

ГЛАВА 4. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С ДВОЙНОЙ СТРУКТУРОЙ: ПОЛИВАРИАНТНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ

§4.1. Понятие и примеры популяций с двойной структурой

Помимо возраста или стадии развития, другие наблюдаемые признаки (размер или масса тела, фенотип, тип местообитания и т.д.) тоже могут служить основаниями для классификации особей и выявления определенной структуры в популяции. Более того, логика конкретного исследования может потребовать классификации по двум основаниям одновременно, и тогда структура популяции приобретает второе измерение. Например, в исторически первой матричной модели популяции с двойной структурой¹⁾ предполагалось, что многолетнее растение зацветает только по достижении критического размера, и потому к возрастной структуре добавили структуру размерную (по определенным интервалам возможного размера особи). Двойная структура популяции требует двойной нумерации возможных состояний особи, так что вершины ГЖЦ можно расположить в узлах целочисленной «решетки» на плоскости, как это сделано в примерах, описанных ниже. И если оба классифицирующих признака могут меняться за один временной шаг, то ГЖЦ должен отражать соответствующие изменения.

Пример 4.1. На рис. 4.1 показан ГЖЦ ворсянки лесной (*Dipsacus fullonum*), травянистого монокарпного вида, который обычно считается двулетним. Растения классифицируются по возрасту и размеру (например, диаметру розетки), и они зацветают и дают семена, достигнув достаточно большого размера. Выделено 5 годичных возрастных классов (0, 1, 2, 3, 4) и 4 размерных класса (1, 2, 3, 4). Пополнение популяции происходит в нулевом возрастном классе, и проростки не могут иметь иного размера, кроме самого малого. Упомянутый выше критический размер цветущих растений зависит от возраста: 4-летние зацветают уже во втором размерном классе, 3-летние – начиная с третьего, а 2-летние цветут лишь в самом последнем.

Численность группы особей размера i ($i = 1, \dots, 4$) и возраста j ($j = 0, \dots, 4$) в момент переписи t ($t = 0, 1, \dots$) обозначаем $x_{ij}(t)$, и тогда матрица размера 4×5

$$\mathcal{X}(t) = [x_{ij}(t)] = \begin{bmatrix} x_{10}(t) & x_{11}(t) & x_{12}(t) & x_{13}(t) & x_{14}(t) \\ 0 & x_{21}(t) & x_{22}(t) & x_{23}(t) & x_{24}(t) \\ 0 & x_{31}(t) & x_{32}(t) & x_{33}(t) & x_{34}(t) \\ 0 & 0 & x_{42}(t) & x_{43}(t) & x_{44}(t) \end{bmatrix} \quad (4.1)$$

¹⁾ Law, 1983.

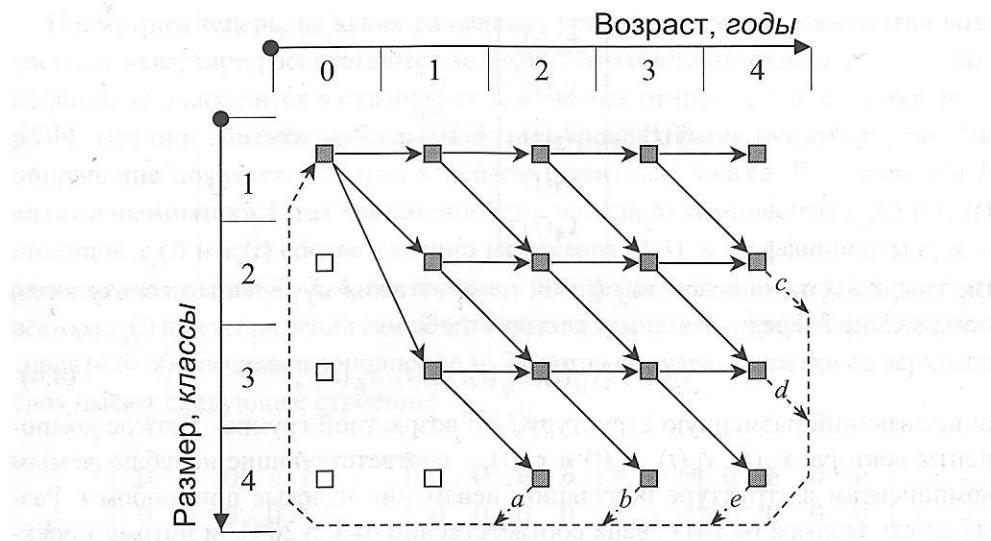


Рис. 4.1. ГЖЦ особей воряски лесной *Dipsacus fullonum*, классифицированных по хронологическому возрасту и размерному классу. Пустые квадратики соответствуют ненаблюдаемым размерно-возрастным состояниям, штриховые стрелки – пополнению популяции за 1 временной шаг (адаптировано из Law, 1983).

описывает состояние данной популяции с двойной (*размерно-возрастной*) структурой. Ее элементы $x_{20}, x_{30}, x_{40}, x_{41}$ неизменно нулевые, коль скоро растений соответствующего размерно-возрастного статуса в популяции быть не может²⁾.

ГЖЦ показывает, что репродуктивными являются размерно-возрастные группы (2, 4), (3, 4), (4, 2), (4, 3) и (4, 4) с коэффициентами размножения *a*, *b*, ..., *e*. Это значит, что пополнение популяции в год $t + 1$ есть сумма

$$ax_{42}(t) + bx_{43}(t) + cx_{24}(t) + dx_{34}(t) + ex_{44}(t), \quad (4.2)$$

которая должна быть элементом (1, 0) матрицы $X(t + 1)$ строения (4.1). К сожалению, никакая матрица плодовитости F размера 4×5 не способна обеспечить это при умножении (по правилу «строку на столбец») на $X(t)$ (Упражнение 4.2). Поэтому привычный вид (2.1) или (3.1) основного уравнения матричной модели невозможен для матричного представления (4.1) структуры популяции.

Но ситуацию можно исправить, если выполнить *конкатенацию* матрицы (4.1) по столбцам, т.е. записать ее как 5-этажный вектор-столбец,

²⁾ Из-за того, что второй индекс начинается не с 1, а с 0, элементы x_{ij} образуют здесь не главную диагональ, а первую *поддиагональ*.

$$\mathbb{X}(t) = \begin{bmatrix} x_0(t) \\ x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ x_4(t) \end{bmatrix} \in \mathbb{R}^{20}, \quad (4.3)$$

где каждый «этаж» возраста j ($j = 0, \dots, 4$, «этажи» нумеруются сверху вниз) есть, в свою очередь, 4-мерный вектор-столбец

$$x_j(t) = [x_{1j}(t), x_{2j}(t), x_{3j}(t), x_{4j}(t)]^T, \quad (4.4)$$

описывающий размерную структуру j -ой возрастной группы. Четыре компоненты вектора: $x_{20}(t)$, $x_{30}(t)$, $x_{40}(t)$ и $x_{41}(t)$, – соответствующие ненаблюдаемым компонентам в структуре популяции, неизменно нулевые при любом t . Размерность вектора (4.3–4) равна соответственно $4 \times 5 = 20 \times 1$, и потому проекционная матрица \mathbb{L} в уравнении

$$\mathbb{X}(t+1) = \mathbb{L} \mathbb{X}(t) \quad (4.5)$$

обязана иметь размер 20×20 – также как и ее составляющие $\mathbb{T} + \mathbb{F} = \mathbb{L}$.

Каким же должно быть строение матрицы \mathbb{L} , чтобы уравнение (4.5) могло выполняться?

Нижеследующие абзацы текста, набранного более мелким шрифтом, можно пропустить при первом чтении – они адресованы ботаникам, желающим вникнуть во все детали.

Начнем опять с пополнения популяции: если \mathbb{F} – матрица плодовитости, то самый верхний уровень первого «этажа» вектора $\mathbb{F}\mathbb{X}(t)$ должен иметь значение (4.2), а все прочие «этажи» – оставаться нулевыми. Последнее условие должно выполняться для любых неотрицательных векторов $\mathbb{X}(t)$, значит, в матрице \mathbb{F} «этажи» с 1-го по 4-ый целиком нулевые:

$$\mathbb{F} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (4.6)$$

Согласно правилу «строку на столбец», каждый «этаж» в матрице \mathbb{F} должен иметь пять 4-уровневых «квартир» (разделенных в (4.6) «стенками») по 4 «комнаты» (т.е. 4 матричных элемента) на каждом уровне каждой «квартиры». ГЖЦ (рис. 4.1) показывает, что репродуктивные состояния находятся только на возрастных «этажах» $j = 2, 3, 4$, откуда и следует наличие двух нулевых «квартир» на верхнем «этаже» матрицы (4.6) и трех нетривиальных «квартир» F_2, F_3, F_4 .

(4.3)

(4.4)

(4.5)

(4.6)

Посмотрим теперь, на каких размерных уровнях и в каких «комнатах» возрастных «квартир» располагаются коэффициенты размножения a, b, \dots, e . Коэффициент a находится в «квартире» 2, b – в «квартире» 3, c, d, e – в «квартире» 4. Все они обитают на самых верхних уровнях своих «квартир», так как пополнение появляется только в первом размерном классе. При этом a и b сидят в «комнатах» 4, так как именно туда попадают компоненты $x_{42}(t)$ и $x_{43}(t)$ столбцов $x_2(t)$ и $x_3(t)$ соответственно из вектора (4.3), а коэффициенты c, d, e занимают «комнаты» 2, 3, 4, где ожидают появления компонент $x_{24}(t), x_{34}(t), x_{44}(t)$ вектора $x_4(t)$ при вычислении самой верхней компоненты вектора $\mathcal{F}X(t)$. Итак, матрица (4.6) обеспечивает пополнение (4.2), когда ненулевые клетки ее верхнего слоя имеют следующее строение:

$$\mathbf{F}_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & a \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{F}_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{F}_4 = \begin{bmatrix} 0 & c & d & e \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (4.7)$$

Переходы в нулевую возрастную группу помимо пополнения невозможны, и потому верхний «этаж» матрицы \mathcal{T} из уравнения (4.5) целиком состоит из нулей. Определяющее свойство *возрастной* структуры состоит в том, что за один временной шаг возраст увеличивается ровно на 1 – нет задержек в том же состоянии или ускоренных переходов, как в Главе 3. Это значит, что возрастные «квартиры» должны формировать в матрице \mathcal{T} только первую поддиагональ, а на всех остальных местах стоят нули:

$$\mathcal{T} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ T_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & T_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & T_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & T_3 & 0 \end{bmatrix}. \quad (4.8)$$

ГЖЦ (рис. 4.1) показывает, что за 1 временный шаг размер особи любого возраста, кроме последнего и любого размера, кроме самого крупного, может остаться в пределах текущего размерного класса, либо перейти в следующий, и только самые младшие растения способны на ускоренный рост, т.е. на переход через один размерный класс. Полная размерная структура возможна в возрастах $j = 2, 3, 4$, которым в произведении $\mathcal{T}X$ отвечают клетки T_1, T_2, T_3 матрицы (4.8), и значит, планировка этих «квартир» должна быть одинаковой и отражающей неубывание размера со временем; в клетке T_0 нужно учитывать еще и ускоренный рост:

$$T_0 = \begin{bmatrix} d_1^0 & 0 & 0 & 0 \\ g_1^0 & 0 & 0 & 0 \\ h_1^0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}; T_a = \begin{bmatrix} d_1^a & 0 & 0 & 0 \\ g_1^a & d_2^a & 0 & 0 \\ h_1^0 & g_2^a & d_3^a & 0 \\ 0 & 0 & g_3^a & 0 \end{bmatrix}, a = 1, 2, 3. \quad (4.9)$$

В матрице T_0 ненулевой столбец лишь один – по числу размерных классов данного возраста, а в 4-ом столбце матриц T_a нули стоят потому, что растения 4-го размерного класса всех репродуктивных возрастов погибают после того, как производят семена. Диагональные элементы означают доли тех размерно-возрастных групп, особи которых не выросли за границу своего размерного класса, поддиагональные – отражают нормальный рост и переход в следующий класс; элемент h_1^0 показывает долю возрастно-размерной группы (0, 1) со сверхбыстрым ростом. В силу смертности растений на пути к репродукции все матрицы (4.9) субстохастические по столбцам. Суммарное число их ненулевых элементов совпадает с числом размерно-возрастных переходов в ГЖЦ (Упражнение 4.3).

Итак, модельная популяция с возрастно-размерной структурой (4.3–4) подчиняется уравнению (4.5) с матрицей L , имеющей строение матрицы Лесли (1.10), в которой роль коэффициентов дожития и репродукции выполняют целые блоки размера 4×4 из соответствующих коэффициентов. Блочное строение матрицы L не нарушает ее неотрицательность, а *неразложимость и примитивность* проверяются, как и прежде, по соответствующему ГЖЦ (Упражнения 4.5, 4.6). Не всегда однако выяснение сильной связности ГЖЦ подается визуальному контролю, и нет прямой связи между неразложимостью проекционной матрицы блочного строения и ее классического «скелета»³⁾.

После того как *демографические параметры* (ненулевые элементы матрицы L) получают количественную определенность, вычисляем меру λ_1 приспособленности локальной популяции как доминантное собственное число *подматрицы репродуктивного ядра* (см. §1.2) с помощью стандартной процедуры в «MatLab», а также прочие количественные характеристики модельной популяции⁴⁾. □

Замечание 4.1. Поскольку в матрице $L = (4.6) + (4.8)$ диагональные блоки нулевые, отсюда следует, в частности, что даже в случае ее разложимости «беспечное» вычисление меры λ_1 как максимального по абсолютной величине значения среди всех чисел в спектре L (а не как $\lambda_1(L_{\text{rec}})$ ее подматрицы репродуктивного ядра) не повлияет на корректность результата (см. также Замечания 1.1, П3). □

³⁾ Логофет, 1989, 1991.

⁴⁾ Law, 1983.

= 1, 2, 3. (4.9)

Пример 4.2. Северный олень издавна был и остается важнейшим биологическим ресурсом, обеспечивающим существование многих коренных народов Севера⁵⁾, для которых этот вид животных стал главным элементом хозяйственной и художественной культуры. Люди одомашнили северных оленей, но продолжают содержать их на вольном или полувольном выпасе. Например, оленеводы-саамы практикуют полувольное содержание оленей *Rangifer tarandus tarandus* зимой, строгий контроль за беременными самками в период отела, мечение новорожденных меткой оленевода, вольный выпас летом, «кимание», т.е. поиск и сбор оленей осенью, чтобы проверить их наличие и физические кондиции, а также выполнить промысловое изъятие животных из стада⁶⁾. Кондиции напрямую зависят от величины запасов жира, что в свою очередь проверяют, оценивая депо бурого жира под ушами, щупают насколько плотен хрящ ушей⁶⁾.

Такая практика дает основание включить в структуру популяции, наряду с возрастом животного, его физический статус – например, в терминах трех категорий: *слабый (w)*, *нормальный (n)*, *сильный (s)*, – естественно, с зависимостью коэффициентов дожития и плодовитости от статуса. Статус существенно зависит от условий зимовки, и если принять, что за 1 год он не может измениться более чем на одну категорию в ту или иную сторону, то переходы между статусами (улучшение, сохранение или ухудшение) должны описываться *тридиагональной* матрицей 3×3

$$T_a = \begin{bmatrix} p_1 & d_2 & 0 \\ i_1 & p_2 & d_3 \\ 0 & i_2 & p_3 \end{bmatrix}, \quad (4.10)$$

где $a = 1, 2, \dots, 16$ – номер годичного возрастного класса, в котором в ходе дожития до возраста $a + 1$ происходит изменение/сохранение статусов и от которого соответствующие коэффициенты, вообще говоря, должны зависеть (в выражении (4.10) эта зависимость не показана).

Если *возрастно-статусную* структуру популяции самок⁷⁾ задавать, как и в предыдущем примере, вектором-столбцом

$$X(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_{17}(t)]^T \in \mathbb{R}^{51}, \quad (4.11)$$

где каждая тройка чисел $x_a(t) = [x_{aw}(t), x_{an}(t), x_{as}(t)]$ представляет распределение самок возраста a по трем категориям (w, n, s) в момент переписи t , то изменение структуры модельного стада на временному шаге от t до $t + 1$ задается уравнением (4.5). Матрица T возрастно-статусных переходов принимает здесь следующий вид:

⁵⁾ Баскин, 2009.

⁶⁾ Баскин, 2017.

⁷⁾ Оленеводы поддерживают соотношение полов в стаде, достаточно для надежного оплодотворения полновозрелых самок (Баскин, 2009).

$$T = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ T_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & T_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & T_{16} & 0 \end{bmatrix}, \quad (4.12)$$

где 0 обозначает целый 3×3 блок нулей. Каждая матрица T_a субстохастическая по столбцам, так как именно здесь учитывается смертность – в том числе, от хищников, причем наиболее уязвимы телята ослабленных матерей⁸⁾.

Брачный период («гон») наступает у северных оленей в сентябре–октябре и к этому моменту самки–сеголетки уже способны к оплодотворению, хотя оленеводы стараются не допускать столь ранней беременности, которая ослабляет и мать, и потомство, и большинство сеголеток остаются яловыми⁴⁾. Аналогично, от самок старше 8–9 лет стараются избавляться, так их потомство оказывается мелким и слабым⁵⁾. Но теоретически репродуктивная функция самок сохраняется вплоть до самого старшего возраста, и потому матрица плодовитости принимает следующий вид:

$$F = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & F_{16} & F_{17} \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (4.13)$$

где каждый 3×3 блок F_a , $a = 1, 2, \dots, 17$, определяет кондиции потомства самок возраста a . Так,

$$F_1 = \begin{bmatrix} f_{ww}^1 & f_{wn}^1 & f_{ws}^1 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}; F_a = \begin{bmatrix} f_{ww}^a & 0 & 0 \\ 0 & f_{nn}^a & 0 \\ 0 & 0 & f_{ss}^a \end{bmatrix}, a = 2, \dots, 9;$$

$$F_b = \begin{bmatrix} f_{ww}^b & f_{wn}^b & 0 \\ 0 & 0 & f_{ns}^b \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, b = 10, \dots, 17, \quad (4.14)$$

⁸⁾ Tveraa et al., 2003.

(4.12)

§ 4.2. *Calamagrostis epigeios*: двойная структура без блочного строения

ибо потомство всех сеголеток слабое, и по-видимому, $f_{ww}^1 = 0$ (слабые сеголетки не участвуют в размножении); потомство самок благоприятного репродуктивного возраста наследует кондиции матери, а престарелые самки ухудшают статус потомства.

Как и в предыдущем примере, нулевые диагональные блоки проекционной матрицы $L = T + F$ обеспечивают корректность «беспечного» вычисления меры λ_1 как максимального по модулю собственного числа всей матрицы L без выделения ее подматрицы репродуктивного ядра (Замечание 4.1). \square

Замечание 4.2. В подобных случаях вопрос о неразложимости проекционной матрицы имеет лишь теоретический интерес, причем ответ на него можно получить алгебраически с помощью «MatLab», не применяя «графический» критерий, т.е. не проверяя, является ли ГЖЦ сильно связным, — см. Упражнение 4.7. \square

Замечание 4.3. Матричная модель (4.11–14) была построена как составная часть модели типа «ресурс–потребитель» с целью поиска оптимальной (по экономическому критерию) стратегии ежегодного «сбора урожая» (harvesting) – промыслового изъятия оленей из стада⁹⁾. Компьютерные имитации показали, что устоявшаяся практика изъятия значительной части телят и всех самок старше 10 лет близка к оптимальной. \square

(4.13)

§ 4.2. *Calamagrostis epigeios*: двойная структура без блочного строения матрицы L

В Примере 4.1 у модельной матрицы размера 20×20 из 400 элементов только 26 ненулевых – такие матрицы называют *разреженными*. Понятно, что значительная часть нулей обусловлена разреженностью самой матрицы Лесли – каркаса, несущего блоки 4×4 , – число таких нулевых блоков равно $(n - 1)^2$ (Упражнение 1.4), т.е. растет как n^2 с увеличением n . Но есть еще нулевые элементы внутри ненулевых блоков (4.7) и (4.9), что вызвано определенными правилами размерных переходов (запретами на снижение размера и увеличение более чем на 1 у всех возрастов, кроме самого младшего) и тем, что размер проростков не выходит за границу первого размерного класса. Есть фиксированные нули и в структуре популяции (4.1) – их пришлось сохранить и в векторе (4.3), чтобы получить блочное строение матрицы L , а определенные нули в блоках (4.9) обеспечивают сохранение этих компонент нулевыми и в левой части уравнения (4.5), т.е. на каждом последующем шаге по времени.

Простая идея отказа от лишних нулей в двумерной структуре популяции была реализована 15 лет назад¹⁰⁾, и это существенно снизило размер проек-

⁹⁾ Четени, 1988.

¹⁰⁾ Логофет, 2002.

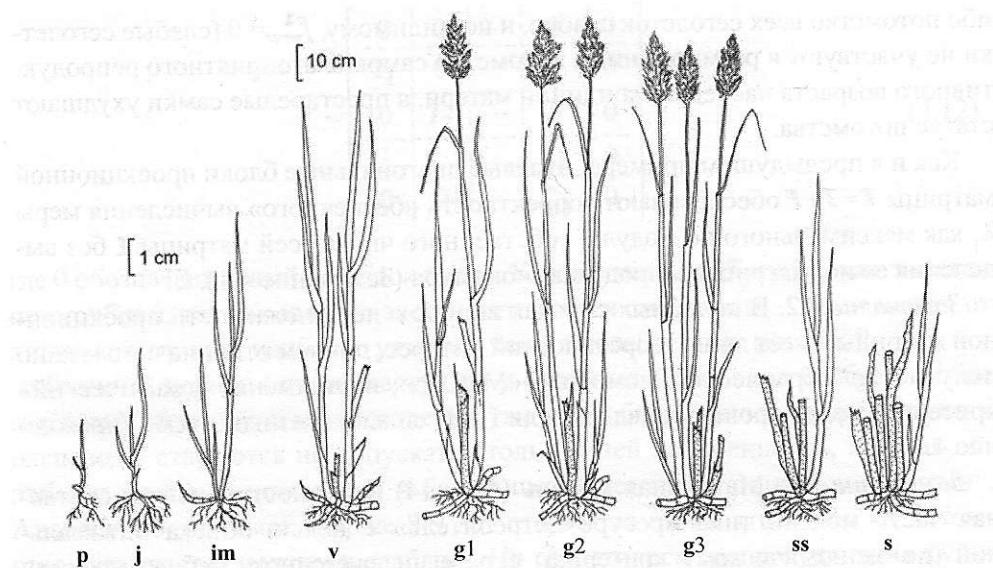


Рис. 4.2. Шкала онтогенеза вейника *Calamagrostis epigeios*. Обозначения стадий: *p* – проростки, *j* – ювенильные растения, *im* – имматурные, *v* – взрослые виргинильные, *g₁*, *g₂*, *g₃* – генеративные, *ss* – субсенильные, *s* – сенильные (Уланова, 1995).

ционной матрицы. Данные, послужившие поводом для двумерной структуры популяции, были получены из наблюдений, где в дополнение к стадии онтогенеза у растений определяли их хронологический возраст.

Вейники рода *Calamagrostis* – многолетние травянистые поликарпические злаки, растущие в широком диапазоне экологических условий, в основном в лесах и на лугах, – традиционный объект изучения в отечественной школе популяционной ботаники¹¹⁾. На рис. 4.2 показана шкала онтогенеза вейника наземного *C. epigeios*, где в отличие от шкал на рис. 3.1 и 3.3 цветущие растения различаются по степени развития парциального куста, и числу генеративных побегов на молодые (*g₁*), средневозрастные (*g₂*) и старые (*g₃*), генеративные кусты. На рисунке отчетливо видны различия в морфологии растений на каждой из стадий. Взрослый парциальный куст состоит из многих разновозрастных розеточных, поликлинических интравагинальных и экстравагинальных побегов^{10), 12)}. По структуре годичных приростов в зоне кущения куста злака и прочим морфологическим признакам можно определить его хронологический возраст (в годах)¹³⁾.

Пионерный вид *C. epigeios* заселяет открытые растительные сообщества, как например, участки сплошных вырубок ельников, за счет экстенсивного

¹¹⁾ Уланова, 1995, 2015.

¹²⁾ Уланова и др., 2008

¹³⁾ Уланова и др., 2007.

Рис. 4.3.

Схема
Кон-
пло-
S =

роста популяци-
мозаика отдель-
личаются они и
растная структу-
за отражает ад-
Поливариантно-
многообразие п-
тации ценопопу-

Ежегодные н-
завершено) пок-
личное число л-
ются особи раз-
ных путей разви-
ГЖЦ, показанн-
на двумерной ц-

¹⁴⁾ Логофет и др., 2008.

¹⁵⁾ Диаметр произ-
парой его точек.

¹⁶⁾ Жукова, Комаров-

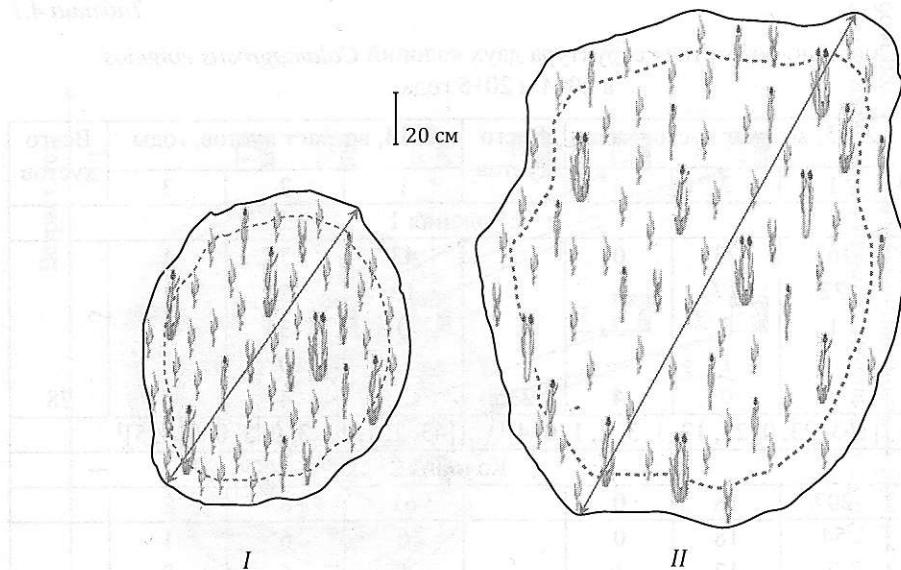


Рис. 4.3.

Схематическое изображение колоний *Calamagrostis epigeios* в масштабе 1:20. Контуры колоний в 2014 г. показаны пунктиром. I – колония 1: диаметр, площадь S_0 в 2014 г. и S_1 в 2015 г. равны соответственно 1.29 м, $S_0 = 0.77 \text{ м}^2$ и $S_1 = 1.08 \text{ м}^2$; II – колония 2: диаметр 2.21 м, $S_0 = 1.97 \text{ м}^2$ и $S_1 = 2.77 \text{ м}^2$.

роста популяции при вегетативном размножении. В первые годы колонизации мозаика отдельных колоний (систем парциальных кустов) еще не образовала сплошной покров и колонии имеют различимые границы (рис. 4.3)^{14), 15)}; различаются они и по стадийно-возрастному составу (табл. 4.1)¹³⁾. Стадийно-возрастная структура типичной растущей популяции с полным циклом онтогенеза отражает адаптационную структуру популяций в изученных фитоценозах. Поляризованность онтогенеза, выраженная в ГЖЦ особей данного вида как многообразие путей развития растения, является основным механизмом адаптации ценопопуляций растений к условиям среды обитания¹⁶⁾.

Ежегодные наблюдения (во второй половине августа, когда развитие кустов завершено) показывают, что одна и та же стадия онтогенеза продолжается различное число лет у разных кустов, т.е. среди растений одной стадии встречаются особи разного хронологического возраста, а разнообразие индивидуальных путей развития среди растений одной колонии можно представить в виде ГЖЦ, показанных на рис. 4.4. Эти графы построены, как и в Примере 4.1, на двумерной целочисленной «решетке» всевозможных состояний индивиду-

¹⁴⁾ Логофет и др., 2016б.

¹⁵⁾ Диаметр произвольного множества на плоскости – это максимальное расстояние между парой его точек.

¹⁶⁾ Жукова, Комаров 1990.

Таблица 4.1

Стадийно-возрастная структура двух колоний *Calamagrostis epigeios*
в 2014 и 2015 годах

Стадии	2015, возраст кустов, годы			Всего кустов	2014, возраст кустов, годы			Всего кустов
	1	2	3		1	2	3	
Колония 1								
v	163	23	0		43	7	1	
g ₁	22	17			12	3		
g ₂	1	3	2		0	3	0	
g ₃		1				0		
ss	0	4		236		4	5	78
Вектор	[163, 23, 0, 22, 17, 1, 3, 2, 1, 0, 4] ^T			[43, 7, 1, 12, 3, 0, 3, 0, 0, 4, 5] ^T				
Колония 2								
v	207	18	0		61	8	2	
g ₁	54	18	0		6	6	1	
g ₂	7	17	3		1	6	0	
g ₃			0				1	
ss		1	1	333		1	2	
s	3	4				1	5	101
Вектор	[207, 18, 0, 54, 18, 0, 7, 17, 3, 0, 1, 1, 3, 4] ^T			[61, 8, 2, 6, 6, 1, 1, 6, 0, 1, 1, 2, 1, 5] ^T				

Примечание. Пустые ячейки означают, что кусты соответствующего стадийно-возрастного статуса не обнаружены в данной колонии, нулевые – отсутствие в 2014 либо 2015 году.

Вектор получается в результате конкатенации табличной структуры по строкам без пустых ячеек.

ального куста в терминах (*возраст, стадия*), но в отличие от предыдущего *ненаблюдаемые* состояния (пустые квадратики на рис. 4.1) здесь не показаны вовсе. Не участвуют они и в *конкатенации* двумерной популяционной структуры колонии в вектор-столбец соответствующей размерности (табл. 4.1) – по числу занумерованных вершин в ГЖЦ. Этот вектор сохраняет в сущности ту же самую информацию о стадийно-возрастном составе колонии, но позволяет – в отличие от табличного представления структуры – использовать традиционную векторно-матричную форму (3.1) основного модельного уравнения.

Числовые значения коэффициентов онтогенетических переходов, присвоенные сплошным стрелкам на рис. 4.4, получены, как и ранее в Главе 3, из данных типа «идентифицированные особи», а коэффициенты репродукции показаны на штриховых дугах ГЖЦ в форме символьных параметров, подлежащих калибровке, просто как дань традиции. На самом деле, этот проект имел целью избавиться от *репродуктивной неопределенности*, свойственной данным анализом надземной части растений (см. §3.3), и с этой целью при-

Таблица 4.1

		Всего кустов
5	78	
[4, 5] ^T		
2		
0		
1		
2		
5	101	
[1, 1, 2, 1, 5] ^T		

используемого стадийно-
использование в 2014 либо
строкам без пустых

от предыдущего
шь не показаны
ационной струк-
ности (табл. 4.1) – по-
ищет в сущности ту
ионии, но позволя-
использовать тради-
ального уравнения.
переходов, присво-
и ранее в Главе 3, из
енты репродукции
ых параметров, под-
им деле, этот проект
ности, свойственной
и с этой целью при-

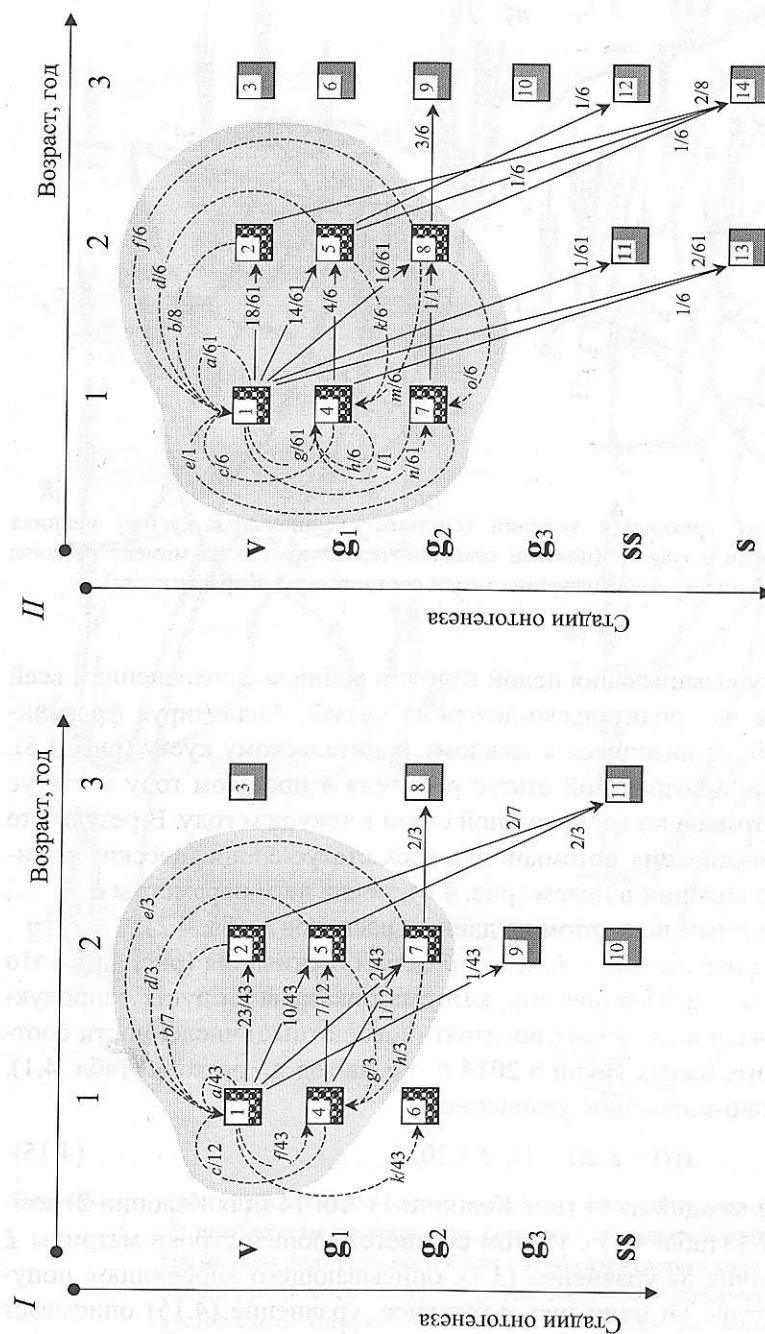


Рис. 4.4.

ГЖЦ *Calamagrostis epigeios* по данным раскопа колоний 3-летнего возраста в 2015 г. Сплошными стрелками обозначены онтогенетические переходы, состоявшиеся за 1 год; числа на стрелках указывают доли кустов исходящего статуса в 2014 г., которые обнаружены в соответствующем статусе в 2015 г.; число внутри вершины графа означает порядковый номер компоненты в векторе структуры; серым фоном выделено репродуктивное ядро ГЖЦ.

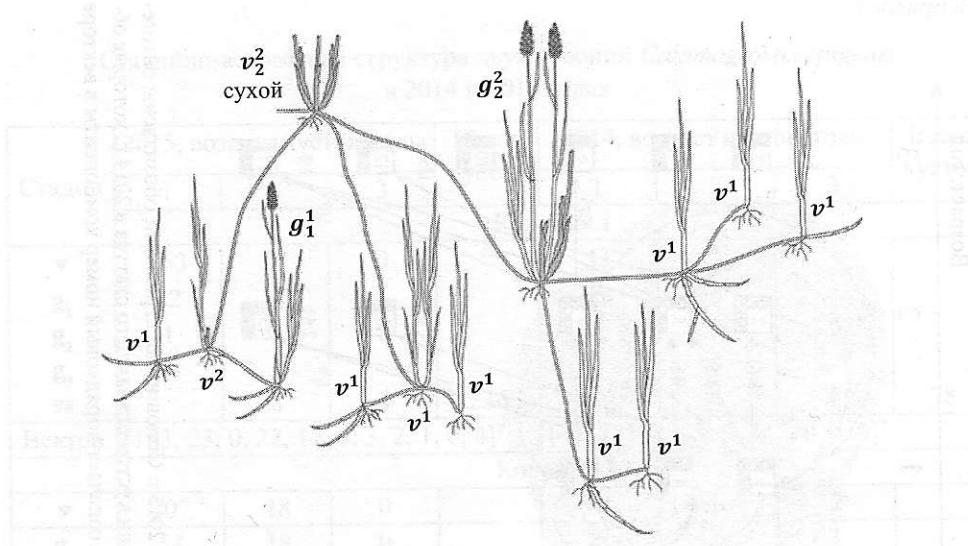


Рис. 4.5. Фрагмент трехлетней колонии (системы парциальных кустов) вейника *Calamagrostis epigeios* (показан статус дочерних кустов на момент раскопа; верхний индекс в обозначении статуса соответствует возрасту куста).

менили¹⁴⁾ методику выкапывания целой колонии вейника с сохранением всей системы корневищных родительско-дочерних связей. Анализируя фрагменты системы связей, относящиеся к каждому родительскому кусту (рис. 4.5), определяли стадийно-возрастной статус родителя в прошлом году и статус каждого из его потомков по корневищной связи в текущем году. В результате получили схему выживания потомков для всех статус-специфических родительских групп по колонии в целом (рис. 4.6), после чего параметры a, b, \dots, n, o определили прямым подсчетом из данных раскопов (табл. 4.2).

Целочисленные параметры a, b, \dots, n, o схемы выживания (рис. 4.6) – это числители тех самых коэффициентов, которые показаны на дугах репродукции ГЖЦ (рис. 4.4), а в знаменателях стоят (абсолютные) численности соответствующих родительских групп в 2014 г., т.е. за год до раскопа (табл. 4.1). Тем самым векторно-матричное уравнение

$$x(t) = Lx(t-1), \quad t = 2015, \quad (4.15)$$

удовлетворяется в каждой из 11 (для Колонии 1) или 14 (для Колонии 2) компонент вектора $x(t)$ (табл. 4.1) с учетом соответствующей строки матрицы L (табл. 4.2). В отличие от уравнения (3.1), описывающего «проекцию» популяционной структуры на один шаг в будущее, уравнение (4.15) описывает переход в текущее состояние колонии из ее прошлогоднего состояния, ретроспективно восстановленного по результатам раскопа. Но это обстоятельство никак не влияет на свойства модели, и в частности, доминантное собственное

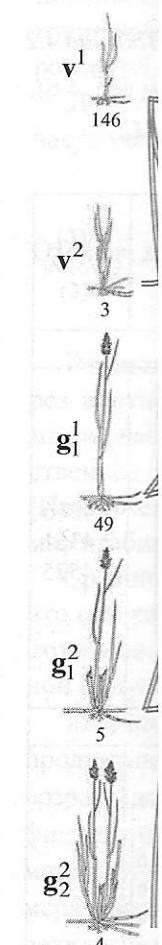
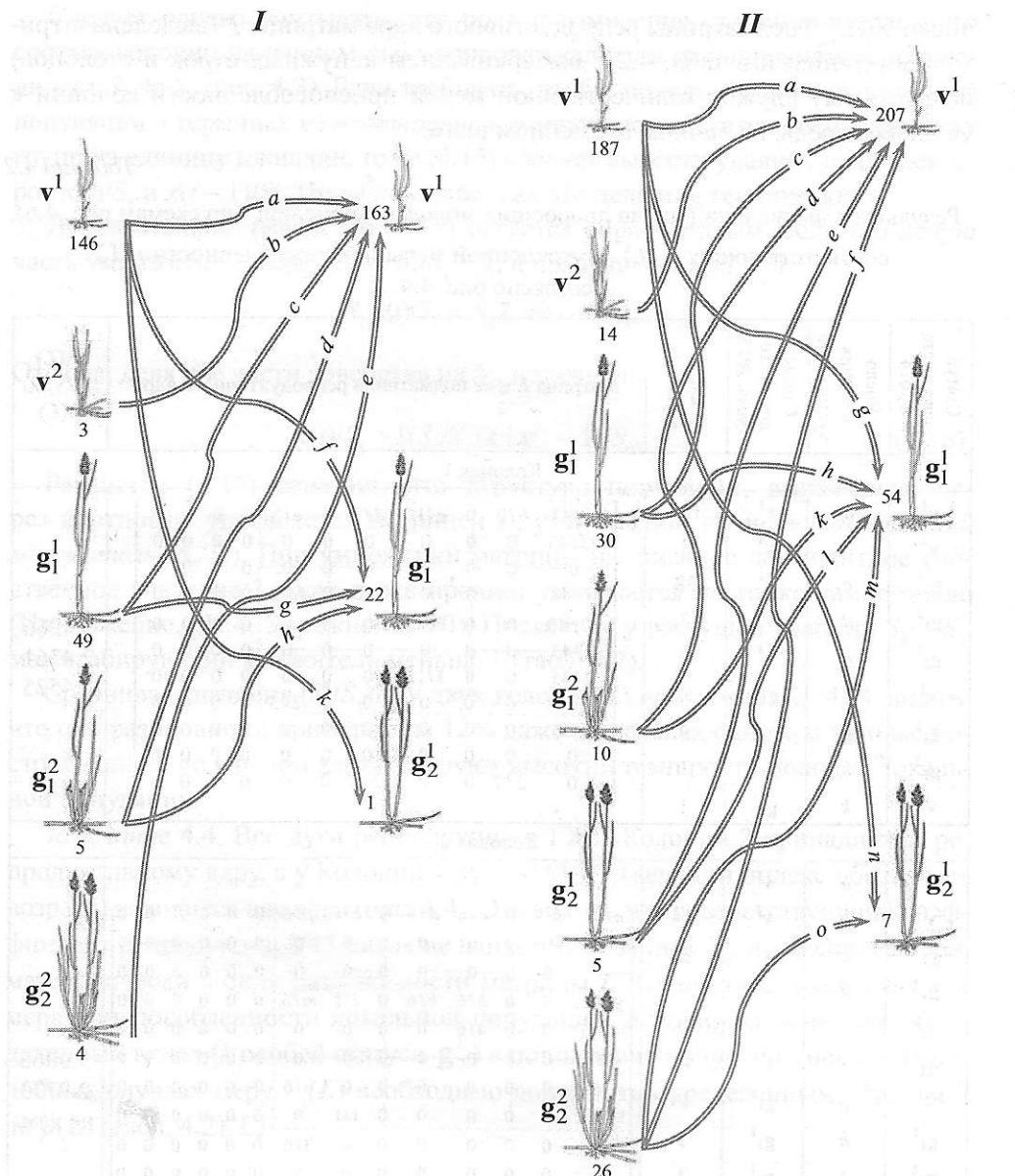


Рис. 4.6.



(4.15)

Колонии 2) ком-
строки матрицы \mathbb{L}
«проекцию» попу-
ле (4.15) описывает
о состояния, ретро-
это обстоятельство
шитное собственное

Рис. 4.6. Схема выживания молодых корневищ у растений разных родительских групп по результатам раскопа двух колоний *Calamagrostis epigeios*. Число под изображением родительского куста равно суммарному количеству молодых корневищ у родителей данного статуса; число возле дочернего куста – количеству кустов соответствующего статуса в пополнении колонии. Параметры a, b, \dots, o означают числа живых дочерних кустов у родителей соответствующего статуса.

число $\lambda_1(L_{\text{rec}})$ подматрицы репродуктивного ядра матрицы L (выделена штриховыми линиями в табл. 4.2 с вычеркиванием ненужных строк и столбцов) по-прежнему служит количественной мерой приспособленности колонии к условиям среды на данном временному шаге.

Таблица 4.2

Результаты вычислений числа проросших молодых корневищ (по схемам рис. 4.6), соответствующих $\lambda_1(L)^*$ и уточненной меры приспособленности $\mu(L)^{**}$ (согласно рис. 4.4, I)

Статус родит. куста в 2014	Число дочерних кустов, 2015	Статус дочернего куста, 2015	Значение параметра	Матрица L и ее подматрица репродуктивного ядра	$\lambda_1(L)$ $(S_0/S_1)\lambda_1$ $\mu(L)$
Колония 1					
v^1	a	v^1	117	$\begin{bmatrix} a/43 & b/7 & 0 & c/12 & d/3 & 0 & e/3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 23/43 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ f/43 & 0 & 0 & 0 & g/3 & 0 & h/3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 10/43 & 0 & 0 & 7/12 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ k/43 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2/43 & 0 & 0 & 1/12 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 2/3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1/43 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2/7 & 0 & 0 & 2/3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	3.4266
g_1^1	c	v^1	38		2.4361
g_1^2	d	v^1	3		2.4525
g_2^1	e	v^1	2		
v^1	f	g_1^1	12		
g_1^1	g	g_1^1	9		
g_1^2	h	g_1^1	1		
v^1	k	g_2^1	1		
Колония 2					
v^1	a	v^1	138	$\begin{bmatrix} a/61 & b/8 & 0 & c/6 & d/6 & 0 & e/1 & f/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 18/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g/61 & 0 & 0 & h/6 & k/6 & 0 & l/1 & m/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 14/61 & 0 & 0 & 4/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ n/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & o/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 16/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1/1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 3/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2/61 & 0 & 0 & 1/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2/8 & 0 & 0 & 1/6 & 0 & 0 & 1/6 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	3.9066
g_1^1	h	g_1^1	5		2.7773
g_1^2	k	g_1^1	1		не изм.
g_2^1	l	g_1^1	1		
g_2^2	m	g_1^1	4		
v^1	n	g_2^1	3		
g_2^2	o	g_2^1	4		

* Масштабирующий множитель S_0/S_1 равен 0.7109.

** $\mu(L) = \lambda_1(L_{\text{vir}}) + \epsilon ||L - L_{\text{vir}}||$ (Логофет и др., 2015, с.452).

Следуя состава колонии – от S_0 к группам наров $x(i)/S$. Действие умн

Отсюда, д

Равенство плотности множества ственное (Приложение масштабиро Сравни что они разстообитанной попул

Замечание о продуктивности возраста) не коэффициент роста математическая мера приспособленности деленный на добных слоев до $\mu(L)$ (так

В эксперименте $1m \times 1m^2$ числа a, b

¹⁷⁾ Логофет и

L (выделена штрихом и столбцов) и колонии *K*

ам рис. 4.6),
 $u(L)^{**}$

внешнего ядра	$\lambda_1(L)$ $(S_0/S_1)\lambda_1$ $\mu(L)$
$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	3.4266 2.4361 2.4525
$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	3.9066 2.7773 не изм.

Следует однако учитывать, что рост и изменение стадийно-возрастного состава колонии на данном шаге сопровождались и расширением ее площади – от S_0 до S_1 (рис. 4.3). Если требовать, чтобы модель описывала динамику популяции в терминах ее *плотности*, т.е. численности статус-специфических групп на единицу площади, то из (4.15) следует вывести уравнение для векторов $x(t)/S_1$ и $x(t - 1)/S_0$. Ниже показано, как это делается технически.

Действительно, равенство (4.15) остается справедливым, если его левую часть умножить на выражение $S_1/S_1 = 1$, а правую – на $S_0/S_0 = 1$:

$$S_1 x(t)/S_1 = S_0 L x(t-1)/S_0.$$

Отсюда, деля обе части равенства на S_1 , получаем

$$x(t)/S_1 = [(S_0/S_1)L]x(t-1)/S_0. \quad (4.16)$$

Равенство (4.16) означает, что структура популяции, выраженная через плотность, управляетя матрицей L , умноженной на масштабирующий множитель (S_0/S_1) . При умножении матрицы на число ее доминантное собственное значение λ_1 (как и все прочие) умножается на то же самое число (Приложение, §П.4, Упражнение 20). Поскольку у растущей колонии $S_0 < S_1$, масштабирующий множитель меньше 1 (табл. 4.2).

Сравнивая значения $(S_0/S_1)\lambda_1$ у двух колоний *C. epigeios* (табл. 4.2), видим, что они различаются примерно на 12% даже в пределах одного и того же местообитания, но в целом характеризуют высокий темп роста молодой локальной популяции.

Замечание 4.4. Все дуги репродукции в ГЖЦ Колонии 2 принадлежат репродуктивному ядру, а у Колонии 1 дуга $v^1 \rightarrow g_2^1$ (верхний индекс обозначает возраст) находится вне ядра (рис. 4.4). Это значит, что соответствующий коэффициент репродукции $k/43$ никак не влияет на величину λ_1 , и это справедливо математически в силу разложимости матрицы L . Но когда λ_1 выступает как мера приспособленности локальной популяции, игнорировать вполне определенный вклад (k особей статуса g_2^1) в пополнение популяции нельзя. В подобных случаях меру $\lambda_1(L)$ необходимо дополнить определенным образом¹⁷⁾ до $\mu(L)$ (табл. 4.2). \square

§4.3. Калибровка проекционной матрицы как решениеdioфантовых уравнений

В экспериментах, где выкапывали не целые колонии *C. epigeios*, а площадки $1\text{м} \times 1\text{м}$ ¹⁴⁾, по техническим причинам не удавалось определить однозначно числа a, b, \dots, n, o – вклады родительских групп в пополнение каждого из

¹⁷⁾ Логофет и др., 2015, с. 452, Приложение Б.

трех статусов молодых кустов (v^1, g_1^1, g_2^1) – на схемах выживания, аналогичных рис. 4.4, т.е. в данных сохранялась *репродуктивная неопределенность* (см. §3.3). Но сами схемы давали возможность составить определенные уравнения относительно этих чисел, исходя из очевидных соображений: 163 молодых куста статуса v^1 сформировались из потомства 5 родительских групп, 22 куста статуса g_1^1 – из потомства 3 родительских групп и, наконец, 1 куст статуса g_2^1 – от родителей статуса v^1 ; кроме того, суммарный вклад каждой родительской группы в пополнение трех статусов (например, $a + f + k$ группы v^1 в Колонии 1) не может превышать число молодых корневищ (146) у данной группы. Поэтому, продолжая так для всех родительских вкладов и всех групп, приходим к следующей системе уравнений и неравенств:

$$\begin{cases} a + b + c + d + e = 163, \\ f + g + h = 22, \\ k = 1, \\ a + f + k \leq 146, b \leq 3, c + g \leq 49, d + h \leq 5, e \leq 4, \end{cases} \quad (4.17)$$

для Колонии 1 и

$$\begin{cases} a + b + c + d + e + f = 207, \\ g + h + k + l + m = 54, \\ n + o = 7, \\ a + g + n \leq 146, b \leq 14, c + h \leq 30, d + h \leq 10, e + l \leq 5, f + m + o \leq 26, \end{cases} \quad (4.18)$$

для Колонии 2.

Системы (4.17–18) особенны тем, что число неизвестных заметно больше числа уравнений, и это означает *неопределенность* в решениях даже при наличии ограничений, заданных неравенствами. Но если учесть, что все допустимые решения принадлежат множеству *целых* (и положительных в нашем случае) чисел – в отличие, например, от §3.3, где два неопределенных коэффициента репродукции a и b могли принимать *любые* значения на некотором отрезке в плоскости (a, b) , – то неопределенность ослабевает. *Алгебраические уравнения* (т.е. в виде многочленов относительно неизвестных) с рациональными коэффициентами и решениями на множестве целых чисел называются *диофантовы*¹⁸⁾ – по имени изучавшего их известного математика древности. В системах (4.17–18) многочлены *линейны*, т.е. неизвестные в них имеют степень не выше первой.

Решений у диофантовых систем может быть довольно много – в нашем случае по числу вариантов разбиения данной суммы на заданное число слагаемых (с дополнительными ограничениями), перемноженному с аналогичными числами для второй заданной суммы и для третьей. Но главное, это число *конечно* – каким бы большим оно ни было, – а значит, все эти решения можно найти путем перебора всех допустимых вариантов. Каждое найденное *решение*, т.е. набор положительных чисел a, b, \dots, n, o , удовлетворяющих

¹⁸⁾ Башмакова, 2007.

систем
(как по
таких
 $\lambda_1, -\lambda_1$
[$\lambda_{1min}, \lambda_{1max}$]
цы при
клонал

Ре-
дио

Статус
родительского
куста в 2014 г.

v^1
 v^2
 g_1^1
 g_1^2
 g_2^1
 g_2^2
 v^1
 g_1^1
 g_1^2
 v^1

v^1
 v^2
 g_1^1
 g_1^2
 g_2^1
 g_2^2
 v^1
 g_1^1
 g_1^2
 g_2^1
 g_2^2
 v^1
 v^2

* С ут

§4.3. Калибровка проекционной матрицы как решение диофантовых уравнений

аналогичные уравнения: 163 модельных групп, включая 1 куст вклад каждой из $f + k$ группы (146) у данной и всех групп,

системе уравнений и неравенств, формирует свою проекционную матрицу L (как показано в табл. 4.2) со своим значением $\lambda_1(L)$, и среди (конечного числа) таких матриц находим те, что дают минимальное и максимальное значение $\lambda_1 - \lambda_{1\min}$ и $\lambda_{1\max}$ соответственно. Тем самым получаем определенный диапазон $[\lambda_{1\min}, \lambda_{1\max}]$ для неопределенных $\lambda_1(L)$, или – после уточнения до $\mu(L)$ – границы приспособленности (нижнюю и верхнюю) локальной популяции данного клonalного вида с поливариантным онтогенезом (табл. 4.3).

Таблица 4.3

Результаты вычисления числа проросших молодых корневищ как решений диофантовых систем уравнений и неравенств и соответствующие диапазоны значений $\lambda_1(L)$ и $\mu(L)$ для матриц L из табл. 4.2

(4.17)

Статус родительского куста в 2014 г.	Число дочерних кустов в 2015 г.	Статус дочернего куста в 2015 г.	Дополнительные ограничения (4.20)/(4.21)	Подматрица репродуктивного ядра, ее $[\lambda_{1\min}, \lambda_{1\max}]^*$ и $\mu(L)$	Значения a, \dots, o для	
					$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$

Колония 1, система (4.17)

(4.18)

$$5, f + m + o \leq 26,$$

заметно больше даже при нали все допустимые в нашем случае) чи коэффициента ре отрезке в пло уравнения (т.е. ъими коэффициен офантовы¹⁸⁾ – по системах (4.17–18) не выше первой. много – в нашем данное число слагаемому с аналогич Но главное, это все эти решения Каждое найден удовлетворяющих

v^1	a	v^1	$a + f + k \geq c + g$	$\begin{bmatrix} a/43 & b/7 & c/12 & d/3 & e/3 \\ 23/43 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	108	144
v^2	b	v^1	$b \geq e$	$\begin{bmatrix} f/43 & 0 & 0 & g/3 & h/3 \\ 10/43 & 0 & 7/12 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	3	3
g_1^1	c	v^1	$c + g \geq d + h$	$\begin{bmatrix} 2/43 & 0 & 1/12 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	48	11
g_1^2	d	v^1	$d + h \geq b$	$\begin{bmatrix} (S_0/S_1)\lambda_1(L) \in [2.2749, 2.6248] \\ \mu(L) \in [2.2946, 2.6331] \end{bmatrix}$	1	4
g_2^2	e	v^1	$e \leq b$		3	1
v^1	f	g_1^1			17	1
g_1^1	g	g_1^1			1	20
g_1^2	h	g_1^1	Число решений:		4	1
v^1	k	g_2^1	19470		1	1

Колония 2, система (4.18)

v^1	a	v^1	$a + g + n \geq c + h$	$\begin{bmatrix} a/61 & b/8 & c/6 & d/6 & e/1 & f/6 \\ 18/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	138	148
v^2	b	v^1	$b \geq d + k$	$\begin{bmatrix} 8/61 & 0 & h/6 & k/6 & l/1 & m/6 \\ 14/61 & 0 & 4/6 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	14	10
g_1^1	c	v^1	$c + h \geq f + m + o$	$\begin{bmatrix} n/61 & 0 & 0 & 0 & 0 & \% \\ 16/61 & 0 & 0 & 0 & 1/1 & 0 \end{bmatrix}$	25	20
g_1^2	d	v^1	$d + k \geq e + l$	$\begin{bmatrix} (S_0/S_1)\lambda_1(L) \in [2.7281, 2.8414] \\ \mu(L) = (S_0/S_1)\lambda_1(L) \end{bmatrix}$	9	7
g_2^1	e	v^1	$e + l \leq d + k$		4	2
g_2^2	f	v^1	$f + m + o \geq b$		17	20
v^1	g	g_1^1			47	36
g_1^1	h	g_1^1			1	10
g_1^2	k	g_1^1			1	3
g_2^1	l	g_1^1			1	3
g_2^2	m	g_1^1			4	2
v^1	n	g_2^1	Число решений:		2	3
g_2^2	o	g_2^1	169390		5	4

* С учетом масштабирующего множителя S_0/S_1 , равного 0.7109.

Известно, что при вегетативном размножении длиннокорневищных злаков активнее всех развиваются молодые корневища виргинильных растений первого года жизни¹⁹⁾ и с годами эта активность снижается. Для Колонии 1 это экспертное знание выражается следующей иерархией неравенств:

$$C(v^1) \geq C(g_1^1) \geq C(g_2^1) \geq C(v^2) \geq C(g_2^2), \quad (4.19)$$

где $C(\dots)$ обозначает суммарное число живых дочерних кустов у родителей данной статусной группы²⁰⁾. Аналогичная иерархия для Колонии 2 выглядит так:

$$C(v^1) \geq C(g_1^1) \geq C(g_2^2) \geq C(v^2) \geq C(g_1^2) \geq C(g_2^1). \quad (4.20)$$

В терминах параметров a, b, \dots, h, k, o иерархии (4.19–20) выражаются системами неравенств:

$$a + f + k \geq c + g \geq d + h \geq b \geq e \quad (4.21)$$

для Колонии 1 и

$$a + g + n \geq c + h \geq f + m + o \geq b \geq d + k \geq e + l \quad (4.22)$$

для Колонии 2, и они накладывают дополнительные ограничения на решения систем (4.17) и (4.18) соответственно (табл. 4.3).

Как видно из табл. 4.2 и 4.3, точное значение λ_i оказывается закономерно внутри интервала неопределенности:

$2.4361 \in [2.2749, 2.6248]$ для Колонии 1 и $2.7773 \in [2.7281, 2.8414]$ для Колонии 2,

– и весьма близко к его середине, а сами интервалы указывают на высокую скорость роста молодых колоний.

§4.4. Структура и конкуренция: береза побеждает вейник

Все рассмотренные выше модели описывали динамику одновидовых популяций с внутренней структурой вне их взаимодействия с другими видами фитоценоза. Но матричный формализм в принципе допускает учет взаимодействий, например, конкуренции между видами, причем структура популяций позволяет включить в модель эффекты взаимодействий между различными структурными группами конкурирующих видов.

Типичный вариант смены доминирования видов в широком диапазоне экологических условий был изучен при застарении сплошных вырубок ельников

¹⁹⁾ Серебрякова, 1961.

²⁰⁾ Логофет и др., 2016б.

в европейской части России, в подзоне южной тайги²¹⁾. Пару конкурирующих видов образовали береза повислая (*Betula pendula* Roth) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth)¹¹⁾.

Исследования проводили в течение 10 лет каждый год на постоянной пробной площади с учетом и маркировкой всех появившихся 325 кустов вейника и 182 проростков березы. Для каждой особи отмечали возраст и онтогенетическую стадию. Детальный анализ хода онтогенеза каждой особи (парциального куста) вегетативного происхождения вейника и особей березы семенного происхождения, произрастающих совместно на одной площадке, позволил количественно оценить изменения структуры локусов вейника и березы в ходе сукцессионной смены вейникового луга на бересовый лес (табл. 4.4, 4.5). Детальный анализ развития березняка на начальных стадиях.

По результатам наблюдений были построены ГЖЦ вейника и березы (рис. 4.7, 4.8).

В ГЖЦ на рис. 4.8 нет стрелок, отражающих процесс воспроизведения, так как у подроста березы отсутствует вегетативное размножение и не происходит образования семян. Все особи появляются из семян, принесенных ветром из окружающего леса.

В развитии отношений вейника и березы на ранних стадиях сукцессии после вырубки ельника, до 10-летнего возраста березы, выделяются три последовательных этапа. На первом из них (1–4-й годы) доминирует вейник (по прективному покрытию). В результате быстрого захвата свободной территории за счет экстенсивного вегетативного размножения формируется инвазионная популяция с линейным ростом численности от 12 кустов на m^2 в первый год до 105 кустов на 4-й год (табл. 4.4). Подрост березы в этот период представлен исключительно проростками и ювенильными растениями, и на 3-й год немногие особи переходят в стадию молодых имматурных растений (табл. 4.5). Это молодая инвазионная популяция. Хотя общая численность берез высока (от 42 до 100), они занимают небольшой жизненный объем и находятся внутри вейникового покрова.

На втором этапе (5–6-й годы сукцессии) березы выходят из травяного вейникового яруса и переходят в имматурное состояние im_2 (рис. 4.8). Подрост березы начинает угнетать вейник за счет затенения и поглощения большего объема ресурсов влаги и минерального питания. Структура популяции вейника становится нормальной полноценной в период 4–6 лет сукцессии.

Третий этап начинается с 7-го года сукцессии, когда формируется новый – уже лесной – бересовый фитоценоз. Береза переходит во взрослое виргинильное состояние, кроны деревьев не просто смыкаются, а перекрывают друг друга, в результате возникает лесное сообщество со своим микроклиматом. Конкурентоспособность березы возрастает, что ведет к сокращению численности вейника до 57 кустов на 8-й год сукцессии. Популяция вейника

²¹⁾ Уланова и др., 2005.

Таблица 4.4

Структура популяции вейника по поколениям в первые 10 лет
после вырубки на пробной площади

Поко- ление	Год наблюдений Возраст особей										Ста- дии					
	1993		1994		1995		1996		1997		1998	1999	2000	2001	2002	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10						
1	4 8	5 1									im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
2		1	2	3	4	5	6	7	8	9	im	v	ss			
3		6 15	6	5 1	3	2	2				im	v	g ₁	g ₂	ss	
4			1	2	3	4	5	6	7	8	im	v	g ₁	ss		
5				1	2	3	4	5	6	7	im	v	g ₁	g ₂	ss	
6					2	3	4	5	6	7	v	g ₁	ss			
7						1	2	3	4	5	v	ss	s			
8							1	2	3	4	v					
9								1	2	3	v					
10									1	2						
										22	11	v				
										1						
										15	v					

Таблица 4.4

10 лет

		Стадии
	2002	
	10	im v g ₁ g ₂ g ₃ ss
	9	
		im v ss
	8	
		im v g ₁ g ₂ ss
	7	
		im v g ₁ ss
	6	
		im v g ₁ g ₂ ss
4	5	
2		v g ₁ ss
7		
3	4	
2		v
8	4	ss
2	4	s
2	3	
9		v
3	10	ss
1	2	
22	11	v
	1	
	15	v

§4.4. Структура и конкуренция: береза побеждает вейник

Таблица 4.5

Структура популяции бересы по поколениям в первые 10 лет
после вырубки на пробной площади

Поколение	Год наблюдений Возраст особей										Стадии									
	1993		1994		1995		1996		1997		1998		1999		2000		2001		2002	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10										
1	34 8	14	9	7	2 4	2 2	4	3	2	1	p j im ₁ im ₂ v ₁ v ₂									
2	52 6	32	2 16	4 6	10	4	3	2	1	1	p j im ₁ im ₂ v ₁ v ₂									
3	48 11	25	2 19	6 12	8	3	2	1	1	1	p j im ₁ im ₂ v ₁									
4	19	10	4 5	4 2	2	2	2	2	2	2	p j im ₁ im ₂									
5			1	2	3						p j im ₁									
	4			2	1															

имеет фрагментарную стадийно-возрастную структуру, состоящую только из виргинильных, субсенильных и сенильных кустов. Такая структура типична для популяций длиннокорневищных растений, поддерживающих свое существование только за счет вегетативного размножения при фитоценотическом стрессе²²⁾. В таком угнетенном состоянии, имея численность около 50 кустов

²²⁾ Уланова, Демидова, 2001.

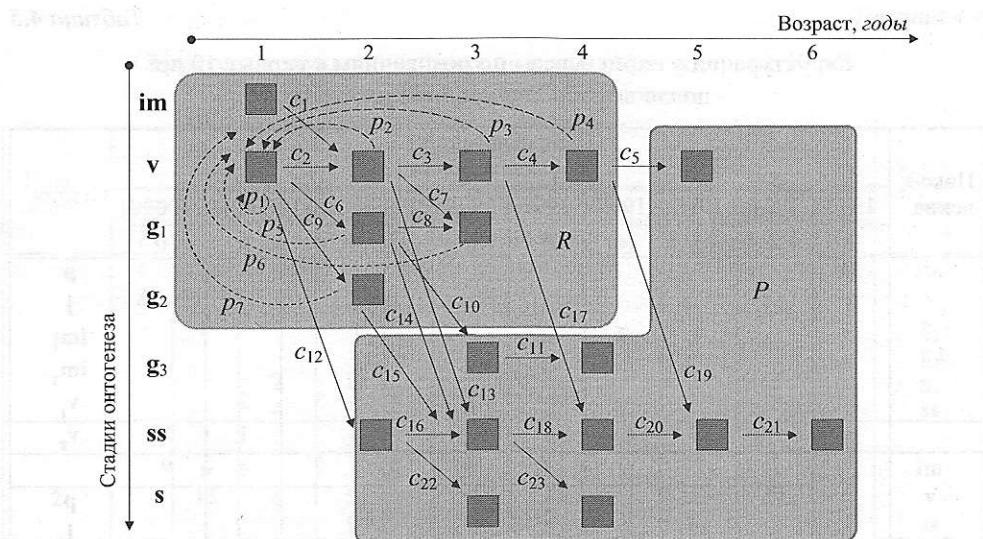


Рис. 4.7.

ГЖКЦ вейника наземного *Calamagrostis epigeios*. Узлы решетки соответствуют наблюдаемым стадийно-возрастным состояниям, сплошные стрелки – онтогенетическим переходам и старению (параметры обозначают частоты соответствующих переходов), пунктирные стрелки – вегетативному размножению (параметр обозначает среднее, на одно родительское растение данного статуса, число потомков, доживших до состояния v^l). Затушеванные контуры показывают содержание агрегированных макрогрупп (Уланова и др., 2008).

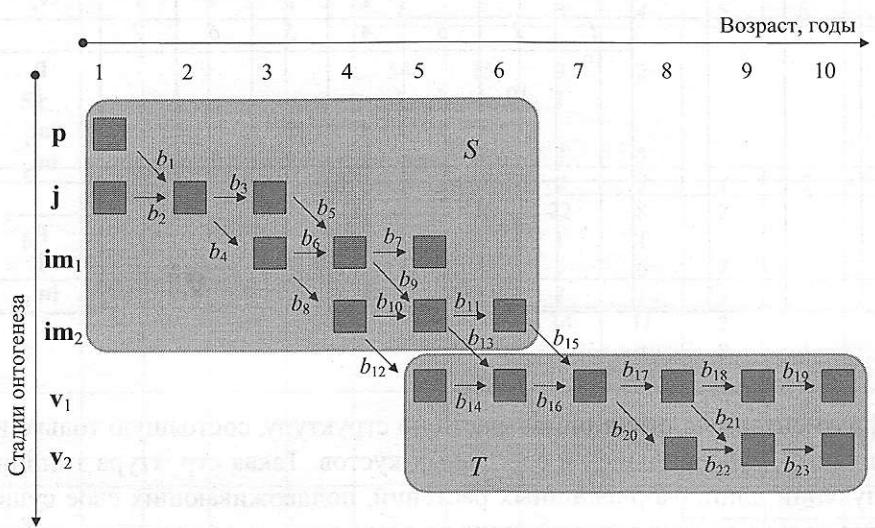


Рис. 4.8.

ГЖКЦ бересклета *Betula pendula*. Затушеванные контуры показывают содержание агрегированных макрогрупп (Уланова и др., 2008).

Численность
1
10
8
6
4
2
1

Рис. 4.9.

или ниже,
резы в теч
чиваются сп
приводят
живанию
годы наблю

Модели
щение ма
ГЖКЦ на р
тором-сто

$w(t) = [in$

где, как об
начает тра
стандартн
 $t = 1$ соотв

где матриц
ГЖКЦ (рис.

²³⁾ Уланова и

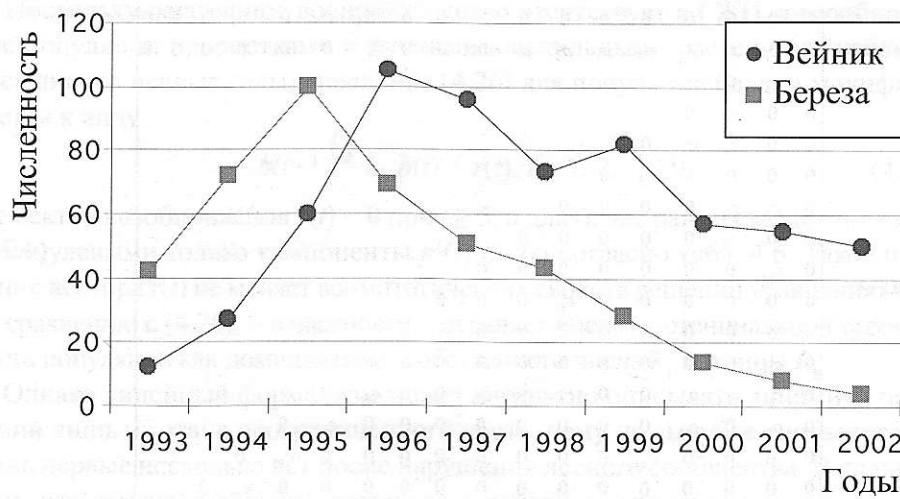


Рис. 4.9. Изменения общих численностей популяций вейника и березы по годам наблюдений (Уланова и др., 2008).

или ниже, популяция вейника может стабильно существовать под пологом березы в течение длительного периода. Вейник на данном этапе сукцессии утрачивает способность оказывать заметное влияние на конкурента, что в итоге приводит к преобладанию у берез внутривидовой конкуренции и самоизрезживанию древостоя. Динамика численностей популяций вейника и березы за годы наблюдений представлена на рис. 4.9.

Модель конкуренции вейника и березы построена как развитие и совмещение матричных моделей динамики изолированных популяций²³⁾. Согласно ГЖЦ на рис. 4.7, структура популяции вейника представлена 18-мерным вектором-столбцом

$$\mathbf{w}(t) = [im^1, v^1, v^2, v^3, v^4, v^5, g_1^2, g_1^3, g_2^2, g_3^3, g_3^4, ss^2, ss^3, ss^4, ss^5, ss^6, s^3, s^4]^T, \quad (4.23)$$

где, как обычно, верхний индекс указывает на возраст в годах, а символ T означает транспонирование, позволяющее записать этот вектор в строку. Тогда стандартное (линейное) уравнение матричной модели принимает вид (момент $t = 1$ соответствует 1993 г.)

$$\mathbf{w}(t+1) = \mathbf{L}_C \mathbf{w}(t), \quad t = 1, 2, \dots, 9, \quad (4.24)$$

где матрица \mathbf{L}_C имеет размер 18×18 и следующее строение в соответствии с ГЖЦ (рис. 4.7):

²³⁾ Уланова и др., 2008.

$$L_C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & p_2 & p_3 & p_4 & p_5 & p_6 & p_7 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ c_1 & c_2 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & c_3 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & c_4 & c_5 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c_6 & 0 & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & c_7 & c_8 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & c_9 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & \\ 0 & c_{10} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{11} & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{12} & 0 & & & & & & & & \\ 0 & c_{13} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & \\ 0 & c_{14} & c_{15} & c_{16} & 0 & 0 & c_{17} & c_{18} & c_{19} & 0 & 0 & c_{20} & 0 & & & & & & \\ 0 & c_{21} & 0 & c_{22} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{23} & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c_{24} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{25} & 0 & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{26} & 0 & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{27} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & c_{28} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \end{bmatrix} \quad (4.25)$$

Нулевая первая строка означает отсутствие регулярного семенного возобновления, а пополнение популяции в результате вегетативного размножения оказывается в состоянии v^1 к моменту учета.

Согласно ГЖЦ на рис. 4.8, структура популяции бересклета представлена 19-мерным вектором-столбцом

$$\mathbf{b}(t) = [p^1, j^1, j^2, j^3, im_1^3, im_1^4, im_1^5, im_2^4, im_2^5, im_2^6, v_1^5, v_1^6, v_1^7, v_1^8, v_1^9, v_1^{10}, v_2^8, v_2^9, v_2^{10}]^T, \quad (4.26)$$

а проекционная матрица L_B 19×19 принимает вид

$$L_B = \begin{bmatrix} 0 & & & & & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & & & & \\ b_1 & b_2 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & b_3 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & & 0 \\ 0 & 0 & b_4 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & b_5 & b_6 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_7 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & b_8 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & b_9 & 0 & b_{10} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_{11} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & b_{12} & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & b_{13} & 0 & b_{14} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & b_{15} & 0 & b_{16} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_{17} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_{18} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_{19} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ b_{20} & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ b_{21} & 0 & 0 & b_{22} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & b_{23} & 0 & & & & & & & & & & & & & & & \end{bmatrix} \quad (4.27)$$

Поскольку регулярное воспроизведение отсутствует в ГЖЦ, а возобновление популяции проростками и ранними ювенильными растениями наблюдалось лишь в первые годы, уравнение (4.26) для популяции березы модифицируется к виду

$$\mathbf{b}(t+1) = \mathbf{L}_B \mathbf{b}(t) + \mathbf{r}(t), \quad t = 1, 2, \dots, 9, \quad (4.28)$$

где вектор возобновления $\mathbf{r}(t) = \mathbf{0}$ при $t \geq 5$, а для более ранних моментов t имеет ненулевыми только компоненты $p^1(t)$ и $j^1(t)$ согласно табл. 4.6. Такое поведение вектора $\mathbf{r}(t)$ не меняет асимптотических свойств решений уравнения (4.28) по сравнению с (4.26), – в частности, сохраняет оценку потенциальной скорости роста популяции как доминантного собственного числа λ_1 матрицы \mathbf{L}_B .

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. В дальнейшем, как отмечалось выше, вступают в действие механизмы саморегуляции по плотности и взаимоконкуренции, которые снижают выживаемость и темпы воспроизведения по мере роста численности вейника и увеличения размеров берез. В модели это снижение происходит в соответствующих – возрастно-стадийно-специфических – коэффициентах онтогенетических переходов (для вейника и березы) и репродукции (для вейника), т.е. элементы проекционных матриц оказываются некоторыми убывающими функциями векторов $w(t)$ и $b(t)$. Параметры этих функций подлежат оценке (*калибровке*) по данным наблюдений.

К сожалению, решение соответствующих математических задач для нелинейных матричных операторов $\mathbf{L}_C(w, b)$ и $\mathbf{L}_B(w, b)$ (размера 18×18 и 19×19) весьма затруднительно, и мы используем обычный в таких случаях прием – *агрегацию* переменных состояния модели в более крупные образования. Число математически возможных способов разбиения набора из n компонент вектора на два подмножества огромно ($2^{18} - 2 = 262\,142$ способа для вейника и $2^{19} - 2 = 524\,286$ для березы), но на помощь приходят содержательные соображения. В популяции вейника принцип участия/неучастия в вегетативном

Таблица 4.6

Возобновление популяций вейника (I) и березы (J) в ранние годы после вырубки на пробной площади, 1993–1998

Годы, t	$I(t)$	$J(t)$
1	12	42
2	6	58
3	13	59
4	5	19
5	2	4
6	0	0

размножении выделяет две макроподгруппы растений, а ГЖЦ (рис. 4.7) помогает однозначно определить их как *репродуктивную*

$$R = im^1 + v^1 + v^2 + v^3 + v^4 + g_1^2 + g_1^3 + g_2^2 \quad (4.29)$$

и *пострепродуктивную*

$$P = v^5 + g_3^3 + g_3^4 + ss^2 + ss^3 + ss^4 + ss^5 + ss^6 + s^3 + s^4. \quad (4.30)$$

Кустарникообразные (низкорослые) формы бересек можно объединить в макроподгруппу S ,

$$S = p^1 + j^1 + j^2 + j^3 + im_1^3 + im_1^4 + im_1^5 + im_2^4 + im_2^5 + im_2^6, \quad (4.31)$$

а молодые деревья – в макроподгруппу T ,

$$T = v_1^5 + v_1^6 + v_1^7 + v_1^8 + v_1^9 + v_1^{10} + v_2^8 + v_2^9 + v_2^{10}. \quad (4.32)$$

Рис. 4.10.

При этом агрегация исходных ГЖЦ дает очевидный результат: за 1 шаг по времени каждое растение ранней макроподгруппы может либо остаться в ней, либо перейти в следующую, где какая-то часть растений доживает до переписи следующего года. И важно, что конкурентное доминирование проявляется по-разному среди структурных групп популяций двух видов, т.е. стадийная специфичность исходов конкуренции между видами не утрачена в результате агрегации переменных.

Вместе с переменными R, P, S, T агрегируем по формулам (4.29)–(4.32) и соответствующие им исходные данные по стадийно-возрастной структуре популяций. К сожалению, из-за нелинейности матричных операторов модели конкуренции, агрегация переменных не приводит автоматически к агрегации уравнений, и их приходится *параметризовать* (записывать в виде некоторых функций с определенным набором параметров) заново согласно концептуальной схеме конкурентных влияний (рис. 4.10). Если через $I(t)$ и $J(t)$ обозначить семенное возобновление вейника и бересек соответственно в начальные годы наблюдений (табл. 4.6) и учесть баланс пополнения макроподгрупп согласно агрегированным ГЖЦ, то модельная система из четырех уравнений относительно четырех неизвестных функций времени $R(t), P(t), S(t), T(t)$ (численностей соответствующих макроподгрупп) принимает вид

$$\begin{cases} R(t+1) = [I(t) + R(t)] p(1 - c) f_1(R(t), P(t), S(t), T(t)), \\ P(t+1) = R(t) p c f_1(R(t), P(t), S(t), T(t)) + P(t) s f_2(R(t), P(t), S(t), T(t)), \\ S(t+1) = [J(t) + S(t)] d(1 - b) f_3(R(t), P(t), S(t), T(t)), \\ T(t+1) = S(t) b d f_3(R(t), P(t), S(t), T(t)) + q T(t) f_4(T(t)), \end{cases} \quad (4.33)$$

где функции $f_1(\dots), \dots, f_4(\dots)$ убывают по каждому из своих аргументов, причем состав аргументов у каждой из них специфичен и задается графиком влияний (рис. 4.10)²⁴⁾.

Систе
но-матри

где $\chi(t)$
ства вейн
зованные
нелинейн

При ну
угнетают
сводится

все из ко
(Упражнен

Просте
мики попу
1948) в ви
ставленно
графическ

²⁴⁾ Аналитические выражения этих функций см. в Приложении к Уланова и др., 2008.

рис. 4.7) помогает

(4.29)

(4.30)

но объединить в

\hat{m}_2^6 , (4.31)

(4.32)

сптат: за 1 шаг по
о оставаться в ней,
кивает до перепи-
вание проявляется
ов, т.е. стадийная
ачена в результате

гулем (4.29)–(4.32)
растной структуре
операторов модели
чески к агрегации
ь в виде некоторых
асно концептуаль-
 $I(t)$ и $J(t)$ обозначить
о в начальные годы
кргрупп согласно
уравнений относи-
 $S(t), T(t)$ (численно-

$P(t), S(t), T(t)$),
(4.33)

аргументов, причем
тся графиком влияний

нова и др., 2008.

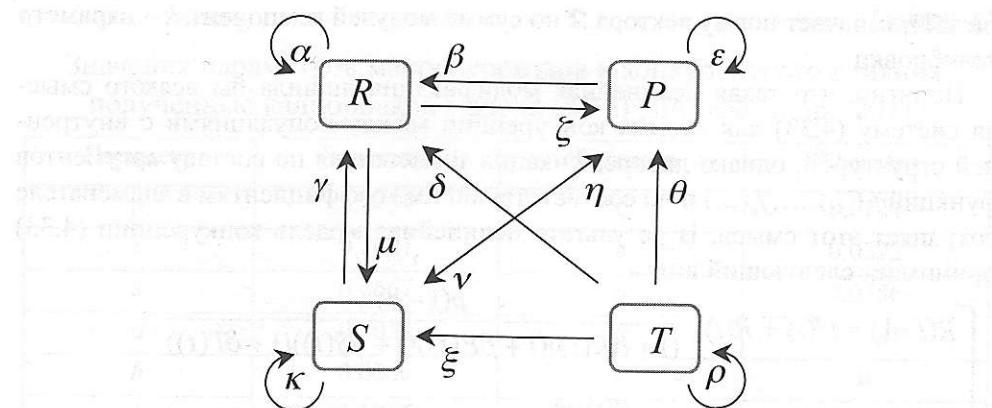


Рис. 4.10. Схема конкурентных отношений среди макроподгрупп. Стрелки означают негативное влияние конкурента с параметрами интенсивности $\alpha, \beta, \gamma, \dots, \rho$ точный смысл которых вытекает из выражений для функций $f_1(\dots), \dots, f_4(\dots)$ (4.33) (Уланова и др., 2008).

Систему уравнений (4.33) можно представить и в традиционной векторно-матричной форме:

$$\mathcal{X}(t+1) = \mathcal{A}(\mathcal{X}(t)) \mathcal{X}(t), \quad (4.34)$$

где $\mathcal{X}(t) = [R(t), P(t), S(t), T(t)]^T$ – вектор агрегированной структуры сообщества вейник–береза, а $\mathcal{A}(\mathcal{X})$ – матрица 4×4 , элементы которой суть (преобразованные соответствующим образом) функции из системы (4.33), т.е. $\mathcal{A}(\mathcal{X})$ – нелинейный матричный оператор.

При нулевых численностях макроподгрупп, т.е. в отсутствие лимитирующих/ угнетающих популяционных эффектов, все f_1, \dots, f_4 равны 1 и оператор $\mathcal{A}(\mathcal{X})$ сводится к линейной модели агрегированных ГЖЦ с шестью параметрами:

$$\mathcal{A}([0,0,0,0]^T) = \begin{bmatrix} p(1-c) & 0 & 0 & 0 \\ pc & s & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d(1-d) & 0 \\ 0 & 0 & db & q \end{bmatrix}, \quad (4.35)$$

все из которых, за исключением, быть может, p и d , по смыслу меньше 1 (Упражнение 4.11).

Простейшую из возможных форм нелинейной модификации модели динамики популяции с дискретной структурой предлагал еще сам П. Лесли (Leslie, 1948) в виде линейной функции от суммарной численности популяции, поставленной в знаменатель модифицирующего фактора, общего для всех демографических параметров:

$$\mathcal{A}(\mathcal{X}) = \mathcal{A}([0,0,0,0]^T) / (1 + k \|\mathcal{X}\|_1),$$

где $\|\chi\|_1$ означает норму вектора χ по сумме модулей компонент, k – параметр калибровки.

Понятно, что такая нелинейная модификация лишила бы всякого смысла систему (4.33) как модель конкуренции между популяциями с внутренней структурой, однако диверсификация знаменателя по составу аргументов функций $f_1(\dots), \dots, f_4(\dots)$ и по соответствующим коэффициентам в знаменателе сохраняет этот смысл. В результате нелинейная модель конкуренции (4.33) принимает следующий вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} R(t+1) = [J(t) + R(t)] \frac{p(1-c)}{(1+\alpha R(t))(1+\beta P(t))(1+\gamma S(t))(1+\delta T(t))}, \\ P(t+1) = \frac{R(t)pc}{(1+\alpha R(t))(1+\beta P(t))(1+\gamma S(t))(1+\delta T(t))} + \\ + \frac{P(t)s}{(1+\zeta R(t))(1+\varepsilon P(t))(1+\eta S(t))(1+\theta T(t))}, \\ S(t+1) = [J(t) + S(t)] \frac{d(1-b)}{(1+\kappa S(t))(1+\mu R(t))(1+\nu P(t))(1+\xi T(t))}, \\ T(t+1) = \frac{S(t)db}{(1+\kappa S(t))(1+\mu R(t))(1+\nu P(t))(1+\xi T(t))} + \frac{T(t)q}{1+\rho T(t)}, \end{array} \right. \quad (4.36)$$

с 19 параметрами, численные значения которых находили путем калибровки модели по данным наблюдений²⁵⁾. В качестве калибровочного выбран отрезок временного ряда 1999-2002 (третий этап совместной динамики, рис. 4.9), где количественные механизмы конкуренции должны проявляться в наибольшей мере.

Калиброванные значения параметров представлены в табл. 4.7, а соответствующие модельные траектории (где в качестве начальных условий взяты данные за 1998 г. – момент, предшествующий отрезку калибровки) показаны на рис. 4.11. Модельные траектории выходят на стационарный уровень, т.е. стремятся к *равновесию*, с нулевым размером макрогруппы кустарникообразной бересы, единственной взрослой березой (на пробной площади $1 \times 1 \text{м}^2$) и умеренными размерами макрогрупп вейника.

Такое поведение траекторий неслучайно и его можно предсказать, используя метод анализа *устойчивости равновесия по Ляпунову*, т.е. в ответ на *возмущение* (изменение) начального состояния траекторий нелинейной системы (4.36) с *непрерывным* временем t . Это начальное состояние полагаем равным

²⁵⁾ Уланова и др., 2008; Логофет и др., 2011.

Параметр	Значение
p	0.001
c	0.001
s	0.001
d	0.001
b	0.001
q	0.001
α	0.001
β	0.001
γ	0.001
δ	0.001

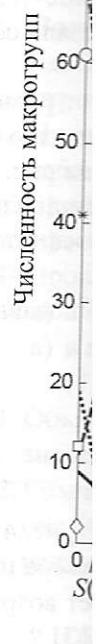


Рис. 4.11.

мент, k – параметр

бы всякого смыслами с внутренними аргументами в знаменателе конкуренции (4.33)

 $\delta T(t))$,

(4.36)

 $\xi T(t))$,

$$\frac{T(t)q}{1 + \rho T(t)},$$

и путем калибровки было выбран отрезок времени, рис. 4.9), где находится в наибольшей

табл. 4.7, а соответствующих условий взяты (калибровки) показаны начальный уровень, т.е. числа кустарникообразной площади $1 \times 1 \text{ м}^2$) и

предсказать, используя, т.е. в ответ на возникновение нелинейной системы не полагаем равным

§4.4. Структура и конкуренция: береза побеждает вейник

Таблица 4.7

Значения параметров макропереводов и конкурентного влияния, полученные калибровкой модели (4.36) (Логофет и др., 2011)

Параметр	Значение	Параметр	Значение
p	1.8459	ζ	0.0321
c	0.2621	ε	0.0222
s	0.6667	η	0.0356
d	0.8039	θ	0.0681
b	0.0006	κ	0
q	1.1013	μ	0
α	0	ν	0.4038
β	0.0272	ξ	0.2568
γ	0.0382	ρ	0.1020
δ	0.0013		

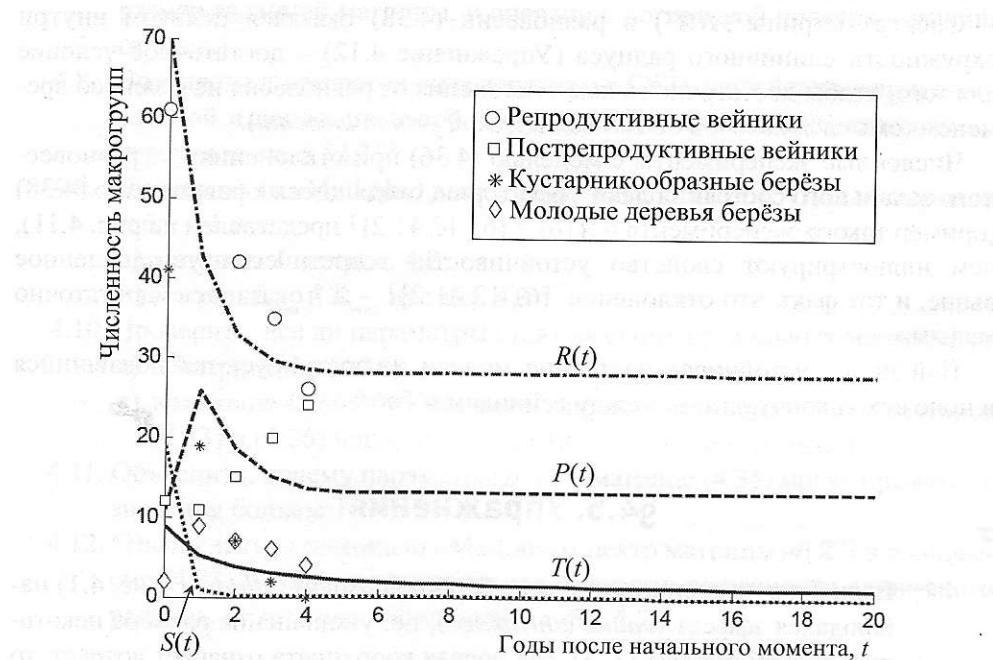


Рис. 4.11. Траектории модели (4.36), откалиброванной по данным 1999–2002 гг. для численностей макрогрупп. Начальные условия для траекторий выбраны согласно данным 1998 г. (Уланова и др., 2008).

равновесию, и находим его как решение уравнений (4.36) в виде постоянного (не меняющегося со временем) вектора

$$[R(t), P(t), S(t), T(t)] \equiv [R^*, P^*, 0, T^*]. \quad (4.37)$$

Технически: подставляем постоянные значения $R^*, P^*, 0, T^*$ вместо функций времени $R(t), P(t), S(t), T(t)$ в левую и правую части уравнений (4.36) (с заданными значениями параметров и нулевым пополнением) и решаем полученную систему из трех линейных алгебраических уравнения относительно трех неизвестных R^*, P^*, T^* (третье из уравнений (4.36) превращается в тривиальное равенство $0 = 0$) стандартными методами линейной алгебры (см. Приложение, §П.3). Получаем равновесие

$$\mathbf{X}^* = [R^*, P^*, 0, T^*] = [27.7871, 13.2479, 0, 0.9972]. \quad (4.38)$$

Замечание 4.5. В терминах матричного оператора $\mathcal{A}(\mathbf{X})$ поиск равновесия означает решение нелинейной задачи на единичное собственное значение, т.е. отыскание такого вектора \mathbf{X}^* , что $\mathcal{A}(\mathbf{X}^*) = \mathbf{X}^*$, или алгебраически,

$$\det [\mathcal{A}(\mathbf{X}^*) - I] = 0, \quad (4.39)$$

где $I = \text{diag}\{1, 1, 1, 1\}$ – матрица тождественного преобразования. Поскольку 3-я компонента \mathbf{X}^* задана нулем, алгебраические подробности решения совпадают с вышеописанными. \square

Спектр матрицы $\mathcal{A}(\mathbf{X}^*)$ в равновесии (4.38) оказался целиком внутри окружности единичного радиуса (Упражнение 4.12) – достаточное условие для того, чтобы достаточно малые отклонения от равновесия исчезали со временем (смысл локальной асимптотической устойчивости).

Численные эксперименты с моделью (4.36) при отклонениях от равновесного начального состояния дают траектории, сходящиеся к равновесию (4.38) (пример такого эксперимента с $\mathbf{X}(0) = [61 12 41 2]^T$ представлен на рис. 4.11), чем иллюстрируют свойство устойчивости, теоретически установленное выше, и тот факт, что отклонение $[61 12 41 2]^T - \mathbf{X}^*$ оказалось «достаточно малым».

Найденное устойчивое состояние модели иллюстрирует наблюдавшийся в поле исход конкуренции между вейником и березой.

§4.5. Упражнения

- 4.1. Если бы в жизненном цикле ворсянки *Dipsacus fullonum* (рис. 4.1) наблюдался эффект усадки (*shrinkage*), т.е. уменьшение размера некоторых особей статуса (3, 3), где первая координата означает возраст, то какое направление имели бы дополнительные ребра в ГЖЦ?
- 4.2. Доказать, что никакая матрица плодовитости F размера 4×5 не способна обеспечить выражение (4.2) элемента (1, 0) в произведении справа

²⁶⁾ Horn, Johnson

иде постоянного

$$(4.37)$$

T^* вместо функций (4.36) (с и решаем полу- и относительно вращается в три- ной алгебры (см.

$$972]. \quad (4.38)$$

поиск равновесия иное значение, т.е. нески,

$$(4.39)$$

ования. Поскольку ости решения со-

целиком внутри статочное условие я исчезали со врем-

ених от равновесия равновесию (4.38) явлен на рис. 4.11), ски установленное залось «достаточно

ет наблюдавшийся

Попит (рис. 4.1) на- ие размера некото- означает возраст, то бра в ГЖЦ? змера 4×5 не способ- произведении справа

на $X(t)$ строения (4.1). (Указание: использовать правило умножения «строка на столбец».)

- 4.3. Проверить соответствие между ГЖЦ (рис. 4.1) и строением матрицы T (4.8–9). (Указание: подсчитать число размерно-возрастных переходов и ненулевых элементов матрицы.)
- 4.4. Показать, что матрица T (4.8) субстохастическая. (Указание: использовать субстохастическое свойство матриц (4.9).)
- 4.5. Показать, что матрица $L = T + F$, т.е. сумма блочных матриц (4.8) и (4.6), содержащих блоки (4.9) и (4.7) соответственно, является разложимой. Каковы размеры ее подматрицы *репродуктивного ядра* (см. §1.2)? (Указание: использовать критерий неразложимости из §П.6.)
- 4.6. Является ли подматрица репродуктивного ядра из Упражнения 4.5 *примитивной* (см. §П.7)?
- 4.7. *Неразложимость числовая матрицы A можно проверить, не прибегая к помощи орграфа, ассоциированного с нею (ГЖЦ): матрица A размера $n \times n$ неразложима, если и только если в матрице $(I + A)^{n-1}$ нет нулевых элементов²⁶⁾ ($I = \text{diag}\{1, \dots, 1\}$). Создать в среде «MatLab» процедуру проверки неразложимости заданной квадратной матрицы произвольного размера.
(Указание: использовать системную функцию, которая определяет размер заданной матрицы, и операцию логической проверки отличия от нуля.)
- 4.8. Возможны ли регрессивные переходы в ГЖЦ особей популяции с возрастной и дополнительной структурами (определение *регрессивных* переходов см. в §3.1)?
- 4.9. Проверить (в «MatLab») выполнение равенства (4.15) для векторов из табл. 4.1 и для
 - а) матрицы L из табл. 4.2;
 - б) матриц L_{\min} и L_{\max} из табл. 4.3.
- 4.10. Проверить, все ли параметры стоят на своих правильных местах (i, j) :
 - а) в матрице L_W (4.25);
 - а) в матрице L_B (4.27). (Указание: занумеровать компоненты векторов (4.23) и (4.26) числами от 1 до 18 и 19 соответственно.)
- 4.11. Объяснить, почему параметры p и d в матрице (4.35) могут принимать значения больше 1.
- 4.12. *Вычислить (с помощью «MatLab») спектр матрицы $\mathcal{A}(X^*)$ в равновесии (4.38) и убедиться, что он лежит внутри окружности единичного радиуса. (Указание: использовать табл. 4.7.)

²⁶⁾ Horn, Johnson, 1990, Theorem 6.2.23.