

ГЛАВА 3. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ С УСЛОЖНЕННЫМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ: УСКОРЕНИЯ И ВОЗВРАТЫ

§3.1. Жизненный цикл и шкала онтогенеза

Из предыдущей главы мы узнали, что биологическое знание, необходимое для построения матричной модели, формализовано в виде ГЖЦ – *графа жизненного цикла* особей данного вида. На самом деле формализация начинается еще раньше, с так называемой *шкалы онтогенеза* – определения дискретных стадий, которые особи проходят последовательно в своем развитии от рождения до гибели, – а ГЖЦ строится согласно сведениям о том, как эти стадии протекают в реальных условиях наблюдений или эксперимента с конкретным шагом времени.

Пример 3.1. На рис. 3.1 представлена шкала онтогенеза проломника албанского *Androsace albana* – травянистого монокарпика (т.е. цветущего лишь однажды в жизни), который занесен в Красную книгу, как редкий вид на границе ареала¹⁾. В генеративной фазе растения зацветают и производят семена, впоследствии просыпающиеся на поверхность, после чего отмирают. В наблюдениях на постоянных пробных площадках²⁾ прослеживали изменения в статусе каждого растения данного вида с момента предыдущей переписи год назад и регистрировали пополнение популяции. Понятно, что в реальности пополнение происходит в результате прорастания семян, т.е. новые особи появляются в стадии проростка, чему в ГЖЦ соответствует репродуктивная дуга $pl \curvearrowright g$ (рис. 3.2). Однако к моменту очередной переписи часть проростков, появившихся весной, превратилась уже в ювенилов, а в отдельные годы – даже в имматурные растения, так что в ГЖЦ появляются вторая и третья дуги репродукции $j \curvearrowright g$ и $im \curvearrowright g$.

Еще одна особенность жизненного цикла состоит в ускоренном развитии некоторых проростков: за один год они успевают пройти ювенильную стадию и достичь имматурную, чему в ГЖЦ соответствует дуга $pl \curvearrowright im$ (рис. 3.2).

В результате размерность вектора структуры этой популяции $x(t)$ равна 5 и при сохранении естественного порядка его компонент, $x(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T$, проекционная матрица $L = T + F$ модели

$$x(t+1) = Lx(t), \quad t = 0, 1, \dots \quad (3.1)$$

принимает вид

¹⁾ <https://cicon.ru/androsace-albana-kk.html>

²⁾ Логофет и др., 2017б.

ЯЦИЙ М ЦИКЛОМ: ТЫ

онтогенеза

е знание, необходимое
де ГЖЦ – *графа жизнен-
ной линии*. Онтогенети-
зация начинается с
пределения дискретных
стадий развития от рожде-
ния до смерти. Остановимся
о том, как эти стадии
представляются в эксперименте с конкретным

онтогенеза проломника ал-
банского (*Androsace albana*) (т.е. цветущего лишь
как редкий вид на гравитационных
растениях и производят семена
после чего отмирают. В
следствии изменения
предыдущей переписи
онятно, что в реальности
имеются новые особи
и существует репродуктивная
перепись часть проростков
и в отдельные годы –
вторая и третья дуги

ускоренном развитии
и ювенильную стадию
 $pl \rightarrow im$ (рис. 3.2).
Популяция $x(t)$ равна 5 и
 $x(t) = [pl(t), j(t), im(t),$

(3.1)

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ 0 & 0 & 0 & 0 & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (3.2)$$

с элементом $(3, 1) = e > 0$, который выводит структуру матрицы из класса Лефковича (2.6), но сохраняет общее *прогрессивное направление* всех онтогенетических переходов в ГЖЦ. \square

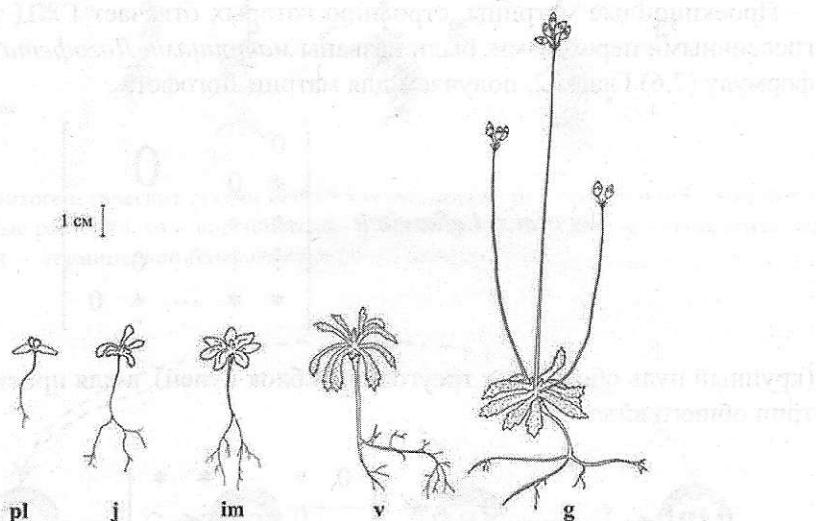


Рис. 3.1. Шкала онтогенеза проломника албанского *Androsace albana*: *pl* – проростки; *j* – ювенильные растения; *im* – имматурные; *v* – виргинильные; *g* – генеративные (Логофет и др., 2017б).

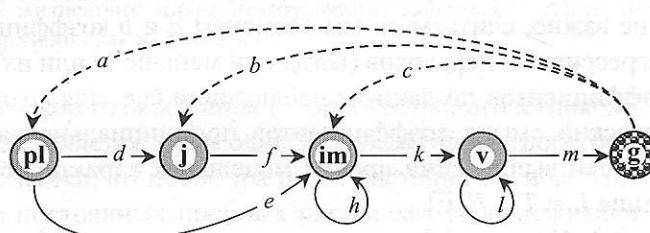
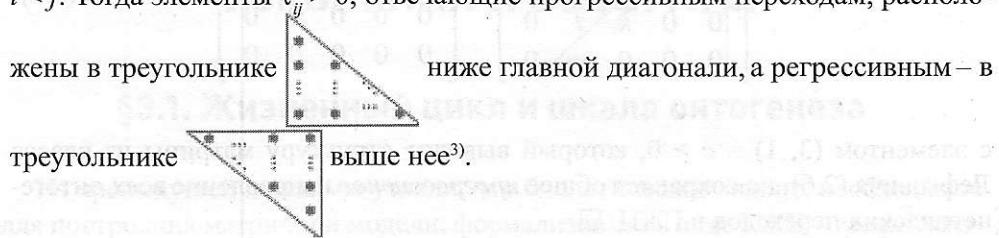


Рис. 3.2. ГЖЦ проломника албанского *Androsace albana*: обозначения как на рис. 3.1. Сплошные стрелки обозначают онтогенетические переходы, штриховые – дуги репродукции.

Вообще, при последовательной нумерации стадий и соответствующих вершин ГЖЦ, дугу $(j) \rightarrow (i)$, соответствующую элементу τ_{ij} матрицы переходов T , будем считать *прогрессивным* переходом, если $i > j$, и *ретрессивным*, если $i < j$. Тогда элементы $\tau_{ij} > 0$, отвечающие прогрессивным переходам, расположены в треугольнике



Проекционные матрицы, строению которых отвечает ГЖЦ только с прогрессивными переходами, были названы *матрицами Логофета*⁴⁾. Продолжая формулу (2.6) Главы 2, получаем для матриц Логофета

$$Logofet = Lefkovich + \begin{bmatrix} 0 & & & & \\ * & 0 & & & 0 \\ * & * & \ddots & & \\ \vdots & \vdots & \ddots & 0 & \\ * & * & \cdots & * & 0 \end{bmatrix} \quad (3.3)$$

(крупный нуль обозначает треугольный блок нулей), а для проекционных матриц общего вида

$$Lgen = Logofet + \begin{bmatrix} 0 & * & \cdots & * & * \\ 0 & \ddots & \vdots & \vdots & \\ & \ddots & * & * & \\ 0 & 0 & * & & \\ & & & 0 & \end{bmatrix}. \quad (3.4)$$

Замечание 3.1. Если матрица L (3.2) задана численно, то для вычисления спектра L не важно, считаем ли мы элементы a и b коэффициентами репродукции, ретрессивных переходов (когда они меньше 1) или их суммой. Но для оценки коэффициентов по данным наблюдений (т.е. для калибровки матриц) демографический смысл коэффициентов принципиально важен. Важен он и всюду, где при вычислении прочих модельных характеристик используют представление $L = T + F$. \square

Пример 3.2. На рис. 3.3 представлена шкала онтогенеза незабудочки кавказского *Eritrichium caucasicum* – травянистого поликарпика (т.е. цветущего несколько раз в жизни) – кавказского эндемичного высокогорного вида,

³⁾ * означает элемент, который может быть положительным.

⁴⁾ Клочкова, 2004.

ответствующих вер-
матрицы переходов
регрессивным, если
переходам, расположенным
регрессивным – в

ГЖЦ только с про-
фета⁴⁾. Продолжая

(3.3)

проекционных ма-

(3.4)

, то для вычисления
коэффициентами репро-
дуктивности суммой. Но для
калибровки матриц
важен. Важен он
пристик используют
незабудочника
прика (т.е. цветуще-
хокогорного вида,

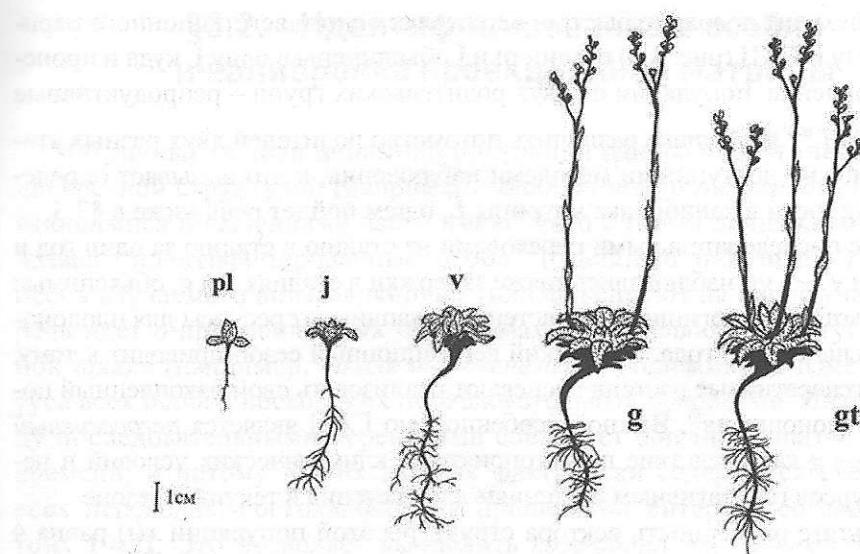


Рис. 3.3. Онтогенетические стадии *Eritrichium caucasicum*: pl – проростки; j – ювенильные растения; va – виргинильные и взрослые нецветущие; g – генеративные; gt – терминально генеративные (Логофет и др., 2016а).

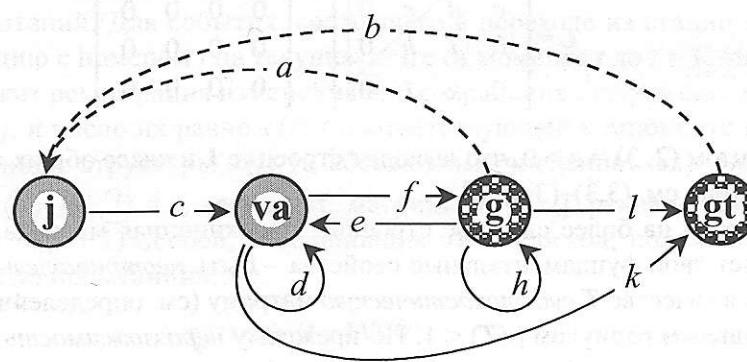


Рис. 3.4. Граф жизненного цикла незабудочкика кавказского *Eritrichium caucasicum*: обозначения как на рис. 3.3.

которого считают короткоживущим (short-lived) многолетником⁵⁾. Имматурный период не выделяется; если один из генеративных побегов образовался из верхушечной почки, то после цветения растение погибает (стадия gt). В наблюдениях на постоянных пробных площадках⁵⁾ прослеживали изменения в статусе каждого растения вида с момента предыдущей переписи год назад и регистрировали пополнение популяции. Как и в Примере 3.1, новые особи *E. caucasicum* появляются в стадии проростка, однако последующий переход

⁵⁾ Логофет и др., 2016а.

$p_1 \rightarrow j$ происходит довольно быстро, в пределах одного вегетационного периода. Поэтому в ГЖЦ (рис. 3.4) стадии p_1 и j объединены в одну j , куда и происходит пополнение популяции от двух родительских групп – репродуктивные дуги $j \curvearrowright g$ и $j \curvearrowright gt$. Однако различить потомство родителей двух разных стадий невозможно доступными методами наблюдения, и это вызывает определенные трудности в калибровке матрицы L , о чем пойдет речь ниже в §3.3.

Наряду с последовательными переходами из стадию в стадию за один год и ускорением $v \curvearrowright gt$, наблюдались также задержки в стадиях v и g , объяснимые тем, что некоторые виргинильные растения накапливают ресурсы для плодоношения дольше одного года, а короткий вегетационный сезон приводит к тому, что не все генеративные растения успевают реализовать свой накопленный потенциал плодоношения⁵⁾. Важной особенностью ГЖЦ является *регрессивный* переход $v \leftarrow g$ как следствие неблагоприятных климатических условий и нехватки ресурсов генеративным растениям для цветения в текущем сезоне.

В результате размерность вектора структуры этой популяции $x(t)$ равна 4 и при сохранении естественного порядка его компонент, $x(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T$, проекционная матрица $L = T + F$ модели (3.1) принимает вид

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (3.5)$$

с элементом $(2, 3) = e > 0$, что выводит строение L в класс общих проекционных матриц, см. (3.3)–(3.4). \square

Несмотря на более сложное строение, проекционная матрица $L = T + F$ сохраняет свои фундаментальные свойства – быть *неотрицательной* ($L \geq 0$) и иметь в качестве T *субстохастическую* матрицу (см. определение в §2.3) со спектральным радиусом $\rho(T) < 1$. По-прежнему *неразложимость* матрицы L эквивалентна *сильной связности* ГЖЦ, а *индекс импримитивности* неразложимой матрицы определяется через длины циклов в орграфе (Приложение, §П.7). По-прежнему функция $R_i(L)$ (2.17) обладает индикаторным свойством (2.16), хотя доказательство этого математического факта для проекционных матриц общего строения (3.4) долгое время оставалось нерешенной задачей теории матриц и было получено лишь недавно⁶⁾.

И по-прежнему, чтобы найти $\lambda_1(L)$ и прочие количественные характеристики популяции, матрицу L нужно *калибровать*, т.е. отыскать количественные значения ее элементов – *демографических параметров* популяции – по имеющимся эмпирическим данным. Следующие параграфы содержат примеры решения этой задачи.

⁶⁾ Как следствие более общей теории *одноранговых коррекций* неотрицательных матриц (Protasov, Logofet, 2014).

§3.2. «Идентифицированные особи» и калибровка проекционной матрицы

Матричные модели динамики популяции одного биологического вида с дискретной структурой (например, *стадийной* или *размерной*) и перекрывающимися поколениями часто имеют дело с типом данных, который был назван “идентифицированные особи” (“identified individuals”)⁷⁾: каждую особь изучаемого вида маркируют (или фиксируют на плане участка, если речь идет о прикрепленных организмах), определяют ее статус в избранной шкале (например, *шкале онтогенеза*), и отслеживают изменения статуса всех особей нескольких последовательных поколений. Интервал между последовательными переписями совпадает обычно с шагом модели по времени, и потому в этих данных фактически содержатся сведения обо всех переходах, состоявшихся за прошлый интервал согласно принятому ГЖЦ. Это позволяет вычислить *коэффициенты переходов* (веса на дугах ГЖЦ) непосредственно из данных как *частоты* соответствующих событий.

Частотой случайного события в серии испытаний называют отношение числа испытаний, в которых данное событие состоялось, к общему числу испытаний. Для события, состоящего в переходе из стадии с номером j в стадию с номером i на текущем шаге от момента t до $t+1$, «испытанием» служит регистрация изменения или сохранения статуса одной особи из группы j , и число их равно $x_j(t)$ – соответствующей компоненте вектора популяционной структуры $\mathbf{x}(t)$ (в абсолютных численностях). *Частота* перехода $(j \rightarrow i)$, т.е. элемент τ_{ij} матрицы $T = [\tau_{ij}]$, равна по определению числу $N_{ij}(t+1)$ особей, совершивших этот переход, поделенному на «общее число испытаний», т.е.

$$\tau_{ij}(t) = N_{ij}(t+1)/x_j(t). \quad (3.6)$$

Числитель и знаменатель этой дроби известны из данных наблюдений в моменты t и $t+1$, что и обеспечивает калибровку матрицы $T(t)$ непосредственно из данных двух последовательных переписей.

Если пополнение популяции наблюдается в стадии с номером $i=1$, а стадия с номером j – единственная репродуктивная, то соответствующий ненулевой элемент f_{1j} матрицы *плодовитости* $F(t)$ есть среднее (на одну родительскую особь) число потомков, обнаруженных в начальной стадии в момент $t+1$. Общее число потомков есть $x_1(t+1)$, откуда *коэффициент репродукции*

$$f_{1j}(t) = x_1(t+1)/x_j(t), \quad (3.7)$$

⁷⁾Caswell, 2001, с. 134.

Таблица 3.1

Структура ценопопуляции *A. albana* по годам согласно данным наблюдений
(Логофет и др., 2017б)

Стадия	Численность стадийных групп в год наблюдения							
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
pl	37	30	19	49	19	16	4	10
j	110	48	45	86	137	98	19	29
im	99	55	43	87	95	34	10	13
v	35	26	57	58	73	50	20	16
g	13	1	1	4	6	3	4	2

и это значит, что матрица F также калибруется непосредственно из данных двух соседних по времени переписей. Ситуация усложняется, когда репродуктивных стадий в ГЖЦ более одной, и такие примеры тоже рассматриваются далее.

Пример 3.1 (продолжение). Данные 8-летнего ряда наблюдений за ценопопуляцией *A. albana* на постоянных пробных площадках представлены в табл. 3.1 в виде абсолютных численностей стадийных групп по годам переписи⁸⁾. По формуле, аналогичной (3.7), отсюда вычисляем коэффициенты репродукции a , b и c для матрицы $L(t)$ строения (3.2):

$$a(t) = pl(t+1)/g(t), \quad b(t) = j_0(t+1)/g(t), \quad c(t) = im_0(t+1)/g(t), \quad (3.8)$$

где $j_0(t+1)$ – это пополнение в стадии **j**, т.е. те ювенильные растения, которых не было в переписи прошлого года, а $im_0(t+1)$ – пополнение в стадии **im**, т.е. те имматурные растения, которых не было в переписи прошлого года. Формально

$$\begin{aligned} j_0(t+1) &= j(t+1) - N_{21}(t+1), \quad im_0(t+1) = im(t+1) - \\ &- N_{31}(t+1) - N_{32}(t+1) - N_{33}(t+1), \end{aligned} \quad (3.9)$$

где $N_{21}(t+1)$ – это те ювенилы, которые выросли из проростков прошлого года; $N_{31}(t+1)$ – те имматурные растения, которые выросли из проростков прошлого года; $N_{32}(t+1)$ – те имматурные растения, которые выросли из ювенилов прошлого года; $N_{33}(t+1)$ – те имматурные, которые задержались в этой стадии с прошлого года.

Каждая перепись давала еще и данные по «идентифицированным особям» – все числа $N_{ij}(t+1)$, участвующие в вычислении коэффициентов переходов по формуле (3.6), т.е. элементов $c(t)$, $d(t)$, ..., $l(t)$ матрицы $L(t)$ строения (3.2). Результаты вычислений представлены в табл. 3.2 – наглядности

⁸⁾ Логофет и др., 2017б.

Таблица 3.1

наблюдений

наблюдения	
2015	2016
4	10
19	29
10	13
20	16
4	2

известно из данных
также, когда репродук-
тивные стадии рассматриваются

наблюдений за цено-
вых представлена в
по годам перепи-
коэффициенты репро-

$$\mathbf{L}g(t), \quad (3.8)$$

е растения, которых
ние в стадии im, т.е.
прошлого года. Фор-

$$\mathbf{L}(t+1) - \mathbf{L}(t) = \mathbf{L}(t) \mathbf{g}(t) \quad (3.9)$$

проростков прошлого
или из проростков
ые выросли из юве-
задержались в этой

ицированным осо-
коэффициентов пе-
матрицы $\mathbf{L}(t)$ стро-
3.2 – наглядности

§3.2. «Идентифицированные особи» и калибровка проекционной матрицы

Таблица 3.2

Результаты калибровки матрицы (3.2) для *A. albana* по данным табл. 3.1

Год переписи	Матрица $\mathbf{L}(t)$	$\lambda_1(\mathbf{L}(t))$ $R_0(\mathbf{L}(t))$ $R_1(\mathbf{L}(t))$	Вектор x^* , %	$\Delta\left(\frac{\sum x(t)}{\ x(t)\ _1} - x^*\right)$
2009 $t = 0$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 30/13 \\ 8/37 & 0 & 0 & 0 & 13/13 \\ 22/110 & 28/99 & 0 & 3/13 & 0.0066 \\ 0 & 0 & 7/99 & 19/35 & 0.6743 \\ 0 & 0 & 0 & 1/35 & 0 \end{bmatrix}$	0.5661 0.0066 0.6743	[10.61 18.20 16.99 51.59 2.60]	39.68
2010 $t = 1$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/1 \\ 14/30 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 22/48 & 17/55 & 0 & 1/1 & 6.2052 \\ 0 & 0 & 34/55 & 23/26 & 1.4150 \\ 0 & 0 & 0 & 1/26 & 0 \end{bmatrix}$	1.2283 6.2052 1.4150	[15.90 31.99 18.25 32.83 1.03]	18.97
2011 $t = 2$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 49/1 \\ 1/19 & 0 & 0 & 0 & 85/1 \\ 35/45 & 21/43 & 0 & 25/1 & 21.9375 \\ 0 & 0 & 10/43 & 48/57 & 2.6914 \\ 0 & 0 & 0 & 4/57 & 0 \end{bmatrix}$	1.5779 21.9375 2.6914	[17.20 30.40 39.39 12.45 0.55]	22.15
2012 $t = 3$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/4 \\ 1/49 & 0 & 0 & 0 & 136/4 \\ 10/49 & 45/86 & 39/87 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 28/87 & 45/58 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6/58 & 0 \end{bmatrix}$	1.2641 5.1318 1.5109	[6.01 43.15 29.67 19.56 1.60]	13.06
2013 $t = 4$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 16/6 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 98/6 \\ 2/19 & 16/137 & 14/95 & 0 & 2/6 \\ 0 & 0 & 9/95 & 44/73 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 3/73 & 0 \end{bmatrix}$	0.6345 0.0193 0.6678	[7.76 47.54 14.34 28.51 1.85]	14.45
2014 $t = 5$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 4/3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 19/3 \\ 2/16 & 2/98 & 5/34 & 0 & 0/3 \\ 0 & 0 & 5/34 & 16/50 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4/50 & 0 \end{bmatrix}$	0.3988 0.0050 0.4428	[11.71 56.64 11.69 17.46 3.50]	12.64
2015 $t = 6$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 10/4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 29/4 \\ 0 & 3/19 & 3/10 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 2/10 & 14/20 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/20 & 0 \end{bmatrix}$	0.8382 0.2757 0.8479	[11.13 32.27 21.60 31.27 3.73]	8.17

ради в виде рациональных чисел. Если занумеровать моменты переписи как $t = 0, 1, \dots, 7$ и воспользоваться табл. 3.1, то нетрудно убедиться (по правилу умножения «строка на столбец»), что *уравнения калибровки* (3.1) выполнены для каждого из этих восьми значений t (Упражнение 3.2).

По заданной числовая матрице $L(t)$ стандартная процедура в системе «MatLab» вычисляет обычно весь спектр матрицы и соответствующие собственные векторы, откуда следует выбрать значение доминантного собственного числа λ_1 и соответствующий ему собственный вектор x^* – мануально либо алгоритмически. Как устойчивую структуру популяции, вектор x^* выражают в долях или процентах, выбирая соответствующее условие нормировки. Как и в данных табл. 3.1, в распределениях x^* доминируют с переменным успехом вегетативные группы при ничтожно малой доле генеративных растений.

Значительный разброс в значениях $\lambda_1(L(t))$ (табл. 3.2) по обе стороны от $\lambda_1 = 1$ говорит о существенных изменениях от года к году тех условий среды, которые определяют выживание и пополнение локальной популяции *A. albana*. Чтобы дать прогноз о судьбе этой популяции в долговременной перспективе, исходя из всего ряда наблюдений, все годичные матрицы $L(t)$ нужно как-то усреднить и вычислить доминантное собственное число усредненной матрицы – как правильно это сделать, описано в специальных публикациях⁹⁾, и нет никаких оснований полагать, что среднее арифметическое семи годичных значений $\lambda_1(L(t))$ даст адекватный прогноз.

Продолжая тему *индикаторов потенциального роста* (ИПР, §2.3), заметим, что символьная форма (3.2) матрицы L и формулы (2.21), (2.17) позволяют найти выражения для $R_0(L)$, $R_1(L)$ (с помощью символьной алгебры в «MatLab») в следующем виде:

$$R_0(L) = hl(adf + ae + bf + c)/[(1 - g)(1 - k)], \quad (3.10)$$

$$R_1(L) = adfh + ae + bfhl + chl - gk + g + k, \quad (3.11)$$

откуда видно, что $R_1(L)$ несколько проще для вычисления, чем $R_0(L)$. Их значения для годичных матриц $L(t)$ представлены в 3-ем столбце табл. 3.2, и они подтверждают индикаторные свойства данных функций, выраженные условиями (2.16).

Закономерно, что у каждой годичной матрицы есть свой доминантный собственный вектор x^* (определенный с точностью до умножения на число) – *устойчивое распределение*, к которому стремилась бы структура популяции $x(t)$, если бы матрица $L(t)$ не менялась со временем t (см. соотношение (П8.3) в Приложении). Насколько далека текущая структура $x(t)$ (выраженная в процентах) от устойчивой, показывает последний столбец табл. 3.2. Расстояние

⁹⁾ Логофет и др., 2017а, б.

$\Delta(y, z)$ между стохастическими векторами y и z (конечными распределениями, см. Упражнение 35 в Приложении) измеряют по Кейфитцу¹⁰⁾:

$$\Delta(y, z) = \frac{1}{2} \|y - z\|_1, \quad (3.12)$$

где $\|\dots\|_1$ есть 1-норма вектора (Приложение, §П.2.8)). Согласно определению (3.12), расстояние Кейфитца может принимать значения от 0 до 1 (или до 100%, если распределения представлены в процентах) – см. Упражнение 3.4.

Согласно общей теории (Приложение, §П.7), если матрица L примитивна, то любое начальное распределение $x(0)$ стремится к направлению устойчивого вектора x^* при последовательном умножении на матрицу L . Поэтому удаленность наблюдаемой структуры популяции от устойчивой можно выражать в минимальном числе шагов s , после которых (нормированный) вектор $L^s x(0)$ окажется, например в 5%-ой окрестности x^* (Упражнение 3.6). Для начальных векторов и матриц из табл. 3.1 и 3.2 соответственно значения s изменяются в диапазоне от 1 до 8. \square

Пользователям MATLAB:

Матрицу L размера 5×5 можно задать численно, но лучше начать с ее символьного вида – ровно так, как показано в (3.2) и табл. 3.2, – сохраняя наглядность и упрощая контроль опечаток. Для этого в командном окне MATLAB выполняем следующие команды:

```
>> syms a b c d e f h k l m positive;
>> L = [ 0 0 0 0 a; d 0 0 0 b; e f h 0 c; 0 0 k l 0; 0 0 0 m 0] Enter
>> L =
[ 0, 0, 0, 0, a]
[ d, 0, 0, 0, b]
[ e, f, h, 0, c]
[ 0, 0, k, l, 0]
[ 0, 0, 0, m, 0]
```

Далее, чтобы получить, например, матрицу $L(0)$ 2009-го года, выполняем

```
>> a=30/13; b=40/13; c=3/13; d=8/37; e=2/37; f=22/110; h=28/99; k=7/99;
l=19/35; m=1/35;
```

```
L0=sym(eval(L)) Enter
>> L0 =
[ 0, 0, 0, 0, 30/13]
[ 8/37, 0, 0, 0, 40/13]
[ 2/37, 1/5, 28/99, 0, 3/13]
[ 0, 0, 7/99, 19/35, 0 ]
[ 0, 0, 0, 1/35, 0 ]
```

Команда логического сравнения, которая в MATLAB обозначена двойным знаком ==, помогает убедиться в точности калибровки, т.е. в выполнении равенства $L(0)x(0) = x(1)$:

¹⁰⁾ Keyfitz, 1977.

```
>> (L0*x0) == x1 Enter
>> ans = 1
    1
    1
    1
    1
    1
```

(«1» означает полное совпадение в соответствующей компоненте сравниваемых векторов).

Вызов библиотечной функции *eig* с числовой матрицей в качестве входного аргумента и двумя выходными аргументами:

```
>> [V, D] = eig(eval(L0)) Enter
```

возвращает все собственные числа на диагонали матрицы *D* и соответствующие собственные векторы в виде столбцов матрицы *V* в том же порядке следования. Находим (визуально либо алгоритмически) положительный диагональный элемент с максимальным модулем (существует по теореме Перрона–Фробениуса, Приложение, §П.7) – в данном случае он оказался первым – и приводим результат вычисления собственных векторов в соответствие с теорией, т.е. удаляем ничтожно малую мнимую часть первого столбца матрицы *V* командой

```
>> x0eq = real(V(:,1)) Enter
```

(обозначение *x0eq* замещает x^* для $t = 0$). Далее нормируем доминантный собственный вектор:

```
>> x0eq = x0eq/sum(x0eq)*100 Enter
```

и округляем его компоненты до 2-го десятичного знака:

```
>> x0eq = round(x0eq*100)/100 Enter
```

Для остальных значений $t = 1, \dots, 6$ команды аналогичны. Результаты показаны в табл. 3.2.

Если *R0sym*, *R1sym* суть выражения (3.10), (3.11) соответственно, то после задания набора параметров a, b, \dots, k, l пару значений индикаторов из табл. 3.2 получаем командой

```
>> eval([R0sym; R1sym]) Enter
□
```

§3.3. «Идентифицированные особи от неизвестных родителей» и репродуктивная неопределенность

Если в шкале онтогенеза и соответственно в ГЖЦ есть несколько репродуктивных стадий, как, например, у незабудочки *E. caucasicum* (рис. 3.3, 3.4), то в очередном пополнении популяции участвует потомство от родителей разных стадий, но различить их доступными методами невозможно даже

Таблица 3.3

Структура ценопопуляции *E. caucasicum* по годам согласно данным наблюдений (Логофет и др., 2016б)

Стадия	Численность стадийных групп в год наблюдения					
	2009	2010	2011	2012	2013	2014
j	149	31	150	211	119	99
v	80	136	129	181	296	166
g	10	9	10	9	6	11
gt	4	1	3	7	1	4

в случае данных типа «идентифицированные особи». Согласно основному модельному уравнению (3.1) и представлению $L = T + F$, ежегодное пополнение есть

$$x(t+1) - Tx(t) = Fx(t). \quad (3.13)$$

Здесь векторы $x(t+1)$ и $x(t)$ известны из данных и матрица T откалибрована до числа, так что левая часть (3.13) определена однозначно для каждого из значений t , доступного в данных. Правая часть, как результат умножения матрицы на вектор, представляет собой вектор-столбец, начальные компоненты которого выражены через компоненты $x(t)$ и элементы F – неизвестные коэффициенты размножения, – а остальные компоненты нулевые. Если рассматривать векторно-матричное уравнение (3.13) покомпонентно, то нетривиальных компонент в правой части будет столько, сколько в ГЖЦ есть стадий, где появляется пополнение (три стадии в Примере 3.1, одна в Примере 3.2). Неизвестных в каждом уравнении столько, сколько репродуктивных групп в структуре популяции (одно неизвестное в Примере 3.1, два в Примере 3.2).

Уравнение (3.13) отражает *баланс пополнения*, и, когда число неизвестных коэффициентов размножения больше числа уравнений, их связывающих, эти коэффициенты определены неоднозначно – ситуация, названная *репродуктивной неопределенностью*¹¹⁾. Это же уравнение задает ограниченные диапазоны допустимых значений для неопределенных параметров модели, а следовательно, и диапазон возможных значений собственного числа λ_1 проекционной матрицы L – меры приспособленности наблюдаемой популяции.

Пример 3.2 (продолжение). В ГЖЦ незабудочки *E. caucasicum* (рис. 3.4) две репродуктивные стадии, а пополнение появляется только в одной стадии j. Значит, *баланс пополнения* (3.13) сводится к единственному линейному уравнению

$$j(t+1) = ag(t) + bg(t), \quad (3.14)$$

где $j(t+1)$, $g(t)$ и $gt(t)$ известны из данных¹²⁾ типа «идентифицированные особи от неизвестных родителей» (табл. 3.3), а неизвестные a и b – это коэффициенты раз-

¹¹⁾ Логофет, 2010.

¹²⁾ Логофет и др., 2016а.

Таблица 3.4

Проекционные матрицы L для незабудочника *E. caucasicum*, калиброванные по данным переписей в моменты t и $t+1$, и соответствующие границы меры приспособленности λ_1

Год переписи, t	Матрица $L(t)$	Уравнение (3.14); диапазон a , диапазон b	Диапазон $\lambda_1(L_j)$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2009 $t = 0$	$L_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ \frac{68}{149} & \frac{63}{80} & \frac{5}{10} & 0 \\ 0 & \frac{6}{80} & \frac{3}{10} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{10} & 0 \end{bmatrix}$	$10a + 4b = 31;$ [0, 31/10], [0, 31/4]	0.9035	0.9949
2010 $t = 1$	$L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ \frac{17}{31} & \frac{106}{136} & \frac{6}{9} & 0 \\ 0 & \frac{6}{136} & \frac{1}{9} & 0 \\ 0 & \frac{2}{136} & \frac{1}{9} & 0 \end{bmatrix}$	$9a + b = 150;$ [0, 150/9], [0, 150]	1.2460	1.5201
2011 $t = 2$	$L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ \frac{76}{150} & \frac{101}{129} & \frac{4}{10} & 0 \\ 0 & \frac{7}{129} & \frac{3}{10} & 0 \\ 0 & \frac{4}{129} & \frac{3}{10} & 0 \end{bmatrix}$	$10a + 3b = 211;$ [0, 21/10], [0, 211/3]	1.2476	1.4948
2012 $t = 3$	$L_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ \frac{137}{211} & \frac{153}{181} & \frac{6}{9} & 0 \\ 0 & \frac{6}{181} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{9} & 0 \end{bmatrix}$	$9a + 7b = 119;$ [0, 119/9], [0, 119/7]	0.9213	1.1004
2013 $t = 4$	$L_4 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ \frac{23}{119} & \frac{139}{296} & \frac{4}{6} & 0 \\ 0 & \frac{6}{296} & \frac{2}{6} & 0 \\ 0 & \frac{4}{296} & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$6a + b = 99;$ [0, 99/6], [0, 99]	0.7864	0.8588

множения, несущие в себе *репродуктивную неопределенность*, поскольку вклады родительских групп – генеративной и терминально генеративной – не дифференцированы в суммарном пополнении популяции. Вместе с тем, неопределенные параметры a и b ограничены вполне определенными границами:

$$0 \leq a \leq j(t+1)/g(t), 0 \leq b \leq j(t+1)/gt(t) \quad (3.15)$$

(Упражнение 3.7), т.е. имеют вполне определенные диапазоны допустимых значений:

Таблица 3.4

калиброванные
границы меры

Диапазон $\lambda_1(L_j)$	
$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
0.9035	0.9949
1.2460	1.5201
1.2476	1.4948
0.9213	1.1004
0.7864	0.8588

поскольку вклады
вной – не дифферен-
ем, неопределенные
ами:

(3.15)

диапазоны допустимых

§3.4. Когда зацветает и сколько лет живет малолетник?

$$a \in [0, j(t+1)/g(t)], b \in [0, j(t+1)/gt(t)], \quad (3.16)$$

– соответствующие отрезки числовой оси.

Поэтому каждая из пяти матриц $L(t)$ ($t = 0, 1, \dots, 4$, табл. 3.4) представляет собой целое семейство матриц $L(t) = T(t) + \{F(t)\}$, в котором матрицы переходов $T(t)$ калиброваны однозначно по данным¹¹⁾ типа «идентифицированные особи», а «неизвестные родители» допускают любую матрицу плодовитости $F(t)$ элементы которой удовлетворяют ограничениям (3.14)–(3.15). Крайние точки диапазонов a и b доставляют экстремальные значения $\lambda_{1\min}$ и $\lambda_{1\max}$ (Упражнение 3.8), задавая тем самым границы приспособленности данной популяции в том месте и на том отрезке времени от t до $t+1$, где и когда получены данные для калибровки матрицы $L(t)$.

В разные годы отрезок $[\lambda_{1\min}, \lambda_{1\max}]$ оказывается по разные стороны от значения $\lambda_1 = 1$, отвечающего стабильной популяции, а в одном случае содержит 1 внутри себя (табл. 3.4). Такой случай не оставляет шансов на определенный ответ о судьбе ценопопуляции в терминах ее роста или убыли, но дает еще один повод для осреднения проекционных матриц по всему временному ряду данных (см. Замечание 3.3).

§3.4. Когда зацветает и сколько лет живет малолетник?

Ботаники считают незабудочник *E. caucasicum* малолетним видом¹³⁾ – но сколько лет в среднем живут его представители хотя бы в одном местообитании? Ответить на этот вопрос невозможно, просто глядя на ГЖЦ (рис. 3.4) или суммируя данные типа «идентифицированные особи». Видно, что если все идет «по плану», то растение может зацвести на 3-ий год жизни и остаться в генеративной стадии, но какая-то часть растений задерживается в вегетативном состоянии, а какая-то – погибает не дожив до цветения.

Если бы рассматривалась возрастная структура популяции (матрица *Лесли*, Глава 1), то ГЖЦ (рис. 1.2, 2.1) уже давал бы более определенные ответы о таких *возрастных* в сущности показателях, но *стадийная* структура делает задачу их оценки нетривиальной. Однако время присутствует в стадийной модели в виде определенного временного шага, и этот шаг может служить единицей измерения возрастных характеристик модельной популяции. Основанная на этом методика получила название «возрастные показатели из стадийной модели» (‘age-specific traits from stage-structured models’¹⁴⁾).

Идеологически методика рассматривает изменение или сохранение статуса каждой особи за один шаг как очередное событие в *марковской цепи*¹⁵⁾ событий:

¹³⁾ Жмылев и др., 2005.¹⁴⁾ Caswell, 2001, p. 116.¹⁵⁾ Марковская цепь, или цепь Маркова, – определенный тип случайного процесса, см., например, Кемени, Снелл, 1970.

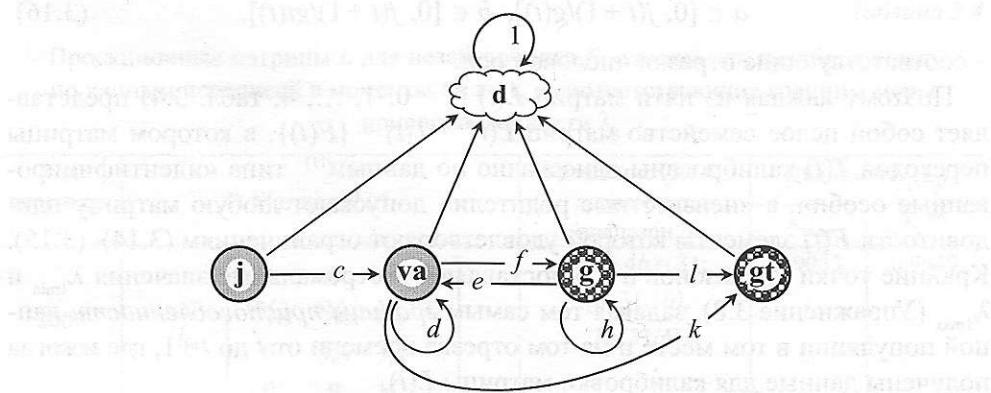


Рис. 3.5. Орграф виртуальной марковской цепи как дополнение онтогенетической части ГЖЦ рис. 3.4.

тий, а технически опирается на тот факт, что переходная часть T проекционной матрицы L есть субстохастическая матрица (см. определение в § 2.3). Ей соответствует подграф исходного ГЖЦ без дуг репродукции. Вводим в него дополнительное состояние «гибель» и получаем орграф *виртуальной поглощающей цепи Маркова* (рис. 3.5) и ее *переходную матрицу*

$$P = [p_{ij}] = \left[\begin{array}{cccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ c & d & e & 0 & 0 \\ 0 & f & h & 0 & 0 \\ 0 & k & l & 0 & 0 \\ \hline 1-c & 1-d-f-k & 1-e-h-l & 1 & 1 \end{array} \right]. \quad (3.16)$$

По построению матрица P (3.16) является *стохастической* (все столбцовые суммы равны 1), и это дает основание считать ее матрицей *переходных вероятностей* дискретной марковской цепи с соответствующим орграфом переходов (рис. 3.5). В теории марковских цепей состояние **d** виртуальной цепи классифицируется как *поглощающее*¹⁶⁾ (*absorbing*), попадая в которое цепь остается там навсегда. Можно вычислить среднее число (математическое ожидание случайного числа) шагов, на которых цепь будет находиться в заданном *непоглощающем* состоянии до момента поглощения. Подробнее, если подматрица Q матрицы P описывает все переходы между непоглощающими состояниями, то элемент n_{ij} *фундаментальной* матрицы

$$N = [n_{ij}] = (I - Q)^{-1}, I = \text{diag}\{1, \dots, 1\}, \quad (3.17)$$

представляет собой среднее число шагов, которое цепь проведет в непоглощающем состоянии i до момента поглощения, если исходное состояние есть j . Исходя из j , процесс может побывать в различных состояниях i , представленных в j -ом столбце, и потому суммы по столбцам матрицы N суть средние

¹⁶⁾ Кемени, Снелл, 1970.

§3.4. Когда зацветает и сколько лет живет малолетник?

числа шагов, проведенные в каждом из непоглощающих состояний. Эти величины имеют смысл *ожидаемой продолжительности жизни* (*life expectancy*) на стадии, отвечающей данному столбцу¹⁷⁾.

Наряду с гибелю проходят и иные *события* в жизненном цикле особи, например, *первое цветение* у поликарпного растения, и у каждого такого события в случайной цепи есть свое время ожидания, выраженное в среднем числе шагов до его наступления. Найти это число можно, надстроив на данном ГЖЦ такую виртуальную цепь Маркова, у которой поглощающее состояние соответствует смыслу искомого возрастного показателя – например, *возрасту первого цветения*.

Пример 3.2 (продолжение). Понять, сколько в среднем живут особи малолетнего вида *E. caucasicum*, помогает марковская «надстройка», орграф которой показан на рис. 3.5, а переходная матрица имеет строение (3.16). Подматрица Q из формулы (3.17) совпадает в данном случае с исходной матрицей T . Результаты вычислений для матриц $T(t)$ из табл. 3.4 представлены в табл. 3.5.

Таблица 3.5

Ожидаемая продолжительность жизни *E. caucasicum* на стадиях, вычисленная для каждой из матриц $T(t)$ (табл. 3.4) и усредненная по стадиям при относительной структуре популяции $x(t)$ (табл. 3.3)

Год переписи t	Подматрица Q переходной матрицы P виртуальной цепи	Фундаментальная матрица $N = (I - Q)^{-1}$	Ожидаемая продолжительность на стадиях j, v, g, gt; средняя по стадиям
2009 $t = 0$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{68}{149} & \frac{63}{80} & \frac{5}{10} & 0 \\ 0 & \frac{6}{80} & \frac{3}{10} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{10} & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 2.872 & 6.292 & 4.494 & 0 \\ 0.308 & 0.674 & 1.910 & 0 \\ 0.031 & 0.067 & 0.191 & 1 \end{bmatrix}$	4.21, 7.03, 6.60, 1; 5.18
2010 $t = 1$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{17}{31} & \frac{106}{136} & \frac{6}{9} & 0 \\ 0 & \frac{6}{136} & \frac{1}{9} & 0 \\ 0 & \frac{2}{136} & \frac{1}{9} & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 3.208 & 5.849 & 4.387 & 0 \\ 0.239 & 0.435 & 1.452 & 0 \\ 0.074 & 0.134 & 0.226 & 1 \end{bmatrix}$	4.52, 6.42, 6.06, 1; 6.04
2011 $t = 2$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{38}{75} & \frac{101}{129} & \frac{5}{10} & 0 \\ 0 & \frac{7}{129} & \frac{2}{10} & 0 \\ 0 & \frac{4}{129} & \frac{3}{10} & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 2.668 & 5.265 & 2.633 & 0 \\ 0.181 & 0.357 & 1.429 & 0 \\ 0.137 & 0.270 & 0.510 & 1 \end{bmatrix}$	3.99, 5.89, 4.57, 1; 4.82

¹⁷⁾ Формула для *стандартного отклонения* случайного числа шагов также известна (Кемени, Снелл, 1970, с. 113).

Окончание табл. 3.5

Год переписи t	Подматрица Q переходной матрицы P виртуальной цепи	Фундаментальная матрица $N = (I - Q)^{-1}$	Ожидаемая продолжительность на стадиях j, v, g, gt ; средняя по стадиям
2012 $t = 3$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{137}{211} & \frac{153}{181} & \frac{9}{9} & 0 \\ 0 & \frac{6}{181} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{9}{9} & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 4.897 & 7.542 & 5.028 & 0 \\ 0.162 & 0.250 & 1.167 & 0 \\ 0.018 & 0.028 & 0.129 & 1 \end{bmatrix}$	6.08, 7.82, 6.32, 1; 6.77
2013 $t = 4$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{23}{119} & \frac{139}{296} & \frac{9}{6} & 0 \\ 0 & \frac{9}{296} & \frac{9}{6} & 0 \\ 0 & \frac{9}{296} & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0.3866 & 2 & 2 & 0 \\ 0.0176 & 0.0912 & 1.5912 & 0 \\ 0.0052 & 0.0270 & 0.0270 & 1 \end{bmatrix}$	1.41, 2.12, 3.62, 1; 1.94

Значения n_{11} и n_{44} не случайно равны 1 (Упражнение 3.9), но остальные элементы фундаментальной матрицы меняются с годом переписи, коль скоро изменяется сама матрица $T(t)$. Соответственно меняется и оценка продолжительности жизни, ожидаемой на разных стадиях (например, от полутора до 6 лет на начальной стадии), но почему она инвариантно возрастает на следующей стадии, более близкой к завершению жизненного цикла? Этот мнимый парадокс объясняется тем, что средняя продолжительность жизни учитывает всех особей локальной популяции, в том числе и погибших. А смертность (т.е. дополнение суммы столбца T до 1) на ранней стадии заметно выше, чем на последующих (табл. 3.5): варьирует с годом t от 35 до 80% (Упражнение 3.10).

Продолжительность, усредненная по стадиям жизненного цикла посредством вектора $x(t)$ относительной структуры популяции, испытывает примерно те же вариации с годом переписи, что и на стадии j . Вряд ли ее значения изменятся существенно с заменой этого вектора на устойчивую структуру $x^*(t)$ (Упражнение 3.11). \square

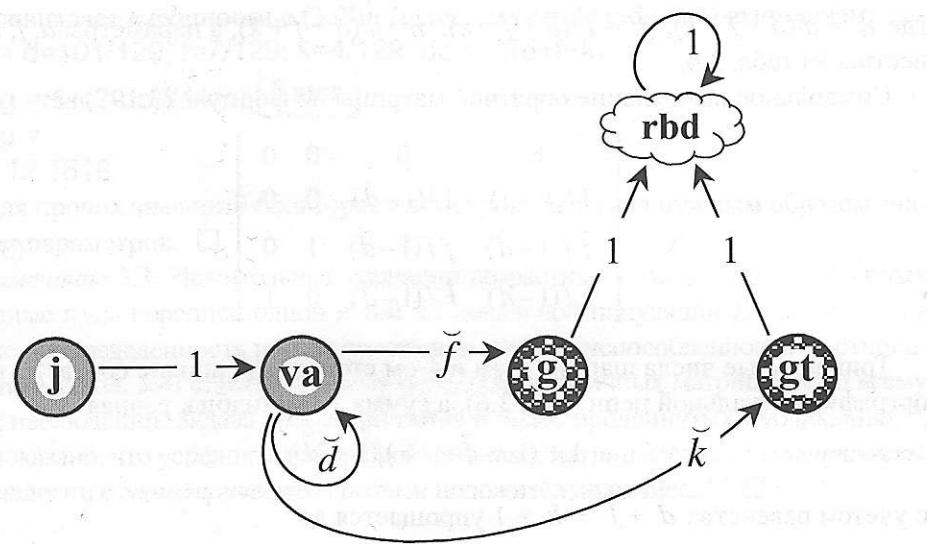
Если ответ на вопрос «Сколько лет живет малолетник?» искать без учета растений, погибающих в молодом возрасте, то придется сначала ответить на вопрос «Каков (в среднем) возраст первого цветения?» Как иной «возрастной» показатель из стадийной модели, он потребует такой модификации виртуальной поглощающей цепи Маркова, которая будет отвечать другому смыслу показателя.

Пример 3.2 (продолжение). Исходный ГЖЦ *E. caucasicum* (рис. 3.4) показывает, что после прорастания растение может зацвести минимум через два года в стадии g или gt (по данным¹⁸⁾ не ранее 4-го года жизни), но возможны и задержки в вегетативном состоянии, которые отодвигают наступление такого

¹⁸⁾ Казанцева и др., 2016.

Окончание табл. 3.5

	Ожидаемая продолжительность на стадиях j , v , g , gt ; средняя по стадиям
	6.08, 7.82, 6.32, 1; 6.77
	1.41, 2.12, 3.62, 1; 1.94

Рис. 3.6. Орграф виртуальной марковской цепи для вычисления возраста первого цветения у *E. caucasicum*.

события. Чтобы вычислить *средний возраст* (Ag) первого цветения, в цепь с графом переходов, отвечающим матрице T (рис. 3.5), вместо всех переходов из состояний g и gt вводим переходы в новое поглощающее состояние «дожить до репродукции», rbd («reproduced-before-dying») – 5-ое по счету. Главным условием дожития служит отсутствие смертности на более ранних стадиях, и потому *условная марковская цепь* не содержит состояния d (рис. 3.6). Тогда переходная матрица условной поглощающей марковской цепи принимает вид

$$P = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & \check{d} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \check{f} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \check{k} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 1 \end{bmatrix}. \quad (3.18)$$

с элементами 2-го столбца – условными вероятностями переходов из состояния v – которые нужно пересчитать из исходных коэффициентов d, f, k с учетом стохастичности матрицы P (3.18). Согласно (3.17) имеем

$$N = (I - Q)^{-1} = (I - \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \check{d} & 0 & 0 \\ 0 & \check{f} & 0 & 0 \\ 0 & \check{k} & 0 & 0 \end{bmatrix})^{-1}, \quad (3.19)$$

где $\check{d} = d/(d+f+k)$, $\check{f} = f/(d+f+k)$, $\check{h} = h/(d+f+k)$, а параметры d, f, k известны из табл. 3.4.

Символьное вычисление обратной матрицы по формуле (3.19) дает

$$N = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1/(1-\check{d}) & 1/(1-\check{d}) & 0 & 0 \\ \check{f}/(1-\check{d}) & \check{f}/(1-\check{d}) & 1 & 0 \\ \check{k}/(1-\check{d}) & \check{k}/(1-\check{d}) & 0 & 1 \end{bmatrix}. \quad (3.20)$$

Тривиальные числа шагов в 3-ем и 4-ом столбцах N вполне соответствуют орграфу виртуальной цепи (рис. 3.6), а сумма 1-го столбца, равная

$$1 + (1 + \check{f} + \check{k})/(1 - \check{d}),$$

с учетом равенства $\check{d} + \check{f} + \check{k} = 1$ упрощается до

$$1 + (2 - \check{d})/(1 - \check{d}). \quad (3.21)$$

Закономерно, что сумма (3.21) – средний возраст первого цветения (Ag) – ровно на 1 год больше времени ожидания цветения на стадии v .

Согласно табл. 3.4 имеем, например, в год переписи 2011: $[d, f, k] = [101, 7, 4]/129$, откуда $\check{d} = d/(d+f+k) = 101/112$ и $Ag \approx 12$ лет. В иные годы значения параметров d, f, k изменяются и показатель Ag варьирует в интервале от 12 до 28 лет (Упражнение 3.12). \square

Замечание 3.2. Арифметически столь большие значения Ag следуют из явного преобладания параметра d над остальными и соответствующей близости вероятности \check{d} к 1, а содержательный вывод состоит в том, что большинство растений *малолетнего* вида *E. caucasicum* задерживаются в вегетативном состоянии на долгие годы, накапливая ресурсы для цветения. Длительности временного ряда данных¹⁹⁾, очевидно, не достаточно, чтобы регистрировать таких «долгожителей», и сила методики в том, что она позволяет «заглянуть за горизонт» данных. \square

Пользователям MATLAB:

Вычисление матриц N (3.19) для разных наборов параметров d, f, k реализуем следующим набором команд:

```
>> syms d f k dc fc kc positive; Q = [0 0 0 0; 1 dc 0 0; 0 fc 0 0; 0 kc 0 0];
N = (eye(4)-(Q))^(−1) Enter
N =
[ 1, 0, 0, 0]
[ -1/(dc - 1), -1/(dc - 1), 0, 0]
[ -fc/(dc - 1), -fc/(dc - 1), 1, 0]
[ -kc/(dc - 1), -kc/(dc - 1), 0, 1],
```

¹⁹⁾ Логофет и др., 2016а, 2017а.

что совпадают
>> d=1
Ag = 1+
Ag =
12.18
Для прос
чения пары
Замечани
в разные г
также неоп
тельно λ (т
ряду наблю
где показан
по аналоги

Репродук
будочника
дуктивных
вается в од
размножен
допускает
уравнении

Добрь
стадий в о
ленностей
ное уравнен

с матрицей
 $v(t), g(t), g'$

с вектором
ния, отвеча

²⁰⁾ Логофет и

²¹⁾ Геометрическ
называют вел

§3.5. Может ли агрегация избавить от репродуктивной неопределенности?

что совпадает в сущности с (3.20). Далее, для $t = 2$ (табл. 3.4) выполняем:

>> d=101/129; f=7/129; k=4/129; dc = d/(d+f+k);

Ag = 1+(2-dc)/(1-dc) Enter

Ag =

12.1818

Для прочих значений t повторяем эту строку, изменяя нужным образом значения параметров. \square

Замечание 3.3. Значительные вариации возрастных показателей, полученных в разные годы переписи одной и той же локальной популяции *E. caucasicum*, а также неопределенность расчета положения меры приспособленности λ_1 относительно λ (табл. 3.4) ставят проблему осреднения годичных матриц $L(t)$ по всему ряду наблюдений. Задача рассматривается в более продвинутых публикациях²⁰⁾, где показано, что усреднять набор проекционных матриц следует геометрически, по аналогии с геометрическим средним положительных чисел²¹⁾. \square

(3.20)

(3.21)

§3.5. Может ли агрегация избавить от репродуктивной неопределенности?

Репродуктивная неопределенность возникает при калибровке модели нездешника *E. caucasicum*, потому что в его жизненном цикле есть две репродуктивные стадии (g и gt), а потомство разных родительских особей смешивается в одной стадии j . Поэтому два стадийно-специфических коэффициента размножения (a и b) связаны только одним линейным уравнением (3.14), что допускает бесконечно много решений. Неопределенность исчезает, когда в этом уравнении есть только одно неизвестное, и тогда оно вычисляется однозначно.

Добиться этого можно путем *агрегации* (слияния) двух репродуктивных стадий в одну (ga , рис. 3.7), численность которой, $ga(t)$, складывается из численностей растений, наблюдавшихся на стадиях g и gt . Тогда основное модельное уравнение

$$x(t+1) = L(t)x(t) \quad (3.22)$$

с матрицей $L(t)$ размера 4×4 , строения (3.5) и с вектором структуры $x(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T$ упрощается до уравнения

$$y(t+1) = L_{ag}(t)y(t) \quad (3.23)$$

с вектором $y(t) = [j(t), v(t), g(t) + gt(t)]^T$ и матрицей $L_{ag}(t)$ размера 3×3 и строения, отвечающего агрегированному ГЖЦ (рис. 3.7), т.е.

²⁰⁾ Логофет и др., 2017а, б.

²¹⁾ Геометрическим средним нескольких, например, пяти, положительных чисел a, b, c, d, e , называют величину $g = \sqrt[5]{abcde}$.

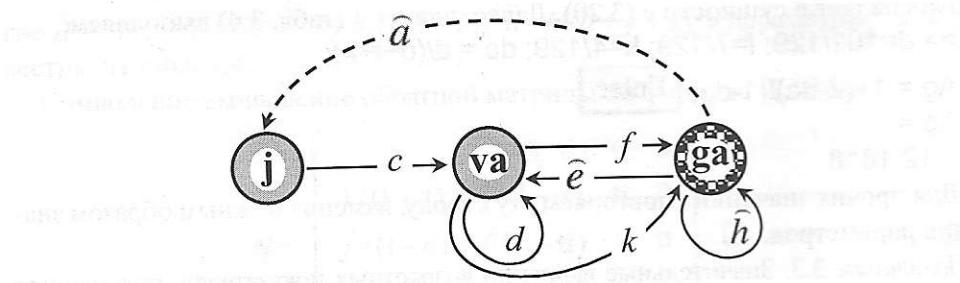


Рис. 3.7. ГЖЦ незабудочкика *Eritrichium caucasicum* с единственной репродуктивной стадией *ga* – результатом агрегации генеративных стадий *g* и *gt*.

$$L_{\text{ag}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ c & d & \hat{e} \\ 0 & f+k & \hat{h} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & \hat{a} \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (3.24)$$

Ниже показано технически, почему элементы $c, d, f+k$ этой матрицы сохраняют прежние значения из исходной (неагрегированной) модели и почему появляются три новых элемента $\hat{a}, \hat{e}, \hat{h}$.

Переход от вектора $x(t)$ в вектору $y(t)$ в математике называют *заменой переменных*, но уравнения для $y(t)$ необходимо вывести из прежней системы уравнений (3.22) с матрицей (3.5), а именно (опуская наглядности ради обозначение (t) зависимости элементов матрицы от t):

$$\begin{cases} j(t+1) = ag(t) + bg(t), \\ v(t+1) = cj(t) + dv(t) + eg(t), \\ g(t+1) = fv(t) + hg(t), \\ gt(t+1) = kv(t) + lg(t). \end{cases} \quad (3.25)$$

Сложив почленно 3-е и 4-ое уравнения системы (3.25), получаем новое уравнение

$$g(t+1) + gt(t+1) = (f+k)v(t) + (h+l)g(t), \quad (3.26)$$

в котором слева стоит новая переменная $ga(t+1)$, первое слагаемое справа содержит прежнюю переменную $v(t)$ в новом качестве, а второе слагаемое просто выражаем через новую переменную $ga(t)$ и новый коэффициент \hat{h} :

$$(h+l)g(t) = \hat{h}ga(t). \quad (3.27)$$

В результате уравнение (3.26) принимает канонический вид:

$$ga(t+1) = (f+k)v(t) + \hat{h}ga(t) \quad (3.28)$$

как составная часть векторно-матричного уравнения (3.23), а неизвестный коэффициент \hat{h} поддается калибровке из прежних (неагрегированных) данных (табл. 3.3–4).

§3.5. Может ли агрегация избавить от репродуктивной неопределенности?

Аналогично поступаем по отдельности с первым и вторым уравнениями из системы (3.25):

$$j(t+1) = \hat{a}ga(t), \quad v(t+1) = (f+k)v(t) + \hat{e}ga(t), \quad (3.29)$$

и получаем соответствующие компоненты векторно-матричного уравнения (3.23).

Важно, что новые коэффициенты $\hat{a}, \hat{e}, \hat{h}$ калибруются однозначно по уравнениям (3.28), (3.29) и прежним данным – см. табл. 3.6, – и это полностью исключает неопределенность из расчетов по матрицам $L_{ag}(t)$, $t = 0, 1, 2, 3, 4$.

К сожалению, однозначная калибруемость матрицы L_{ag} – это лишь необходимое, но не достаточное условие успеха агрегации в избавлении от репродуктивной неопределенности. Важно еще, чтобы полученное значение λ_1 агрегированной матрицы (L_{ag}) оказалось одним из допустимых неопределенных значений λ_1 до агрегации, т.е. чтобы $\lambda_1(L_{ag})$ попадало в интервал $[\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$ из табл. 3.4. Это условие соблюдается при $t = 0, 1, 2, 3$, но нарушено при $t = 4$ (табл. 3.6), и более того, $\lambda_1(L_{ag}(4))$ оказалось больше 1, тогда как диапазон

Таблица 3.6

Агрегированные структуры популяции *E. caucasicum*, пересчитанные по табл. 3.3, проекционные матрицы, пересчитанные по табл. 3.3, и соответствующие значения меры приспособленности λ_1

Год переписи, t	Агрегированная структура $y(t)$	Матрица $L_{ag}(t)$	Минимальная сумма строки, $\sigma(L_{ag}(t))$	$\lambda_1(L_{ag}(t))$
2009 $t = 0$	$\begin{bmatrix} 149 \\ 80 \\ 14 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 31/14 \\ 68/149 & 63/80 & 5/14 \\ 0 & 6/80 & 4/14 \end{bmatrix}$	0.0750	$0.9485 \in [\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$
2010 $t = 1$	$\begin{bmatrix} 31 \\ 136 \\ 10 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 150/10 \\ 17/31 & 106/136 & 6/10 \\ 0 & 1/136 & 2/10 \end{bmatrix}$	0.2809	$1.2939 \in [\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$
2011 $t = 2$	$\begin{bmatrix} 150 \\ 129 \\ 13 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 211/13 \\ 76/150 & 101/129 & 4/13 \\ 0 & 7/129 & 9/13 \end{bmatrix}$	0.7466	$1.3323 \in [\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$
2012 $t = 3$	$\begin{bmatrix} 211 \\ 181 \\ 16 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 119/16 \\ 137/211 & 153/181 & 9/16 \\ 0 & 7/181 & 0 \end{bmatrix}$	0.0387	$1.0340 \in [\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$
2013, 2014 $t = 4$	$\begin{bmatrix} 119 \\ 296 \\ 7 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 99 \\ 166 \\ 15 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 9/7 \\ 23/119 & 139/296 & 4/7 \\ 0 & 9/296 & 6/7 \end{bmatrix}$	0.8875	$1.0315 \notin [\lambda_{1min}, \lambda_{1max}]$

неопределенности $[\lambda_{1\min}, \lambda_{1\max}]$ лежит в этом случае целиком слева от 1. Иными словами, агрегация искажила реальную ситуацию не только количественно, но и качественно, предсказывая рост популяции вместо ее убыли.

Неудача случилась лишь в одном случае из пяти, и тому есть простое математическое объяснение. По теореме Фробениуса (Приложение, §П.7) доминантное собственное число неотрицательной матрицы A ограничено снизу и сверху соответственно минимальной и максимальной из сумм ее элементов по строкам, т.е.

$$\sigma(A) \leq \lambda_1(A) \leq \Sigma(A), \quad (3.30)$$

где $\sigma(A) = \min_i \{\Sigma_i\}$, $\Sigma(A) = \max_i \{\Sigma_i\}$, $\Sigma_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}$. Сравним теперь минимальные строчные суммы $\sigma(L_{\text{ag}})$ у агрегированных матриц из табл. 3.6 (они минимальны в третьей строке) с соответствующий верхней границей $\lambda_{1\max}$ диапазона неопределенности из табл. 3.4: при $t = 0, 1, 2, 3$ значение $\Sigma(L_{\text{ag}}(t))$ заметно меньше, чем $\lambda_{1\max}(t)$, но

$$\sigma(L_{\text{ag}}(4)) = 0.8875 \text{ больше, чем } \lambda_1^{\max}(4) = 0.8588. \quad (3.31)$$

Отсюда по теореме Фробениуса $\lambda_1(L_{\text{ag}}(4)) \geq \sigma(L_{\text{ag}}(4)) > \lambda_{1\max}(4)$, что и объясняет неудачу агрегации при $t = 4$.

Поэтому лозунг «Агрегация против неопределенности!» уместен лишь там, где условие, противоположное (3.31), выполняется для всех моментов переписи t из полевых данных. А рассмотренный выше случай – это пример, где упрощение модели недопустимо, так как оно существенно искажает реальную картину.

Замечание 3.4. Огромное преимущество данных типа «идентифицированные особи» состоит в том, что они позволяют калибровать проекционную матрицу уже на одном временному шаге, т.е. по данным переписи в два последовательных момента времени. Но когда шагов несколько, это преимущество оборачивается и большой проблемой из-за большого разброса значений модельных характеристик, получаемых на каждом шаге (табл. 3.2, 3.4–6), и соответствующей неоднозначности модельных прогнозов. Как вариант прогноза, исходящего из всего доступного ряда данных, можно рекомендовать осреднение одношаговых проекционных матриц $L(t)$ – см. *Замечание 3.3* и ссылки там же. \square

§3.6. Упражнения

- 3.1. Укажите три принципиальных отличия ГЖЦ от шкалы онтогенеза с тем же набором стадий.

- 3.2. Проверить выполнение равенств калибровки (3.1) для всех матриц из табл. 3.2 и соответствующих векторов $x(t)$ из табл. 3.1.
- 3.3. Вычислить (в «MatLab») доминантные собственные числа и соответствующие собственные векторы матриц $L(t)$ из табл. 3.2, а также значения соответствующих ИПР (3.10), (3.11).
- 3.4. Доказать, что максимально возможное *расстояние Кейфица* между парой стохастических векторов (см. определение (3.12)) равно 1.
- 3.5. Доказать, что если векторы y и z выражены в долях, а расстояние Кейфица между ними нужно получить в процентах, то в процентах можно пересчитать готовый результат в долях.
- 3.6. Вычислить (в «MatLab») расстояние Кейфица между нормированным вектором $x(t)$ из табл. 3.1 и соответствующим собственным вектором x^* из табл. 3.2. Сколько потребуется шагов с постоянной $L(0)$, т.е. при $t = 0$, чтобы это расстояние уменьшилось до 5%? С матрицей $L(2)$?
- 3.7. Исходя из равенства (3.14) и смысла параметров a и b , доказать неравенства (3.15).
- 3.8. *Доказать, что экстремальные значения λ_{\min} и λ_{\max} у матриц из табл. 3.4 достигаются в крайних точках диапазонов (3.16).
- 3.9. Объясните, почему в табл. 3.5 $n_{11} = n_{44} = 1$ инвариантно для каждого t .
- 3.10. Вычислить смертность (в %) на стадиях j , v и g незабудочника *E. caucasicum* (табл. 3.5)
- 3.11. Усреднить по стадиям среднюю продолжительность жизни на стадиях жизненного цикла *E. caucasicum* (табл. 3.5), используя устойчивую относительную структуру x^* .
- 3.12. Вычислить средний возраст первого цветения у *E. caucasicum* по формуле (3.21) и данным табл. 3.4 для всех лет переписи.
- 3.13. Проверить выполнение калибровочных равенств (3.23) по данным табл. 3.6.