Г.Ю.Ризниченко

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

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{vmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \ldots \\ \ldots \\ x_n(t_0) \end{vmatrix}$$

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$,

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

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

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

Перемножение матриц

Можно перемножить матрицу **L** на матрицу **K,** если число столбцов матрицы **L** равно числу строк матрицы **K**

Каждый элемент произведения матриц равен $\boldsymbol{\Sigma}\ l_{ij} \cdot k_{ji}$
i – номер строки, j – номер столбца

L – квадратная матрица ранга **n**

X – столбец из **n** чисел (**n** строк)

Произведение – столбец
Каждый элемент произведения равен $\boldsymbol{\Sigma}\ l_{ij} \cdot x_i$

Установим вид матрицы **L** (матрица Лесли)

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

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

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

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

a_i Коэффициент рождаемости для i-го возраста

Правила перехода из одной возрастной группы в следующую

Предположим, что

- за единичный промежуток времени особи i-й группы переходят в группу $i+1$,

- от групп k, $k+1$,..., $k+p$ появляется потомство,
- часть особей от каждой группы погибает.

Вторая компонента

получается с учетом двух процессов.

Первый – переход особей, находившихся в момент в первой группе, во вторую.

Второй процесс - 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

$$x_3(t_1) = \beta_2 x_2(t_0),$$
$$x_4(t_1) = \beta_3 x_3(t_0),$$
$$x_5(t_1) = \beta_4 x_4(t_0),$$

$$\dots\dots\dots\dots\dots\dots\dots,$$

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

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 **X** (t_1) составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

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

Вектор численностей возрастных групп в момент времени t_1 представим в виде

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

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

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

Матрица Лесли

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

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

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

L

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

Динамика возрастной структуры

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

1 год

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

2 год

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

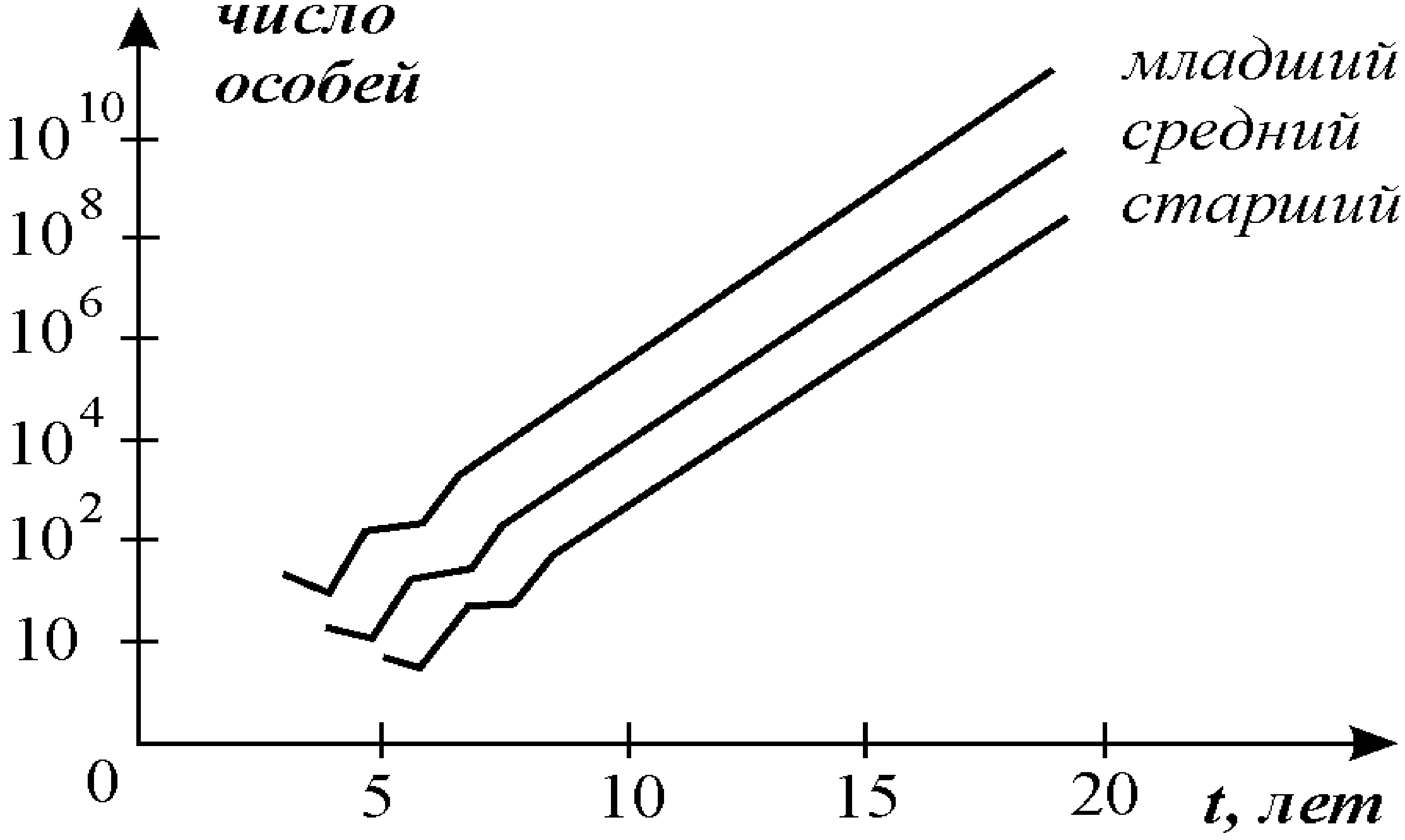
3 год

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

4 год

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

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



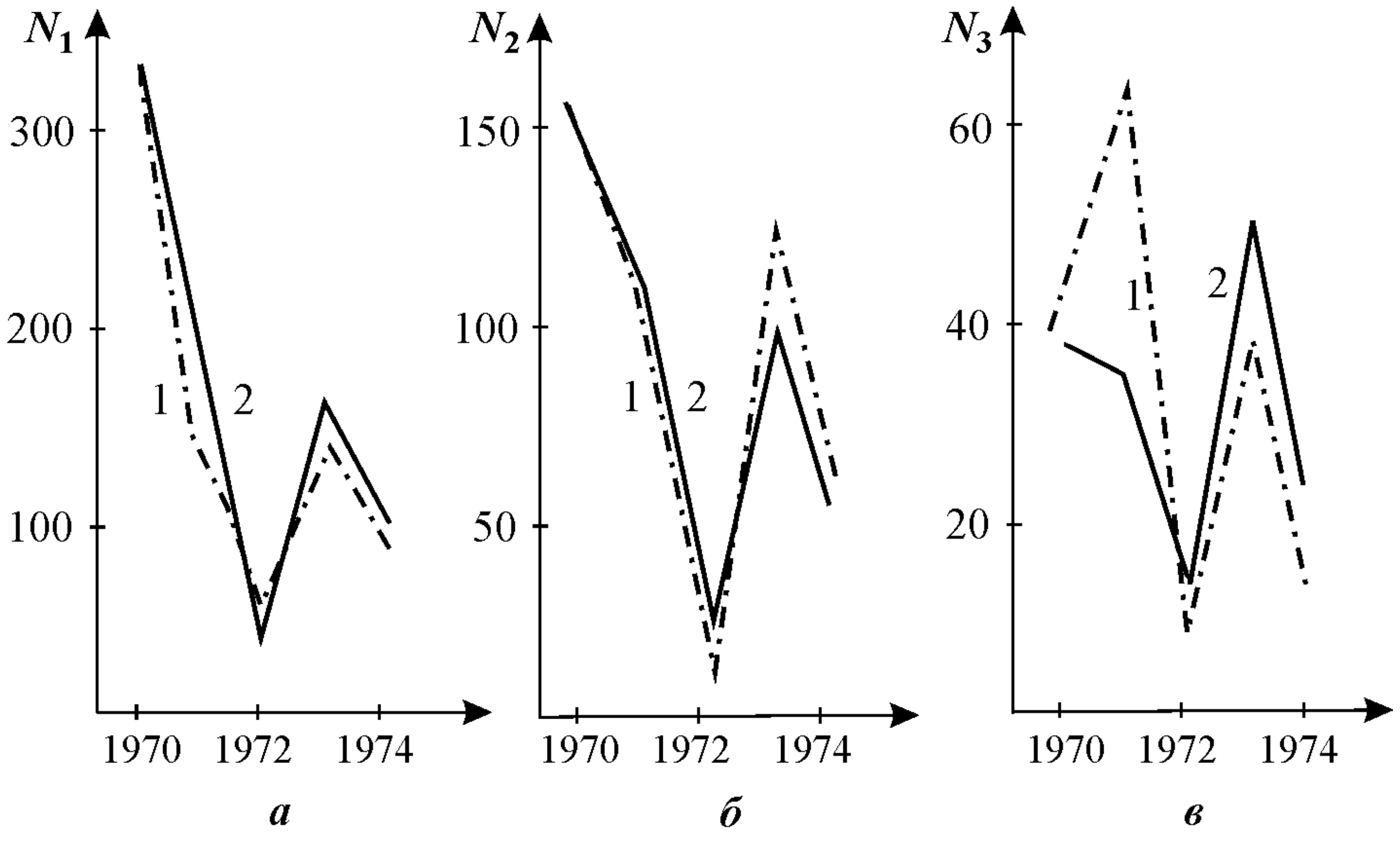
Дмитрий Олегович Логофет - профессор. Мехмат МГУ, каф. общих проблем управления. Институт физики атмосферы РАН

Нина Георгиевна Уланова – профессор
Биофак МГУ, каф. геоботаники

МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ
(Учебное пособие)

https://istina.msu.ru/publications/book/84452436/

Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlictotrichon S*. Для различных возрастных групп; *а* - проростки, прегенеративные и генеративные особи, *б* - субсенильные особи, *в* - сенильные особи. 1 - эмпирические данные, 2 - прогноз по модели Лесли. (Розенберг, 1984).

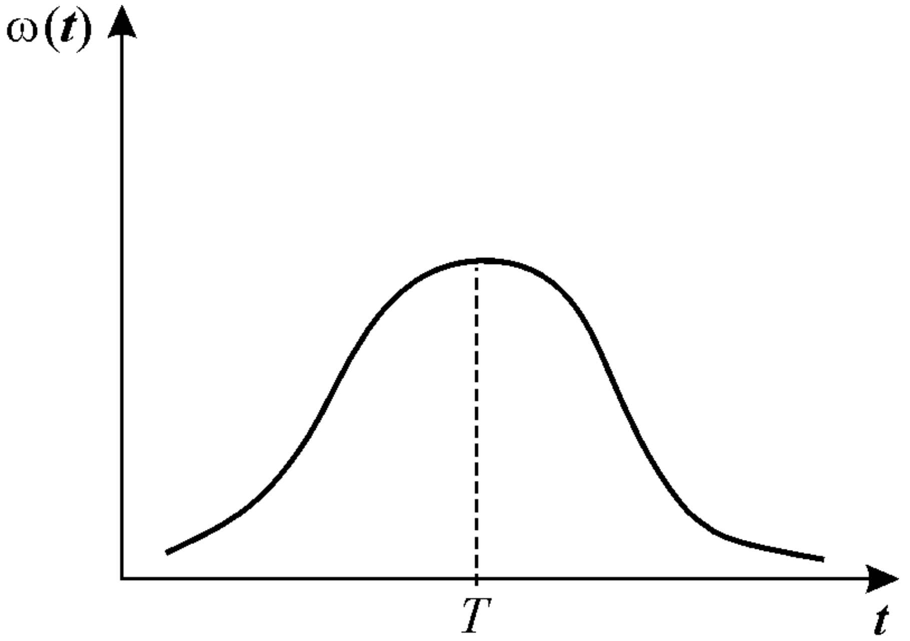


Логистическое уравнение с запаздыванием

$$\frac{dN}{dt} = rN(t)\left[1 - \frac{N(t-T)}{K}\right].$$

$$\frac{dN}{dt} = rN(t)\left[1 - K^{-1}\int_0^{s_0} \omega(t-s)N(s)ds\right]$$

Весовая функция распределения времени запаздывания



Вопросы

- **Какое отношение имеют модели популяций к Вашей области исследований**

- Можно ли говорить о «возрастной структуре» клеточных популяций?
  В каком смысле?

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

- Для любой квадратной матрицы существуют собственные числа λ
- и собственные векторы v,
- которые удовлетворяют уравнению

$$V= \begin{vmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{vmatrix}$$

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

$$\lambda = 2;$$

- *A* – квадратная матрица,
- *v* – вектор столбец,
- λ – скаляр, главное собственное число

Собственный вектор

Подставим λ=2 в однородную систему уравнений

$$\begin{aligned}&-\lambda x+9y+12z=0\\&\frac{1}{3}x-\lambda y=0\\&\frac{1}{2}y-\lambda z=0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}&-2x+9y+12z=0\\&\frac{1}{3}x-2y=0\\&\frac{1}{2}y-2z=0\end{aligned}$$

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 λ=2

Расчет собственного числа и собственного вектора матрицы

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

Собственный вектор

Собственное число

Находим собственное число λ

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

Умножили матрицу на столбец. Справа внесли λ

$$\begin{aligned} -\lambda x + 9y + 12z &= 0 \\ \frac{1}{3}x - \lambda y &= 0 \\ \frac{1}{2}y - \lambda z &= 0 \end{aligned}$$

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

Уравнение для λ

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

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

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

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

$$\lambda = 2$$ Собственное число