

## ГЛАВА 2. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ СО СТАДИЙНОЙ СТРУКТУРОЙ

### §2.1. Постулаты модели, граф жизненного цикла и матрица Лефковича

Из постулатов модели Лесли (Глава 1) наибольшие трудности в практических приложениях вызывает положение о максимальном возрасте  $M$ , после достижения которого погибают все особи популяции. Слишком большое значение  $M$  гарантирует отсутствие особей старше  $M$ , но значительно повышает размерность проекционной матрицы и увеличивает число демографических параметров, подлежащих оценке. Заниженное значение  $M$  выбрасывает из модели реально существующую часть популяции. Поэтому выбор конкретного значения  $M$  в качестве «золотой середины» опирается на экспертное мнение, что связано с той или иной степенью произвола эксперта. Отказ от постулата максимального возраста – первый шаг навстречу реальности и вместе с тем – за границы формализма Лесли.

**Пример 2.1.** Матричная модель динамики популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине<sup>1)</sup> использует ГЖЦ, показанный на рис. 2.1. Временной шаг модели принят равным 1 году, что соответствует циклу размножения белоплечего орлана, а структура популяции регистрируется в момент завершения очередного цикла размножения, т. е. непосредственно перед вылетом птенцов из гнезд. Жизненный цикл состоит из шести годичных возрастных классов: слетки, родившиеся в текущем сезоне (*juv*), плюс пять классов молодых птиц возраста 1–5 лет (*im1*, *im2*, ..., *im5*) – и единой группы взрослых птиц (*ad*)<sup>2)</sup> без указания их максимального возраста  $M$ . Вместо него, наряду со стандартными параметрами модели Лесли – возрастноспецифическими коэффициентами  $P_1$ ,  $P_2$ , ...,  $P_6$  дожития до следующего возраста, – вводится дополнительный параметр  $P_{ad}$  – доля тех взрослых особей (вне зависимости от их фактического возраста), которые сохраняются в популяции еще на один цикл размножения и приносят потомство.

Плодовитость  $F_{ad}$  (или коэффициент *reproduktion* в терминологии модели Лесли) есть среднее (на одну взрослую особь<sup>3)</sup>) число выращенных птенцов. Поскольку в данной модели дожитие предшествует размножению, плодовитость входит в уравнения с учетом смертности в данной группе ( $P_{ad} \times F_{ad}$ ); то же относится и к 5-летним особям: к концу цикла они достигают половозрелости и вносят свой вклад в пополнение популяции с коэффициентом  $P_6 \times F_{ad}$ .

<sup>1)</sup> Романов, Мастеров, 2008.

<sup>2)</sup> Сохранены оригинальные авторские обозначения.

<sup>3)</sup> При соотношении полов в популяции 1:1 в состав численности можно включать оба пола.

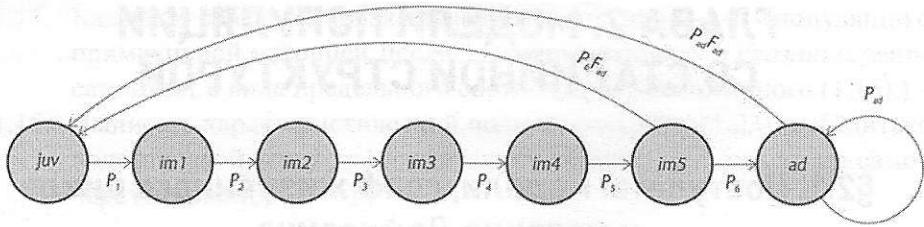


Рис. 2.1. ГЖЦ белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* (Романов, Мастеров, 2008). Пояснения в тексте.

В результате размерность вектора структуры этой популяции  $x(t)$  равна 7 и проекционная матрица  $A$  модели

$$x(t+1) = Ax(t), \quad t = 0, 1, \dots \quad (2.1)$$

принимает вид

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 F_{ad} & P_{ad} F_{ad} \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 & P_{ad} \end{pmatrix}. \quad (2.2)$$

От классической матрицы Лесли она отличается лишь наличием положительного диагонального элемента (7, 7) – параметра  $P_{ad}$ , который помог избавиться от пресловутого максимального возраста  $M$ . ГЖЦ (рис. 2.1), очевидно, сильно связан, т. е. матрица  $A$  (2.2) неразложима, и имеет цикл длины 1 благодаря элементу  $a_{77} = P_{ad} > 0$ . Отсюда следует, что матрица  $A$  (2.2) неразложима (см. Приложение, §П.6) и примитивна (там же, §П.7, Упражнение 30), и согласно предельному соотношению (1.14) динамика  $x(t)$  стремится к геометрическому росту с показателем  $\lambda_1(A)$ .

Определенные выше демографические параметры авторы модели оценили по собственным полевым и литературным данным и показали, что даже при самых оптимистичных сценариях там, где для однозначных оценок не хватало данных, потенциал роста популяции  $\lambda_1(A) = 0.9914 < 1$ , и только искусственное снижение пресса хищничества давало перспективу медленного роста:  $\lambda_1(A) = 1.0062 > 1$ . □

В отношении взрослых особей в Примере 2.1 сделано в сущности то, на

что в истории матричных моделей ушло 20 лет<sup>4)</sup>, – замена *возраста* как основания для классификации особей на *стадию* развития. Это не значит, что возраст безвозвратно ушел из модели, – ведь сохранился связанный с ним *шаг по времени*, и позже (Глава 3) мы увидим, как можно «вернуть» возраст в стадийную модель.

Последовательные стадии развития организмов разных видов изучают в разных биологических дисциплинах и присваивают им соответствующие наименования. Как и возраст, мы нумеруем последовательные стадии числами  $s = 1, 2, \dots, S$  и изображаем их вершинами в ГЖЦ (см. ниже § 2.2), но проблема в том, что стадии развития, как правило, не имеют столь же жесткого «расписания» смен во времени, как возраст. На помощь приходят *самопетли* (*self-loops*, или *1-циклы* ⚡) при тех вершинах Ⓛ, в стадиях которых особи вида могут задержаться более одного временного шага.

Соответствующий *диагональный элемент* проекционной матрицы, или *коэффициент задержки* в стадии  $s$ , – это доля  $r_s$  ( $0 \leq r_s < 1$ ) тех особей на стадии  $s$ , которые никуда не переходят в течение следующего шага, а сохраняются в этой же стадии. Их численность к следующему моменту времени  $t + 1$  равна  $r_s x_s(t)$ , и она пополняется особями, пришедшими из предыдущей стадии  $(s - 1)$  в количестве  $s_{s-1} x_{s-1}(t)$ , где  $s_{s-1}$  обозначает теперь *коэффициент дожития* особей стадии  $(s - 1)$  до следующей,  $s = 2, 3, \dots, M$ . А самая первая стадийная группа пополняется, как обычно, потомством от родителей всех репродуктивных стадий (т.е. тех, где  $b_s \neq 0$ ), в том числе, от самых юных, если они на это способны в силу особенностей жизненного цикла, отраженных в ГЖЦ.

В результате, уравнения (1.1) – прежние уравнения дожития из модели Лесли – получают еще по одному слагаемому:

$$x_i(t+1) = s_{i-1} x_{i-1}(t) + r_i x_i(t), \quad i = 2, 3, \dots, M, \quad (2.3)$$

а главная диагональ проекционной матрицы  $L$  из модели

$$x(t+1) = (T + F)x(t) = Lx(t), \quad t = 0, 1, \dots, \quad (2.4)$$

получает набор параметров  $r_s$ , среди которых есть ненулевые. Поэтому матрица принимает вид

$$L = \begin{bmatrix} b_1 + r_1 & b_2 & \dots & b_{M-1} & b_M \\ s_1 & r_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{M-1} & r_M \end{bmatrix}. \quad (2.5)$$

<sup>4)</sup> Статья Lefkovich, 1965, увидела свет через 20 лет после первой публикации P.H. Leslie. Более ранние работы с такими матрицами неизвестны.

Матрицы  $L$  строения (2.5) называют *матрицами Лефковича*; их строение обобщает матрицу Лесли в том смысле, что последняя есть частный случай (2.5), где все коэффициенты задержки  $r_i$  равны нулю. Эта связь двух терминов отражена в структурной формуле

$$Lefkovich = Leslie + \text{diag}\{r_1, r_2, \dots, r_M\},$$

или

$$Lefkovich = \begin{bmatrix} b_1 & \dots & b_M \\ s_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & s_{M-1} & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} r_1 & & & 0 \\ & r_2 & & \vdots \\ & & \ddots & 0 \\ & & & r_M \end{bmatrix}, \quad (2.6)$$

что дает основание считать матрицу Лесли (с ее ненулевыми первой строкой и первой поддиагональю) принципиальным «скелетом» всех прочих строений проекционной матрицы.

Более сложное строение матрицы Лефковича  $L = T + F$  (2.6) по сравнению с Лесли (1.8) реализовано в ее переходной части  $T$ , и оно дает повод выяснить, какую роль играют строки и какую – столбцы в проекционной матрице  $L$ . Если вспомнить правило построения орграфа, ассоциированного с заданной матрицей (Приложение, §П.6), т.е. в нашем случае ГЖЦ, ассоциированного с проекционной матрицей  $L$ , то становится ясно, что в строке с номером  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, M$ ) стоят параметры, ответственные за все заходы дуг (стрелок) в вершину с этим номером, а в столбце с номером  $j$  ( $j = 1, 2, \dots, M$ ) – параметры всех дуг, исходящих из этой вершины (см. рис. 2.1 и матрицу (2.2)).

Добавление 1-циклов в ГЖЦ не может изменить свойство графа быть или не быть *сильно связным* (см. Приложение, §П.6), и потому матрица Лефковича, как и Лесли, *неразложима* тогда и только тогда, когда коэффициент репродукции в финальной стадии  $b_M \neq 0$  (см. рис. 1.1), т.е. когда пострепродуктивных стадий в жизненном цикле нет. Те же 1-циклы в ГЖЦ обеспечивают и *примитивность* каждой неразложимой главной подматрицы (Приложение, §П.7, Упражнение 30), когда граф сильно связным не является. Таким образом исключается цикличность  $x(t)$  в асимптотике при  $t \rightarrow \infty$ , что не исключает, вообще говоря, колебательного характера сходимости  $x(t)$  к равновесной структуре  $x^*$  согласно условиям (1.14–15).

Это значит, что доминантное собственное число  $\lambda_1(L)$  и прочие количественные характеристики матрицы  $L$  дают адекватное представление о динамике популяции со стадийной структурой – как и в случае структуры возрастной. Далее мы увидим, как это происходит в практических примерах.



Рис. 2.2.

## §2.2

Схема в условиях определены *caliginosa* оплодотворяется образование червей. Т. Ювениль является биостанции раз в течение четырех

От формации ста-

<sup>5)</sup> Чеканов

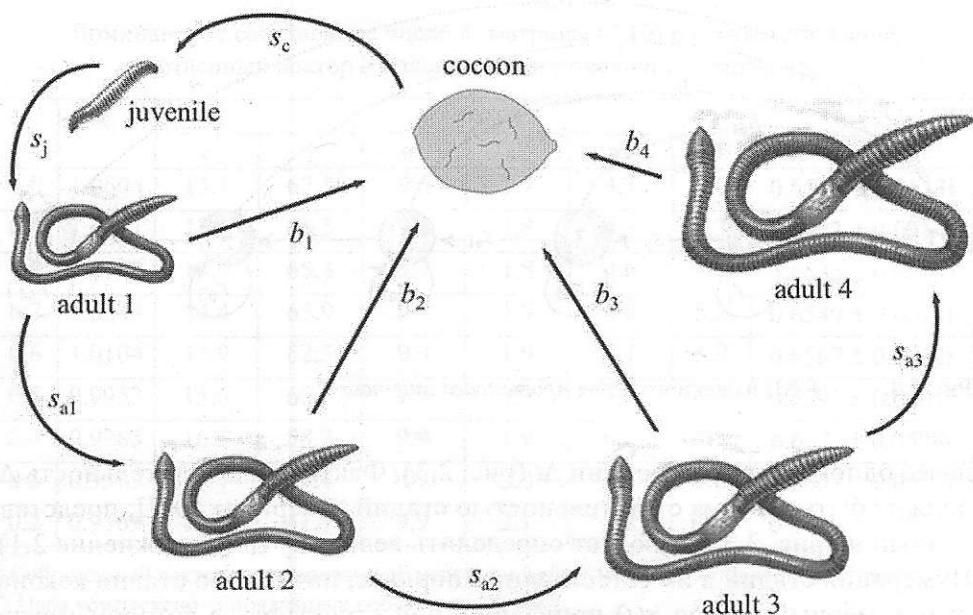


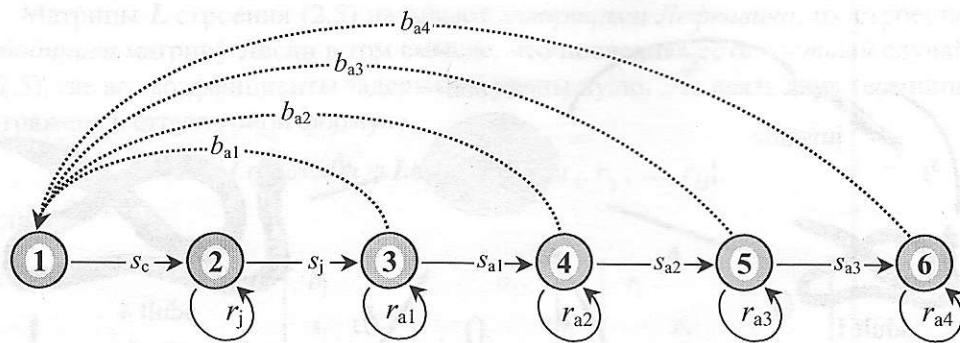
Рис. 2.2. Схема развития и размножения пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* (Логофет, Ключкова, 2002). Пояснения в тексте.

## §2.2. ГЖЦ пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* и стадийная модель

Схема развития и размножения пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* в условиях Подмосковья представлена на рис. 2.2 как последовательность определенных состояний от кокона до репродуктивных стадий. Особи *A. caliginosa* – гермафродиты, т.е. имеют половые органы обоих полов, однако оплодотворение у них перекрёстное<sup>5)</sup>. После спаривания происходят процессы образования и сбрасывания кокона, внутри которого начинается развитие червей. Тогда же у них появляются все органы, кроме полового аппарата. Ювенильные особи выходят из кокона, а через некоторое время на их теле появляется поясок, что соответствует формированию половых желёз. Далее особи становятся половозрелыми и производят коконы несколько (до четырех) раз в течение своего жизненного цикла, соответственно чему у них выделяют четыре последовательные стадии (adult1 – adult4).

От формального ГЖЦ схема рис. 2.2. отличается лишь тем, что нет нумерации стадий в явном виде и отсутствуют петли задержки особей в стадиях

<sup>5)</sup> Чекановская, 1960.

Рис. 2.3. ГЖЦ пашенного червя *Aporrectodea caliginosa*

долее одного шага по времени  $\Delta t$  (рис. 2.3). Фактическая длительность  $\Delta t$  должна быть увязана с длительностью стадий, и вариант ГЖЦ, представленный на рис. 2.3, позволяет определить величину  $\Delta t$  (Упражнение 2.1). Нумерация стадий в их естественном порядке, начиная со стадии кокона, дает 6-мерный вектор  $x(t)$  популяционной структуры, в котором можно сохранить и содержательные обозначения его компонент  $x_j(t)$  (нежирным курсивом):

$$x(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_6(t)]^T = [c(t), j(t), a1(t), a2(t), a3(t), a4(t)]^T, \quad (2.7)$$

– важно лишь соблюдать установленный порядок их следования в векторе  $x(t)$ .

Тогда пополнение популяции в стадии кокона за один временной шаг  $\Delta t = 1$  подчиняется уравнению

$$c(t+1) = b_{a1} a1(t) + b_{a2} a2(t) + b_{a3} a3(t) + b_{a4} a4(t),$$

где  $b_{a1}, \dots, b_{a4}$  – стадийноспецифические коэффициенты репродукции, имеющие смысл среднего (на одну особь соответствующей стадии) числа отложенных коконов, сохраняющих жизнеспособность к следующему моменту времени (см. Упражнение 2.2). Последующие уравнения (2.3) принимают такой вид:

$$j(t+1) = s_c c(t) + r_j j(t),$$

$$a1(t+1) = s_j j(t) + r_{a1} a1(t),$$

$$a2(t+1) = s_{a1} a1(t) + r_{a2} a2(t), \quad (2.8)$$

$$a3(t+1) = s_{a2} a2(t) + r_{a3} a3(t),$$

$$a4(t+1) = s_{a3} a3(t) + r_{a4} a4(t),$$

Таблица 2.1

Доминантное собственное число  $\lambda_1$  матрицы (2.10) и соответствующий собственный вектор  $e$  в зависимости от величины параметра  $s_c$

$s_c$	$\lambda_1$	$e^*$ , %						$\lambda_{2,3}^{**}$
		c	j	a1	a2	a3	a4	
1.0	1.0604	13.1	67.5	9.6	1.7	4.1	4.0	$0.6514 \pm 0.0613i$
0.9	1.0491	13.5	66.5	9.6	1.8	4.3	4.3	$0.6523 \pm 0.0614i$
0.8	1.0372	13.9	65.3	9.7	1.8	4.6	4.7	$0.6535 \pm 0.0614i$
0.7	1.0243	14.4	63.9	9.8	1.9	4.8	5.2	$0.6549 \pm 0.0614i$
0.6	1.0104	14.9	62.3	9.9	1.9	5.1	5.9	$0.6567 \pm 0.0612i$
0.5	0.9953	15.6	60.5	9.9	1.9	5.5	6.6	$0.6591 \pm 0.0607i$
0.4	0.9785	16.3	58.2	9.9	1.9	6.0	7.7	$0.6623 \pm 0.0598i$
0.3	0.9593	17.1	55.4	10.0	2.0	6.5	9.0	$0.6667 \pm 0.0577i$
0.2	0.9369	18.1	51.7	9.9	2.1	7.2	11.0	$0.6730 \pm 0.0533i$

<sup>\*)</sup> Собственный вектор, нормированный условием  $\|e\|_1 = 100$  и представленный строкой.

<sup>\*\*) Пара комплексно-сопряженных собственных чисел.</sup>

– с соответствующими коэффициентами  $s_c, s_j, s_{a1}, s_{a2}, s_{a3}$  дожития до следующей стадии и  $r_j, r_{a1}, r_{a2}, r_{a3}, r_{a4}$  – задержки в стадии текущей. Матрица  $L = (T + F)$  из основного модельного уравнения (2.4) имеет тогда строение

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_{a1} & b_{a2} & b_{a3} & b_{a4} \\ s_c & r_j & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_j & r_{a1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_{a1} & r_{a2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{a2} & r_{a3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{a3} & r_{a4} \end{bmatrix} \quad (2.9)$$

– в полном соответствии с ГЖЦ (рис. 2.3) и уравнениями (2.7–8).

ГЖЦ на рис. 2.3 сильно связан, когда стадийная группа  $a4$  дает жизнеспособное потомство, т.е. когда  $b_{a4} > 0$ . Тогда матрица (2.9) неразложима (Критерий 2, Приложение, §П.6); она примитивна, если хотя бы один из коэффициентов задержки  $r_j, r_{a1}, r_{a2}, r_{a3}, r_{a4}$  отличен от нуля. Поэтому при любом начальном векторе  $x(0)$  (2.7) динамика  $x(t)$  приближается к геометрическому росту  $\lambda_1' x^*$  вектора устойчивой стадийной структуры  $x^* > 0$  (доминантного собственного вектора), собственная длина которого,  $\|x^*\|$ , зависит от  $x(0)$  (Приложение, §П.7). А происходит ли это приближение колебательным или монотонным образом, т.е. меняют или сохраняют свой знак компоненты разности  $(x(t) - x^*)$ , зависит от наличия/отсутствия комплексно-сопряженных собственных чисел в спектре матрицы  $L$ .

Согласно эмпирическим данным<sup>6)</sup> потенциально ненулевые элементы ма-

<sup>6)</sup> Логофет, Клочкова, 2002 (после осреднения сезонных матриц).

трицы (2.9) (демографические параметры) оценены следующим образом:

$$\mathbf{L}_{\text{em}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1 & 1 & \frac{1}{2} & \frac{13}{100} \\ s_c & \frac{13}{15} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{15} & \frac{43}{73} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{13}{73} & \frac{7}{80} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{73}{80} & \frac{269}{400} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{13}{400} & \frac{6}{83} \end{bmatrix}, \quad (2.10)$$

причем данных было недостаточно, чтобы достоверно оценить параметр  $s_c$  ( $0 < s_c \leq 1$ ) – долю коконов, дающих пополнение в ювенильной стадии (см. табл. 2.1).

Вычисления (“MatLab”) показывают (табл. 2.2), что при максимально возможном значении  $s_c = 1$  доминантное собственное число  $\lambda_1(\mathbf{L}_{\text{em}}) = 1.0604$  лишь незначительно превышает 1. При уменьшении  $s_c$  закономерно снижается и значение  $\lambda_1$  (см. Приложение, свойство (П7.1)), и при  $s_c = 0.5$  оно уже меньше 1. В устойчивой стадийной структуре популяции (векторе  $e$ ) доминирует ювенильная стадия, и эта структура нарушает, в отличие от возрастной, управляемой матрицей Лесли, свойство «левостороннего спектра» (§1.2). Наличие комплексно-сопряженных собственных чисел обеспечивает колебательный характер сходимости к устойчивой структуре  $x^*$ .

Уменьшение  $s_c = 1$  на 0.1 снизило значение  $\lambda_1$  на 0.0113 (табл. 2.2), и этот факт есть частное проявление общей картины чувствительности  $\lambda_1(\mathbf{L})$  к вариациям элементов матрицы  $\mathbf{L}$  (см. §1.3), которая описывается матрицей чув-

Таблица 2.2

Иллюстрация индикаторного свойства функций  $R_0(\mathbf{L})$  и  $R_1(\mathbf{L})$   
для матрицы (2.10) при различных значениях параметра  $s_c$

$s_c$	$\lambda_1$	$R_0$	$R_1$
1.0	1.0604	1.8865	1.0040
0.9	1.0491	1.6979	1.0032
0.8	1.0372	1.5092	1.0023
0.7	1.0243	1.3206	1.0015
0.6	1.0104	1.1319	1.0006
0.530074...	1.0000	0.999999...	1.000000
0.5	0.9953	0.9433	0.9997
0.4	0.9785	0.7546	0.9989
0.3	0.9593	0.5660	0.9980
0.2	0.9369	0.3773	0.9972

## §2.2. ГЖЦ пашенного червя *Aporrectodea caliginosa* и стадийная модель

ним образом:

(2.10)

ствительности  $S(L)$ . Вычисления по формуле (1.25) для ненулевых элементов матрицы (2.10) дают такую картину:

$$S(L_{\text{em}}) = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & 0.3181 & 0.2624 & 0.1666 & 0.0398 \\ 0.5328 & 0.5650 & \emptyset & \emptyset & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & 0.0799 & 0.2322 & \emptyset & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & 0.0425 & 0.0351 & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0.0825 & 0.0524 & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0 & 0.0508 & 0.0121 \end{bmatrix}, \quad (2.11)$$

где символ  $\emptyset$  стоит на местах нулевых элементов матрицы  $L_{\text{em}}$  и означает, что чувствительность  $\lambda_1$  по отношению к вариациям несуществующих параметров модели не имеет смысла (хотя формально можно вычислить чувствительность  $\lambda_1$  к вариациям любого элемента неразложимой матрицы).

Видно, что разные элементы матрицы  $L_{\text{em}}$  по-разному влияют на величину ее  $\lambda_1$ , и самый «влиятельный» параметр – это элемент (2, 2), доля особей, пребывающих в ювенильной стадии более одного шага. Влияние параметра  $s_c$  также велико, о чем свидетельствует и табл. 2.2. Однако если рассматривать  $\lambda_1(L_{\text{em}})$  как функцию одного параметра  $s_c$ , то известная формула Тэйлора для приближения функции с помощью ее производных в точке  $s_c = 1$  и приращения аргумента<sup>7)</sup> в линейном случае принимает вид

$$\lambda_1(s_c) = \lambda_1(1) + \Delta s_c \frac{\partial \lambda_1}{\partial s_c} + \text{Res}_2(s_c). \quad (2.12)$$

Здесь приращение аргумента есть  $\Delta s_c = s_c - 1$ , значение производной  $\partial \lambda_1 / \partial s_c$  равно элементу (2, 1) матрицы (2.11) согласно его определению, а  $\text{Res}_2(s_c)$  обозначает остаточный член приближения, который сам приближается к нулю, когда приращение  $\Delta s_c$  достаточно мало.

Когда  $s_c = 0.9$ , формула (2.12) с учетом табл. 2.2 и матрицы чувствительности (2.11) дает

$$1.0491 = 1.0604 + (-0.1)0.5328 + \text{Res}_2(s_c) = 1.0071 + \text{Res}_2(s_c), \quad (2.13)$$

т.е. остаточный член равен 0.0420, и это значит, что приращение аргумента величиной в 0.1 слишком велико (недостаточно мало), чтобы использовать линейное приближение (т.е. (2.12) без остаточного члена) для нелинейной функции  $\lambda_1(s_c)$ . Это приближение действительно приближается к «оригиналу», когда приращение  $s_c$  как минимум на порядок меньше, т.е. не более 0.01.

Как показывает табл. 2.2, модельная популяция будет стабильной, т.е.  $\lambda_1(L_{\text{em}}) = 1$ , если параметр  $s_c$  принимает некоторое значение  $s_c^1$  между 0.5 и 0.6. Найти это значение с точностью, скажем, до 5-го десятичного знака, можно было бы путем последовательного подбора значащих цифр после  $s_c = 0.5$ : 0.53, 0.530, 0.5300, 0.53006, 0.530069..., – наблюдая в «MatLab»-вычислениях,

<sup>7)</sup> См., например, Корн, Корн, 1974, пункт 4.10-4.

как значащая цифра, на 1 большая тестируемой, дает  $\lambda_1(s_c) > 1$ . Можно решать соответствующую вычислительную задачу, т.е. искать решение уравнения

$$\det(L_{\text{cm}}(s_c) - I) = 0 \quad (2.14)$$

относительно неизвестного  $s_c$  стандартными средствами «MatLab». Но гораздо проще можно найти стабилизирующее значение  $s_c^1$  с помощью функции, описанной в следующем параграфе.

### §2.3. Индикатор потенциального роста $R_1(L)$ и другие индикаторы

Несмотря на усложнение модели Лесли по сравнению с моделью Лефковича – больше дуг в ГЖЦ и соответственно больше ненулевых элементов в проекционной матрице, подлежащих оценке, – существует легко вычислимая функция этих элементов,  $R_1(L)$ , аналогичная (1.17) и служащая *индикатором потенциального роста (ИПР, potential-growth indicator, PGI<sup>8)</sup>*, которая указывает на положение  $\lambda_1(L)$  на числовой оси относительно 1 следующим образом:

$$\lambda_1(L) \begin{cases} < 1, & \text{если } R_1(L) < 1; \\ = 1, & \text{если } R_1(L) = 1; \\ > 1, & \text{если } R_1(L) > 1. \end{cases} \quad (2.15)$$

Если такая функция существует, то простыми логическими выкладками (Упражнение 2.6) из условий (2.15) следует выполнение аналогичных условий, где  $\lambda_1$  и  $R_1$  поменялись местами. Это значит, что условия эквивалентны:

$$\lambda_1(L) \begin{cases} < 1 \\ = 1 \\ > 1 \end{cases} \Leftrightarrow R_1(L) \begin{cases} < 1 \\ = 1 \\ > 1 \end{cases} \quad (2.16)$$

(символ эквивалентности  $\Leftrightarrow$  читается как «если и только и только если»).

Вообще говоря, условия (2.16) не дают однозначного и конструктивного определения ИПР как функции матричных элементов (см. Упражнение 2.7). Но обещанная выше простота индикатора  $R_1(L)$  обязана следующему его выражению<sup>9</sup>:

$$R_1(L) = 1 - p(L; \lambda = 1) = 1 - \det(I - L), \quad (2.17)$$

где  $p(L)$  есть характеристический полином матрицы  $L$ , а  $p(L; \lambda = 1) = \det(I - L)$  – его значение в точке  $\lambda = 1$ .

#### Пользователям MATLAB:

Коэффициенты характеристического полинома заданной числовой матрицы  $L$  размера  $M \times M$  получают с помощью стандартной функции `poly(L)`, ко-

<sup>8)</sup> Термин предложен в статьях Логофет, 2002; Logofet, 2008.

<sup>9)</sup> Логофет, Белова, 2007.

>1. Можно решать  
уравнения

$$(2.14)$$

«MatLab». Но гораз-  
домо помощью функции,

ста  $R_1(L)$

с моделью Лефко-  
шевых элементов в  
легко вычислимая  
зная индикатором  
, которая указыва-  
ющим образом:

$$(2.15)$$

скими выкладками  
аналогичных усло-  
вия эквивалентны:

$$(2.16)$$

только если»).  
структурного опре-  
нение 2.7). Но обе-  
у его выражению<sup>9</sup>:

$$(2.17)$$

$\lambda=1 = \det(I-L) -$

й числовой матри-  
кции  $\text{poly}(L)$ , ко-

торая возвращает вектор-строку из  $(M+1)$  коэффициентов, начиная с 1 в ка-  
честве коэффициента при старшей степени  $\lambda$ , т.е. при  $\lambda^M$ . Значение полинома  
при  $\lambda = 1$  – это попросту сумма всех его коэффициентов, и потому выражение  
(2.17) получают вызовом строки

$$>> 1-sum(poly(L))$$

в командном окне MATLAB.

Если матрица  $L$  содержит символьные элементы, как, например, матрица  
(2.10), то вместо функции  $\text{poly}$  вызывают функцию  $\text{charpoly}$ :

$$>> 1-sum(charpoly(Lem)),$$

которая возвращает в данном случае:

$$\text{ans} = (2489659901*\text{sc})/290832000000 + 660987/664000 \quad (2.18)$$

– абсолютно точное выражение для  $R_1(L_{\text{em}})$ .  $\square$

В практических ситуациях абсолютно точное выражение (2.18) заменяем  
приближенным с достаточной точностью, например,

$$R_1(L_{\text{em}}) = 0.0085605 s_c + 0.9954623. \quad (2.19)$$

Приравнивая его 1, легко находим стабилизирующее значение  $s_c^1$ :

$$s_c^1 = (1 - 0.9954623)/0.0085605 = 0.530074\dots \approx 0.53007.$$

В англоязычной литературе более популярен другой индикатор –  $R_0(L)$ , на-  
званный *чистой скоростью репродукции (net reproductive rate<sup>10</sup>)* на основа-  
нии нижеследующего. Допустим, в текущий момент времени  $t = 0$  в популя-  
ции, управляемой матрицей  $L = T + F$ , возникло новое поколение (*generation*)  
особей, численность которых выражена вектором  $g(0)$  той же размерности,  
что и вектор популяционной структуры. Тогда за 1 шаг это поколение дает по-  
полнение популяции в количестве  $Fg(0)$ , за 2-ой шаг – в количестве  $FTg(0)$ , за  
3-ий –  $FT^2g(0)$  и т.д., т.е. *суммарный вклад в пополнение популяции от одного*  
*поколения за полное время его жизни<sup>11</sup>* равен сумме бесконечного ряда векторов

$$Fg(0) + FTg(0) + FT^2g(0) + \dots = F(I + T + T^2 + \dots)g(0) \quad (2.20)$$

Матрицы в скобках правой части выражения (2.20) образуют *степенной ряд*, и он сходится, когда  $\rho(T)$  – спектральный радиус матрицы  $T$  – не превос-  
ходит 1<sup>12</sup>.

Чтобы выяснить, когда выполняется это условие, вспомним демографиче-  
ский смысл элементов матрицы  $T$ . В общем случае элемент  $t_{ij} > 0$  показывает  
долю особей в стадии номер  $j$ , которые за один шаг переходят в стадию с  
номером  $i$ . Это значит, что сумма всех элементов  $j$ -го столбца ( $j = 1, 2, \dots, M$ )  
показывает долю тех особей в стадии  $j$ , которые к следующему моменту со-  
хранятся во всей популяции. Ясно, что доля таких особей равна  $1 - d_j$ , где

<sup>10</sup> Caswell, 2001, §5.3.4.

<sup>11</sup> В модельных популяциях оно может быть и бесконечным, см. §2.4.

<sup>12</sup> [http://edu.sernam.ru/book\\_sm\\_math32.php?id=87c](http://edu.sernam.ru/book_sm_math32.php?id=87c)

$d_j \geq 0$  – смертность на стадии  $j$ . Если смертность на какой-то стадии нулевая, то сумма элементов в соответствующем столбце равна 1; если сумма в каждом столбце равна 1, то матрица  $T$  *стохастическая* (Приложение, Упражнение 35). В общем случае сумма элементов в каждом столбце матрицы  $T$  не превосходит 1. Такие матрицы называют *субстохастическими*, и их спектральные радиусы,  $\rho(T) > 0$ , действительно, не превосходят 1 (Упражнение 2.12).

Итак, ряд (2.20) сходится и его сумма (по аналогии с убывающей геометрической прогрессией) равна  $F(I - T)^{-1}$ . Будучи неотрицательной, эта матрица имеет согласно теореме Перрона–Фробениуса (Приложение, §П.7) доминантное собственное число, совпадающее с ее спектральным радиусом, – оно-то и служит индикатором

$$R_0(L) = \rho[F(I - T)^{-1}]. \quad (2.21)$$

Содержательный смысл суммы векторов в левой части выражения (2.20) дает надежду, что матрица  $F(I - T)^{-1}$  влияет на судьбу популяции в терминах ее роста или убыли так же, как и доминантное собственное число  $\lambda_1$  матрицы  $L$ , а именно, дает убыль популяции, когда  $R_0 < 1$ , рост, когда  $R_0 > 1$ , и стабилизацию при равенстве  $R_0$  единице. Формально это означает эквивалентность всех условий (2.16) для функции  $R_0(L)$ , т.е. *индикаторное свойство* функции  $R_0(L)$  (2.21), и это свойство установлено как математический факт<sup>13)</sup>, причем для матриц  $L$  гораздо более общего строения<sup>14)</sup>, чем у матриц Лефковича (2.5)–(2.6).

**Пример 2.2.** На примере матрицы (1.9) убедимся, что в случае матрицы Лесли ИПР  $R_0(L)$  совпадает с  $R_1(L)$ . Представление матрицы (1.9) в виде суммы ее переходной и репродуктивной частей очевидно:

$$L = T + F = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

после чего слагаемые ряда (2.20) принимают следующий вид:

$$T^2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 s_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 s_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 s_4 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad T^3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 s_2 s_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 s_3 s_4 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

$$T^4 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_1 s_2 s_3 s_4 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad T^5 = 0, \dots$$

<sup>13)</sup> Cushing, Yicang, 1994.

<sup>14)</sup> Li, Schneider, 2002.

### §2.3. Индикатор потенциального роста $R_1(L)$ и другие индикаторы

Все степени матрицы  $T$ , начиная с 5-ой, оказались равными нулевой матрице, подтверждая тем самым смысл параметра  $M = 5$  как максимально возможного возраста особей в модели Лесли. Отсюда сумма всех степеней, начиная с нулевой  $T^0 = I$ , полученная сложением пяти слагаемых либо как сумма бесконечного ряда по известной формуле, есть

$$I + T^1 + T^2 + T^3 + T^4 = (I - T)^{-1} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 s_2 & s_2 & 1 & 0 & 0 \\ s_1 s_2 & s_2 s_3 & s_3 & 1 & 0 \\ s_1 s_2 s_3 s_4 & s_2 s_3 s_4 & s_3 s_4 & s_4 & 1 \end{bmatrix},$$

после чего нулевые строки матрицы  $F$  обнуляют в произведении все строки, кроме первой:

$$F(I - T)^{-1} = \begin{bmatrix} (b_3 s_1 s_2 + b_4 s_1 s_2 s_3) & (b_3 s_2 + b_4 s_2 s_3) & (b_3 + b_4 s_3) & b_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.22)$$

Строение матрицы (2.22) – это частный случай диагональной матрицы, т.е.

$$F(I - T)^{-1} = \text{diag}\{b_3 s_1 s_2 + b_4 s_1 s_2 s_3, 0, 0, 0, 0\},$$

а спектр диагональной матрицы – это набор ее диагональных элементов (см. Упражнение 15 в Приложении). Поэтому спектральный радиус  $\rho[F(I - T)^{-1}]$  – он же доминантное собственное число – равен максимальному диагональному элементу – элементу (1, 1) в данном случае:

$$\rho[F(I - T)^{-1}] = b_3 s_1 s_2 + b_4 s_1 s_2 s_3.$$

Таким образом, ИПР  $R_0(L)$  (2.21) совпадает с  $R_1(L)$  (1.16), что и требовалось.  $\square$

У матриц Лефковича ситуация с ИПР  $R_0(L)$  и  $R_1(L)$  уже иная.

**Пример 2.3.** Матрица Лефковича (2.10) для популяции *A. caliginosa* имеет вид:

$$L_{em} = T_{em} + F_{em} = \begin{bmatrix} 0 & & & & & \\ s_c & \frac{13}{15} & & & & \\ & \frac{1}{15} & \frac{43}{73} & & & \\ & & \frac{13}{73} & \frac{7}{80} & & \\ & & & \frac{73}{80} & \frac{269}{400} & \\ 0 & & & & \frac{131}{400} & \frac{60}{83} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{13}{100} \\ & & & & & \\ & & & & & \\ & & & & & \\ & & & & & \\ 0 & & & & & \end{bmatrix},$$

Таблица 2.3

Иллюстрация индикаторного свойства функций  $R_0(L)$  и  $R_1(L)$  для матрицы (2.10) при различных значениях параметра  $s_c$

$s_c$	$\lambda_1$	$R_0$	$R_1$
1.0	1.0604	1.8865	1.0040
0.9	1.0491	1.6979	1.0032
0.8	1.0372	1.5092	1.0023
0.7	1.0243	1.3206	1.0015
0.6	1.0104	1.1319	1.0006
0.530074...	1.0000	0.999999...	1.000000
0.5	0.9953	0.9433	0.9997
0.4	0.9785	0.7546	0.9989
0.3	0.9593	0.5660	0.9980
0.2	0.9369	0.3773	0.9972

причем единственная ненулевая (первая) строка матрицы  $F_{em}$  отражает тот факт, что пополнение популяции происходит только в одной (первой по счету) стадии жизненного цикла (рис. 2.3). В дальнейшем (Глава 3) будет видно, что так бывает не всегда, но в данном случае нулевое «тело» матрицы  $F$  существенно облегчает вычисление  $R_0(L)$  по формуле (2.21), оставляя в матрице  $F_{em}(I - T_{em})^{-1}$  только первую ненулевую строку (как и в случае матрицы Лесли):

$$F_{em}(I - T_{em})^{-1} = \begin{bmatrix} 2489659901s_c/1319694000 & * & * & * & * & * \\ 0 & & & & & \end{bmatrix}, \quad (2.23)$$

в которой для отыскания спектрального радиуса важен лишь первый ее элемент.

#### Пользователям MATLAB:

Матрицу-единицу размера  $n \times n$  дает функция  $eye(n)$ . Поэтому вычисления по формуле (2.23) с заданными символьно матрицами  $T_{em}$  и  $F_{em}$  выполняем строкой

`>> Fem*(eye(6) - Tem)^(-1), Enter`

которая возвращает символьную матрицу (2.23).

После того как ИПР  $R_0$  и  $R_1$  заданы соответствующими выражениями  $R0Lem$  и  $R1Lem$  с символом  $s_c$ , их численные значения при конкретных значениях  $s_c$  получаем последовательным выполнением строки

`>> sc=1; [eval(R0Lem), eval(R1Lem)] Enter`

`ans =`

`1.8865 1.0040`

## §2.4. Еще раз о диагональных элементах проекционной матрицы

Таблица 2.3

матрицы (2.10)

меняя «1» на нужное значение. Однажды исполненная строка вновь предлагаются к исполнению в командном окне, если нажать клавишу «↑» нужное число раз. Большее число значащих цифр в ответе получают после (однократного) выполнения команды

>> format long

□

Поэтому с логической точностью

$$R_0(L_{\text{em}}) = 2489659901 s_c / 1319694000, \quad (2.24)$$

как спектральный радиус матрицы (2.23).

Выражения (2.19) и (2.24), очевидно, не совпадают, но каждое из них обеспечивает индикаторное свойство (2.16) в сопоставлении с  $\lambda_1(L_{\text{em}})$  (табл. 2.3), в чем легко убедиться подстановкой значений  $s_c$  из табл. 2.2. Значение  $s_c^1 = 0.530074\dots$ , найденное из уравнения  $R_1(L_{\text{em}}) = 1$ , обращает в 1 и выражение  $R_0(L_{\text{em}})$  (2.24). Видно, что ИПР решают задачу индикации положения  $\lambda_1$  относительно 1, но никак не задачу аппроксимации  $\lambda_1$ . □

## §2.4. Еще раз о диагональных элементах проекционной матрицы

Наряду с неоспоримыми преимуществами модели Лефковича по сравнению с моделью Лесли, она содержит и неустранимый (в рамках этого формализма) теоретический изъян, своим существованием обязанный *положительным* диагональным элементам матрицы  $L$  (2.5), благодаря которым ненулевой вклад одного поколения в пополнение популяции возможен на бесконечном числе шагов в соответствии с (2.20).

Рассмотрим, например, судьбу второй стадийной группы на нескольких временных шагах  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Согласно первому из уравнений (2.3) (при  $i = 2$ ) получаем на первом шаге:

$$x_2(1) = s_1 x_1(0) + r_2 x_2(0),$$

или – при начальной структуре  $x(0) = [x_1, a, 0, \dots, 0]^T$ , где  $x_1$  и  $a$  – положительные числа:

$$x_2(1) = s_1 x_1 + r_2 a; \quad (2.25)$$

на втором шаге с учетом первого, т.е. равенства (2.25):

$$x_2(2) = s_1 x_1(1) + r_2 x_2(1) = s_1 x_1(1) + r_2 (s_1 x_1 + r_2 a) = s_1 x_1(1) + r_2 s_1 x_1 + r_2^2 a;$$

на третьем шаге с учетом второго, первого и раскрывая квадратные скобки:

$$\begin{aligned} x_2(3) &= s_1 x_1(2) + r_2 x_2(2) = s_1 x_1(2) + r_2 [s_1 x_1(1) + r_2 s_1 x_1 + r_2^2 a] = \\ &= s_1 x_1(2) + r_2 s_1 x_1(1) + r_2^2 s_1 x_1 + r_2^3 a; \end{aligned}$$

и т.д., на шаге  $t \geq 3$  с учетом  $(t-1)$  и всех предыдущих шагов:

$$\begin{aligned} x_2(t) &= s_1 x_1(t-1) + r_2 x_2(t-1) = s_1 x_1(t-1) + r_2 [s_1 x_1(t-2) + r_2 x_2(t-2)] = \\ &= s_1 x_1(t-1) + r_2 s_1 x_1(t-2) + r_2^2 s_1 x_1(t-3) + \dots + s_1 r_2^{(t-1)} x_1 + r_2^t a. \end{aligned} \quad (2.26)$$

Серия уравнений (2.26) показывает, что на каждом шаге  $t = 0, 1, 2, \dots$  во второй стадийной группе присутствует некоторая доля особей из начальной когорты, а именно,

$$a, r_2 a, r_2^2 a, r_2^3 a, \dots, r_2^t a. \quad (2.27)$$

Поскольку  $r_2 < 1$ , последовательность (2.27) убывает и стремится к нулю при  $t \rightarrow \infty$ . Тем не менее, каждый ее член отличен от нуля, т.е. часть начальной когорты особей, возраст которых по смыслу *конечен* (вспомним параметр  $M$  из §2.1) сохраняется в популяции *бесконечно* долго.

Этот парадокс «вечной жизни» не мешает применению модели Лефковича, ибо «вечная» часть популяции со временем становится сколь угодно малой и возникающая, как следствие, систематическая ошибка становится меньше величины<sup>15)</sup>

$$r_2^{M+1} / (1 - r_2), \quad (2.28)$$

которую можно сравнивать с ошибками эмпирических данных. В Главе 4 мы рассмотрим тип моделей, которые избавлены от парадокса «вечной жизни» и способны воспроизводить данные наблюдений с теоретически абсолютной точностью.

## §2.5. Упражнения

- 2.1. Чему равна длительность временного шага  $\Delta t$  в модели, соответствующей ГЖЦ на рис. 2.3? (Указание: часть онтогенеза  $j \rightarrow a_1 \rightarrow a_2 \rightarrow a_3 \rightarrow a_4$  укладывается в 1 год.)
- 2.2. Исходя из смысла коэффициентов репродукции  $b_{a_1}, \dots, b_{a_4}$  (§2.2), докажите, что их количественные значения не превосходят 1.
- 2.3. Какова подматрица репродуктивного ядра матрицы (2.9), когда  $b_{a_4} = 0$ ? Когда  $b_{a_3} = b_{a_4} = 0$ ?
- 2.4. Выписать условия для матрицы (2.9), при которых характер сходимости  $x(t)$  к равновесной структуре:
  - колебательный;
  - монотонный.
 Привести соответствующие численные примеры.
- 2.5. С помощью «MatLab» проверить справедливость утверждения о порядке приращения аргумента в приближении (2.12)–(2.13).

<sup>15)</sup> Logofet, 1993, §3.1.A.

- 2.6. Доказать от противного, что из условий (2.15) следует справедливость аналогичных условий, где  $\lambda_1$  и  $R_1$  поменялись местами.
- 2.7. Доказать, что если некоторая функция  $R(L)$  является ИПР, т.е. удовлетворяет всем условиям (2.16), то аналогичными свойствами обладают и функции  $R(L)^2, R(L)^3, \dots$  Придумать иной пример неоднозначности ИПР.
- 2.8. а) Если данные наблюдений показывают наличие особей старшей половозрелой стадии  $a_{44}$  в структуре популяции *A. caliginosa* в течение нескольких лет, то допустимо ли значение  $r_{a3} = 1$  у элемента (5, 5) матрицы (2.9)?  
б) Какому постулату модели (2.4) соответствует значение  $r_{a4} = 1$  у элемента (6, 6) матрицы (2.9)?
- 2.9. Проверить данные табл. 2.2 и 2.3, используя «MatLab».
- 2.10. Каково максимальное значение  $\lambda_1$ , если увеличивать (в допустимых пределах) элемент (5, 5) матрицы (2.10)?
- 2.11. \*Найти  $\lambda_1$  матрицы (2.10), когда ее элемент (1, 6) равен 0, а (6, 6) равен 80/83, при данных значениях прочих параметров и  $s_c = 0.3$ . (Указание: см. Logofet, 2013.)
- 2.12. Известно, что спектральный радиус стохастической матрицы равен 1<sup>16</sup>. Доказать от противного, что если в матрице  $T$  есть столбец, сумма элементов которого меньше 1, то  $\rho(T) < 1$ . (Указание: см. Приложение, свойство (П7.1).)
- 2.13. Если не принимать постулат «вечной жизни» (§2.4), то возможны ли значения  $r_{M-1} = r_M = 1$  в матрице (2.5)?

<sup>16</sup> См., например, Horn, Johnson, 1990, §8.7; Упражнение 35 в Приложении.