

# Матричные модели популяций

# Матричные модели возрастной структуры популяций

Пусть популяция содержит  $n$  возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например,  $t_0$ ) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}$$

Вектор  $\mathbf{X}(t_1)$ ,

характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором  $\mathbf{X}(t_0)$  через матрицу перехода  $L$ :

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{LX}(t_0)$$

## Перемножение матриц

Можно перемножить матрицу  $\mathbf{L}$  на матрицу  $\mathbf{K}$ , если число столбцов матрицы  $\mathbf{L}$  равно числу строк матрицы  $\mathbf{K}$

$\mathbf{L}$  – квадратная матрица ранга  $n$

$\mathbf{X}$  – столбец из  $n$  чисел ( $n$  строк)

Каждый элемент произведения матриц равен  $\sum l_{ij} \times k_{ji}$

$i$  – номер строки,  $j$  – номер столбца

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

Установим вид матрицы  $\mathbf{L}$   
(матрица Лесли)

Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут  $k, k+1, \dots, k+p$ .

Предположим, что за единичный промежуток времени особи  $i$ -й группы переходят в группу  $i+1$ , от групп  $k, k+1, \dots, k+p$  появляется потомство, а часть особей от каждой группы погибает.

Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} a_i x_i(t_0) = a_k x_k(t_0) + a_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + a_{k+p} x_{k+p}(t_0)$$

**$a_i$**

Коэффициент рождаемости для  $i$ -го возраста

## Вторая компонента

получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находившихся в момент  $t_0$  в первой группе, во вторую. Вторым процессом – возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента  $x_2(t_1)$  равна не всей численности  $x_1(t_0)$ , а только некоторой ее части

$$x_2(t_1) = \beta_1 x_1(t_0) \quad 0 < \beta_1 < 1$$

# Остальные компоненты

$$x_3(t_1) = \beta_2 x_2(t_0),$$

$$x_4(t_1) = \beta_3 x_3(t_0),$$

$$x_5(t_1) = \beta_4 x_4(t_0),$$

.....,

$$x_{n-1}(t_1) = \beta_{n-2} x_{n-2}(t_0),$$

# Последняя возрастная группа

Предположим, что все особи, находившиеся в момент  $t_0$  в последней возрастной группе к моменту  $t_1$  погибнут. Поэтому последняя компонента вектора  $\mathbf{X}(t_1)$  составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t), \quad 0 < \beta_n < 1$$

Вектор численностей возрастных групп в момент времени  $t_1$  представим в виде

$$\mathbf{X}(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^{k+p} a_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0)$$

Вектор  $\mathbf{X}(t_1)$  получается умножением вектора  $\mathbf{X}(t_0)$  на матрицу

$$\mathbf{L} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a_k & a_{k+1} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

**Матрица Лесли**

Вектор, характеризующий  
структуру популяции  
на  $k$ -м шаге

$$\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_2) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{L}\mathbf{X}(t_0) = \mathbf{L}^2\mathbf{X}(t_0);$$

$$\mathbf{X}(t_k) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_{k-1}) = \mathbf{L}^k\mathbf{X}(t_0);$$

Пример. Популяция из 3-х  
возрастных групп

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

# Динамика возрастной структуры

1 год

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

3 год

$$\begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

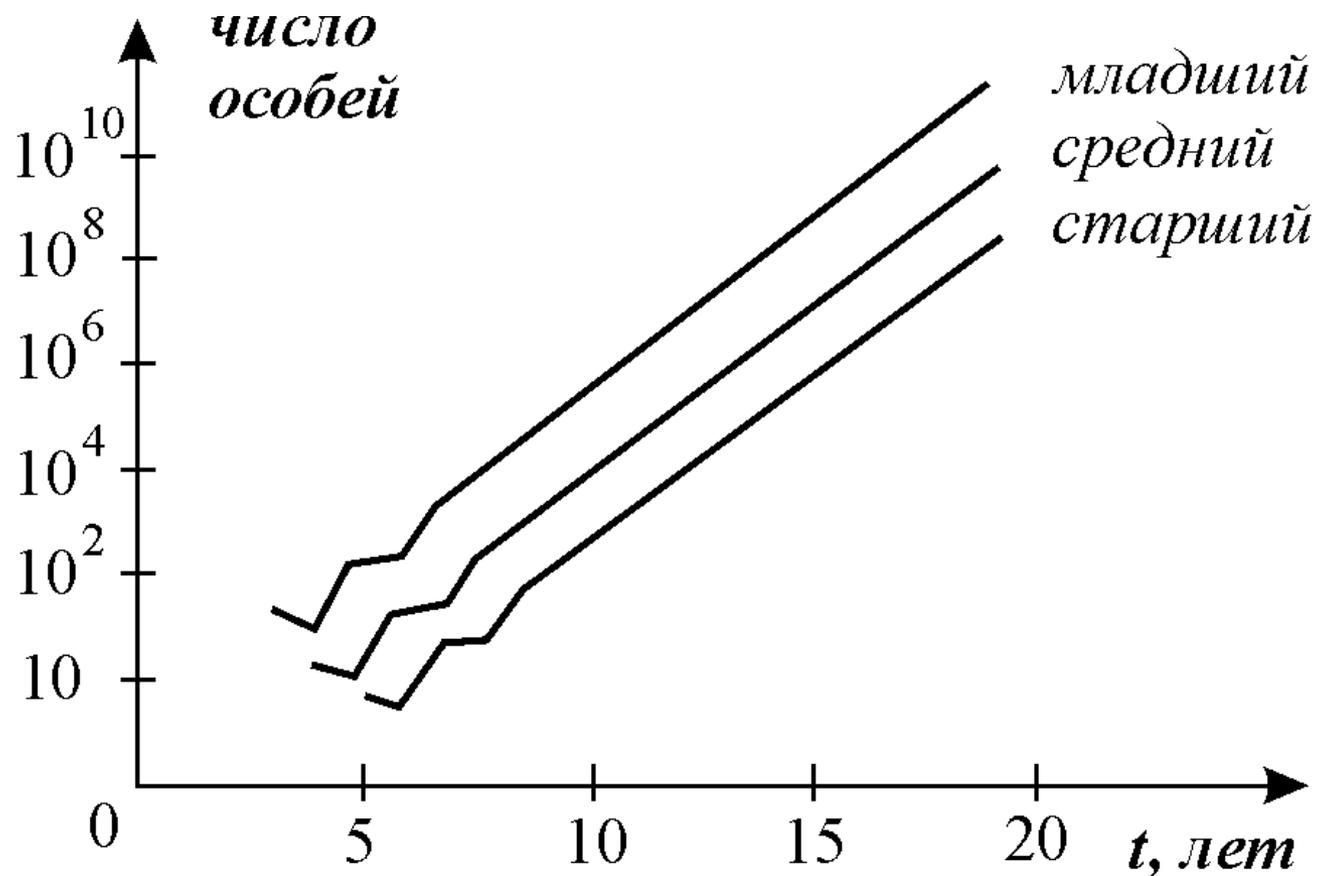
2 год

$$\begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

4 год

$$\begin{pmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

Численность самок старшего, среднего и младшего  
возраста в зависимости от времени для первых 20  
временных интервалов (Джефферс, 1981)



# Собственное число матрицы определяет скорость роста популяции. Когда ее возрастная структура стабилизиовалась

- Для любой квадратной матрицы существуют собственные числа  $\lambda$
- и собственные векторы  $v$ ,
- которые удовлетворяют уравнению

- $A \times v = \lambda \times v$ ,

- $A$  – квадратная матрица,
- $v$  – вектор столбец,
- $\lambda$  – скаляр, главное собственное число

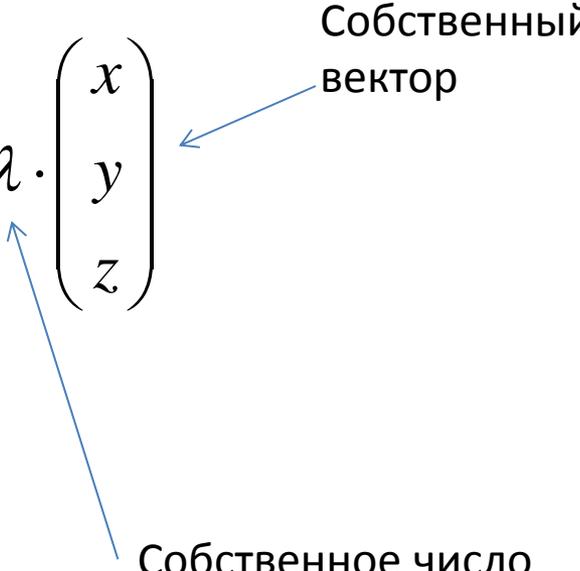
$$v = \begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}$$
$$\lambda = 2;$$

# Расчет собственного числа и собственного вектора матрицы

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1 & 0 & 0 \\ 3 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \lambda \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

Собственный вектор

Собственное число



# Находим собственное число $\lambda$

$$\begin{pmatrix} 9y + 12z \\ \frac{1}{3}x \\ \frac{1}{2}y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda x \\ \lambda y \\ \lambda z \end{pmatrix}$$

Умножили матрицу на столбец. Справа внесли  $\lambda$

$$-\lambda x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - \lambda y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - \lambda z = 0$$

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -\lambda & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Уравнение для  $\lambda$

# Вычисление определителя

## Правило Саррюса для вычисления определителя матрицы 3- порядка

Справа от определителя дописывают первых два столбца и произведения элементов на главной диагонали и на диагоналях, ей параллельных, берут со знаком "плюс"; а произведения элементов побочной диагонали и диагоналей, ей параллельных, со знаком "минус"

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 9 & 12 \\ \frac{1}{3} & -\lambda & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} \begin{vmatrix} -\lambda & 9 \\ \frac{1}{3} & -\lambda \\ 0 & \frac{1}{2} \end{vmatrix}$$

$$-\lambda^3 + 2 + \lambda \frac{1}{3} 9 = 0$$

$$-\lambda^3 + 2 + 3\lambda = 0$$

$$\lambda = 2$$

Собственное число

# Собственный вектор

Подставим  $\lambda=2$  в однородную систему уравнений

$$-2x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - 2y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - 2z = 0$$

$$-\lambda x + 9y + 12z = 0$$

$$\frac{1}{3}x - \lambda y = 0$$

$$\frac{1}{2}y - \lambda z = 0$$

Из 3-го уравнения  $y = 4z$  Подставим в первое

$$-2x + 9y + 3y = 0$$

Два первых уравнения (линейно зависимые) дают  $x=6y$

Подбираем собственный вектор:  $z=1, y=4, x=24$

$$\begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}$$

соответствует  
собственному  
числу  $\lambda=2$