

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. ЛОМОНОСОВА

Д. О. Логофет, Н. Г. Уланова

# МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

*Учебное пособие*

2-е издание, исправленное

ПРЕДИСЛОВИЕ	1
ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. Моделирование генетической структуры популяции	5
1.1. Концепция генетической структуры популяции	5
1.2. Методы изучения генетической структуры популяций	10
1.3. Модели генетической структуры популяций	15
1.4. Модели генетической структуры популяций с учетом генетической дифференциации	20
1.5. Модели генетической структуры популяций с учетом генетической дифференциации и миграции	25
1.6. Упражнение	30
Глава 2. Матричные модели генетической структуры популяций	35
2.1. Появление и эволюция матричной структуры	35
2.2. Стимулотипичные модели структуры	40
2.3. Матричные модели генетической структуры	45
2.4. Каскадные генетические модели	50
2.5. Модели генетической структуры	55
2.6. Упражнение	60
ПРИЛОЖЕНИЯ	65
ПРИЛОЖЕНИЯ: МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ РАБОТЫ С УЧЕБНИКОМ И УЧЕБНОМ ПОСОБИЕМ	65
Приложение 1. Матрицы и операторы линейной алгебры	65
Приложение 2. Математическая статистика	68
Приложение 3. Математическое моделирование	70
Приложение 4. Математическое обеспечение вычислений	72
Приложение 5. Упражнения	75
ПРИЛОЖЕНИЯ: АДДИЦИОНАЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ	78
Приложение 6. Математическая статистика	78
Приложение 7. Математическое моделирование	80
Приложение 8. Математическое обеспечение вычислений	82
Приложение 9. Упражнения	85



МОСКВА – 2018

УДК 512.643.8:574.34

ББК 20.1+28.5

Л69

Рекомендовано к опубликованию решением  
Учебного и Учебно-методического советов биологического факультета  
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова

ПРЕ  
ВВЕ  
ГЛА

Рецензенты:

Г. Ю. Ризниченко – доктор физ.-мат. наук, профессор, зав. сектором информатики  
и биофизики сложных систем кафедры биофизики биологического факультета  
Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

В. Н. Разжевайкин – доктор физ.-мат. наук, профессор кафедры «Анализ систем и решений»  
Московского физико-технического института

ГЛА

**Логофет Д. О., Уланова Н. Г.**

Л69      Матричные модели в популяционной биологии: учебное пособие /  
Д. О. Логофет, Н. Г. Уланова. – Москва : МАКС Пресс, 2018. – 128 с.  
ISBN 978-5-317-05755-8

В учебном пособии представлены теория построения и практика применения матричных моделей динамики одновидовых популяций с дискретной структурой – мощного инструмента современных исследований в популяционной биологии. Пособие рекомендовано для подготовки бакалавров, магистров и аспирантов по специальностям: 03.01.09 – математическая биология, биоинформатика, 03.02.01 – ботаника, 03.02.04 – зоология, 03.02.08 – экология. Оно будет полезно и всем специалистам, кто намерен использовать матричный аппарат в своих исследованиях.

УДК 512.643.8:574.34  
ББК 20.1+28.5

ГЛА  
ЖИЗ

**ISBN 978-5-317-05755-8**

© Логофет Д. О., Уланова Н. Г., 2017

© Логофет Д. О., Уланова Н. Г., 2018, с изменениями

© Оформление. ООО «МАКС Пресс», 2018

ГЛА  
ПОЛ

ЦИТ

ПРИ  
(СВЕД)

§

# СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	5
ВВЕДЕНИЕ .....	7
<b>ГЛАВА 1. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ .....</b>	<b>12</b>
§1.1. Постулаты модели, граф жизненного цикла и матрица Лесли .....	12
§1.2. Свойства модели с матрицей Лесли .....	16
§1.3. Влияние демографических параметров на потенциал роста популяции (чувствительность $\lambda_i$ ) .....	24
§1.4. Упражнения .....	26
<b>ГЛАВА 2. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ СО СТАДИЙНОЙ СТРУКТУРОЙ .....</b>	<b>29</b>
§2.1. ГЖЦ пашенного червя <i>Aporrectodea caliginosa</i> и стадийная модель .....	33
§2.3. Индикатор потенциального роста $R_0(L)$ и другие индикаторы .....	38
§2.4. Еще раз о диагональных элементах проекционной матрицы .....	43
§2.5. Упражнения .....	44
<b>ГЛАВА 3. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С УСЛОЖНЕННЫМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ: УСКОРЕНИЯ И ВОЗВРАТЫ .....</b>	<b>46</b>
§3.1. Жизненный цикл и шкала онтогенеза .....	46
§3.2. «Идентифицированные особи» и калибровка проекционной матрицы .....	51
§3.3. «Идентифицированные особи от неизвестных родителей» и репродуктивная неопределенность .....	56
§3.4. Когда зацветает и сколько лет живет малолетник? .....	59
§3.5. Может ли агрегация избавить от репродуктивной неопределенности? .....	65
§3.6. Упражнения .....	68
<b>ГЛАВА 4. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С ДВОЙНОЙ СТРУКТУРОЙ: ПОЛИВАРИАНТНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ .....</b>	<b>70</b>
§4.1. Понятие и примеры популяций с двойной структурой .....	70
§4.2. <i>Calamagrostis epigeios</i> : двойная структура без блочного строения матрицы $L$ .....	77
§4.3. Калибровка проекционной матрицы как решение диофантовых уравнений .....	85
§4.4. Структура и конкуренция: береза побеждает вейник .....	88
§4.5. Упражнения .....	100
<b>ЦИТИРОВАННЫЕ ИСТОЧНИКИ .....</b>	<b>102</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ: МАТРИЦЫ И ГРАФЫ (СВЕДЕНИЯ ИЗ МАТЕМАТИКИ) .....</b>	<b>105</b>
§П.1. Что такое матрица, вектор, скаляр .....	105
Матрицы .....	105
Векторы .....	106
Скаляры .....	107

Упражнения .....	107
<b>§II.2.</b> Арифметические операции с матрицами и векторами.....	107
Сложение и умножение на число .....	107
Скалярное произведение векторов.....	108
Умножение матриц .....	109
Упражнения .....	110
<b>§II.3.</b> Определитель матрицы и решение системы линейных алгебраических уравнений (обратная матрица) .....	110
Упражнения .....	111
<b>§II.4.</b> Собственные векторы матрицы и соответствующие им собственные числа .....	112
Линейная независимость векторов .....	113
Левый собственный вектор, или собственный вектор-строка .....	114
Упражнения .....	114
<b>§II.5.</b> Характеристический многочлен квадратной матрицы .....	115
Упражнения .....	116
<b>§II.6.</b> Орграф, ассоциированный с матрицей.	
Связность и неразложимость .....	117
Разложимые матрицы .....	118
Неразложимые матрицы и критерий неразложимости.....	119
Упражнения .....	120
<b>§II.7.</b> Специальный класс матриц:	
неотрицательные квадратные матрицы .....	120
Теорема Перрона–Фробениуса.....	121
Примитивность и импримитивность.....	121
Чувствительность $\lambda_1$ к вариациям элементов матрицы.....	122
Теорема Фробениуса .....	123
Неотрицательные матрицы как «проекционные» в матричных моделях популяций .....	124
Упражнения .....	125
<b>ЛИТЕРАТУРА ДЛЯ ДАЛЬНЕЙШЕГО ЧТЕНИЯ.....</b>	127

107
107
107
108
109
110
110
111
112
113
114
114
115
116
117
118
119
120
120
121
121
122
123
124
125
127

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное пособие посвящено теории построения и практике применения матричных моделей динамики одновидовых популяций с дискретной структурой – мощному инструменту современных исследований в популяционной биологии.

За 75 лет со времени первых публикаций по модели Лесли (1941–1945) тонкая тропинка, проложенная тогда единичными авторами от математических матриц к биологическим популяциям, превратилась в широкую дорогу, по которой смело шагают уже тысячи исследователей по всему миру<sup>1</sup>. Логические этапы расширения той «тропинки» мы постарались представить в этой книге. Традиционные учебники по количественным методам в экологии или динамике биологических популяций обычно ограничиваются простейшими моделями Лесли для возрастной структуры и (в лучшем случае) Лефковича для структуры стадийной, тогда как на практике мы сталкиваемся с более сложными жизненными циклами организмов – с ускорениями в развитии и возвратами к пройденным стадиям – и даже с *двойной* структурой популяции, и наша книга восполняет этот пробел.

Реальные модели невозможны без реальных данных и достоверного биологического знания, и в этом отношении мы с благодарностью отмечаем вклад сотрудников кафедры геоботаники биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова – В.Г. Онищенко, Е.С. Казанцевой, А.Н. Демидовой. Существенную помощь оказали многочисленные консультации и добрые советы Б.Р. Стригановой и Л.М. Баскина (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова), Ричарда Лоу (R.Law, York University, UK). Упомянутая выше «широкая дорога» есть улица с двусторонним движением: современная практика применения матричных моделей требует серьезных вычислительных усилий и прогресс наших ботанических проектов во многом обязан кропотливой работе И.Н. Беловой (Клочковой) и Н.Н. Завалишина – сотрудников Лаборатории математической экологии ИФА РАН им. А.М. Обухова; теория и практика матричных моделей мотивирует и новые математические задачи, в решении которых неоценима роль В.Ю. Протасова (механико-математический факультет МГУ) и далеко не все из которых решены к настоящему времени. Но книга адресована главным образом биологам, стремящимся освоить матричный аппарат и применять его в исследованиях. Необходимые предварительные знания математики не выходят за рамки начального курса математического анализа для студентов нематематических специальностей, а нужные сведения из теории матриц представлены в Приложении.

<sup>1</sup> Мировые банки COMPADRE и COMADRE матричных моделей популяций растений и животных соответственно насчитывают тысячи публикаций, <http://www.compadre-db.org>

## Предисловие

Учебное пособие можно использовать в курсах «Популяционная биология растений», «Популяционная биология животных», «Биоинформатика и математическое моделирование» «Основы моделирования и программирования». Пособие рекомендовано для подготовки бакалавров, магистров и аспирантов по специальностям: 03.01.09 – математическая биология, биоинформатика, 03.02.01 – ботаника, 03.02.04 – зоология, 03.02.08 – экология.

Д.О. Логофет, Н.Г. Уланова  
Москва, сентябрь 2017 г.

Чтобы изучить биологию популяций, необходимо знать основы математической биологии, биоинформатики и программирования. Важно понимать, что популяция – это не просто совокупность организмов, а сложная система, состоящая из взаимодействующих элементов. Для того чтобы оценить состояние популяции, необходимо использовать различные методы и инструменты. Одним из таких методов является математическое моделирование. Математическое моделирование позволяет предсказать будущее развитие популяции на основе имеющихся данных и теоретических знаний. Оно помогает выявить закономерности, влияющие на численность и структуру популяции, и определить факторы, которые могут повлиять на ее дальнейшую судьбу. Математическое моделирование также позволяет оптимизировать управление популяцией, например, путем изменения условий ее существования или применения различных мер по защите от неблагоприятных факторов. Таким образом, математическое моделирование является важным инструментом для изучения биологии популяций и может помочь в решении многих практических задач.

В книге приведены различные методы математического моделирования популяций, включая простые и сложные модели, линейные и нелинейные модели, стационарные и динамические модели. Особое внимание уделяется методам, основанным на использовании компьютерных технологий, таких как языки программирования (MATLAB, R, Python) и специализированные программы (Populus, EpiSIS, BioDynamica). Книга также содержит практические примеры, демонстрирующие применение математического моделирования в решении конкретных биологических задач. Важной особенностью книги является то, что она не только рассказывает о теории и методах математического моделирования, но и показывает, как эти методы могут быть применены на практике. Книга будет полезна для студентов, аспирантов и научных работников, интересующихся биологией популяций и разрабатывающих новые методы и технологии для изучения этого важного направления биологии.

## ВВЕДЕНИЕ

### § В1. Популяции с дискретной структурой

По данным ООН, численность мирового населения достигла 7.2 миллиарда человек в 2014 году и, как ожидается, возрастет более чем на 2 миллиарда человек к 2050 году. Эта *оценка* и этот *прогноз* важны для понимания глобальной ситуации и скорости роста популяции *Homo sapiens*, но не дают представления ни о разнообразии условий воспроизведения и состава населения в различных регионах и странах, ни о том, как воспроизведение зависит от социально-экономических и природных условий, где популяция вырастет, а где сократится. На такие вопросы отвечает наука *демография*, изучающая *структурь* популяции, т.е. распределения общей численности по какому-то определенному признаку – полу, возрасту, генотипу, стадии развития особей и т.д. Необходимость рассматривать разные группы особей одной популяции возникает потому, что группы по-разному реагируют на изменения условий, им характерны разные значения *демографических показателей* (таких как *рождаемость* и *смертность*). Как правило, структура популяции *дискретна* (т.е. ей соответствует конечное число различных групп особей) по смыслу классифицирующего признака (пол, генотип, стадия, регион обитания и т.п.), а когда признак дискретным не является (например, абсолютный возраст или размер особи либо масса тела), вводят дискретную шкалу, удобную для получения данных в ходе наблюдений/измерений (например, рассматривают годичные возрастные классы или замеряют высоту дерева с точностью до 10 см).

Дискретную структуру популяции, состоящую, например, из 5 структурных групп особей, представляют в виде *вектора* (точнее, *вектора-столбца*, см. Приложение, §П.1), в данном пособии обозначенного  $\mathbf{x} = [x_1, x_2, \dots, x_5]^T$ : число компонент (или *размерность*) вектора равно (равна) числу групп, а каждая компонента  $x_j$  ( $j = 1, 2, \dots, 5$ ) показывает численность особей в соответствующей группе. Численность можно выражать в абсолютных либо относительных единицах, но единым для всех компонент способом. Чтобы подчеркнуть привязку данных к определенному моменту времени, используют обозначение  $\mathbf{x}(t)$ , причем параметр  $t$  пробегает конечный ряд значений, условно занумерованных натуральными числами от 0 до  $T$  (не путать со символом *транспонирования*<sup>T</sup>, превращающим строку в столбец и наоборот), где  $t = 0, 1, \dots, T$ , либо показывает фактический год сбора данных, например,  $t = 2010, 2013, 2015$ . Когда имеется два и более значений параметра  $t$ , говорят об изменении вектора  $\mathbf{x}(t)$ , или *временной динамике* структуры популяции. Примеры данных по динамике структуры приведены в последующих главах (табл. 1.1, 3.1, 3.3, 4.1).

Динамика может быть и *пространственной*, когда рассматривают структуры популяций одного вида в разных местообитаниях или различных условиях эксперимента. Сравнением таких структур и скорости их изменений занимается *сравнительная демография* популяций, и данное пособие знакомит читателя с методическими инструментами такого сравнения.

## § В2. Скорость роста популяции как мера адаптации

Количественной характеристикой всякой динамики служит ее *скорость*, что в нашем случае называется *скоростью роста* или *убыли* популяции. В современной биологии величина скорости расценивается как *мера адаптации* особей к условиям обитания. В примере с ожидаемым ростом населения Земли к 2050 году, предполагаемая скорость роста вычисляется очевидным образом как величина большая, чем  $2 \text{ млрд.чел.}/(2050 - 2014) \text{ год} = 2 \times 10^9 / 36 \text{ год} \approx 55.5 \text{ млн.чел./год}$ , и служит количественной мерой приспособленности человеческой расы к условиям планеты.

В общем случае, когда скалярная численность или плотность популяции,  $N(t)$ , зафиксированная в момент  $t$ , принимает новое значение  $N(t + \Delta t)$  в следующий момент времени  $t + \Delta t$ , отделенный от текущего момента промежутком длиною в  $\Delta t$ , скорость роста или убыли на этом промежутке вычисляется как отношение

$$\Delta N / \Delta t \text{ [ед. численности/ед. времени]},$$

где величина  $\Delta N$  обозначает *приращение* численности,  $\Delta N = N(t + \Delta t) - N(t)$ . По знаку этой величины («плюс» или «минус»<sup>1)</sup>) судят о росте или убыли популяции на соответствующем отрезке времени.

У популяции с дискретной структурой  $x(t)$  размерности  $n$  общая численность  $N(t)$  вычисляется как сумма всех компонент вектора  $x(t)$ ,

$$N(t) = x_1(t) + x_2(t) + \dots + x_n(t) = \sum_{j=1}^n x_j(t),$$

а изменение структуры, т.е. разность двух векторов  $\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t)$ , может иметь разные, вообще говоря, знаки в различных компонентах  $\Delta x_j$ . Поэтому прирост общей численности популяции

$$\Delta N = N(t + \Delta t) - N(t) = \sum_{j=1}^n \Delta x_j(t)$$

может оказаться ничтожно малым даже при значительных изменениях в структуре  $x(t)$ , т.е. прирост общей численности не дает должного представления о динамике популяции с дискретной структурой и потому не может служить количественной мерой приспособленности.

В последующих главах мы увидим, как это затруднение преодолено в матричных моделях динамики популяции.

<sup>1)</sup> У математиков «приращение» может быть и отрицательным, т.е. показывать убыль.

### § В3. Граф жизненного цикла

Что такое *граф* вообще, объясняется в Приложении (см. §П.6), а *граф жизненного цикла (ГЖЦ)* особей популяции определенного вида – это краткое графическое представление наших знаний о том, как особи данного вида развиваются от рождения до смерти и когда производят потомство. ГЖЦ строго согласован с рассматриваемой структурой популяции: его *вершины* (или *узлы*) в количестве  $n$  соответствуют компонентам  $x_j$  структуры  $x = [x_1, x_2, \dots, x_n]^T$  (индекс  $j$  обозначает любой из имеющихся номеров компонент), а направленные ребра показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени  $\Delta t$ , называемый *временным шагом*. Величина его естественным образом связана с характерным временем развития особи и способом мониторинга популяции: для крупных млекопитающих и многолетних злаков, например, шаг может быть равен 1 году, для личинок комара в лабораторных условиях – 1 суткам, для бактерий – 1 часу. Примеры гипотетических ГЖЦ для популяций с простейшей *возрастной* и *стадийной* структурами даны в Приложении, на рис. П1–2, *a* и *б* соответственно.

Пример реального ГЖЦ представлен на рис. В.1. Граф составлен по результатам ежегодного мониторинга в течение 6 лет всех особей незабудочки кавказского *Eritrichium caucasicum* – малолетнего вида растений альпийских лишайниковых пустошей – на постоянных площадках. Наряду с последовательными переходами в очередную стадию онтогенеза, наблюдались (как реакции адаптации к стрессовым условиям) и ускоренные переходы *va*  $\rightarrow$  *gt* за один

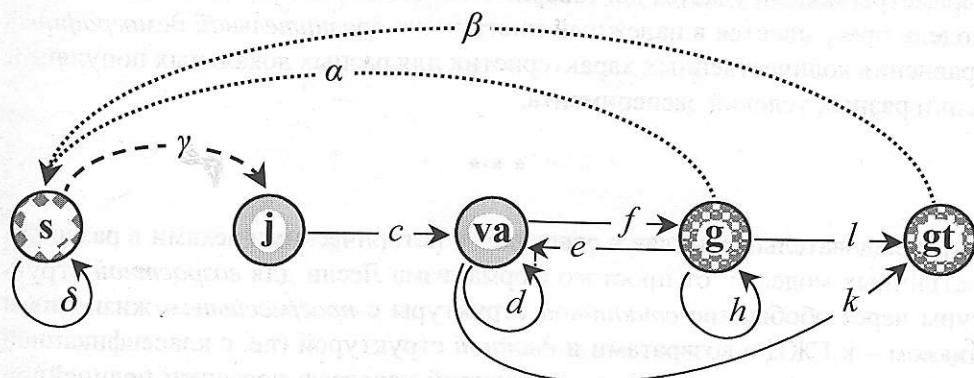


Рис. В.1. ГЖЦ незабудочки кавказского *Eritrichium caucasicum*: *s* – банк семян в почве, *j* – молодые особи (проростки и ювенильные растения), *va* – виргинильные и взрослые нецветущие растения, *g* – генеративные, *gt* – генеративные в терминальной стадии; пунктирные стрелки – продукция семян; штриховые стрелки – семенное размножение (Логофет, Белова и др., 2016).

сезон, и возвраты  $va \leftarrow g$ , и задержки в стадиях  $va$  и  $g$ , на что указывают *самопетли (self-loops)*  $va \circlearrowleft va$  и  $g \circlearrowleft g$ . Параметр на каждой из стрелок, кроме репродуктивных, означает относительную *встречаемость* соответствующего перехода – ту часть (долю) особей исходящей структурной группы, которые совершают указанный переход. Параметры репродукции  $a$  и  $b$  означают среднюю продукцию жизнеспособных семян на одно растение стадии  $g$  и  $gt$  соответственно. Именно ГЖЦ, как формализованное выражение биологического знания, открывает путь к построению математической модели.

Любая *математическая модель* популяции с *дискретной структурой* должна начинаться с определения структурных групп  $x_j$  особей в наблюдаемой популяции (и соответствующего вектора структуры  $x$ ), а также составления ГЖЦ (реального либо виртуального), отражающего данные наблюдений/экспериментов или/и доступное знание биологии данного вида. А определенный выше смысл параметров ГЖЦ позволяет в дальнейшем сформулировать суть *модели*, которая будет описывать изменения структуры  $x(t)$  популяции за один временной шаг, т.е. составить *уравнения переходов*, которым будут подчиняются компоненты  $x_j$  вектора  $x(t+1)$ .

Модель получается *матричной*, когда систему этих уравнений удается представить в компактном виде с помощью матрицы, содержащей параметры. Демографический смысл параметров подсказывает и способы их количественной *оценки* по эмпирическим данным. Математические свойства полученной матрицы (или определенного класса матриц) – известные из *линейной алгебры* и *теории матриц* либо добытые путем целенаправленного математического исследования – позволяют делать общие выводы о характере динамики вектора  $x(t)$  во времени и получать количественные характеристики популяции, которые вряд ли могут быть получены вне модели. Если параметры модели удается достоверно оценить по эмпирическим данным, то модель превращается в надежный инструмент *сравнительной демографии* – сравнения количественных характеристик для разных локальных популяций или/и разных условий эксперимента.

\* \* \*

Последовательность глав в совпадает с историческими вехами в развитии матричных моделей: от простого формализма Лесли для *возрастной структуры* через обобщение *стадийной* структуры с *прогрессивным* жизненным циклом – к ГЖЦ с возвратами и *двойной* структурой (т.е. с классификацией особей по двум признакам); завершающий параграф посвящен нелинейной матричной модели конкуренции двух видов.

Для лучшего усвоения материала стоит освежить свои знания о матрицах и графах. В Приложении приведены в сжатой форме необходимые сведения из линейной алгебры и теории матриц, и мы рекомендуем читателям, не

знакомым с этими разделами математики, начинать чтение данного пособия именно с Приложения (первые 3–5 параграфов) и возвращаться к нему по мере необходимости. Читатель увидит, как одни и те же слова могут обозначать разные понятия в разных отраслях науки: например, *вектор* как организм-переносчик заболевания и *вектор* как строка или столбец чисел либо символов, частный случай матрицы. При этом понятия-тёзки могут встретиться даже в общем для них контексте, как происходит со *спектром* матрицы и «возрастным спектром» популяции. За привилегию читать по-русски придется смириться с такими *омонимами*, как например, биологический *вид* (*species*) и *вид* в стандартном для математических выкладок обороте «функция принимает вид (form)».

Модели каждой Главы представлены сначала в их общем математическом виде с описанием общих свойств, важных для понимания результатов модели, а затем проиллюстрированы конкретными примерами – по большей части из практики исследовательских проектов самих авторов<sup>2)</sup>. Современные матричные модели не могут обойтись без компьютерных систем вычислений – числовых и порою символьных, – таких, как например, *Mathematica*, *Maple* или *MATLAB*. Единообразия ради мы иллюстрируем важные вычислительные моменты в терминах *MATLAB*<sup>3)</sup>, но читатель волен использовать любую доступную систему, допускающую операции с матрицами.

Содержание определений, теорем, замечаний и экскурсов в *MATLAB* отделено от последующего текста символом  $\square$ . Последний параграф каждой Главы содержит упражнения для активного усвоения пройденного материала; звездочкой \* отмечены задачи повышенной трудности.

<sup>2)</sup> Ссылки на соответствующие публикации даны в виде подстрочных примечаний со сквозной нумерацией внутри каждой Главы.

<sup>3)</sup> [https://www.mathworks.com/company/aboutus/contact\\_us.html#RU](https://www.mathworks.com/company/aboutus/contact_us.html#RU)

# ГЛАВА 1. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

## §1.1. Постулаты модели, граф жизненного цикла и матрица Лесли

Исторически первые матричные модели динамики популяций с дискретной структурой<sup>1)</sup> имели дело со структурой *возрастной*. Она возникала из разбиения популяции на группы особей одного возраста, измеряемого в хронологических единицах – годах, неделях, днях и т.п. – в зависимости от характерного времени развития особей, и главный постулат состоял в том, что единицы измерения времени и возраста совпадают с временным шагом  $\Delta t$ . Поэтому  $\Delta t = 1$  и в следующий момент времени ( $t + 1$ ) все особи, выжившие за этот промежуток времени, становятся на единицу старше.

Другое принципиальное допущение модели состоит в том, что все особи, достигшие максимального возраста в  $M$  единицах, погибают к следующему моменту времени. Тем самым определяется размерность вектора возрастной структуры популяции,  $x = [x_1, x_2, \dots, x_M]^T$ , компоненты  $x_i$ , которого показывают размер *возрастного класса*<sup>2)</sup>  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, M$ ) в единицах численности или плотности популяции. Например, в модели развития личинки комара *Chironomus riparius* в лабораторных условиях<sup>3)</sup>  $M = 17$  дней, а в модели динамики эксплуатируемой популяции северных оленей *Rangifer tarandus tarandus*<sup>4)</sup>  $M = 17^5)$  лет.

Итак,  $x_i(t)$  – это численность (или популяционная плотность на единицу площади или объема) особей возраста  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, M$ ) в момент  $t$ . Если долю особей возраста  $i$ , выживших за один шаг по времени и перешедших в следующий возрастной класс, обозначить  $s_i$  (коэффициент *дожития*), то результат старения особей на одну единицу возраста записывается несколькими простыми (линейными) соотношениями:

$$x_2(t+1) = s_1 x_1(t),$$

$$x_3(t+1) = s_2 x_2(t),$$

...

$$x_M(t+1) = s_{M-1} x_{M-1}(t),$$

<sup>1)</sup>Связывают со статьями P.H. Leslie (1945, 1948), хотя позднее обнаружились и более ранние публикации с матричными моделями: BernarDelli, 1941; Lewis, 1942.

<sup>2)</sup> Или возрастной группы.

<sup>3)</sup> Lopes et al., 2005.

<sup>4)</sup> Четени, 1988.

<sup>5)</sup> Чисто случайное совпадение.

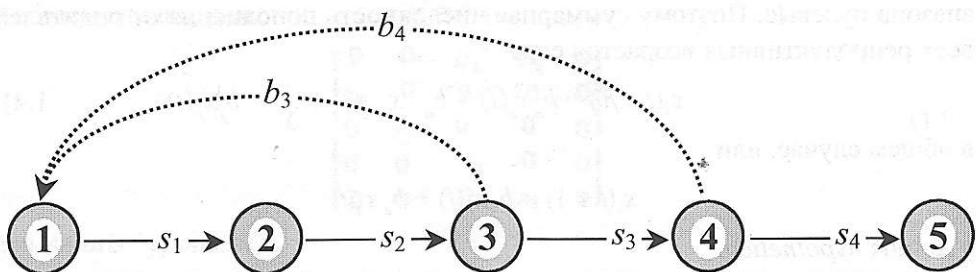


Рис. 1.1. ГЖЦ *Aetatis hypothetica*. Пояснения в тексте.

или одним обобщенным:

$$x_{i+1}(t+1) = s_i x_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, M-1. \quad (1.1)$$

Допустим, например, что особи некоторого гипотетического вида животных *Aetatis hypothetica* проходят в цикле развития 5 возрастов, достигая зрелости в возрасте 3 и теряя репродуктивную способность в возрасте 5, после которого все они погибают. В данном случае  $M=5$  и ГЖЦ выглядит как показано на рис. 1.1. Если воспользоваться правилом умножения «строку на столбец», то соотношения (1.1) можно записать в векторно-матричной форме:

$$\tilde{x}(t+1) = T x(t),$$

где матрица переходов  $T$  имеет специальное строение:

$$T = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 \end{bmatrix} \quad (1.2)$$

с коэффициентами дожития на первой поддиагонали, а галочка в обозначении вектора  $\tilde{x}$ ,

$$\tilde{x}(t+1) = [0, x_2(t+1), \dots, x_5(t+1)]^T, \quad (1.3)$$

указывает на его неполноту в первой компоненте, где должна была бы стоять численность первой возрастной группы, т.е. *пополнения* популяции, состоявшегося за единицу времени.

Пополнение создают особи *репродуктивных* возрастов – обозначим буквой  $a$  (от *adult*) порядковый номер самого младшего, а буквой  $f$  (от *final*) самого старшего из них (ясно, что  $a \leq f$ ; у *Aetatis hypothetica*  $a = 3, f = 4$ ). Тогда *пострепродуктивные* возрастные классы – если они есть, то  $f < M$ , – получают номера  $f+1, \dots, M$ . Формально это означает, что возрастноспецифические коэффициенты рождаемости  $b_1, b_2, \dots, b_M$  положительны только в диапазоне возрастов от  $a$  до  $f$  (только в возрасте 3–4 у *Aetatis hypothetica*), а вне этого ди-

апазона нулевые. Поэтому суммарная численность пополнения от родителей всех репродуктивных возрастов есть

$$x_1(t+1) = b_a x_a(t) + b_{a+1} x_{a+1}(t) + \dots + b_f x_f(t) \quad (1.4)$$

в общем случае, или

$$x_1(t+1) = b_3 x_4(t) + b_4 x_4(t)$$

у *Aetatis hypothetica*.

Эти соотношения выявляют точный смысл параметров  $b_1, b_2, \dots, b_M$ : любой из них,  $b_j$ , показывает не просто среднее число потомков на одну родительскую особь возраста  $j$ , а число выживших из них и пополнивших возрастную группу 1. Поэтому более корректным для этих параметров является термин *коэффициенты репродукции*. Вкупе с коэффициентами дожития их называют *демографическими параметрами (vital rates)*.

Коэффициенты репродукции, как и дожития, удобно организовать в отдельную матрицу  $F$  (*fertility*), у которой только первая строка имеет ненулевые элементы среди  $b_1, b_2, \dots, b_M$ , а на всех остальных местах стоят нули. Поэтому

$$F = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{M-1} & b_M \\ 0 & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.5)$$

в общем случае, и

$$F = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (1.6)$$

у *Aetatis hypothetica*.

И наконец, дополняя первую компоненту вектора  $\tilde{x}(t+1)$  (1.3) численностью  $x_1(t+1)$  первой возрастной группы, выражаем соотношения (1.1) и (1.4) в векторно-матричной форме:

$$x(t+1) = (T + F)x(t) = Lx(t), \quad (1.7)$$

где матрица переходов  $T$  и матрица плодовитости  $F$  определены в (1.2) и (1.5) соответственно. В сумме они дают знаменитую *матрицу Лесли (Leslie)* для популяции с возрастной структурой; ненулевые элементы матрицы Лесли расположены только в первой строке и на первой поддиагонали, так что она имеет вид

$$L = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{M-1} & b_M \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_{M-1} & 0 \end{bmatrix} \quad (1.8)$$

в общем случае, или

$$(1.4) \quad L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 \end{bmatrix} \quad (1.9)$$

для *Aetatis hypothetica*.

Специальное строение матрицы Лесли можно выразить «структурной» формулой

$$(1.5) \quad \text{Leslie} = \begin{bmatrix} b_1 & \dots & & b_M \\ s_1 & 0 & & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & s_{M-1} & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.10)$$

в которой укрупненные символы (в данном случае нуль) обозначают целые блоки из элементов подходящей формы (в данном случае треугольной) и содержания (в данном случае из нулей).

Еще один постулат (*автономной*) модели Лесли состоит в том, что элементы матрицы  $L$  не изменяются со временем. Очевидно, он противоречит реальности, когда динамика популяции имеет, например, сезонный характер или испытывает влияние какого-то фактора, имеющего тренд во времени. Альтернативой служат модели *неавтономные*, т.е. с зависимостью демографических параметров от времени, – они рассматриваются в Главе 3.

Благодаря постоянству матрицы  $L$  во времени (т.е. *автономности* модели), уравнение (1.7) имеет простое решение, выражющее структуру  $x(t)$  через вектор  $x(0)$  – начальное значение структуры:

$$(1.6) \quad x(t) = L^t x(0), t = 0, 1, 2, \dots . \quad (1.11)$$

Формула (1.11) гласит: чтобы получить структуру популяции через  $t$  шагов по времени, нужно начальный вектор(-столбец) последовательно умножить на матрицу  $L$  (слева) ровно  $t$  раз, или (что то же самое) возвести  $L$  в степень  $t$  и умножить результат на вектор  $x(0)$  (справа).

**Пример 1.1.** Допустим, нас интересует судьба 100 особей самого младшего возрастного класса у *Aetatis hypothetica*, т.е. поведение *начального* вектор  $x(0) = [100, 0, 0, 0, 0]^T$ , в двух местообитаниях, где различаются условия выживания и репродукции и соответственно различны демографические параметры. Пусть соответствующие матрицы равны

$$(1.7) \quad L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 2 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}, L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 1 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3/5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}. \quad (1.12)$$

(В практических случаях параметры оценивают по литературным данным либо *калибруют* по данным эксперимента так, чтобы модель воспроизводила наблюдаемую динамику с минимальными ошибками.) Модельная динамика двух популяций на 9 шагах по времени представлена в табл. 1.1. Заметны колебания численностей разных возрастных групп и суммарной численности в каждом местообитании, и если в первом из них популяция в целом убывает, то во втором в конце концов растет.  $\square$

Таблица 1.1

Динамика популяции *Aetatis hypothetica* в двух местообитаниях по формуле (1.11):  
компоненты  $x_j(t)$  ( $j = 1, \dots, 5$ ) вектора структуры  $x(t)$   
и суммарная численность  $N(t)$

Место- обитание, матрица Лесли		Момент времени $t$									
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1, $L_1$	$x_1(t)$	100	0	0	40	40	0	16	32	16	6.4
	$x_2(t)$	0	50	0	0	20	20	0	8	16	8
	$x_3(t)$	0	0	40	0	0	16	16	0	6.4	12.8
	$x_4(t)$	0	0	0	20	0	0	8	8	0	3.2
	$x_5(t)$	0	0	0	0	10	0	0	4	4	0
	$N(t)$	100	50	40	60	70	36	40	52	52.4	30.4
2, $L_2$	$x_1(t)$	100	0	0	100	30	0	100	60	9	100
	$x_2(t)$	0	50	0	0	50	15	0	50	30	4.5
	$x_3(t)$	0	0	50	0	0	50	15	0	50	30
	$x_4(t)$	0	0	0	30	0	0	30	9	0	30
	$x_5(t)$	0	0	0	0	10	0	0	10	3	0
	$N(t)$	100	50	50	130	90	65	145	129	92	164.5

Такой характер модельной динамики можно предсказать по заданным матрицам и не прибегая к вычислению последовательных векторов  $x(t)$ . Он определяется по спектру матрицы – набору ее собственных чисел (см. Приложение, §П.4–5). Свойства спектра матрицы относятся к числу ее фундаментальных свойств, которые рассматриваются в следующем параграфе.

## §1.2. Свойства модели с матрицей Лесли

Если количественные значения элементов матрицы  $L$  (1.9) известны, то уравнение (1.7) «проецирует» структуру популяции в текущий момент времени на один шаг вперед (как это сделано в Примере 1.1), и потому матрицу  $L$  называют *проекционной*<sup>6)</sup> или *проекционной матрицей популяции* (ПМП). Ее математиче-

<sup>6)</sup> Это название конфликтует с аналогичным термином в теории матриц, где *проекционной* называют матрицу  $A$ , которая обладает свойством  $A^2 = A$ ; добавление в термин слова *популяции* формально спасает ситуацию от конфликта. В данном пособии речь всегда идет о ПМП.

ские свойства – и в особенности, ее *спектр* (набор собственных чисел) – определяют характер динамики популяционной структуры  $x(t)$  во времени.

Спектр любой квадратной матрицы  $A$  – это набор корней ее *характеристического многочлена* (Приложение, §П.5), а специальное строение матрицы Лесли (1.8) позволяет выписать ее характеристическое уравнение в следующем компактном виде (для частного случая (1.9)):

$$\lambda^5 - \lambda^2 s_1 s_2 b_3 + \lambda s_1 s_2 s_4 b_4 = 0. \quad (1.13)$$

Здесь отсутствуют члены с 4-ой и 0-ой степенью  $\lambda$ , поскольку след матрицы (1.9) равен 0 ( $\text{tr } L = 0$ ), а детерминант нулевой из-за наличия в  $L$  нулевого столбца; коэффициент при 3-ей степени  $\lambda$  также равен 0.

**Пример 1.1 (продолжение).** Спектры матриц  $L_1$  и  $L_2$  (1.12) вычисляют как корни характеристических уравнений (1.13) с соответствующими числовыми значениями коэффициентов. Если в левой части (1.13) вынести за скобки  $\lambda$ , т.е. исключить нулевой корень, то в скобках останется уравнение 4-ой степени, аналитическое решение которого весьма громоздко. Можно искать остальные корни вычислительными методами или воспользоваться стандартной процедурой в доступной системе вычислений, например, `eig(L)` в среде MATLAB<sup>7)</sup>. Результаты вычислений представлены ниже и упорядочены по убыванию абсолютной величины (комплексного, вообще говоря, числа).

$$\Lambda(L_1) = \{\lambda_1, \lambda_{2,3}, \lambda_4, \lambda_5\} = \{0.9384, -0.1576 \pm 0.8119i, -0.6231, 0\};$$

$$\Lambda(L_2) = \{\lambda_1, \lambda_{2,3}, \lambda_4, \lambda_5\} = \{1.0848, -0.3961 \pm 0.8877i, -0.2927, 0\}.$$

Согласно общим положениям, сумма пяти собственных чисел равна нулю (с точностью до ошибок округления), т.е. нулевому следу матриц (1.12); нулю равно и их произведение, т.е. нулевому определителю матриц (1.12).

Видно, что спектр матрицы размера  $5 \times 5$  содержит ровно 5 чисел, три из которых действительные, остальные ( $\lambda_{2,3}$ ) комплексно-сопряженные – именно они гарантируют колебательный характер модельной динамики. Когда в спектре проекционной матрицы комплексно-сопряженных чисел нет, динамика  $x(t)$  после нескольких шагов будет монотонна, т.е. не будет испытывать колебаний численности. Заметим также, что  $\lambda_1(L_1) < 1$ , а  $\lambda_1(L_2) > 1$ , – и именно эти условия гарантируют убыль амплитуды колебаний популяции с матрицей  $L_1$  и ее рост у популяции с матрицей  $L_2$ .  $\square$

Наличие в спектрах матриц  $L_1$  и  $L_2$  положительных чисел  $\lambda_1$ , *доминирующих* по модулю над всеми остальными, не случайно, а гарантировано фундаментальной теоремой Перрона–Фробениуса, справедливой для всех неотрицательных квадратных матриц (Приложение, §П.7). Число  $\lambda_1 > 0$ , в свою очередь, гарантирует определенное поведение траектории  $x(t)$ , когда  $t$  стремится к бесконечности ( $t \rightarrow \infty$ ) – на этом дежурном направлении математической мысли. Теоре-

<sup>7)</sup> Далее по тексту «MatLab» означает систему вычислений, доступную читателю, а MatLab без кавычек – оригинальную систему MATLAB..

ма Перрона–Фробениуса предписывает еще и существование положительного *собственного вектора* (Приложение, §П.4),  $v > 0$ , отвечающего собственному числу  $\lambda_1 > 0$ , т.е. удовлетворяющего условию  $Lv = \lambda_1 v$ . Оказывается<sup>8)</sup>, с ростом  $t$  направление вектора  $x(t)$  приближается к направлению  $v > 0$  (в пределе при  $t \rightarrow \infty$  оба направления совпадают). Точнее и формальнее,

$$x(t)_{t \rightarrow \infty} \rightarrow (\lambda_1)^t x^*, \quad (1.14)$$

где вектор  $x^* > 0$  является собственным для  $\lambda_1 > 0$  (и его тоже называют *доминантным*) с длиною, зависящей от начального  $x(0)$ . Иными словами, динамика  $x(t)$  приближается к *геометрическому* росту (или убыли) с показателем  $\lambda_1$  и потому предел  $x(t)$  есть

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ x^*, & \text{если } \lambda_1 = 1, \\ 0, & \text{если } \lambda_1 < 1. \end{cases} \quad (1.15)$$

Таким образом, доминантное собственное число  $\lambda_1(L)$  проекционной матрицы  $L$  выступает надежным индикатором роста/равновесия/убыли модельной популяции.

Аналогичным *индикаторным свойством* обладают и другие функции параметров модели, например, функция

$$R_1(L) = s_1 s_2 b_3 + s_1 s_2 s_3 b_4 \quad (1.16)$$

для матрицы (1.9), или в более общем виде,

$$R_1(L) = b_1 + s_1 b_2 + s_1 s_2 b_3 + \dots + s_1 s_2 \dots s_{M-1} b_M \quad (1.17)$$

для матрицы (1.8). Значение *индикатора*  $R_1(L)$  расположено на числовой оси относительно 1 (в смысле  $<$ ,  $=$  или  $> 1$ ) всегда так же же, как и  $\lambda_1(L)$ , а вычислить его по заданной матрице  $L$  гораздо проще, чем ее собственные числа. Полезен индикатор и в иных приложениях (см. Упражнение 1.8).

В сходимости (1.14) и индикации (1.15), наряду с  $\lambda_1$ , важную роль играет и *доминантный* вектор  $x^*$ . Несмотря на тривиальные ( $0$  или  $\infty$ ) пределы в (1.15), асимптотическое (т.е. при  $t \rightarrow \infty$ ) поведение  $x(t)$  вполне определено, если рассматривать не абсолютные, а относительные численности групп (в долях или %). Пусть  $N(t)$  обозначает *суммарную численность* популяции, т.е. сумму компонент вектора  $x(t)$ , а  $x^*$  выражен в относительных единицах. Тогда предел (1.15) модифицируется к виду

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x(t)}{N(t)} = x^* \quad (1.15')$$

независимо от значения  $\lambda_1$ .

**Пример 1.1 (продолжение).** Та же MATLAB-функция `eig(L)`, что вычисляет собственные числа заданной матрицы, предлагает и соответствующие им собственные векторы (ненормированные), среди которых нас интересует вектор, отвечающий  $\lambda_1$ , – обозначим его  $e$ . Чтобы из вектора  $e$  получить вектор

<sup>8)</sup> Доказательство см., например, Свирежев, Логофет, 1978, §II.5, или Logofet, 1993, §2.II.C.

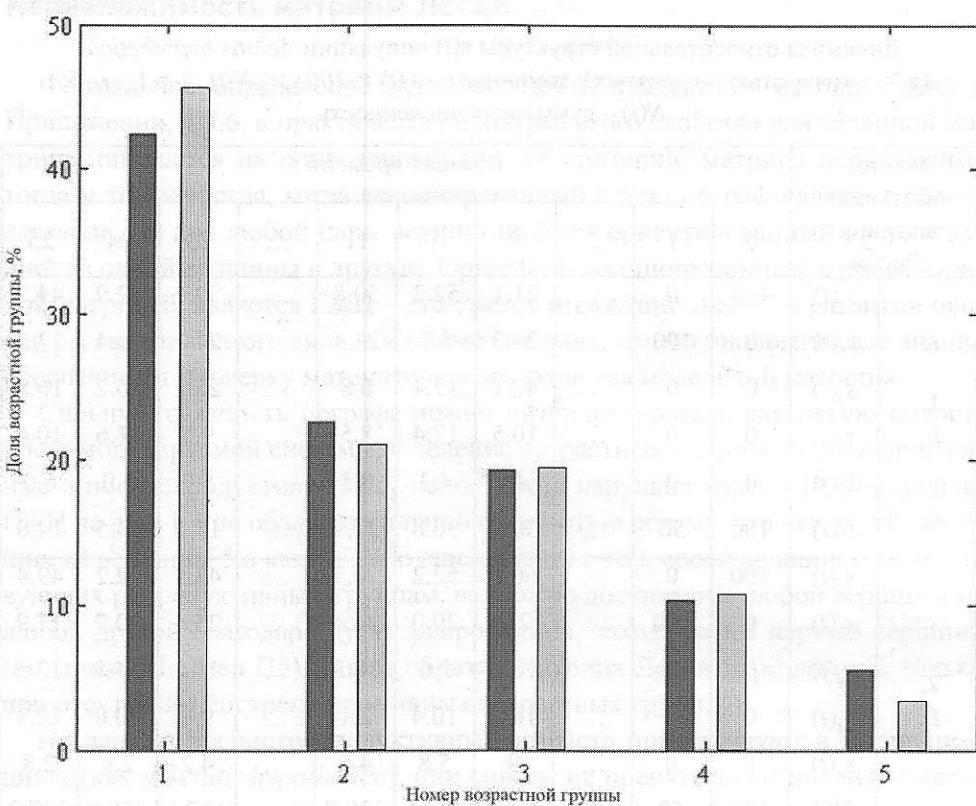


Рис. 1.2. «Левосторонние спектры» – равновесные структуры популяций *Aetatis hypothetica* с матрицами  $L_1$  и  $L_2$  (1.11).

тор  $x^*$ , нормированный условием  $\|x^*\|_1 = 100$  (Приложение, §П.2), достаточно вычислить сумму его компонент, разделить на нее вектор  $e$  и умножить результат на 100. В терминах MATLAB это вычисление задается весьма просто:

$>> e/sum(e)*100^9,$

– и (после округления до десятых долей) доминантные векторы матриц  $L_1$  и  $L_2$  принимают вид:

$$x^*(L_1) = [42.4, 22.6, 19.2, 10.3, 5.5]^T;$$

$$x^*(L_2) = [45.6, 21.0, 19.4, 10.7, 3.3]^T, \quad (1.18)$$

– с характерным преобладанием младших возрастных групп и монотонным убыванием доли с возрастом (рис. 1.2). При этом у растущей популяции доля самой младшей группы выше, а пострепродуктивной ниже, чем у популяции убывающей.

Табл. 1.2 иллюстрирует сходимость к пределу (1.15)<sup>9</sup>. Видно, что у обеих матриц  $L_1$  и  $L_2$  компоненты относительной структуры  $s(t)$  хотя и колеблются

<sup>9)</sup> Полужирный шрифт и курсив не поддерживаются в командном окне MATLAB.

Таблица 1.2

Динамика относительной структуры  $s(t)$  популяции *Aetatis hypothetica*  
 (в % с точностью до десятых): компоненты  $s_j(t) = 100x_j(t)/N(t)$ ,  $j = 1, \dots, 5$ ;  
 $N(t)$  – суммарная численность

Место- обитание, матрица Лесли	Момент времени $t$										
	0	1	...	9	10	11	...	23	24	25	
1, $L_1$	$s_1(t)$	100	0	...	21.1	52.2	50.8	...	39.1	42.9	44.7
	$s_2(t)$	0	100	...	26.3	8.7	25.4	...	24.2	20.4	22.2
	$s_3(t)$	0	0	...	42.1	17.4	6.8	...	22.2	20.2	16.8
	$s_4(t)$	0	0	...	10.5	17.4	8.5	...	9.5	11.6	10.4
	$s_5(t)$	0	0	...	0	4.3	8.5	...	5.0	5.0	6.0
	$N(t)$	100	50	...	30.4	36.8	37.7	...	15.1	14.5	14.0
2, $L_2$	$s_1(t)$	100	0	...	60.8	52.2	20.7	...	43.5	42.2	49.4
	$s_2(t)$	0	100	...	2.7	29.0	34.4	...	25.4	20.7	17.9
	$s_3(t)$	0	0	...	18.2	2.6	38.3	...	17.6	24.1	17.5
	$s_4(t)$	0	0	...	18.2	10.4	2.1	...	9.3	10.0	12.3
	$s_5(t)$	0	0	...	0	5.8	4.6	...	4.2	2.9	2.8
	$N(t)$	100	50	...	164.5	172.5	130.7	...	437.5	460.6	542.9

по величине, но приближаются к значениям (1.18), тогда как суммарная численность, колеблясь, неуклонно убывает или растет соответственно.  $\square$

Отмеченное выше свойство *доминантного вектора* получило название «левосторонний спектр», причем под «спектром» биологи часто понимают именно *относительную структуру* популяции (которая в (1.18) выражена в %), а не *спектр* проекционной матрицы как набор ее собственных чисел, что принято в теории матриц и данном пособии. *Левосторонняя структура* растущих популяций наблюдается в реальности, а не только у гипотетических популяций. Можно показать, что левосторонним свойством обладает перронов вектор любой матрицы Лесли, т.е. матрицы строения (1.8) при любых допустимых значениях ее элементов, когда  $\lambda_1 \geq 1$  (см. Упражнения 1.11–12).

Примечательно, что относительная структура модельной популяции сходится с ростом  $t$  к вектору  $x^*/\|x^*\|_1$  независимо от того, растет  $x(t)$  или убывает, а не только при специальном – дидактически удобном – выборе начального вектора  $x(0)$ , как в Примере 1.1, но и при любом  $x(0) \geq 0$  ( $x \neq 0$ ). Так происходит благодаря матричным свойствам *неразложимости* и *примитивности*, которые рассматриваются в следующих разделах.

## Неразложимость матрицы Лесли

Формальное определение неразложимости квадратной матрицы дано в Приложении, §П.6, а практическая проверка этого свойства для заданной матрицы опирается на приведенный там же критерий: матрица неразложима тогда и только тогда, когда ассоциированный с нею орграф является *сильно связным*, т.е. для любой пары вершин имеется ориентированный путь, ведущий из одной вершины в другую. Орграфом, ассоциированным с проекционной матрицей, является ГЖЦ – это сжатое отражение знаний о развитии особей рассматриваемого вида, – и примечательно, что это биологическое знание обеспечивает проверку математического свойства модельной матрицы.

Сильную связность орграфа можно интерпретировать как некую целостность моделируемой системы, а деление возрастных классов на репродуктивные и пострепродуктивные эту целостность нарушает (рис. 1.1). Формально ГЖЦ на рис. 1.1 не обладает сильной связностью потому, что нет путей, ведущих из вершины 5 в какую-либо еще. Вместе с тем, среди вершин, соответствующих репродуктивным группам, возможно достижение любой вершины из любой другой благодаря дугам репродукции, заходящим в первую вершину (см. также Пример П5). Таким образом, матрица Лесли неразложима только при отсутствии пострепродуктивных возрастных групп.

Но даже когда пострепродуктивные возрасты присутствуют в жизненном цикле (как у *Aetatis hypothetica*), они совсем не препятствуют анализу максимальной неразложимой подматрицы, ассоциированной с *репродуктивным ядром* (*reproductive core*) ГЖЦ – максимальным сильно связным подграфом исходного ГЖЦ. На рис. 1.1 это подграф на вершинах 1–4: именно здесь сконцентрированы все дуги репродукции и основные демографические параметры. Поэтому судьба модельной популяции определяется подматрицей, соответствующей репродуктивному ядру, или *подматрицей репродуктивного ядра*.

$$L_{\text{core}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.19)$$

и именно ее собственные числа образуют главную часть спектра всей матрицы  $L$ , который (как множество чисел) есть объединение спектров неразложимых блоков, расположенных вдоль главной диагонали матрицы (см. утверждение (П6.5) в Приложении); элементы внедиагональных блоков никакого влияния на величину собственных чисел не оказывают.

*Замечание 1.1.* В Примере 1.1 мы вычисляли спектр и находили  $\lambda_1$ , не беспокоясь о разложимости матриц, а результат остался прежним и после выделения неразложимой подматрицы репродуктивного ядра (1.19). Так бывает не

всегда, и в практике экологического моделирования случались ситуации где подобная беспечность приводила к ошибкам в оценке  $\lambda_1$  как потенциала роста популяции<sup>10)</sup>.  $\square$

Не всегда справедливы и предельные соотношения (1.14–15) – даже для неразложимой матрицы  $L$ , – и это зависит от свойства, которому посвящен следующий раздел.

## Примитивность и импримитивность матрицы Лесли

Теорема Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Приложение, §П.7) различает ситуации, когда  $\lambda_1$  строго больше всех остальных собственных чисел и когда в спектре есть еще и другие числа, равные по модулю  $\lambda_1$  (рис. П3). В первом случае матрицу называют *примитивной* (сколь бы сложным ни казалось ее строение!), во втором – *импримитивной*. Количество  $h$  собственных чисел, равных по модулю  $\lambda_1$  (включая само  $\lambda_1$ ) называется *индексом импримитивности*. Следуя этой логике, у примитивной матрицы  $h = 1$ , а в общем случае вновь на помощь приходит ГЖЦ (Приложение, §П.7, Критерий 3): достаточно выявить в графе все *простые циклы*, т.е. все такие пути по ориентированным дугам, у которых конечная вершина совпадает с начальной и нет других повторений вершин (нет *самопересечений*), и определить *длину* (или *период*), т.е. количество вершин, каждого цикла, и найти наибольший общий делитель этих длин.

**Пример 1.2.** У ГЖЦ на рис. 1.1 простых циклов два:  $① \rightarrow ② \rightarrow ③ \rightarrow ①$  длины 3 и  $① \rightarrow ② \rightarrow ③ \rightarrow ④ \rightarrow ①$  длины 4. Наибольший общий делитель этих длин равен 1, т.е. все матрицы, ассоциированные с таким орграфом, примитивны. Примитивны, в частности, матрицы  $L_1$  и  $L_2$  (1.12), что и подтверждается результатами вычислений их спектров в Примере 1.1.  $\square$

Как и разложимость/неразложимость, примитивность/импримитивность суть качественные свойства матрицы, не зависящие от количественных значений ее элементов.

Сходимость траекторий модели, выраженная предельным соотношением (1.14), имеет место только в примитивном случае, а импримитивные матрицы Лесли генерируют *циклическую динамику*<sup>11)</sup>, причем доминантный вектор  $x^*$  в соотношениях (1.14–15) превращается в циклическую вектор-функцию,  $L(t; x)$ , период которой по  $t$  равен индексу  $h$  или его (нетривиальному) делителю, а  $x$  обозначает структуру популяции в начальный момент времени.

Если бы в жизненном цикле *Aetatis hypothetica* был лишь один репродуктивный возраст 3, то ГЖЦ выглядел бы как на рис. 1.1 только без дуги репро-

<sup>10)</sup> Logofet, 2013.

<sup>11)</sup> Доказательство см., например, Свиржев, Логофет, 1978, §II.5, или Логофет, 1993, Theorem A2.4.

ситуации где  
нциала роста  
– даже для  
у посвящен

– теперь с тремя диагональными блоками, среди которых подматрица репродуктивного ядра имеет размер  $3 \times 3$  и пара блоков пострепродуктивных возрастов – по  $1 \times 1$ . Репродуктивное ядро ГЖЦ состоит тогда из одного лишь цикла  $\textcircled{1} \rightarrow \textcircled{2} \rightarrow \textcircled{3} \rightarrow \textcircled{1}$  длины 3 с «общим» делителем 3, поэтому индекс импрimitивности  $h = 3$ . Параметры  $s_3, s_4$ , расположенные вне диагональных блоков, не влияют на величину  $\lambda_1$ , о чем свидетельствует и выражение для индикатора (1.16):

$$R_1(\mathbf{L}_3) = s_1 s_2 b_3. \quad (1.21)$$

По-прежнему, когда  $\lambda_1(\mathbf{L}_3)$  больше/меньше 1, популяция растет/убывает в колебательном режиме (есть пара комплексно-сопряженных чисел наряду с  $\lambda_1$ ), а случай  $\lambda_1(\mathbf{L}_3) = 1$  заслуживает специального рассмотрения.

**Пример 1.3.** Равенство  $R_1(\mathbf{L}_3) = s_1 s_2 b_3 = 1$  позволяет без труда найти значения параметров, при которых  $\lambda_1(\mathbf{L}_3) = 1$ , – например,

$$\mathbf{L}_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3/5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/3 & 0 \end{bmatrix}. \quad (1.22)$$

Убедитесь подстановкой, что у  $\mathbf{L}_3$  есть собственный вектор  $\mathbf{e} = [50, 25, 25, 15, 5]^T$ , отвечающий собственному числу  $\lambda_1 = 1$ . Предельная вектор-функция  $\mathbf{L}(t; \mathbf{x})$  периодична по  $t$  с периодом 3 и при начальном векторе  $\mathbf{x}_{100} = [100, 0, \dots, 0]^T$  принимает следующие значения в точках цикла:

$$\mathbf{L}(3n; \mathbf{x}_{100}) = [100, 0, 0, 30, 0]^T,$$

$$\mathbf{L}(3n+1; \mathbf{x}_{100}) = [0, 50, 0, 0, 10]^T,$$

$$\mathbf{L}(3n+2; \mathbf{x}_{100}) = [0, 0, 50, 0, 0]^T,$$

где  $n$  – любое натуральное число. У иного начального вектора, например,  $\mathbf{x}_{10} = [10, 10, \dots, 10]^T$ , и цикл будет иным:

$$\mathbf{L}(3n; \mathbf{x}_{10}) = [10, 10, 10, 3, 2]^T,$$

$$\mathbf{L}(3n+1; \mathbf{x}_{10}) = [20, 5, 10, 6, 1]^T,$$

$$\mathbf{L}(3n+2; \mathbf{x}_{10}) = [20, 10, 5, 6, 2]^T \square^{12)}$$

### §1.3. Влияние демографических параметров на потенциал роста популяции (чувствительность $\lambda_1$ )

В Примере 1.1 матрицы  $\mathbf{L}_1$  и  $\mathbf{L}_2$  (1.12) выглядят довольно схожими, однако имеют принципиально разные величины доминантного числа  $\lambda_1$  – меньше и больше 1, генерируя убывание и бесконечный рост популяции соответственно. Интуиция подсказывает, что причиной тому служит смена роли двух репродуктивных групп: в растущей популяции коэффициент репродукции в более молодой группе вдвое больше, чем в старшей, а в убывающей – наоборот. Действительно, если в матрице  $\mathbf{L}_1$  (1.11) поменять местами значения  $b_3$  и  $b_4$ , т.е. рассмотреть матрицу

$$\tilde{\mathbf{L}}_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 1 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.23)$$

то ее  $\lambda_1$  вырастет до 1, т.е. популяционная из убывающей превратится в стабильную. Тот же эффект достигается просто увеличением  $b_4$  с 2 до 3 (при  $b_3 = 1$ ), и здесь наша интуиция подкреплена соответствующий теоремой о  $\lambda_1$  как монотонно возрастающей функции элементов матрицы (Приложение, §П.7, свойство (П7.1)). Но скорость этого возрастания, очевидно, разная для разных элементов и, в частности, может быть нулевой: например, даже удвоение  $s_4$  (когда остальные элементы не изменяются) никак не увеличивает  $\lambda_1$ .

Формально эти рассуждения обобщаются понятием *чувствительности  $\lambda_1$  к вариациям* элементов матрицы  $\mathbf{L}$  (Приложение, §П.7), которое по смыслу совпадает с понятием *частной производной* функции многих переменных по одной из переменных (при постоянстве всех остальных), а именно,

$$\frac{\partial \lambda_1(\mathbf{L})}{\partial L_{ij}}. \quad (1.24)$$

С формальной точки зрения, чувствительность  $\lambda_1(\mathbf{L})$  можно вычислять по отношению к любому элементу  $(i, j)$  матрицы  $\mathbf{L}$ , т.е.  $i, j = 1, 2, \dots, M$ , и чувствительность будет положительной для любого – в том числе и нулевого – элемента каждого диагонального блока. Элементы вне диагональных блоков

<sup>12)</sup> Исторически первой матрицей «Лесли» (Bernardelli, 1941) была именно импримитивная матрица  $3 \times 3$  как модель существования «популяционных волн» в постоянной среде.

### §1.3. Влияние параметров на рост популяции (чувствительность $\lambda_1$ )

разложимой матрицы  $L$  не влияют на величину  $\lambda_1(L)$  (как и на прочие  $\lambda_i$ ), и потому чувствительность к ним нулевая. Но если речь идет о матрице Лесли (или иной модели с фиксированным ГЖЦ), то приращение априори нулевого элемента означает не что иное как появление в графе новой дуги, т.е. искашение принятой схемы онтогенеза. Поэтому по умолчанию (т.е. когда иное не оговорено особо) чувствительность  $\lambda_1$  к вариациям нулевых элементов проекционной матрицы считается *не определенной* и (в данном пособии) обозначается символом  $\emptyset$ .

Согласно определению (1.24) чувствительность в целом имеет матричную природу и вычисляется по формуле

$$S(L) = [s_{ij}(L)] = e \cdot f / \langle e, f \rangle, \quad (1.25)$$

где  $e$  и  $f$  суть собственные вектор-столбец и -строка соответственно, отвечающие собственному значению  $\lambda_1(L)$ , а  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  означает скалярное произведение векторов (Приложение, §П.7, формула (П7.3) в иных обозначениях).

**Пользователям MATLAB:**

Если найдены векторы  $e$  и  $f$ , то (согласно правилу умножения «строку на столбец») формула (1.25) реализуется вызовом

>> e\*f/(f\*e)

в командном окне MATLAB.  $\square$

**Замечание 1.2.** К сожалению, когда матрица  $L$  разложима, формула (1.25) дает неверный результат для элементов вне диагональных блоков, а именно, показывает положительную чувствительность там, где элемент не может влиять на величину  $\lambda$ . А положительная чувствительность к элементам диагонального блока иного, нежели подматрица репродуктивного ядра, есть в сущности чувствительность доминантного собственного числа этого блока, а не «законного»  $\lambda_1$  проекционной матрицы,  $\lambda_1 = \lambda_1(L_{\text{core}})$ . Поэтому формулу (1.25) следует применять именно к подматрице репродуктивного ядра, т.е.  $L = L_{\text{core}}$ , а с учетом сказанного после определения (1.24), элементы соответствующей матрицы чувствительностей могут быть двух типов:

$$s_{ij}(L_{\text{core}}) \begin{cases} > 0, & \text{если } l_{ij} \neq 0, \\ = \emptyset, & \text{если } l_{ij} = 0. \end{cases} \quad (1.26)$$

**Пример 1.4.** Подматрицы репродуктивного ядра матриц  $L_1$  и  $L_2$  из Примера 1.1 имеют размер  $4 \times 4$  и следующий вид:

$$L_{1\text{core}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 2 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4/5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}, \quad L_{2\text{core}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 1 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3/5 & 0 \end{bmatrix}. \quad (1.27)$$

Их собственные вектор-столбцы, отвечающие  $\lambda_1$ , закономерно пропорциональны проекциям,  $e_{1\text{core}}$  и  $e_{2\text{core}}$ , векторов (1.18) на подпространство первых четырех компонент; соответствующие вектор-строки можно найти согласно (П4.7), задав процедуре вычисления собственных чисел транспонированные матрицы  $L_{1\text{core}}^T$  и  $L_{2\text{core}}^T$  и транспонировав в строки нужные вектор-столбцы. MATLAB дает такие результаты (штрих ' означает транспонирование):

$>> e1\text{core}$	$>> f1\text{core}'$	$>> e2\text{core}$	$>> f2\text{core}'$
0.7992	0.2681	0.8310	0.2875
0.4259	0.5032	0.3830	0.6238
0.3631	0.5902	0.3531	0.6767
0.1935,	0.5715,	0.1953,	0.2651.

Отсюда по формуле (1.23) получаем:

$>> e1\text{core} * f1\text{core}' / (f1\text{core}' * e1\text{core})$	$>> e2\text{core} * f2\text{core}' / (f2\text{core}' * e2\text{core})$
0.2844 0.5338 0.6261 0.6062	0.3109 0.6745 0.7317 0.2866
0.1516 0.2844 0.3336 0.3230	0.1433 0.3109 0.3372 0.1321
0.1292 0.2425 0.2844 0.2754	0.1321 0.2866 0.3109 0.1218
0.0688 0.1292 0.1516 0.1467,	0.0731 0.1585 0.1720 0.0673,

– а с учетом (1.24):

$$S(L_{1\text{core}}) = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & 0.6261 & 0.6062 \\ 0.1516 & \emptyset & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & 0.2425 & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & 0.1516 & \emptyset \end{bmatrix},$$

$$S(L_{2\text{core}}) = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & 0.7317 & 0.2866 \\ 0.1433 & \emptyset & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & 0.2866 & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & 0.1720 & \emptyset \end{bmatrix}.$$

Как и ожидалось,  $\lambda_1(L)$  наиболее чувствительно к увеличению параметра  $b_3$  – коэффициента репродукции в молодой репродуктивной группе.  $\square$

## §1.4. Упражнения

- 1.1. Сколько «простых соотношений» описывает выражение (1.1) в примерах §1.1?
- 1.2. Какие соотношения между индексами  $a, f, M$ , определенными в §1.1, отражают ситуации, когда в жизненном цикле:

номерно пропорциональное пространство первых можно найти согласно транспонированные вектор-столбцы. Решение:

```
>> f2core
0.2875
0.6238
0.6767
0.2651.
```

(Score\*e2core)

0.7317	0.2866
0.3372	0.1321
0.3109	0.1218
0.1720	0.0673,

значению параметра группе.  $\square$

и (1.1) в примерах, заданными в §1.1,

- a) репродуктивный возраст только один;
  - b) репродуктивных возрастов ровно два, причем старший из них совпадает с максимальным возрастом;
  - c) имеется ровно два пострепродуктивных возраста;
  - d) пострепродуктивных возрастов нет.
- 1.3. Доказать, исходя из смысла параметра  $M$  (§1.1), что среди величин  $s_1, s_2, \dots, s_{M-1}$  не может быть нулевых.
- 1.4. Сколько нулевых элементов содержит матрица Лесли (1.10) размера  $2 \times 2$ , когда все возрастные группы являются репродуктивными? Размера  $3 \times 3$ ? Вывести формулу для общего случая  $n \times n$ . (Указание: из общего числа элементов вычесть число положительных.)
- 1.5. Вывести формулу (1.11) из уравнения (1.7). (Указание: использовать тождество  $L^0 \equiv I$ , где  $I$  обозначает матрицу-единицу:  $I = \text{diag}\{1, 1, \dots, 1\}$ ).
- 1.6. Вычислить определитель матриц (1.12), не прибегая к помощи «MatLab». (Указание: использовать общее свойство определителя матрицы  $A$  размера  $n \times n$ :  $\det A = \lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_n$ )
- 1.7. На примере матриц (1.12) убедиться в наличии индикаторного свойства у функции  $R_1(L)$  (1.16).
- 1.8. Подобрать ненулевые элементы матрицы  $L$  (1.9) таким образом, чтобы  $\lambda_1(L) = 1$ , и найти равновесную структуру  $x^*$  при  $x(0) = [100, 0, \dots, 0]^T$ . (Указание: использовать индикатор (1.16).)
- 1.9. \*Доказать индикаторное свойство функции  $R_1(L)$  (1.17) для матрицы (1.8).
- 1.10. Почему определение собственного вектора, т.е. равенство  $Lx = \lambda_1 x$ , для векторов (1.18) выполняется нестрого, с ошибками? Вычислить норму ошибки, т.е.  $\|L_k x^*(L_k) - \lambda_1 x^*(L_k)\|_1, k = 1, 2$ .
- 1.11. Пусть  $\lambda > 0$  собственное число матрицы  $L$  (1.9), а положительный вектор  $c(\lambda)$  построен по формуле
- $$c(\lambda) = \left[ \frac{1}{1}, \frac{s_1}{\lambda}, \frac{s_1 s_2}{\lambda^2}, \frac{s_1 s_2 s_3}{\lambda^3}, \frac{s_1 s_2 s_3 s_4}{\lambda^4} \right]^T. \quad (1.28)$$
- Показать, что этот вектор:
- a) является собственным, соответствующим значению  $\lambda$ ;
  - b) обладает левосторонним свойством (см. §1.2), когда  $\lambda \geq 1$ ;
  - c) может в частных случаях обладать левосторонним свойством, когда  $\lambda < 1$ ;
  - d) может в частных случаях нарушать левостороннее свойство, когда  $\lambda < 1$ .
- 1.12. \*Доказать утверждения 1.11a–b) для матрицы Лесли общего вида, т.е. для матрицы  $L$  (1.8) и вектора  $c(\lambda)$ , аналогичного (1.28) размерности  $M$ .
- 1.13. Какова вектор-функция  $L(t; e)$  в Примере 1.3? Чему равен период ее цикла?

- 1.14. Как ведет себя суммарная численность  $N(t)$  при  $t \rightarrow \infty$  у популяции с примитивной матрицей Лесли? с импримитивной? (Указание: записать ответ в виде предельного соотношения, аналогичного (1.15).)
- 1.15. Выписать характеристический полином матрицы (1.23) и убедиться подстановкой, что  $\lambda_1 = 1$  является его корнем. Доказать то же самое через индикатор (1.16).

И  
ски  
дос  
чен  
разм  
пара  
дел  
знач  
что  
мак  
за г  
Г  
Hali  
Вре  
мно  
мен  
ред  
возд  
клас  
взро  
нар  
скии  
дитс  
мос  
на о  
Лес  
Пос  
тост  
же с  
лоси

<sup>1)</sup> Ром  
<sup>2)</sup> Сог  
<sup>3)</sup> Пр