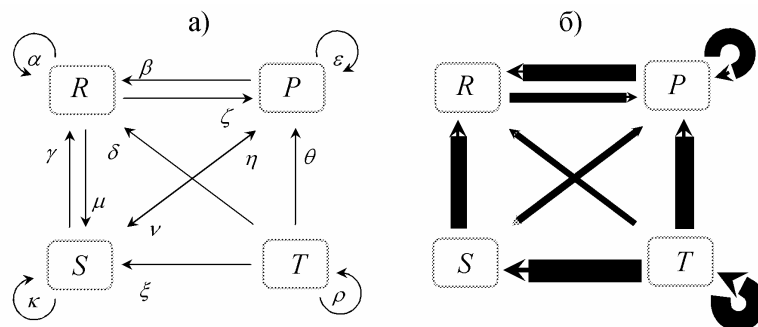


Рисунок 2. Схема конкурентных отношений среди макрогрупп. Стрелки означают негативное влияние конкурента: **а)** теоретически возможные влияния с параметрами интенсивности $\alpha, \beta, \gamma, \dots, \rho$, точный смысл которых вытекает из формы уравнений (3); **б)** толщина стрелок фактически реализованных влияний соответствует (в логарифмическом масштабе) количественному значению параметра.

$$R(t+1) = [I(t) + R(t)] p(1-c) f_1(R(t), P(t), S(t), T(t)),$$

$$P(t+1) = R(t) p c f_1(R(t), P(t), S(t), T(t)) + P(t) s f_2(R(t), P(t), S(t), T(t)), \quad (2)$$

$$S(t+1) = [J(t) + S(t)] d(1-b) f_3(R(t), P(t), S(t), T(t)),$$

$$T(t+1) = S(t) b d f_3(R(t), P(t), S(t), T(t)) + q T(t) f_4(T(t)).$$

Систему уравнений (2) можно представить и в традиционной векторно-матричной форме:

$$\mathbf{X}(t+1) = \mathbf{A}(\mathbf{X}(t)) \mathbf{X}(t),$$

где $\mathbf{X}(t) = [R(t), P(t), S(t), T(t)]^T$ – вектор агрегированной структуры сообщества вейник–берёза, а $\mathbf{A}(\mathbf{X})$ – матрица 4×4 , элементы которой суть соответствующие функции из системы (2), т.е. $\mathbf{A}(\mathbf{X})$ – нелинейный матричный оператор. При нулевых численностях макрогрупп, т.е. в отсутствие лимитирующих/угнетающих популяционных эффектов, все f_1, \dots, f_4 равны 1 и оператор $\mathbf{A}(\mathbf{X})$ сводится к линейной модели агрегированных ГЖЦ с шестью параметрами:

$$\mathbf{A}([0,0,0,0]) = \begin{bmatrix} p(1-c) & 0 & 0 & 0 \\ pc & s & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d(1-b) & 0 \\ 0 & 0 & db & q \end{bmatrix},$$

все из которых, за исключением, быть может, p и d , по смыслу меньше 1.

Понятно, что такая нелинейная модификация лишила бы систему (2) содержательного смысла как модели конкуренции структурированных популяций, однако диверсификация знаменателя по составу аргументов функций $f_1(\dots), \dots, f_4(\dots)$ и по соответствующим коэффициентам в знаменателе вполне сохраняет этот смысл. В результате нелинейная модель конкуренции (2) принимает конкретный вид (3), который к шести вышеупомянутым параметрам добавляет ещё 13, и все они подлежат дальнейшей калибровке по (агрегированным) данным наблюдений.

$$\begin{aligned}
R(t+1) &= [I(t) + R(t)] \frac{p(1-c)}{(1+\alpha R(t))(1+\beta P(t))(1+\gamma S(t))(1+\delta T(t))}, \\
P(t+1) &= \frac{R(t)pc}{(1+\alpha R(t))(1+\beta P(t))(1+\gamma S(t))(1+\delta T(t))} + \frac{P(t)s}{(1+\zeta R(t))(1+\varepsilon P(t))(1+\eta S(t))(1+\theta T(t))}, \\
S(t+1) &= [J(t) + S(t)] \frac{d(1-b)}{(1+\kappa S(t))(1+\mu R(t))(1+\nu P(t))(1+\xi T(t))}, \\
T(t+1) &= \frac{S(t)db}{(1+\kappa S(t))(1+\mu R(t))(1+\nu P(t))(1+\xi T(t))} + \frac{T(t)q}{1+\rho T(t)}.
\end{aligned} \tag{3}$$

Особенности калибровки вытекают из специфики матричных моделей и содержания данных, в которых отслежена судьба каждого индивидуального растения на пробной площадке. Если в общем случае каждая точка t из 10 точек временного ряда наблюдений за агрегированной структурой сообщества вейник–берёза содержит 4 числа – а именно, $R(t)$, $P(t)$, $S(t)$ и $T(t)$, – т.е. может обеспечить (вместе со следующей точкой $t+1$) четыре калибровочных уравнения для модели (2), то отмеченная особенность данных позволяет извлечь из них ещё и точные значения каждого слагаемого в правой части уравнений (2), т.е. ещё два независимых калибровочных уравнения на каждую точку. Таким образом, каждая точка t (вместе с последующей) обеспечивает 6 независимых калибровочных уравнений, а три точки способны в принципе обеспечить точное вычисление 18 параметров модели (3) как решения (нелинейной) точно определённой системы из 18 уравнений с 18 неизвестными, 18 параметрами. Это соображение принято за основу в процедуре калибровки модели (3) при гипотезе, что 19-й параметр, а именно, интенсивность α самолимитирования репродуктивных вейников равна нулю.

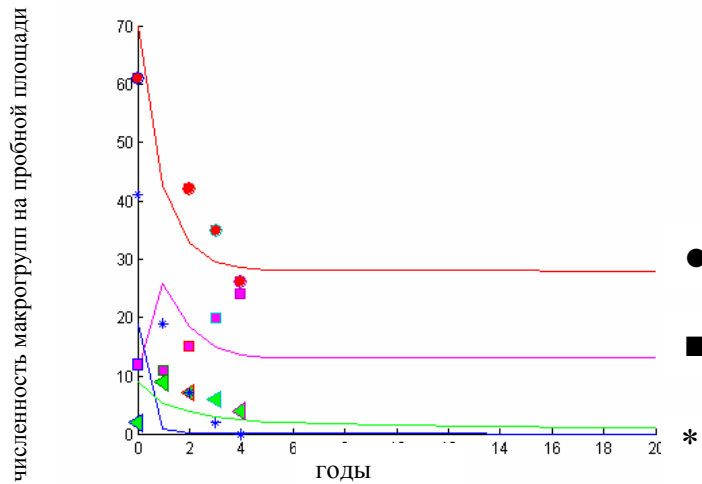


Рисунок 3. Траектории модели (3), откалиброванной по данным 1999-2002 для численностей макрогрупп, изображены сплошными линиями: ● репродуктивных вейников, ■ пострепродуктивных вейников, ◀ кустарникообразных берёз, * молодых деревьев берёзы. В качестве начальных условий для траекторий использованы данные 1998 года. Отдельными точками ●, ■, ◀, * показаны соответствующие данные полевого эксперимента в 1998 – 2002 годах.

В качестве калибровочного выбран отрезок временного ряда 1999–2002 (третий этап совместной динамики), где количественные механизмы конкуренции должны проявляться в наибольшей мере. Значения параметров откалиброваны в системе MatLab® 6.5, а соответствующие модельные траектории (где в качестве начальных условий взяты данные за 1998 год – момент, предшествующий отрезку калибровки) представлены на рис. 3.

Видно, что модельные траектории выходят на стационарный уровень с нулевым размером макрогруппы кустарникообразной берёзы, единственной взрослой берёзой (на пробной площади $1 \times 1 \text{ м}^2$) и умеренными размерами макрогрупп вейника. Это состояние близко к решению (нелинейной) системы уравнений стационарного состояния: после калибровки модели (3) поиск её решений в виде постоянного вектора

$$[R(t), P(t), S(t), T(t)] \equiv [R^*, P^*, 0, T^*]$$

обнаруживает равновесие

$$[R^*, P^*, 0, T^*] = [27.7871, 13.2479, 0, 0.9972]. \quad (4)$$

Традиционный анализ устойчивости равновесия (4) в линейном приближении (Свирижев, Логофет, 1978; Logofet, 1993) приводит к некоторой численной 4×4 матрице $A_8(X^*)$, чей спектр (вычисленный стандартной процедурой `eig` из пакета MatLab[®] 6.5) оказывается целиком внутри окружности единичного радиуса – достаточное условие локальной асимптотической устойчивости равновесия (4). Тот же результат получается, если к характеристическому полиному $p(A_8(X^*))$ матрицы $A_8(X^*)$ применить так называемое преобразование Джури (1979), \mathcal{J} , которое отображает единичный круг комплексной плоскости на её левую полуплоскость, и проверить затем известный критерий устойчивости Рауса–Гурвица (Гантмахер, 1967), чтобы убедиться, что все корни полинома $\mathcal{J}[p(A_8(X^*))]$ находятся слева от мнимой оси.

Численные эксперименты с моделью (3) при отклонениях от равновесного начального состояния дают траектории, сходящиеся к равновесию (4) (пример такого эксперимента с $X(0) = [61 \ 12 \ 41 \ 2]^T$ представлен на рис. 3), чем иллюстрируют свойство устойчивости, аналитически установленное выше. Откалиброванная модель демонстрирует сходимость к устойчивому равновесию – состоянию фитоценоза, которое интерпретируется как молодой берёзовый лес с сомкнутыми кронами и угнетённой популяцией вейника. Модель иллюстрирует наблюдаемый ход лесовосстановления: появление всходов и рост популяции берёзы преодолевает конкурентное сопротивление вейника (его преграду массовому засеву берёзы) и приводит к доминированию берёзы, которая оказывает сильное конкурентное влияние на развитие вейника и собственного подроста.

Основные результаты и выводы диссертационной работы:

1. Изучены математические свойства модели Лефковича на примере модели динамики популяции пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* с сезонными вариациями параметров жизненного цикла.
2. Построена обобщённая модель Лефковича и изучены её математические свойства на примере динамики популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*.

3. Найдены решения задачи об ИПР для классической и обобщённой моделей Лефковича.

4. Построена и изучена нелинейная матричная модель конкуренции вейника и берёзы, обобщающая линейные матричные модели динамики одновидовой популяции со стадийно-возрастной структурой; снижена размерность нелинейного матричного оператора до уровня, допускающего точную калибровку параметров модели по данным наблюдений, найдено равновесное решение и проведён анализ его устойчивости, состояние модели интерпретировано в содержательных терминах.

Все основные результаты и выводы настоящей диссертационной работы опубликованы.

Публикации в рецензируемых журналах:

1. Логофет Д.О., Клочкова (Белова) И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы. // Математическое моделирование. – 2002. – Том 14 – № 10 – С. 116-126.

2. Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова (Белова) И.Н., Логофет Д.О. Структура и динамика популяции вейника сидящего *Calamagostis canescens*: модельный подход. // Журнал общей биологии. – 2002. – Том 63. – № 6. – С. 509-521.

3. Клочкова (Белова) И.Н. Обобщение теоремы о репродуктивном потенциале для матриц Логофета. // Вестник МГУ. – 2004. – Выпуск 1. Математика, механика, – № 3. – С. 45–48.

4. Logofet D.O., Ulanova N.G., Klochkova (Belova) I.N. and Demidova A.N. Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model results in a non-classic formulation // Ecological Modelling. – 2006. – V. 192. – №.1–2. – P. 95–106.

5. Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. Москва. – 2007. – Т. 13. – № 4. – С. 145-164.

6. Logofet D.O., Belova I.N. Nonnegative matrices as a tool to model population dynamics: classical models and contemporary expansions // Journal of Mathematical Sciences. – 2008. – V. 155. – № 6. – P. 894–907.

7. Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и берёзы, растущих совместно // Журнал общей биологии. – 2008. – Том 69. – № 6. – С. 441–457.

Статьи в научных сборниках и периодических научных изданиях:

8. Демидова А.Н., Клочкова (Белова) И.Н. Динамика популяции вейника седеющего на вырубках ельников (построение дискретной модели) // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Изд-во РУДН. – 2003. – Вып. 5-6 Системная экология. – С. 35-37.

Публикации в материалах научных мероприятий:

9. Демидова А.Н., Клочкова (Белова) И.Н. Модельный подход для описания динамики вегетативно-подвижных видов растений. // Материалы X Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов». Издательство Московского университета. – 2003. – Часть I. – С. 16-17.

10. Klochkova (Belova) I.N. Potential-growth indicator problem in matrix models of population dynamics. // Proceedings of Alcalá 2nd International Conference on Mathematical Ecology, 2003 September 5-9, Alcalá de Henares (Madrid), Spain. – 2003. – P. 14-Klo-a-14-Klo-b.

11. Клочкова (Белова) И.Н. Дискретная модель динамики популяции со стадийно-возрастной структурой для растений с семенным и вегетативным способами размножения. // Петрозаводск. Симпозиум по прикладной и промышленной математике 28 мая – 3 июня 2003. Обзорение прикладной и промышленной математики. – 2003. – Том 10. – №2. – С. 478-480.

12. Klochkova (Belova) I.N. Potential growth indicator for Logofet matrix. // Abstracts of The Fourth International Conference «Tools for mathematical modelling». June 23-28, 2003. Saint-Petersburg State Polytechnic University, Saint-Peterburg, Russia. – 2003. – P. 91.

13. Демидова А.Н., Клочкова (Белова) И.Н. Модель динамики популяции растений с семенным и вегетативным видами размножения. // Тезисы III Международная конференция молодых учёных «Леса Евразии – Белые ночи», посвященная 200-летию Высшего лесного образования в России, 200-летию Санкт-Петербургской лесотехнической академии и 10-летию Европейского института леса, Санкт-Петербург ☀ Йоэнсуу 23-29 июня 2003. М.: МГУЛ. – 2003. – С. 19-20.

14. Demidova A.N., Ulanova N.G., Klochkova (Belova) I.N. and Logofet D.O. Dynamics of Clonal Plant Population: a Modeling Approach. // 7th Clonal Plant Workshop «Reproductive Strategies, Biotic Interactions and Metapopulation Dynamics» 1-5 August 2003. Kuusamo, Finland. – 2003. – P.21.

15. Klochkova (Belova) I.N. and Demidova A.N. Competition dynamics between two double-structured populations. // European Conference on Mathematical and Theoretical Biology ECMTB05, Book of Abstracts 2. Center for Information Service and High Performance Computing, Dresden University of Technology, Dresden, Germany. –2005. – P. 120.

16. Klochkova (Belova) I.N. Nonnegative matrices as a tool for modelling structured population dynamics: motivated expansions and new findings. // Abstracts of the 13th ILAS conference. Vrije Universiteit, Amsterdam. – 2006. – P. 71-72.

17. Клочкова (Белова) И.Н., Логофет Д.О. Зарастание сплошной вырубki в матричных моделях динамики популяций *Rubus idaeus* и *Calamagrostis villosa*. // «Биология – наука XXI века»: 10-я Пушкинская школа-конференция молодых учёных, посвященная 50-летию Пушкинского научного центра РАН, Пушкино, 17-21 апреля 2006 года. Пушкино: Пушкинский научный центр РАН. – 2006. – С. 344.

18. Клочкова (Белова) И.Н. Построение матричных моделей динамики популяций на ранних стадиях развития при восстановлении леса на вырубках. // Тезисы докладов X Всероссийской конференции молодых учёных «Состав атмосферы. Климатические эффекты. Атмосферное электричество». Москва: МАКС Пресс. – 2006. – С.15.

19. Клочкова (Белова) И.Н. Эмиссия парниковых газов при нарушениях почв различных степеней. // «Состав атмосферы. Атмосферное электричество. Климатические эффекты». XI Всероссийская школа-конференция молодых учёных 15 - 17 мая 2007 г. Нижний Новгород: ИПФ РАН. – 2007. – С. 59-60.

20. Belova I.N. Application of special types of nonnegative matrices to forest ecosystems modelling. // Geophysical Research Abstracts of EGU General Assembly 2008. – 2008. – Vol. 10, – EGU2008-A-06801.

Публикации в зарегистрированных научных электронных изданиях:

21. Уланова Н.Г., Клочкова (Белова) И.Н., Демидова А.Н. Моделирование популяционной динамики вейника наземного *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth при зарастании вырубki ельника сложного // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал (<http://journal.csbg.ru>). – 2007. – Т.2. – Вып. 2. – С.91-96.

