УДК 577.4:517.9

МОДИФИКАЦИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОДЕЛИ ЛЕСЛИ НА СЛУЧАЙ АГРЕГИРОВАНИЯ ВОЗРАСТНЫХ КЛАССОВ

БАЛАКИРЕВА А.Г., ДОБРИНСКАЯ Е.Г.

Рассматривается возможность применения модификации модели Лесли на случай агрегирования возрастных классов. Описывается численный эксперимент, связанный с оценкой согласованности модифицированной модели Лесли с классической моделью Лесли. Устанавливается, что результаты моделирования хорошо согласуются между собой.

1. Введение

Преимущества математического анализа любых, в том числе популяционных процессов, очевидны. Математическое моделирование не только помогает строго формализовать знания об объекте, но иногда (при хорошей изученности объекта) дать количественное описание процесса, предсказать ход его развития, дать рекомендации по оптимизации управления этим процессом. Это особенно важно для биологических популяций, имеющих прикладное и промышленное значение, хотя прогнозирование и расчет численности популяции зачастую представляет актуальную и трудноресшаемую задачу.

Целью данной работы является сравнение классической модели Лесли [1] с ее модифицированной моделью на случай агрегирования возрастных классов, для дальнейшего упрощения вычислений.

Задача данной работы: показать возможность применения как классической модели Лесли, так и ее модификации на случай агрегирования возрастных классов для прогнозирования численности одной и той же популяции.

2. Дискретные модели популяционной динамики

Численность популяции не изменяется непрерывно, а представляет собой дискретную величину, что соответствует экспериментальным данным по переписи реальных популяций. Если предположить, что численность N зависит от численностей в некоторые предшествующие моменты времени, то для описания динамики численности популяций можно применить аппарат разностных уравнений (отображений).

Разностное уравнение k-го порядка [2]

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, ..., N_{t-k}; t),$$

где параметры функции F в общем случае зависят от того, на каком шаге t производятся вычисления. Для популяции это может означать изменение со временем внешних и внутренних факторов, определяющих ее развитие. Если же можно допустить, что эти факторы остаются постоянными и течение рассматриваемого периода времени, то мы приходим к уравнению с постоянным во времени видом правой части:

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, ..., N_{t-k}), \qquad (1)$$

т.е. численность популяции в момент t определенным (фиксированным) образом зависит лишь от ее численности в k предшествующих моментов.

Рассмотрим популяции с неперекрывающимися поколениями без длительных диапауз в жизненном цикле. Это характерно тому, что численность каждого следующего поколения популяции N_{t+1} зависит от численности лишь предыдущего поколения N_t.

Для популяций, поколения которых можно считать неперекрывающимися, уравнение (1) превращается в уравнение 1-го порядка:

$$N_{n+1} = F(N_n). \qquad (2)$$

Из естественных соображений на функцию F сразу же накладываются определенные ограничения. Так как по своему биологическому смыслу $N_n \geq 0$, ясно, что $F(N) \geq 0$ для всех допустимых $N > 0$ и F задает (однозначное) отображение полуоси $[0, \infty)$ в себя. Естественно считать, что $F(0) = 0$ и при малых значениях N численность популяции возрастает, т.е. в некоторой окрестности нуля $F(N)$ — возрастающая функция. С другой стороны, ограниченность всякого реального ресурса популяции требует, чтобы $F(N) \to 0$, когда $N \to \infty$. Таким образом, функция $F(N)$ заведомо не монотонна на всей полуоси и задаваемое ею отображение не является взаимнооднозначным.

Уже из этих соображений ясно, что в исследовании многих популяций важно учитывать тот факт, что популяция естественно распадается на дискретные возрастные классы (или стадии развития), численности которых зависят от численностей предшествующих - а и отдельных случаях и всех остальных — возрастных классов. При этом задача описания динамики возрастного состава приводит к анализу дискретной системы.

3. Построение дискретной модели Лесли

Рассмотрим биологическую популяцию, развивающуюся в стационарных внешних условиях при отсутствии заметного влияния лимитирующих факторов. Пусть T^* есть наибольший возраст, которого достигают особи данной популяции. Разобьем интервал $[0, T^*]$ на n возрастных групп с периодом $T = T^* / n$ и допустим, что в момент $t = 0$ нам полностью известно распределение особей по этим возрастным группам. Задача состоит в нахождении возрастного распределения в момент $t = T$, а значит, в силу принятого допущения и в моменты $t = 2T$, $t = 3T$ и т.д. Подобный подход имеет смысл квантования по времени и с необходимостью приводит к модели, описываемой системой разностных уравнений. Подчеркнем, что единица возраста совпадает здесь с периодом квантования времени, что, вообще говоря, не обязательно. В ряде случаев жизнь особи распадается на несколько качественно различных стадий, резко разграниченных между собой; тогда разбиение на возрастные группы диктуется самим биологическим содержанием задачи [3].

Для сокращения записи примем T за единицу масштаба измерения времени. Обозначим через $x_j(k+1)$ численность всех самок в возрасте от $j-1$ до j в момент $k+1$. Естественно принять $x_1(k+1)$ в первом приближении пропорционально численности каждой возрастной группы в момент k:

$$x_1(k+1) = \alpha_1 x_1(k) + \alpha_2 x_2(k) + ... + \alpha_n x_n(k)\ , \alpha_i \ge 0 \quad (3)$$

где $\alpha_1, \alpha_2, ..., \alpha_n$ – коэффициенты рождаемости каждой возрастной группы.

Ясно, что в момент $(k+1)$ в j-ю возрастную группу попадут все самки, находившиеся в момент k в возрастной группе от $j-2$ до $j-1$, за вычетом умерших от естественных причин в промежутке $[k, k+1)$. Поэтому имеем:

$$x_j(k+1) = \beta_{j-1} x_{j-1}(k)\ , \beta_{j-1} \in (0;1]\ ,\ j = 2,3,...,n\ , \quad (4)$$

где числа β_i ($i = \overline{1, n-1}$) – коэффициент выживаемости. Объединяя (3) и (4), приходим к системе:

$$\left.\begin{array}{l} x_1(k+1) = \sum\limits_{i=1}^{n} \alpha_i x_i(k), \alpha_i \ge 0, \\ x_2(k+1) = \beta_1 x_1(k) \\ ....0 < \beta_i \le 1 \\ x_n(k+1) = \beta_{n-1} x_{n-1}(k) \end{array}\right\} .$$

Данная система является частным случаем уравнения (2). Таким образом, мы получили систему n однородных разностных уравнений с постоянными коэффициентами, описывающую динамику популяции. Перепишем ее с использованием матричных обозначений [3]: $X(k+1) = LX(k)$.

Здесь $X(k)$ и $X(k+1)$ — векторы-столбцы возрастных распределений особей в моменты k и $k+1$ соответственно, а матрица L имеет вид

$$L = \begin{pmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 & ... & \alpha_{n-1} & \alpha_n \\ \beta_1 & 0 & ... & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & ... & 0 & 0 \\ ... & ... & ... & ... & ... \\ 0 & 0 & ... & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Будем называть матрицу L — популяционной матрицей Лесли. Коэффициенты α_i и β_i определяются свойствами биологического вида и характером внешних условий.

Таким образом, зная структуру матрицы L и начальное состояние популяции (вектор-столбец $X(0)$), можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени:

$$X(1) = LX(0)\ ,$$

$$X(2) = LX(1) = LLX(0) = L^2 X(0)\ ,$$

$$.............$$

$$X(k+1) = LX(k) = L^k X(0)\ , \quad (5)$$

где L^k – k-я степень матрицы L. Уравнение (5) проецирует заданное начальное состояние популяции $X(0)$ в будущее, в связи с этим матрицу L называют проекционной матрицей.

Асимптотическое поведение решений уравнения (4) существенно связано со спектральными свойствами матрицы L, основные из которых устанавливаются известной теоремой Перрона–Фробениуса [4]. Согласно данной теореме в спектре матрицы Лесли L имеется положительное характеристическое число μ_1 такое, что $|\mu_j| \le \mu_1$, где μ_j – любое другое характеристическое число матрицы L. Данное характеристическое число имеет алгебраическую кратность 1 и является простым корнем характеристического многочлена матрицы Лесли. Заметим, что согласно правилу Декарта число μ_1 является и единственным положительным корнем этого многочлена, так как в ряду его коэффициентов имеет место лишь одна перемена знаков. Данному характеристическому числу соответствует положительный собственный вектор $X^* > 0 : LX^* = \mu_1 X^*$, который в популяционной биологии называется относительной возрастной структурой популяции [5].

С течением времени в модели Лесли наблюдается стабилизация возрастного распределения, т.е. доля особей в каждом возрастном классе не изменяется, но при этом общая численность будет увеличиваться или уменьшаться в зависимости от значения доминантного характеристического числа μ_1 матрицы Лесли.

4. Сравнение классической модели Лесли с ее модифицированной моделью на случай агрегирования возрастных классов

Для моделирования численности популяции необходимо построить модель, которая характеризует жизненные функции данной популяции. Для этого необходимо вычислить параметры данной популяции: коэффициенты плодородия и выживаемости, используя данные из так называемой демографической таблицы. В таких таблицах содержатся фиксированные значения наблюдений различных параметров популяции за определенный период или в фиксированные моменты времени.

Рассмотрим популяцию медососовых птиц (Helmeted Honeyeater). Данный вид птиц обитает в прибрежных лесах Австралии, штат Виктория. Эта популяция является закрытой и состоит из 9-ти возрастных классов.

Демографическая таблица данных для такой популяции приведена только для четырех лет.

Поскольку коэффициенты выживаемости равны вероятности перехода из возрастной группы j в $j+1$ группу к следующему моменту времени, то для их вычисления воспользуемся формулой:

$$\beta_j(k) = x_j(k+1) / x_j(k) . \qquad (6)$$

Видим, что данные коэффициенты зависят от момента времени k. Используя формулу (6), вычислим коэффициенты выживания по данным из табл. 1.

Далее находим математическое ожидание величин β_j ($j = 1,..,9$) и для прогнозирования развития популяции будем использовать матрицу Лесли с усредненными

Таблица 1

Возрастной класс	1991	1992	1993	1994
1	26	28	27	29
2	16	17	20	20
3	12	11	13	14
4	9	8	9	10
5	7	6	6	8
6	5	4	5	5
7	4	3	3	4
8	3	3	2	3
9	2	2	2	2
10	1	1	1	2
Всего	85	83	88	97

значениями (табл.2). Тогда получаем, что $\beta_1 = 0.703$, $\beta_2 = 0.717$, $\beta_3 = 0.751$, $\beta_4 = 0.769$, $\beta_5 = 0.746$, $\beta_6 = 0.717$, $\beta_7 = 0.806$, $\beta_8 = 0.778$, $\beta_9 = 0.667$.

По определению коэффициенты плодородия равны количеству особей, родившихся в данный момент времени и выживших к следующему, деленному на количество особей, которые находятся в генеративной фазе в данный момент времени. Предположим, что особи первого возрастного класса еще молоды и находятся в прегенеративной фазе развития, т.е.

Таблица 2

Коэффициенты выживания	1991-1992	1992-1993	1993-1994
β_1	0,65	0,71	0,74
β_2	0,69	0,76	0,7
β_3	0,67	0,82	0,77
β_4	0,67	0,75	0,89
β_5	0,57	0,83	0,83
β_6	0,6	0,75	0,8
β_7	0,75	0,67	1
β_8	0,67	0,67	1
β_9	0,5	0,5	1

$\alpha_1 = 0$, а также коэффициенты плодородия для всех остальных классов равны.

Принимая все предположения и усредняя значения коэффициентов плодородия, получаем, что

$$\alpha_2 = \alpha_3 = \alpha_4 = \alpha_5 = \alpha_6 = \alpha_7 = \alpha_8 = \alpha_9 = \alpha_{10} = 0.48 .$$

Тогда для данной популяции матрица Лесли имеет вид: на первой строке стоят коэффициенты плодородия:

$$\alpha_1 = 0, \ \alpha_2 = \alpha_3 = \alpha_4 = \alpha_5 = \alpha_6 = \alpha_7 = $$
$$= \alpha_8 = \alpha_9 = \alpha_{10} = 0.48 ,$$

на главной поддиагонали находятся коэффициенты выживаемости: $\beta_1 = 0.703$, $\beta_2 = 0.717$, $\beta_3 = 0.751$, $\beta_4 = 0.769$, $\beta_5 = 0.746$, $\beta_6 = 0.717$, $\beta_7 = 0.806$, $\beta_8 = 0.778$, $\beta_9 = 0.667$, все остальные элементы равны нулю.

Далее произведем расчеты по схеме (5) с начальным распределением:

$$X = [26 \quad 16 \quad 12 \quad 9 \quad 7 \quad 5 \quad 4 \quad 3 \quad 2 \quad 1]^T .$$

Стабилизация происходит на 13 шаге. После этого момента мы можем прогнозировать состояния популяции по следующей формуле:

$$X(k) = \mu_1^k X(0) ,$$

где μ_1 – доминантное характеристическое число матрицы Лесли. В данном примере $\mu_1 = 1.049$, т.е. популяция будет неограниченно расти.

На рис. 1 представлено отношение численности особей каждого возрастного класса в момент времени $k = 13$ к 13-й степени доминантного характеристического числа.

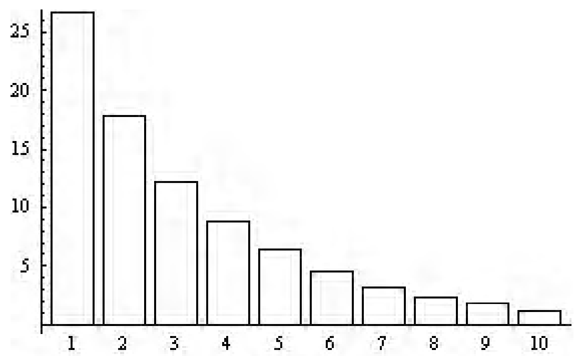

Рис.1. (Численность j-го класса) / μ_1^k при $k = 13$

Для особей первого возрастного класса после стабилизации к общему количеству популяции составляет 31,4%, второго – 21,1%, третьего – 14,4%, четвертого –10,3%, пятого – 7,6%, шестого – 5,4%, седьмого – 3,7%, восьмого – 2,8%, девятого – 2%, десятого – 1,3%.

Ясно, что данная матрица является матрицей размерности 10×10, что очень громоздко для вычислений. Введем новое понятие для матрицы Лесли – агрегирование возрастных классов.

Агрегированный возрастной класс j состоит из всех особей возрастных групп $j,\ j+1,\ \ldots,\ n$. В данной работе мы будем рассматривать пятый агрегированный возрастной класс класс 5+, тогда демографическая табл. 1 будет иметь вид, представленный в табл. 3.

Коэффициенты выживания $\beta_{4+}(k)$ рассчитываются следующим образом:

$$\beta_{4+}(1991-1992) = x_{5+}(1992)/[x_4(1991) + x_{5+}(1991)] =$$

Таблица 3

Возрастной класс	1991	1992	1993	1994
1	26	28	27	29
2	16	17	20	20
3	12	11	13	14
4	9	8	9	10
5+	22	19	19	24

$$= \frac{19}{22+9} = 0.613\,,\ \beta_{4+}(1992-1993) = \frac{19}{19+8} = 0.704\,,$$

$$\beta_{4+}(1993-1994) = \frac{24}{19+9} = 0.857\,.$$

Усредняя полученные значения, имеем: $\beta_{4+} = 0.725$. Тогда новая матрица Лесли с агрегированным возрастным классом имеет вид:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0.48 & 0.48 & 0.48 \\ 0.703 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.717 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.751 & 0.725 \end{pmatrix}. \qquad (7)$$

Данная матрица является модификацией классической матрицы Лесли. Произведем расчеты по схеме (5) с использованием матрицы (7), начальное распределение не изменяем.

В данном случае стабилизация наступает при $k = 11$, поскольку доминантное характеристическое число матрицы Лесли (7) равно 1,049.

На рис. 2 представлено отношение численности особей каждого возрастного класса в момент времени $k = 11$ к 11-й степени доминантного характеристического числа.

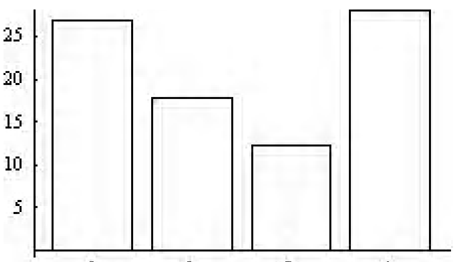

Рис.2. (Численность j-го класса) / μ_1^k при $k = 11$

Для особей первого возрастного класса после стабилизации к общему количеству популяции составляет 31,4%, второго – 21,1%, третьего – 14,4%, четвертого –33,1%.

Просуммировав доли семи последних классов в классической модели Лесли и сравнив их с долей четвертого класса в модифицированной модели Лесли , видим, что они равны. На рис. 3 представлены результаты прогнозов 4+ возрастного класса при помощи двух данных моделей.

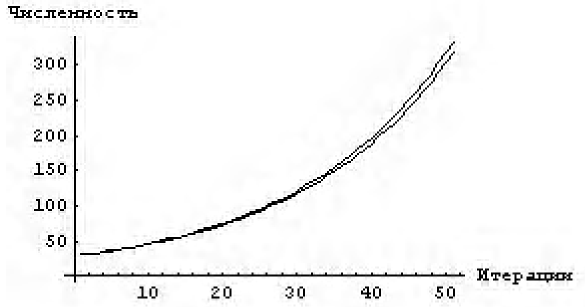

Рис. 3. Развитие 4+ класса при помощи классической моделей Лесли и ее модификации

Как видно из рис. 3, результаты достаточно хорошо согласуются.

5. Выводы

Научная новизна исследования заключается в том, что впервые были сопоставлены результаты моделирования динамики численности популяции с помощью классической модели Лесли и модификации модели Лесли на случай агрегирования возрастных классов.

Практическая значимость: было показано, что для прогнозирования развития популяции возможно использовать модификацию модели Лесли на случай агрегирования возрастных классов вместо классической модели Лесли, что существенно сокращает расчеты.

Литература: **1.** *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrica. 1945.V.33, N3. P.183-212. **2.** *Свирежев Ю.М, Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с. **3.** *Зубер И.Е., Колкер Ю.И., Полуэктов Р.А.* Управление численностью и возрастным составом // Проблемы кибернетики. Вып.25. С.129-138. **4.** *Гантмахер Ф.Р.* Теория матриц. М.: Наука, 1988. 548 с. **5.** *Логофет Д.О., Белова И.Н.* Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Вып. 4. Т. 13. С.145-164.

Поступила в редколлегию 30.09.2010

Рецензент: д-р техн. наук, проф. Герасин С.Н.

Балакирева Александра Геннадиевна, аспирантка кафедры экономической кибернетики ХНУРЭ. Научные интересы: матричные модели популяционной динамики. Увлечения и хобби: театр и спорт. Адрес: Украина, 61166, Харьков, пр. Ленина, 14, e–mail: balakireva-al@mail.ru, тел: (0572)40–93–72 (раб.).

Добринская Евгения Геннадиевна, студентка кафедры электротехники и мехатроники ХНУРЭ. Научные интересы: теория вероятностей и ее приложения. Увлечения и хобби: театр и спорт. Адрес: Украина, 61146, Харьков, ул. Ак. Павлова, 140, кв.330, дом. тел. 68-48-32.