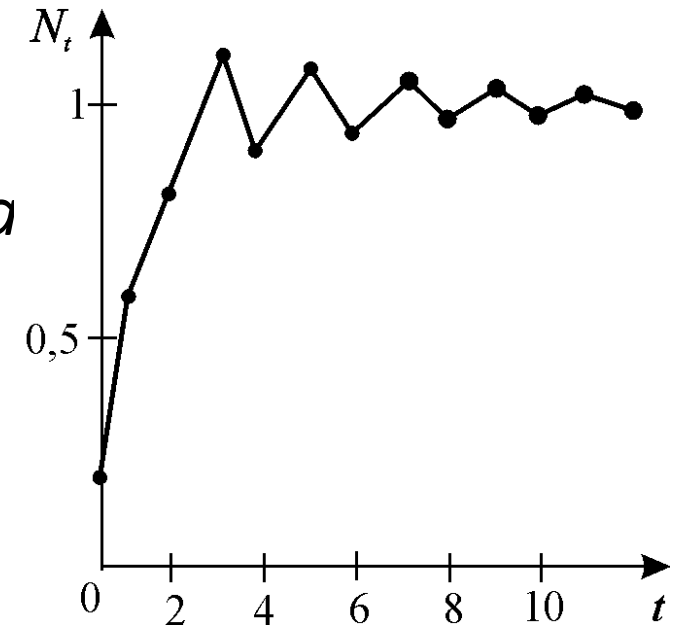




# Дискретные модели популяций

Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина

E-mail: [plusn@yandex.ru](mailto:plusn@yandex.ru)



<http://mathbio.ru>

- Математический аппарат для исследования дискретных уравнений.
- Модели, описываемые одним дискретным уравнением.
- Модели, описываемые с помощью матриц.

Пусть развитие популяции во времени описывается последовательностью чисел

$$N_0, N_1, N_2, \dots, N_t, N_{t+1}, \dots$$

**Разностным уравнением** называется уравнение, которое связывает между собой значения  $N_t$  при различных значениях индекса  $t$

$$N_t = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-n})$$

Если численность каждого следующего поколения в популяции  $N_{t+1}$  зависит лишь от предыдущего поколения  $N_t$ ,

$$N_{t+1} = F(N_t)$$

*Дискретное уравнение*

*Разностное уравнение*

*Точечное отображение*

## ***Решение дискретного уравнения –***

любая последовательность значений  $\{N_t\}(t = 0, 1, \dots)$ , удовлетворяющая данному дискретному уравнению при каждом значении времени, для которого уравнение определено.

## ***Исследование дискретного уравнения***

1. Нахождение стационарного состояния (неподвижной точки)
2. Исследование его на устойчивость

**$N^*$  – неподвижная точка**

дискретного уравнения  $N_{t+1} = F(N_t)$ , если

$$N^* = F(N^*)$$

**Исследование на устойчивость:**

- задаем отклонение в малой окрестности
- исследуем, как оно себя ведет во времени

Пусть  $x_t$  – отклонение от положения равновесия  $N^*$

$$N_t = N^* + x_t$$

Линеаризуем уравнение  $N_{t+1} = F(N_t)$

(разложим правую часть дискретного уравнения в ряд по степеням  $x_t$  в малой окрестности положения равновесия)

$$N_{t+1} = N^* + x_{t+1} = F(N^*) + \left( \frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t=N^*} \cdot x_t + o(x_t^2)$$

$$~~N_{t+1} = N^* + x_{t+1} = F(N^*) + \left( \frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t=N^*} \cdot x_t + o(x_t^2)~~$$

# Критерий устойчивости по Ляпунову

$$x_{t+1} = \left( \frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t=N^*} \cdot x_t$$

$$x_{t+1} = a \cdot x_t$$

$$a = \left( \frac{dF}{dN_t} \right) \Big|_{N_t=N^*}$$

**геометрическая  
прогрессия**

Если  $|a| < 1$ , положение равновесия асимптотически устойчиво

$$(x_t \rightarrow 0 \text{ при } t \rightarrow \infty)$$

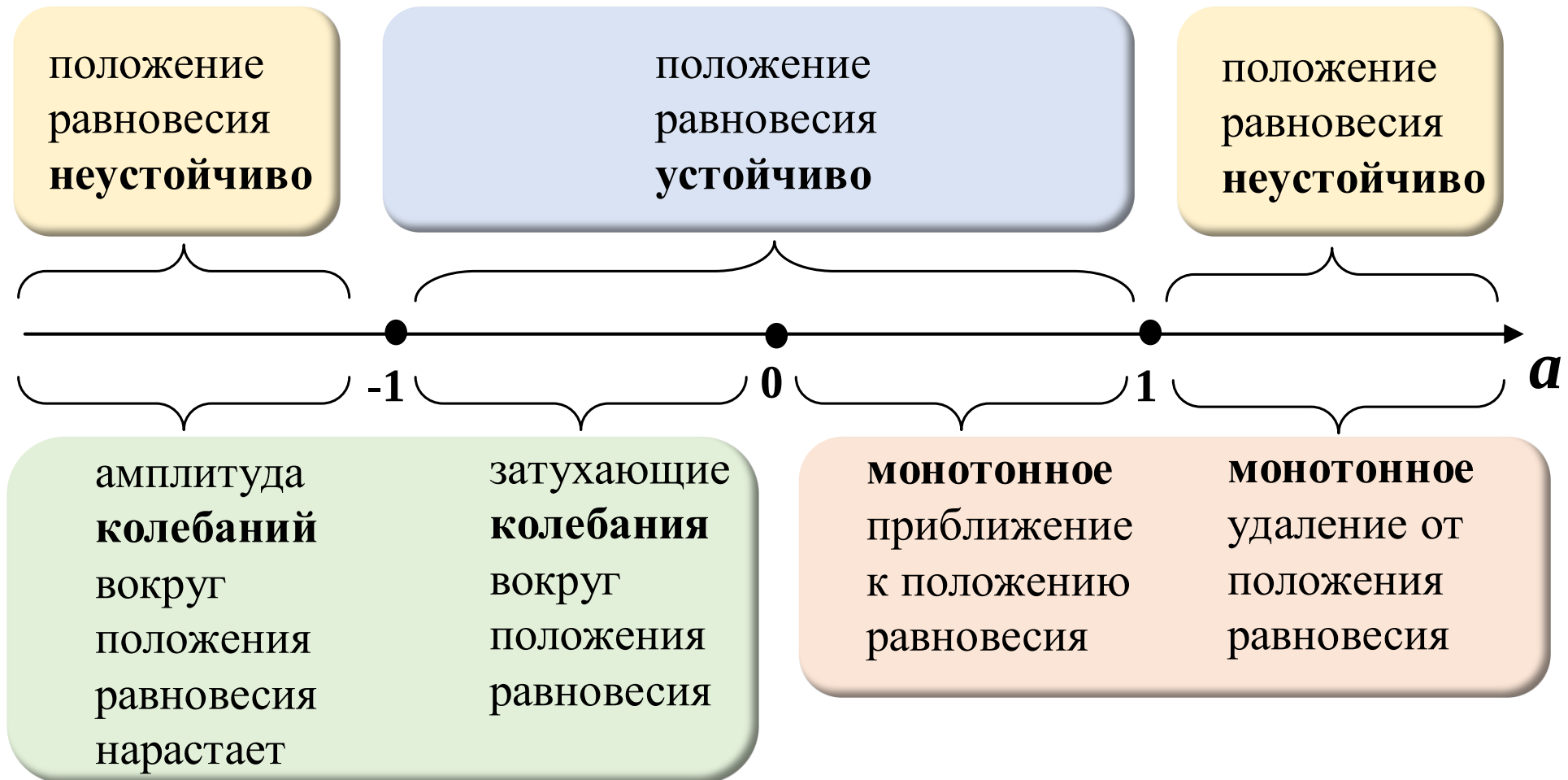
Если  $|a| > 1$ , положение равновесия неустойчиво

$$(x_t \rightarrow \infty \text{ при } t \rightarrow \infty)$$

Если  $a = \pm 1$  (точки бифуркации), критерий Ляпунова не применим

# Типы динамического поведения

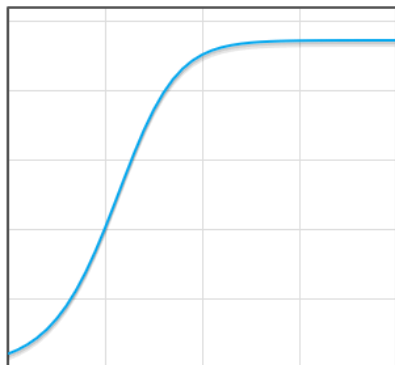
$$x_{t+1} = a \cdot x_t$$



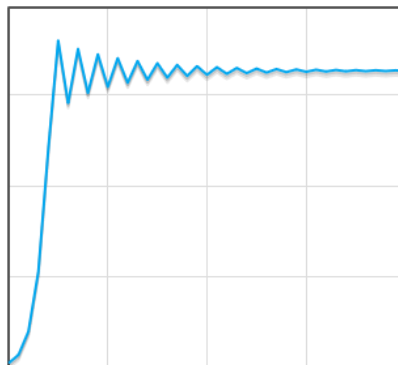
# Квадратичное отображение

$$N_{t+1} = a \cdot N_t (1 - N_t)$$

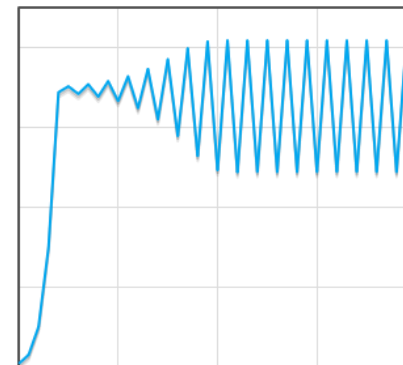
Монотонный рост



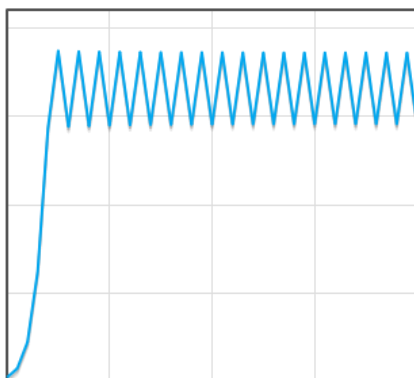
Затухающие колебания



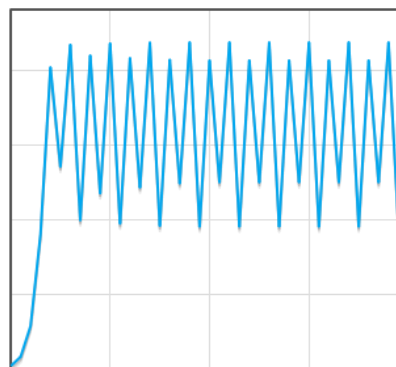
Незатухающие колебания



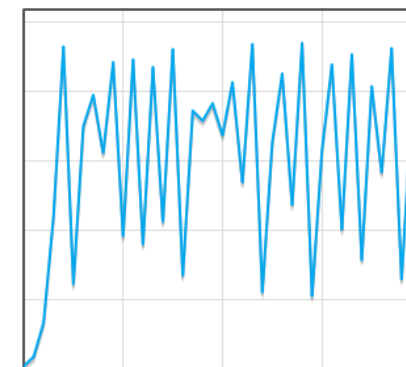
Колебания с постоянной амплитудой

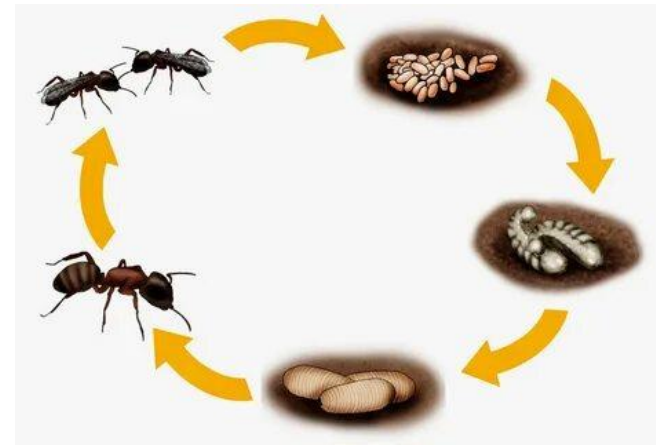
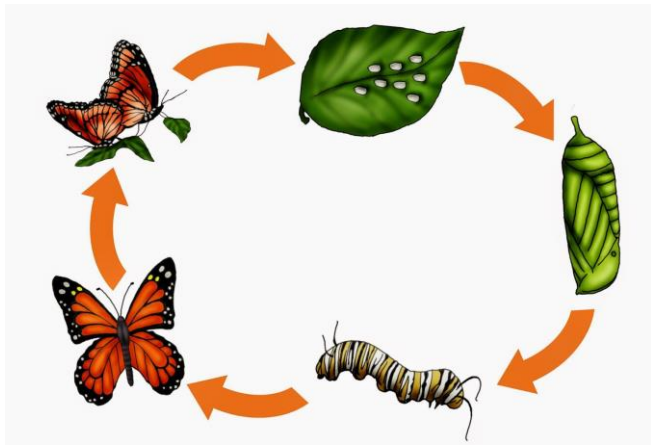


Колебания с удвоенным периодом

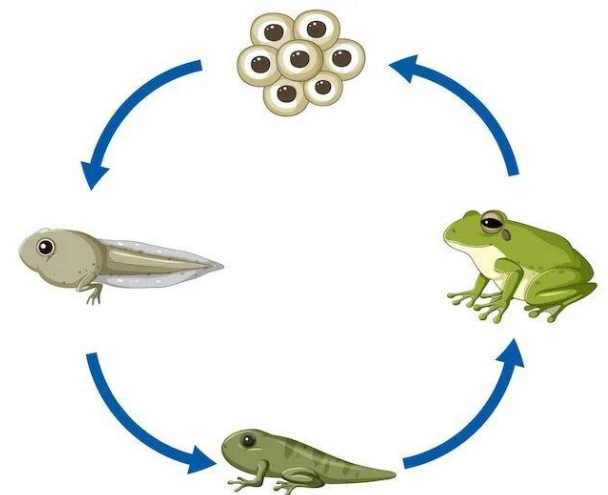
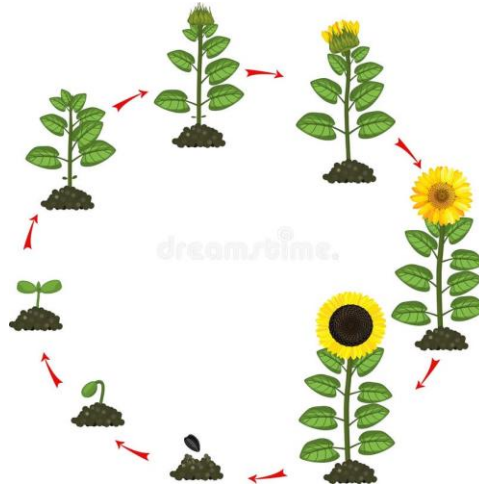
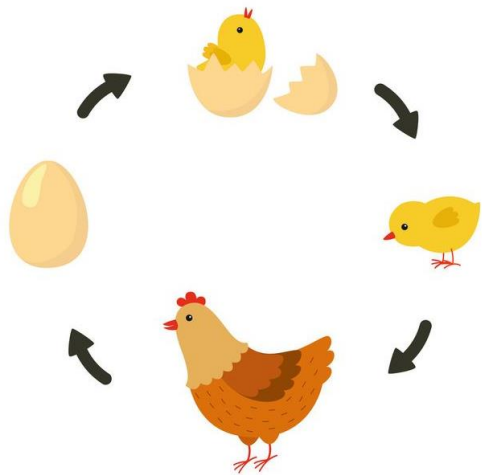


Хаотический режим





## Модели, описываемые одним дискретным уравнением



# Дискретный аналог логистического уравнения

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Заменим  $\frac{dx}{dt}$  на  $\frac{\Delta N}{\Delta t}$

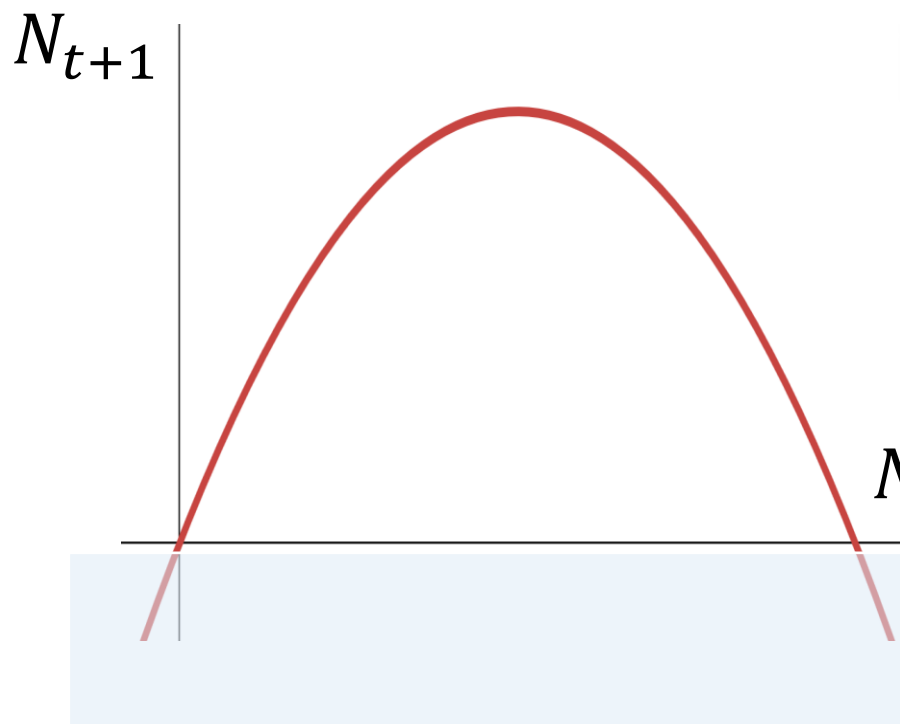
$$\Delta N = N_{t+1} - N_t$$

$$\Delta t = t_{t+1} - t_t = 1$$

$$N_{t+1} = N_t \left\{ 1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \right\}$$

# Дискретный аналог логистического уравнения

$$N_{t+1} = N_t \left\{ 1 + r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$



$r$  – константа скорости роста  
популяции,

$K$  – емкость среды

$N_t < 0$

?

# Дискретный аналог логистического уравнения

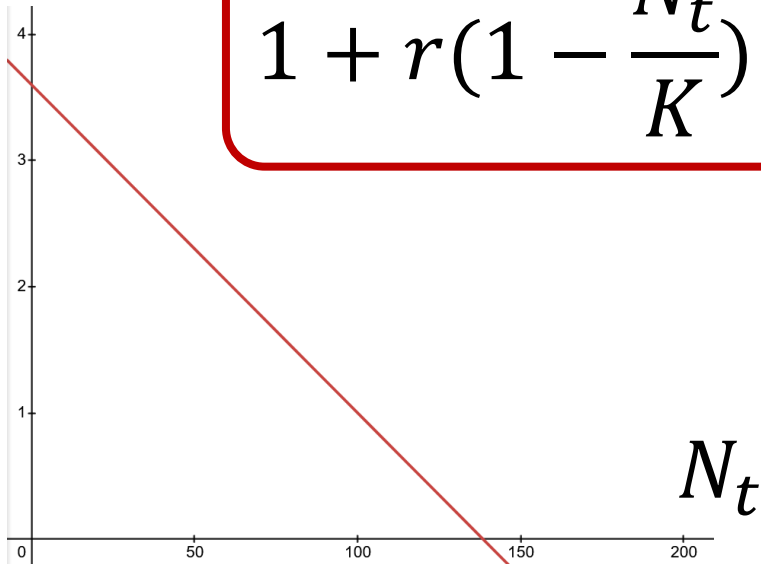
число особей, способных к размножению

$$N_{t+1} = N_t \cdot P(N_t)$$

доля выживших

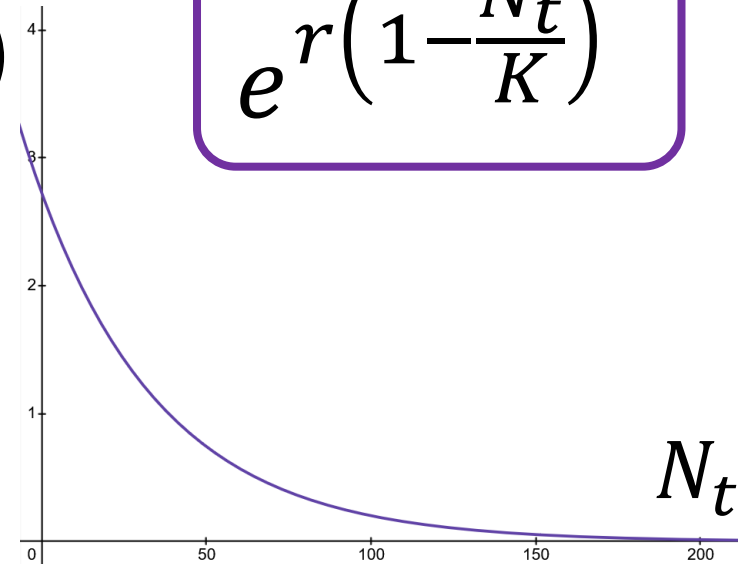
$P(N_t)$

$$1 + r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$



$P(N_t)$

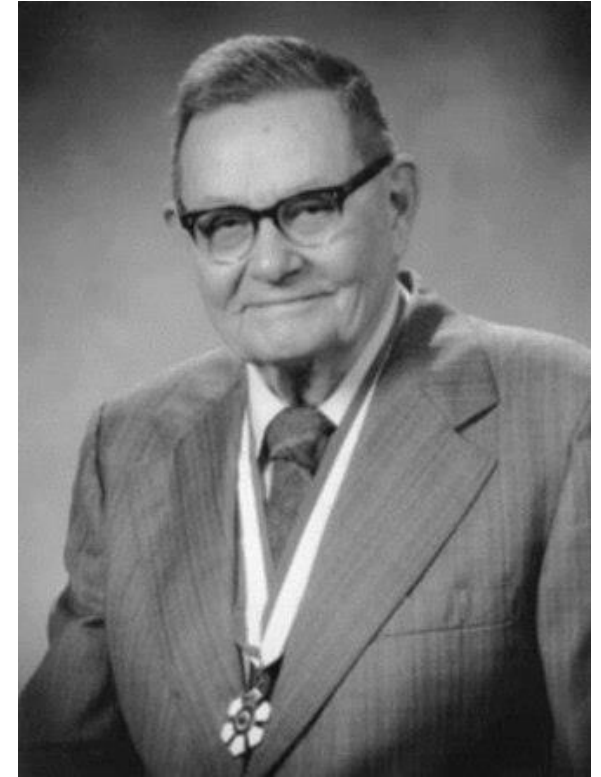
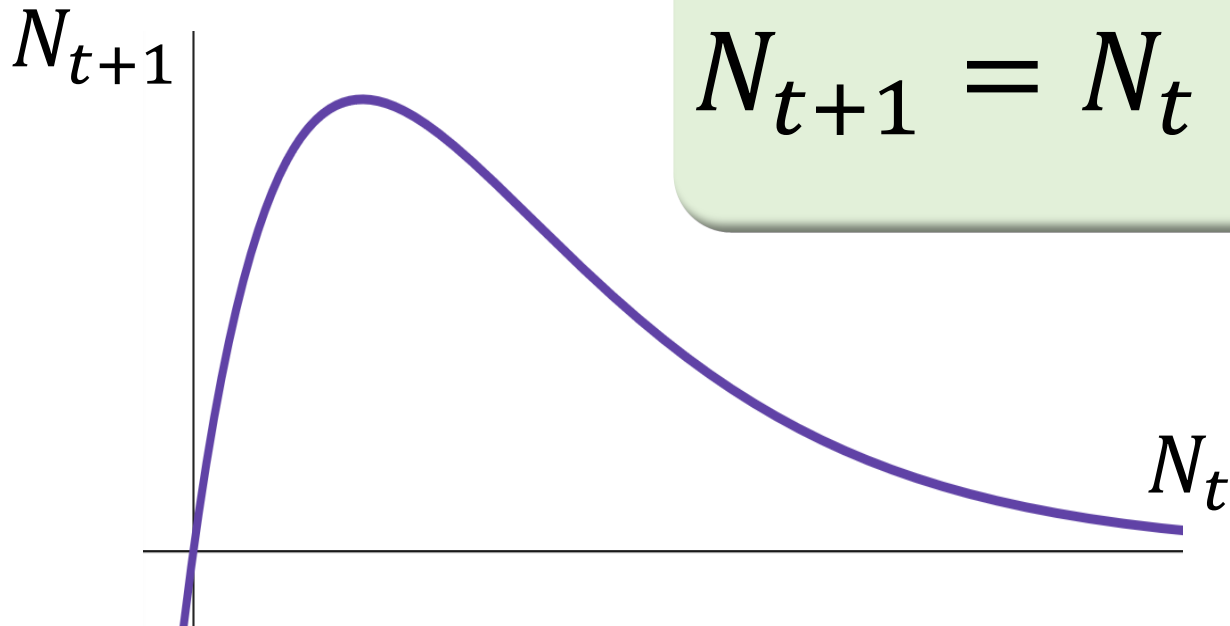
$$e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$



# Дискретный аналог логистического уравнения

## Модель Рикера

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$



William Edwin Ricker

Билл Рикер  
(1908-2001)

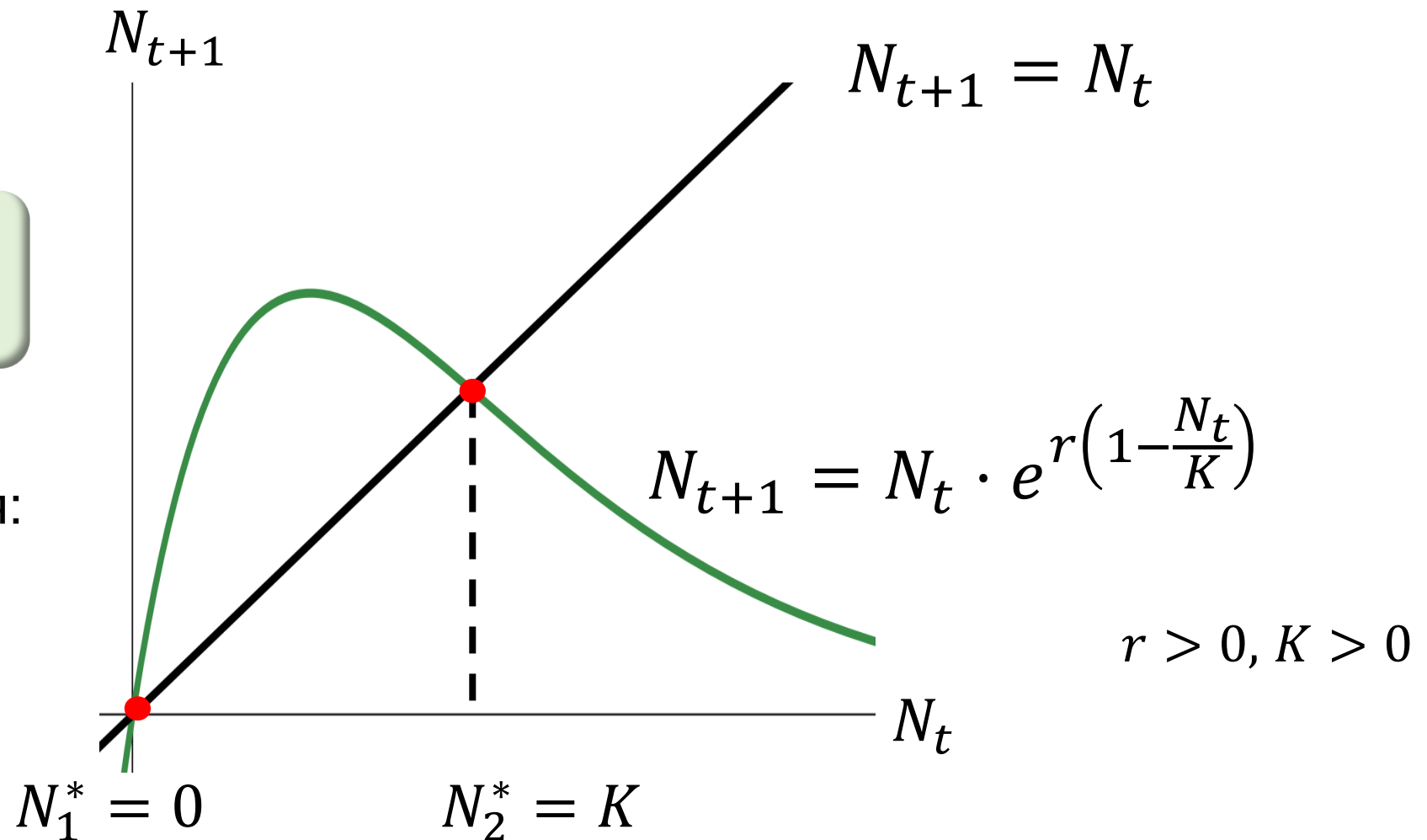
# Положение равновесия

$$N^* = F(N^*)$$

$$N^* = N^* \cdot e^{r\left(1-\frac{N^*}{K}\right)}$$

2 положения равновесия:

$$N_1^* = 0 \quad N_2^* = K$$



# Исследование на устойчивость

Найдем производную правой части

$$\frac{dF}{dN_t} = \left(1 - \frac{N_t r}{K}\right) \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

$$N_1^* = 0$$

$$\left. \frac{dF}{dN_t} \right|_{N^*=0} = e^r$$

$$N_2^* = K$$

$$\left. \frac{dF}{dN_t} \right|_{N^*=K} = 1 - r$$

# Исследование на устойчивость

$$N_1^* = 0 \quad \left. \frac{dF}{dN_t} \right|_{N^*=0} = e^r$$

$r > 0$  неустойчиво,  
монотонное удаление

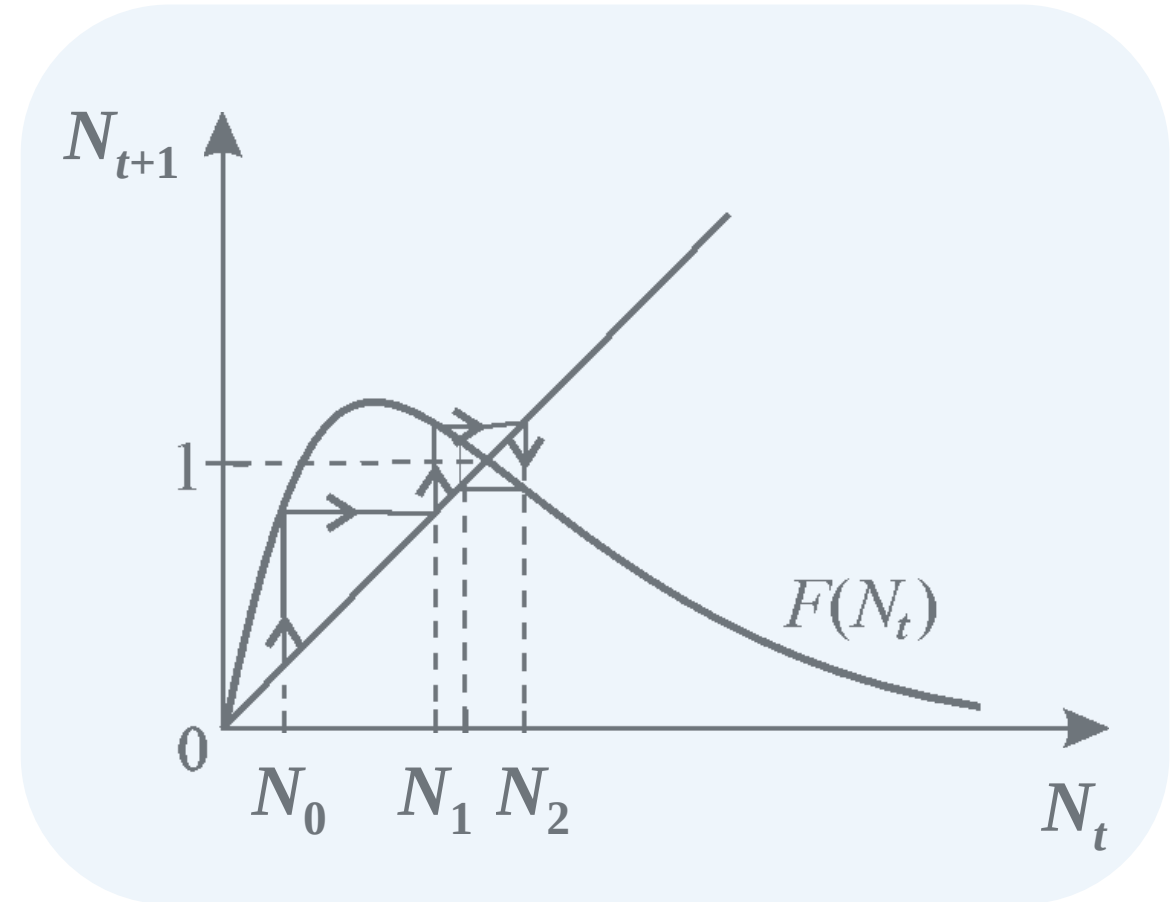
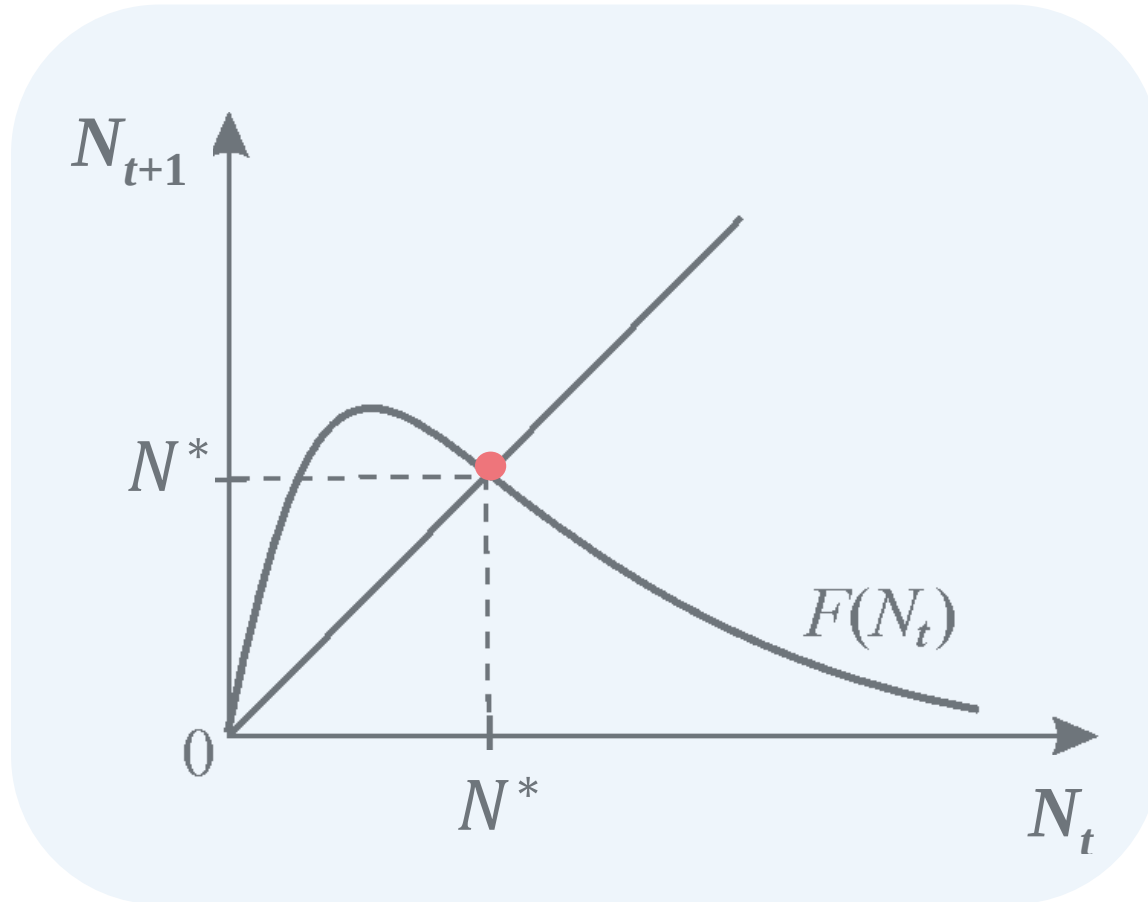
$$N_2^* = K \quad \left. \frac{dF}{dN_t} \right|_{N^*=K} = 1 - r$$

$0 < r < 1$  устойчиво,  
монотонное приближение

$1 < r < 2$  устойчиво,  
затухающие колебания

$r > 2$  неустойчиво,  
амплитуда колебаний  
нарастает

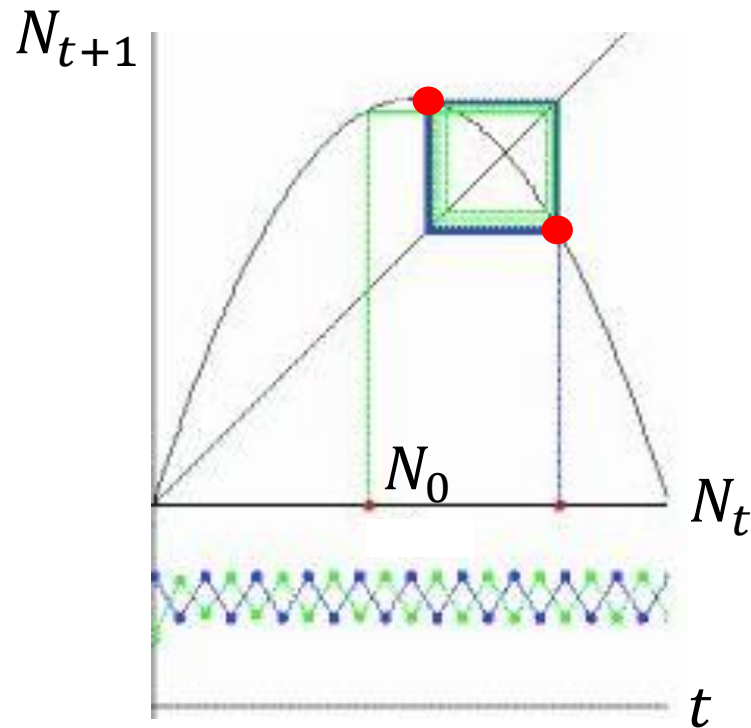
# Диаграмма Ламерея



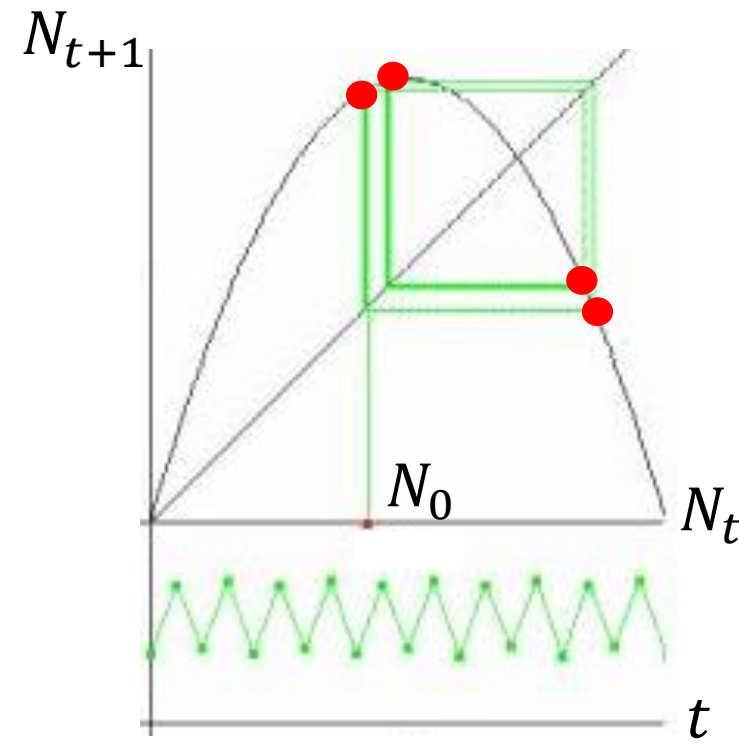
Ход решения дискретных уравнений вида  $N_{t+1} = f(N_t)$  можно наглядно продемонстрировать графически

Решение называется **циклом длины  $T$** , если

$$N_t^* = N_{t+T}^*, t = 0, 1, 2, \dots \quad N_{t+j}^* \neq N_t^*, j = 1, 2, \dots, T - 1$$

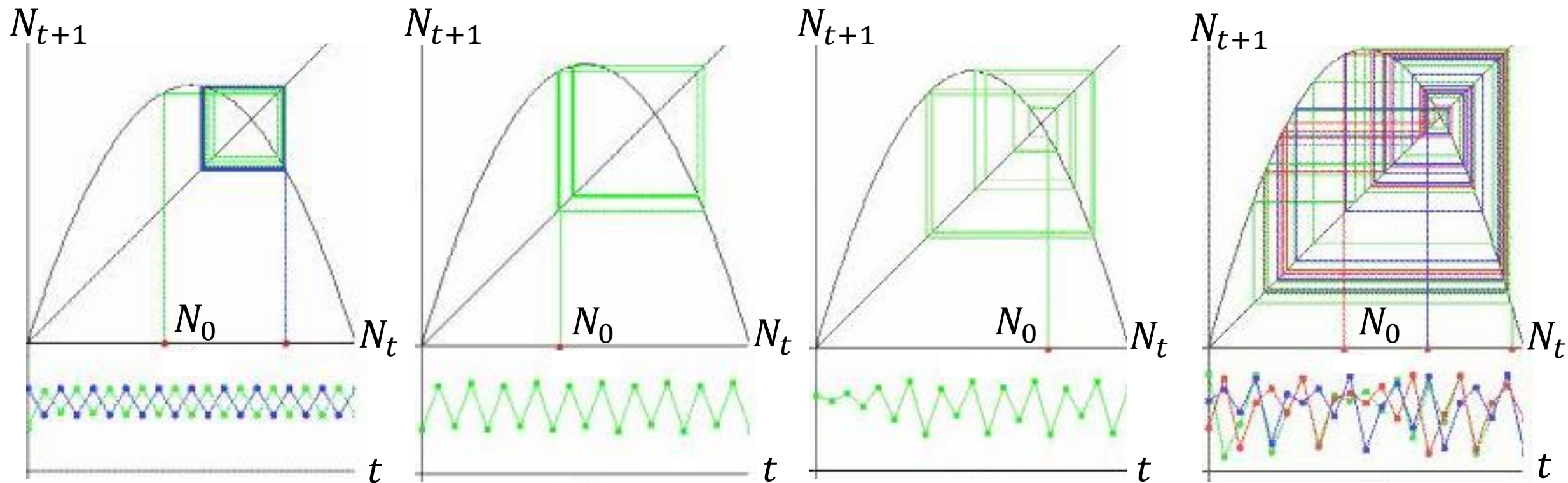


Двухточечный цикл



Четырехточечный цикл

# Бифуркация удвоения периода – переход к хаотической динамике



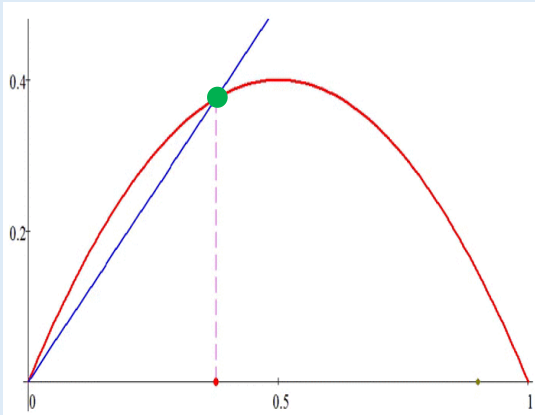
2-точечный цикл

4-точечный цикл

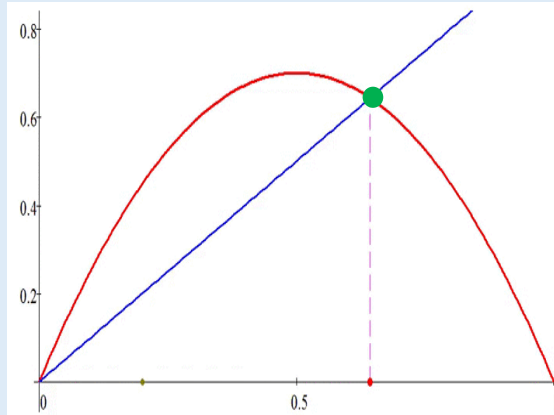
8-точечный цикл

Хаос

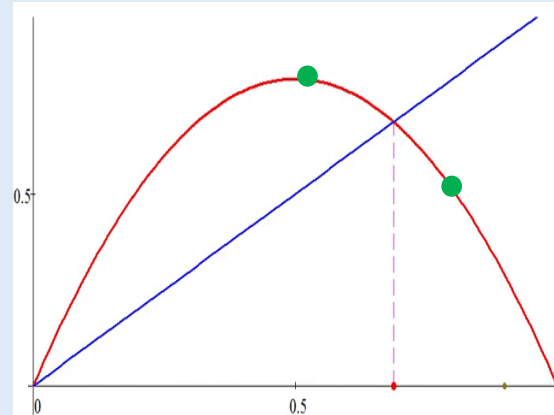
# Построение диаграммы Ламерея



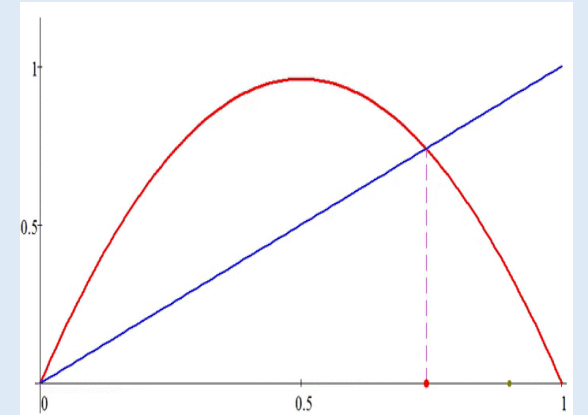
Монотонный  
рост



Затухающие  
колебания

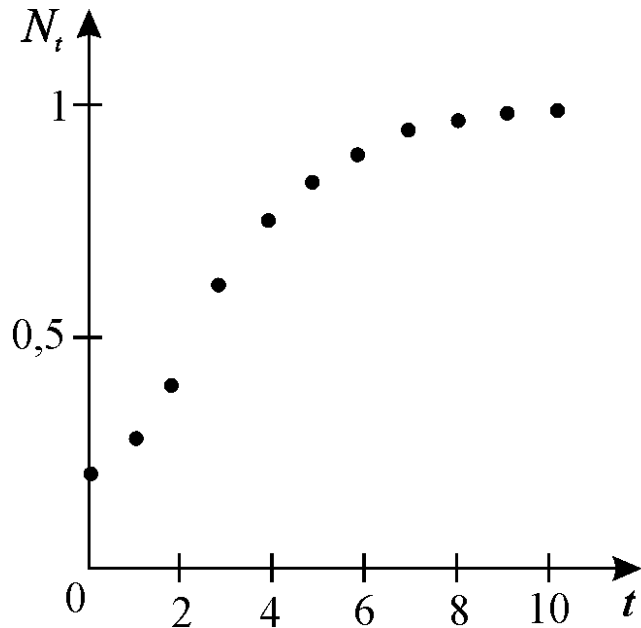


2-точечный  
цикл

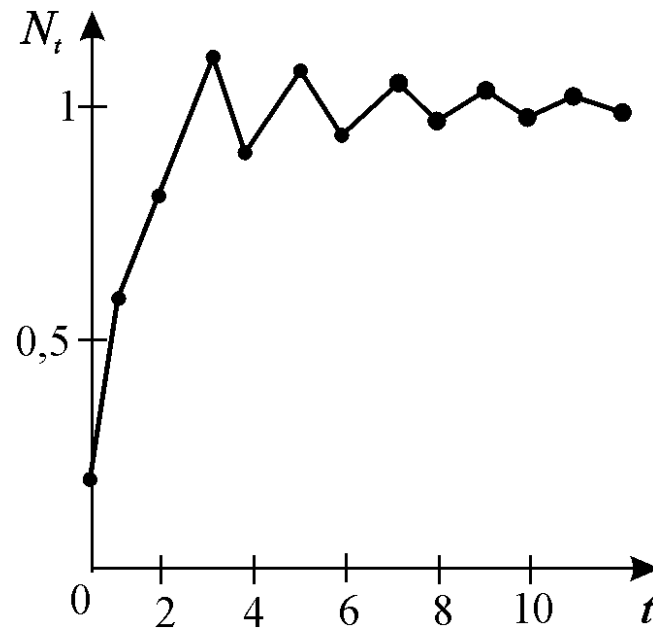


Хаотический  
режим

# Динамика численности популяции



$0 < r < 1$   
решение  
монотонно



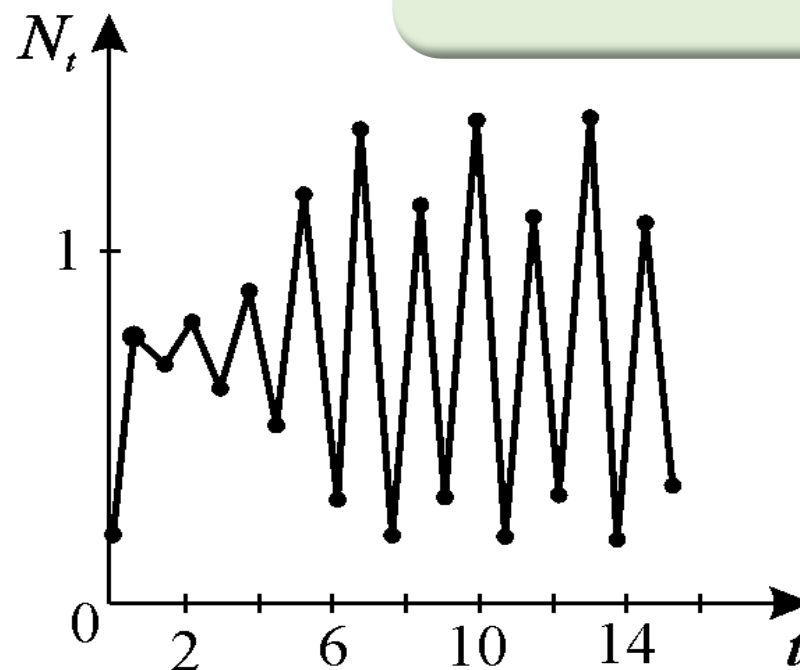
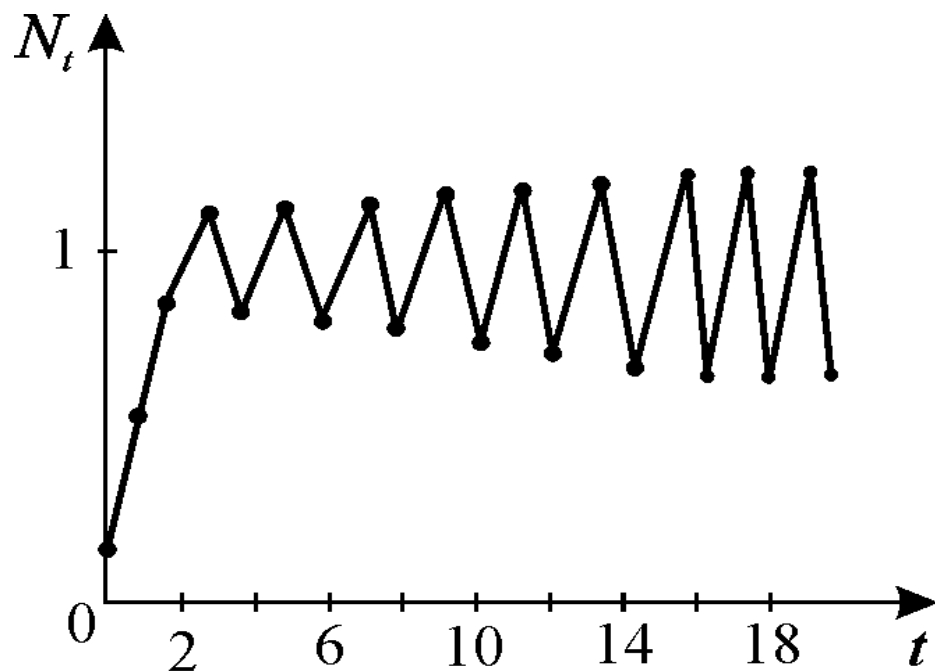
$1 < r < 2$   
затухающие  
колебания

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

Равновесие устойчиво,  
если  $0 < r < 2$

# Динамика численности популяции

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

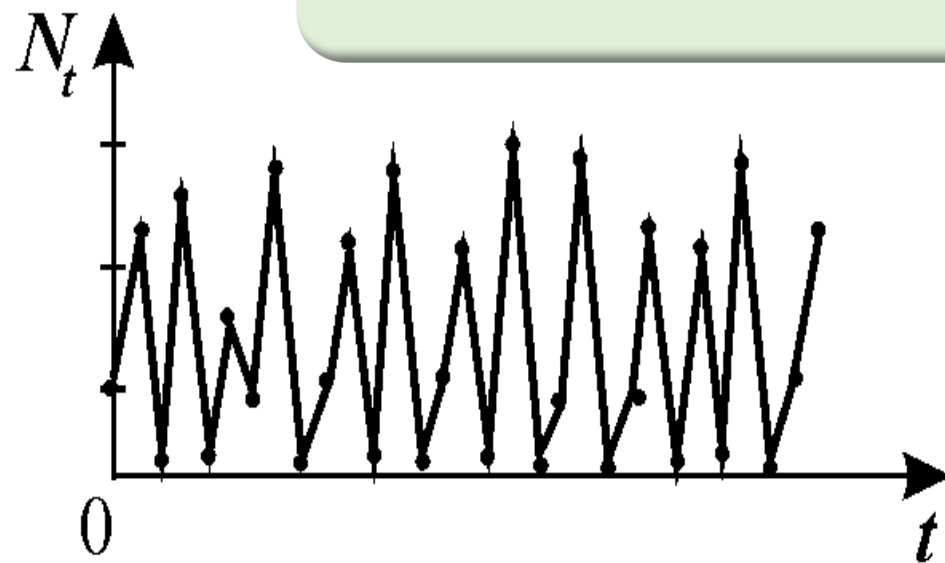
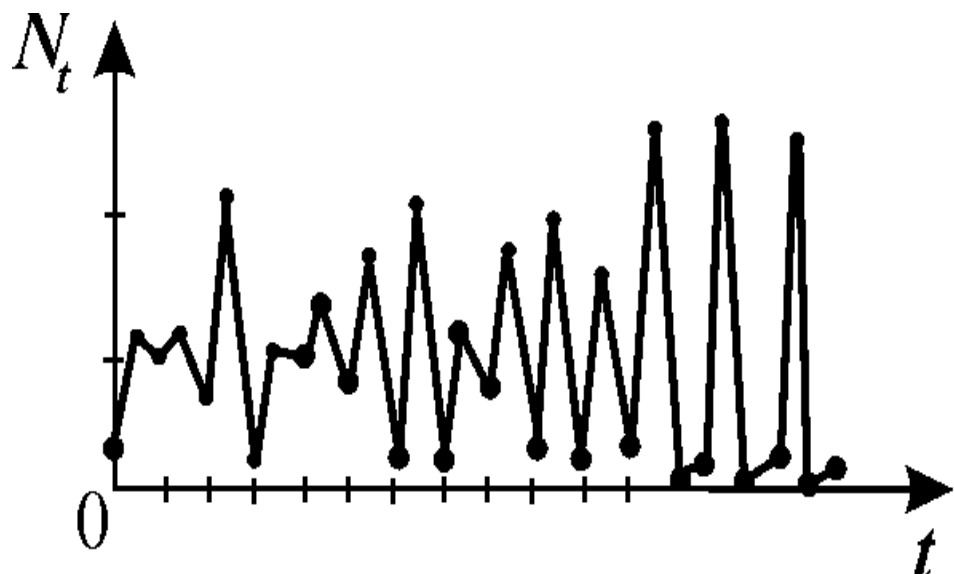


$2 < r = r_2 < 2,526$  – двухточечные циклы

$r_2 < r < r_c$  – циклы длины 4, 8, 16, ...,  $2k$

# Динамика численности популяции

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}$$

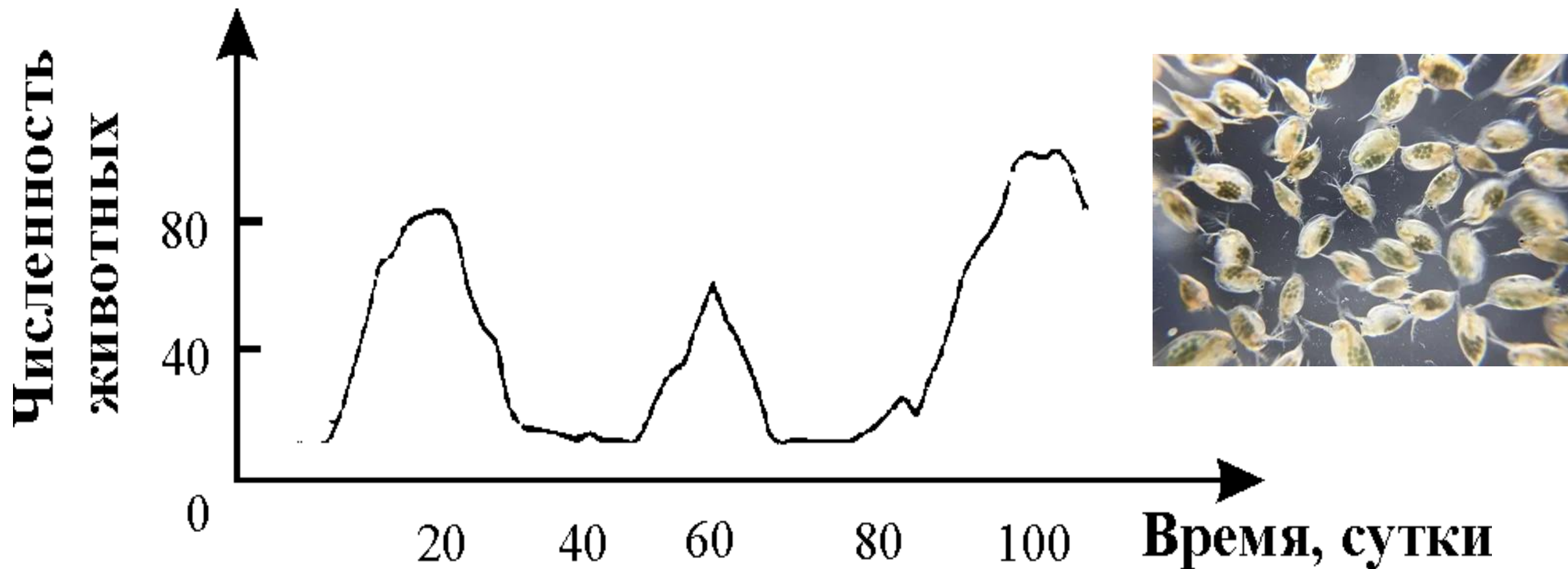


При  $r > r_c = 3,102$  **решение зависит от начальных условий.**  
Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения*

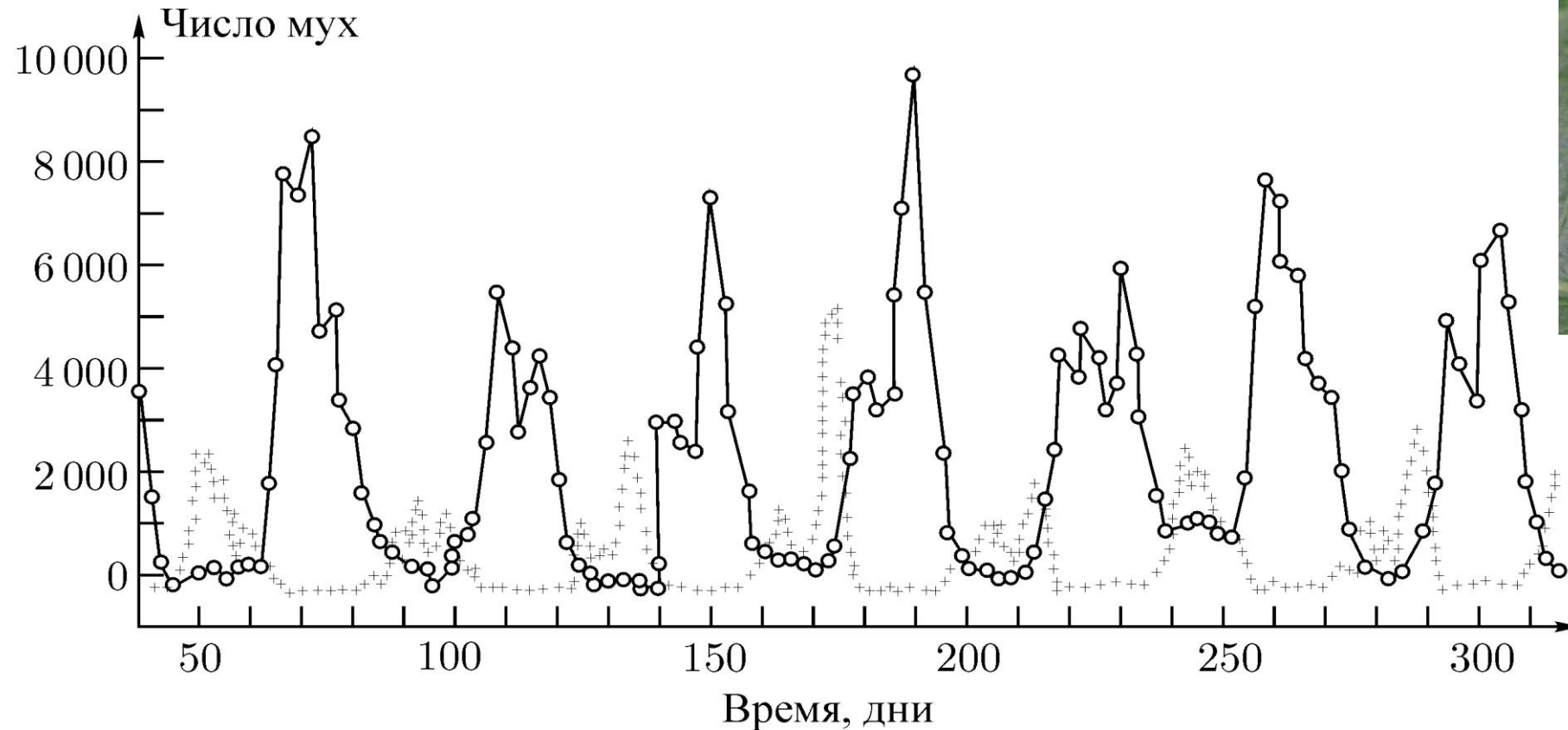
# Численность поголовья овец на острове Тасмания (*Davidson, 1938*)

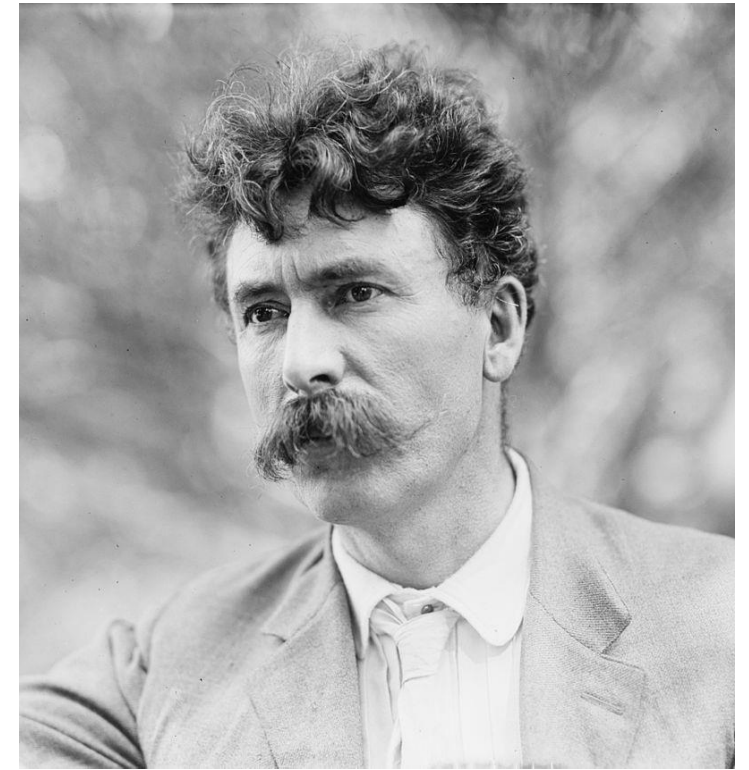
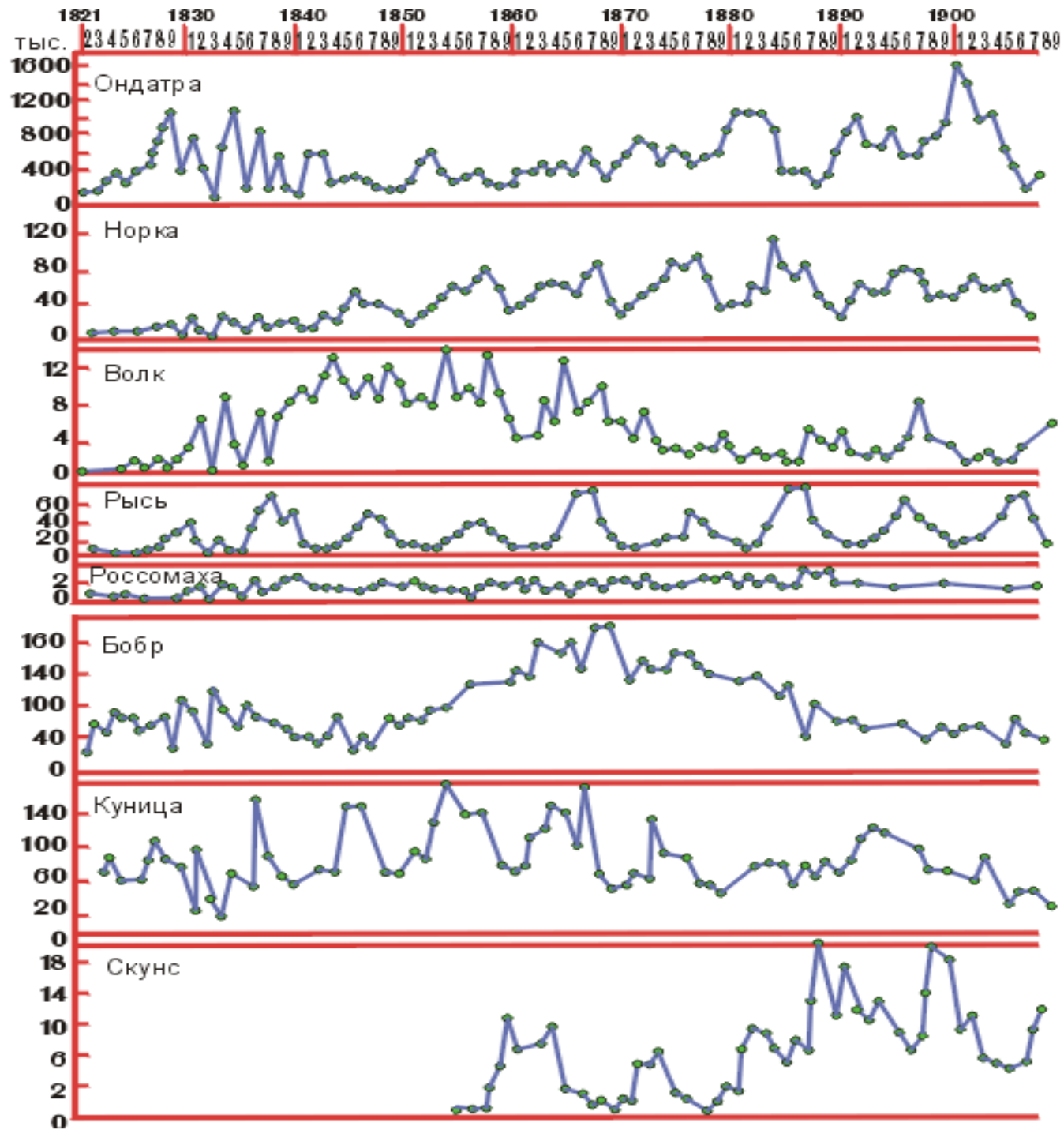


# Изменение численности *Daphnia magna* (Frall, 1943)



# Численность мух *Lucilia* в популяционном ящике (Nicholson, 1954)





Ernest Thompson Seton  
(1860-1946)

Кинетические кривые численности  
пушных зверей по данным  
компании Гудзонова залива.  
(Сетон-Томсон, Торонто, 1911)

# Причины, обуславливающие тип динамики популяции:

- Собственные свойства популяции
- Изменение параметров окружающей среды
- Взаимодействие особей

# Матричные модели популяций



Популяции, состоящие из особей разных возрастов

# Структура популяции

Популяция может быть структурирована по разным признакам:

- полу
- возрасту
- генотипу
- стадии развития особей

Для людей также по

- образованию
- уровню доходов

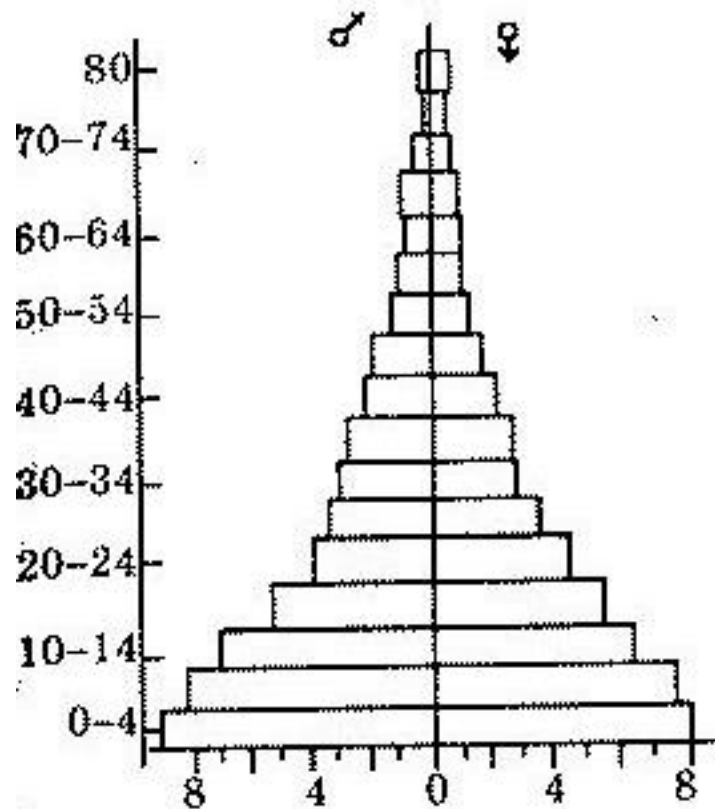


Возрастная и половая структура одной из популяций оленей

Разным группам соответствуют разные показатели рождаемости и смертности

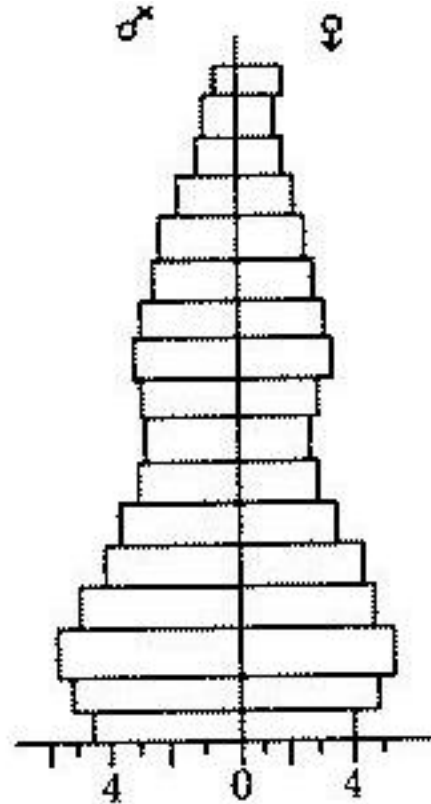
# Возрастная структура народонаселения в 1970 г.

Мексика



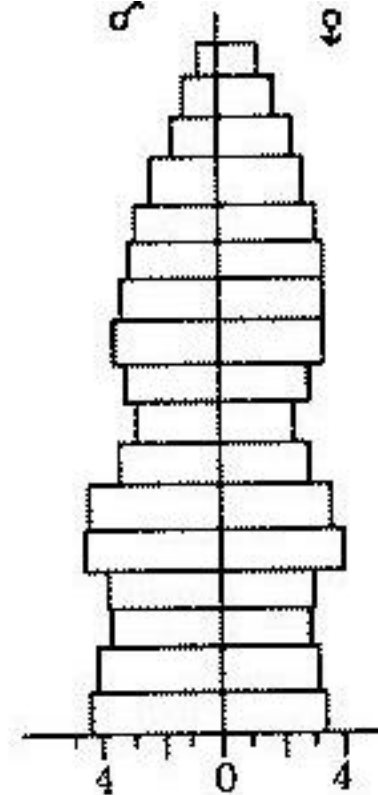
быстро растущая  
популяция

США



медленно растущая  
популяция

Швеция

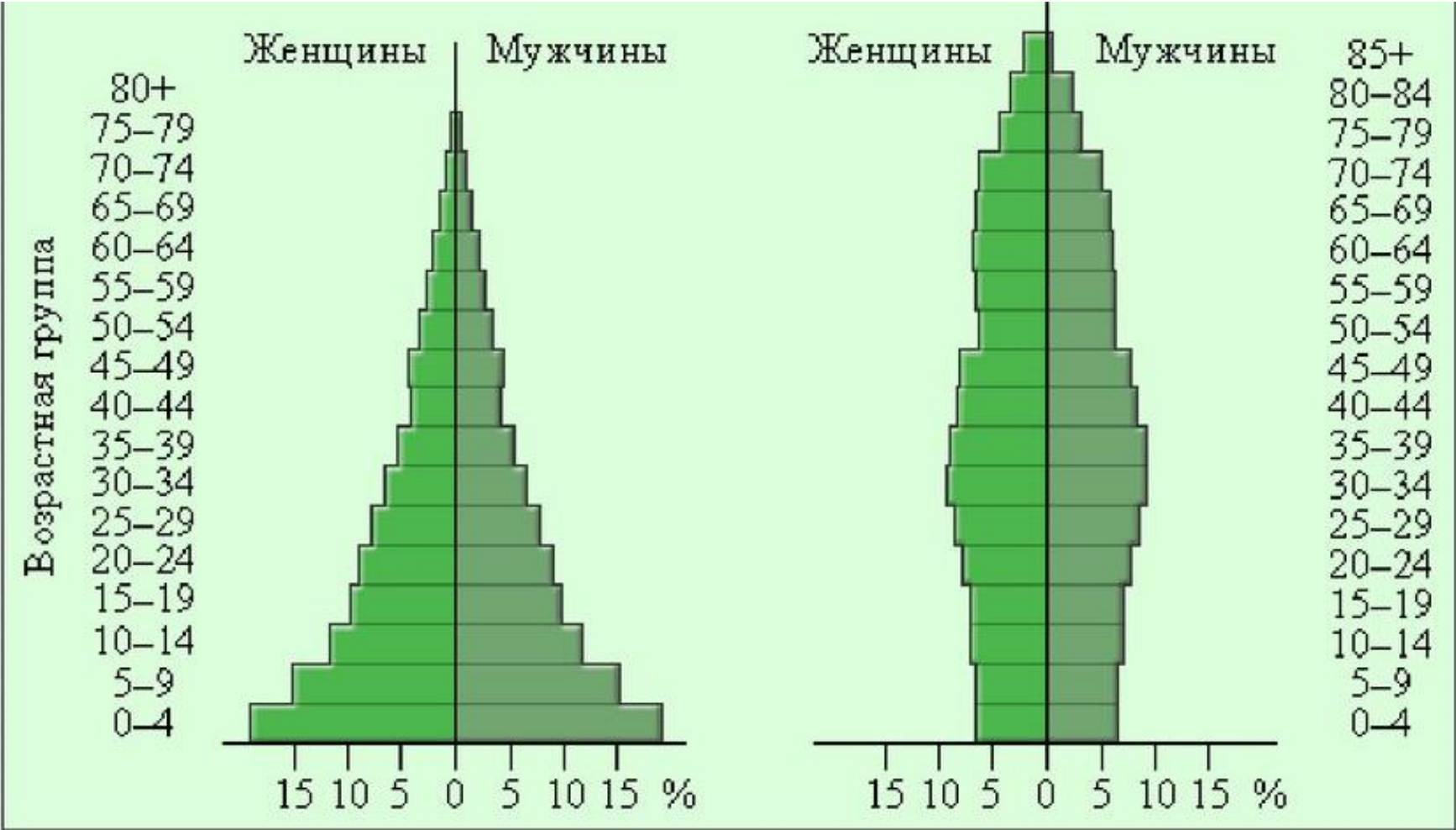


стационарная  
популяция

# Возрастная структура народонаселения в 1995 г.

Афганистан

Бельгия

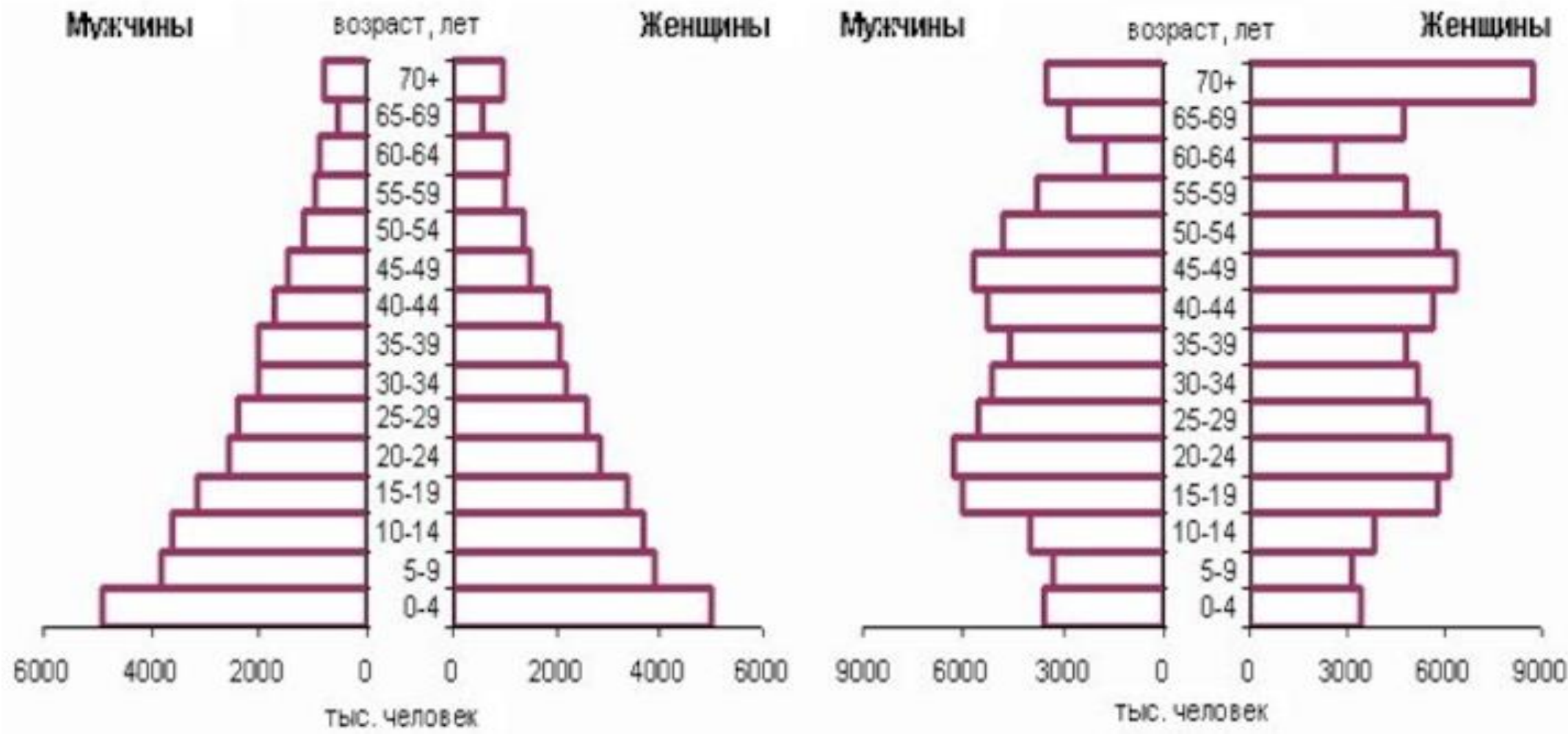


Если рождаемость превышает смертность – популяция растущая, если наоборот – популяция сокращающаяся

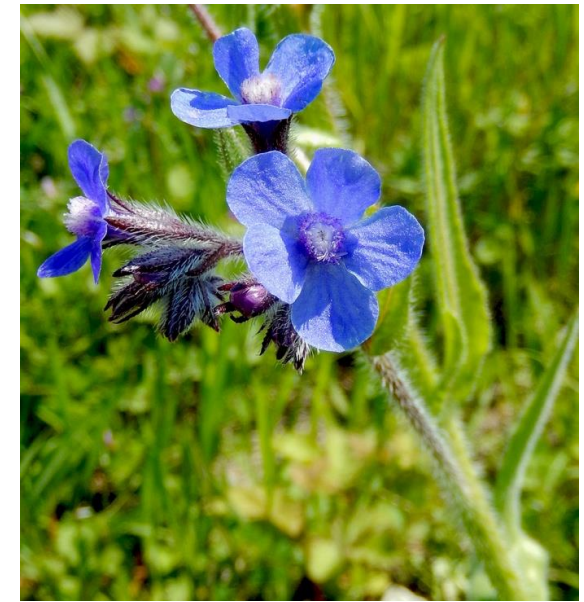
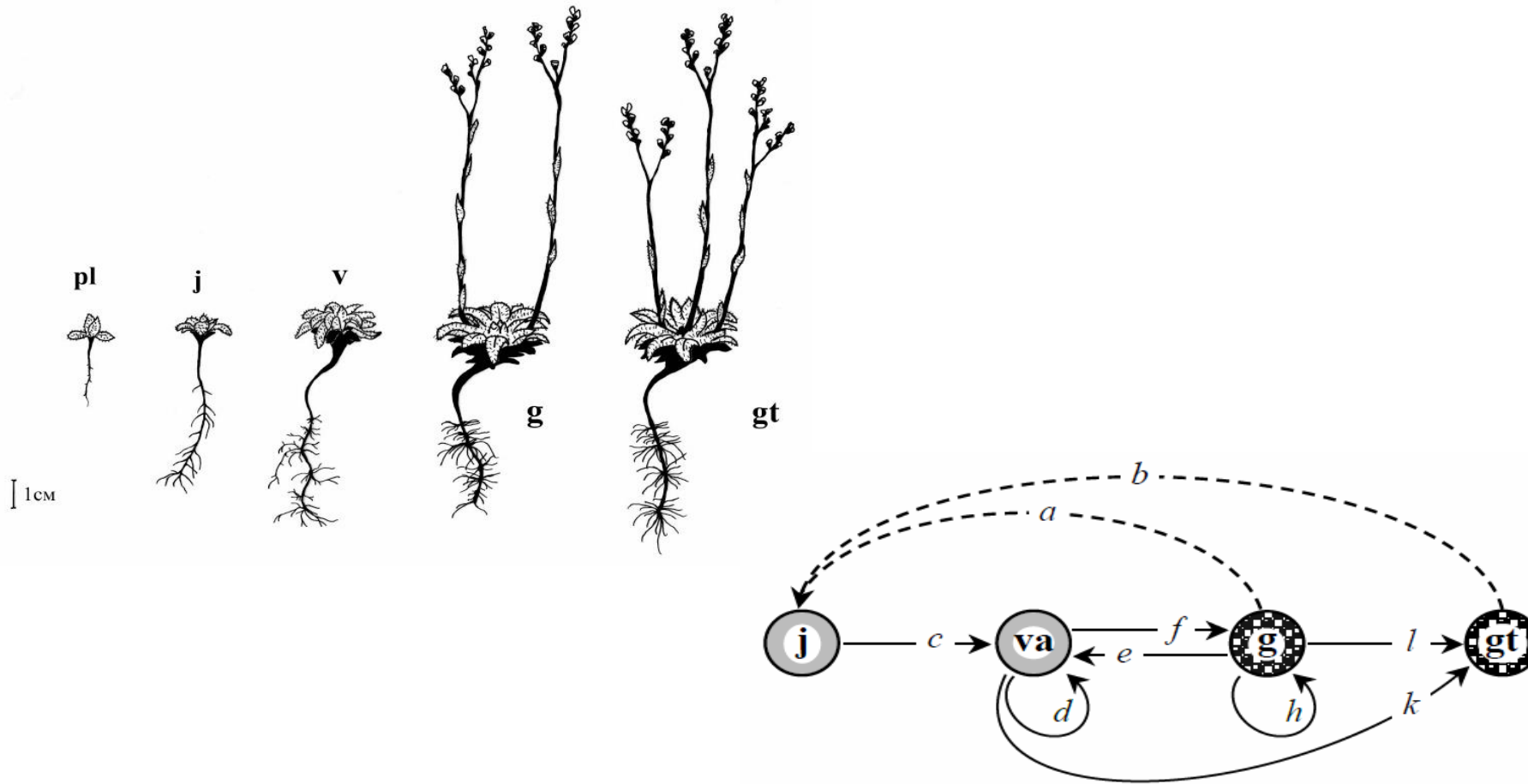
# Возрастная структура народонаселения в России

1897 год

2018 год



# Граф жизненного цикла

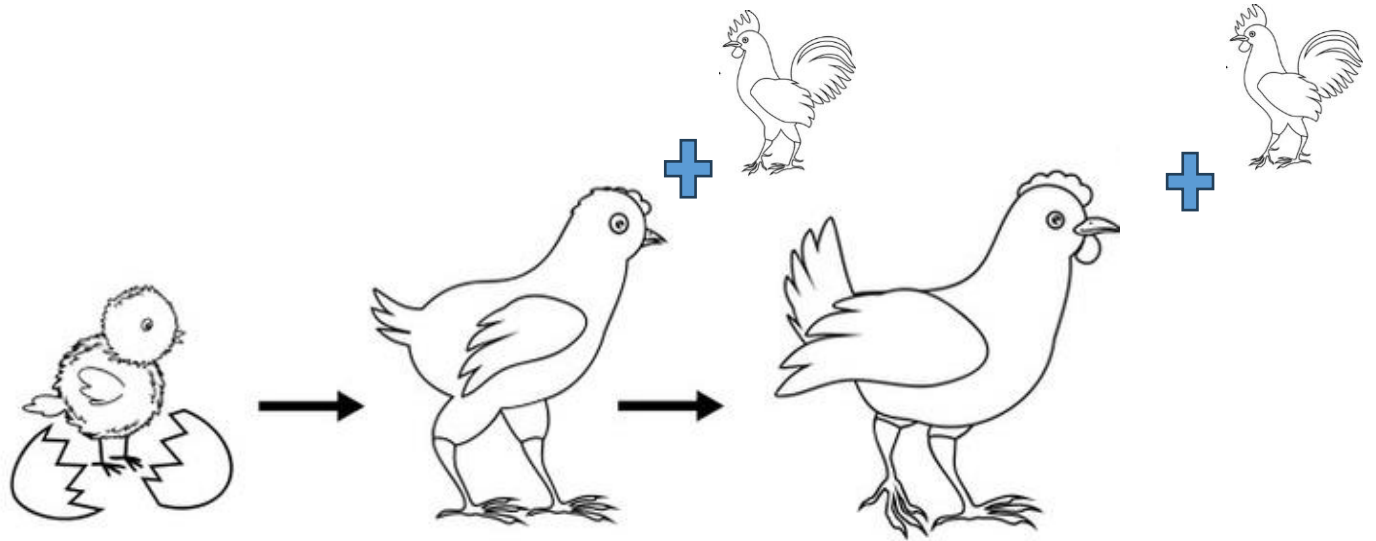


Незабудочник кавказский  
*Eririchium caucasicum*

pl – проростки, j – ювенильные растения, v – взрослые нецветущие  
g – генеративные, gt – генеративные в терминальной стадии.

# Как можно описать граф жизненного цикла?

$$\mathbf{X}(t_0) = \begin{bmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ x_3(t_0) \end{bmatrix}$$



$x_i$  — начальная  
численность  
особей в  $i$ -й  
группе

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & \alpha_2 & \alpha_3 \\ \beta_1 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 \end{bmatrix}$$

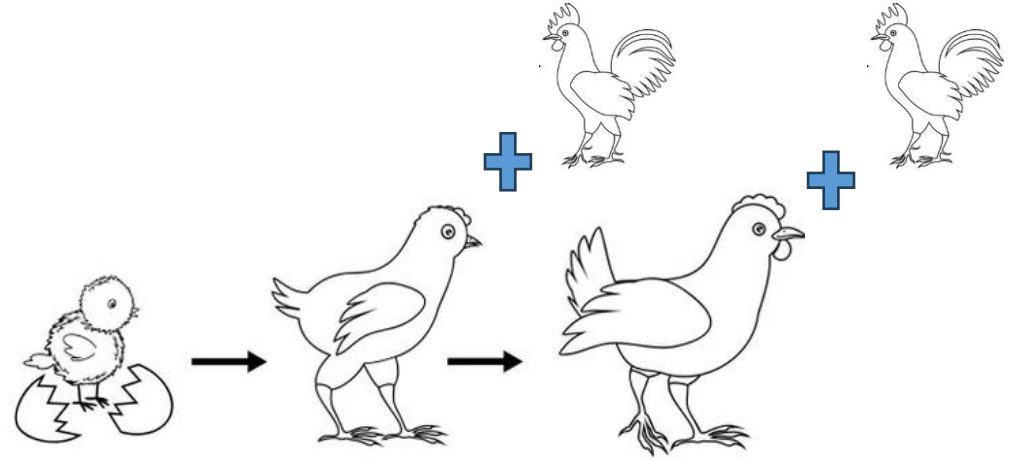
$\alpha_i$  — уровень  
репродуктивных  
способностей

$\beta_i$  — доля выживших  
особей в  $i$ -й группе и  
перешедших в группу  $(i+1)$

Пример

Популяция из 3-х возрастных групп

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



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

$\mathbf{L}$

# Динамика возрастной структуры

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

1 год

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

2 год

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

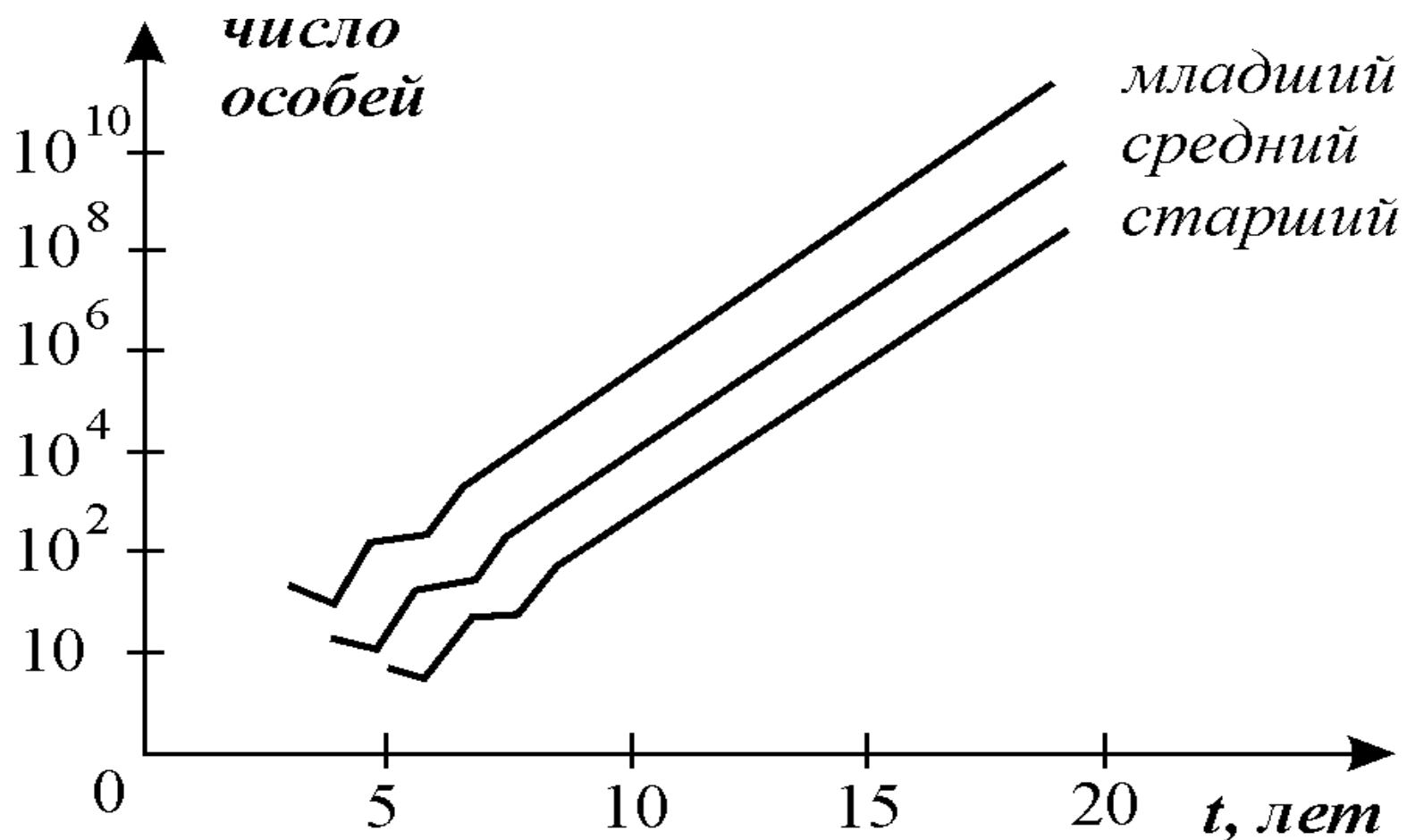
3 год

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

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



(Джефферс, 1981)

# Матричные модели возрастной структуры популяций

Пусть популяция содержит  $n$  возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени  $t_i$  популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$\mathbf{X}(t_i) = \begin{bmatrix} x_1(t_i) \\ x_2(t_i) \\ \dots \\ \dots \\ x_n(t_i) \end{bmatrix}$$

$t_0$  — начальный момент времени

$t_{1,2,\dots,i,\dots}$  — последующие моменты времени

Развитие популяции можно охарактеризовать матрицей

## Матрица Лесли

$$\mathbf{L} = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & \alpha_{k+p} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & \beta_{n-1} & 0 \end{vmatrix}$$

$\alpha_i$  – уровень  
репродуктивных  
способностей

$\beta_i$  – доля  
выживших  
особей

**Leslie, Patrick H. (1948)**

"Some further notes on the use of matrices in population mathematics"

Biometrika, 35(3–4), 213–245.

Численность популяции в момент времени  $t+1$  зависит от численности в момент времени  $t$

$$\mathbf{X}(t + 1) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t)$$

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

Число особей возрастной  $i$ -й группы в момент времени  $t+1$  вычисляется как

$$x_i(t+1) = \beta_{i-1} \cdot x_{i-1}(t) \quad \text{при } i \geq 2$$

Как вычислить число новорожденных особей  $x_1(t_1)$ ?

Их количество зависит от начальной численности  $\mathbf{X}(t_0)$  и уровня репродуктивности  $\alpha_i$ ,

$$x_1(t_1) = \alpha_1 x_1(t_0) + \alpha_2 x_2(t_0) + \dots + \alpha_n x_n(t_0) = \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i(t_0)$$

$\alpha_i$  – коэффициент рождаемости для  $i$ -й возрастной группы

$$1 \leq i \leq n$$

Если репродуктивной способностью обладают не все возрастные группы, а только часть от  $k$  до  $k + p$ , то число новорожденных особей  $x_1(t_1)$  можно вычислить как

$$x_1(t_1) = \alpha_k x_k(t_0) + \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0) = \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0)$$

$\alpha_i$  – коэффициент рождаемости для  $i$ -й возрастной группы

$$k \leq i \leq k + p$$

# Правила перехода из одной возрастной группы в следующую

Предположим, что

- от групп  $k, k+1, \dots, k+r$  появляется потомство в группе 1,
- за единичный промежуток времени особи  $i$ -й группы переходят в группу  $i+1$ ,
- часть особей от каждой группы погибает

## Вторая компонента

Необходимо учесть два процесса:

- переход особей, находившихся в момент  $t_0$  в первой группе, во вторую
- возможную гибель части из этих особей

$$x_2(t_1) = \beta_1 x_1(t_0)$$

$$0 < \beta_1 < 1$$

## 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

Считаем, 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 из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

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

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

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

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

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

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

Матрица Лесли

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

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

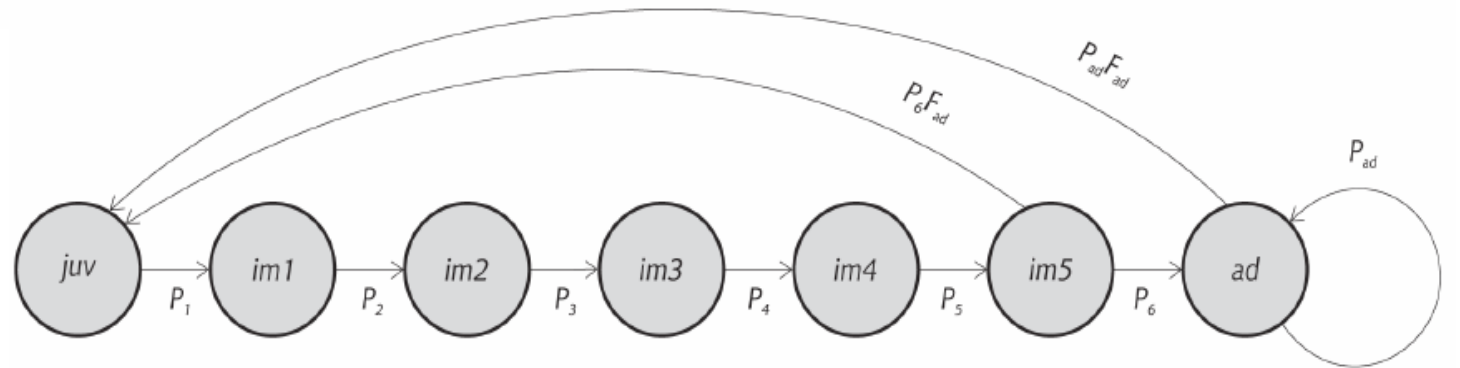
$$\mathbf{X}(t_2) = \mathbf{L}\mathbf{X}(t_1) = \mathbf{L}\mathbf{L}\mathbf{X}(t_0) = \mathbf{L}^2\mathbf{X}(t_0)$$

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

# Жизненный цикл белоплечего орлана

Матрица Лесли

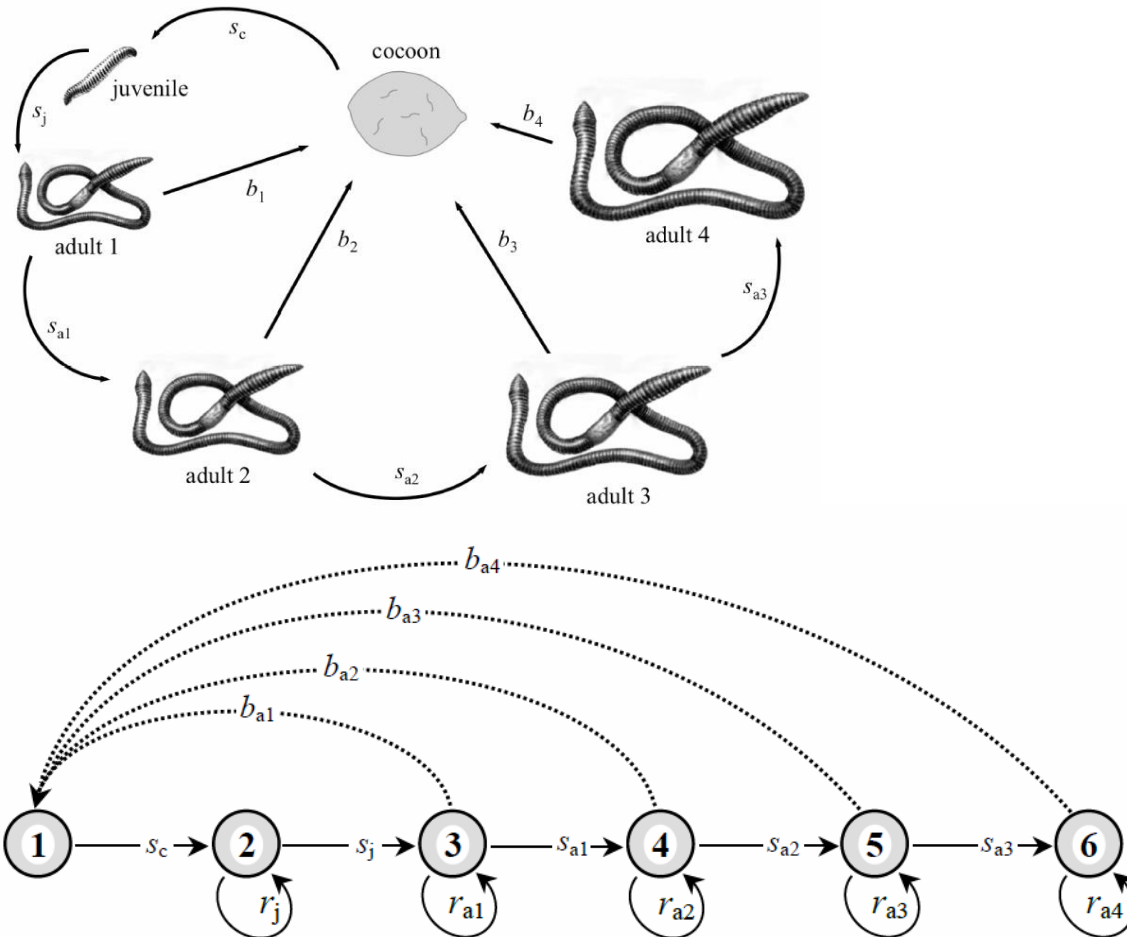
$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 F_{ad} & P_{ad} F_{ad} \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_6 & P_{ad} \end{pmatrix}.$$



Граф жизненного цикла белоплечего орлана  
*Haliaeetus pelagicus*

*im*- взрослые, не способные размножаться

# Жизненный цикл пашенного червя



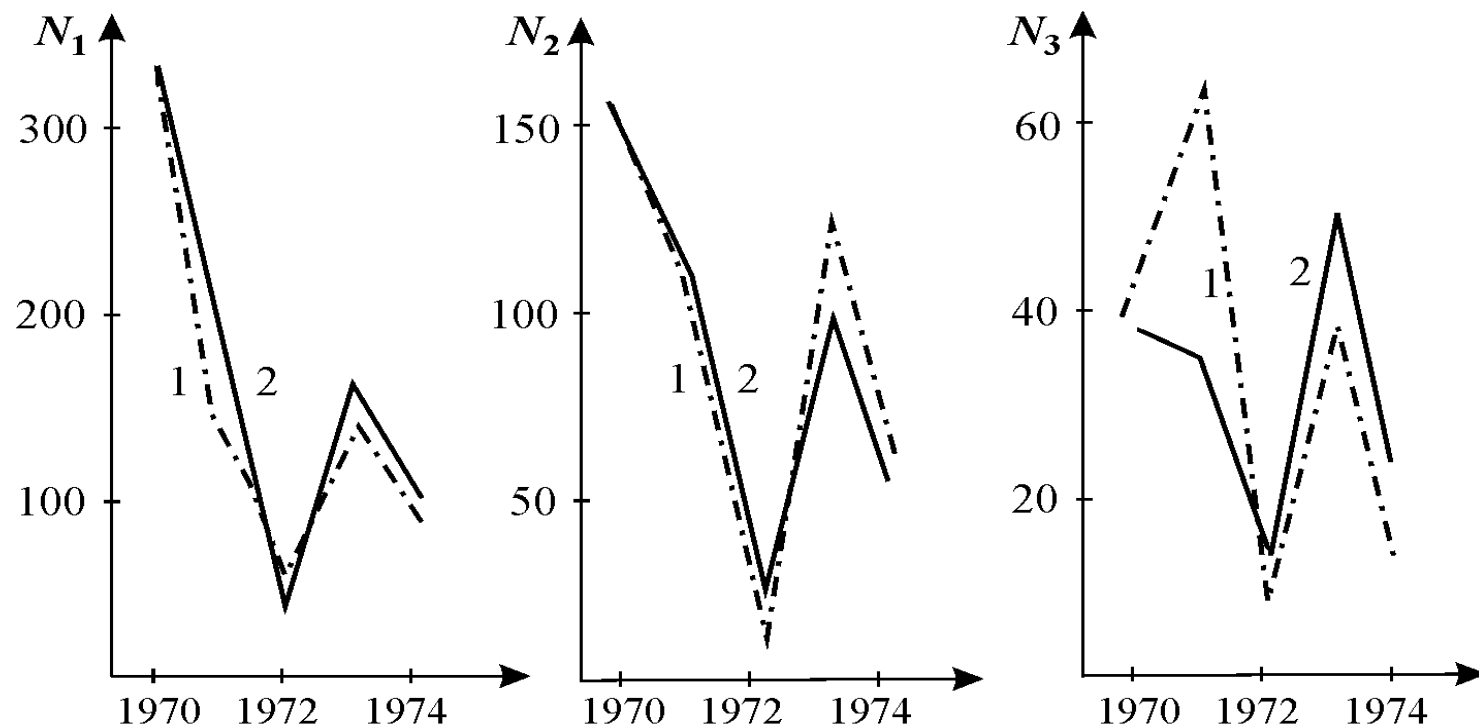
Матрица Лесли

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

$r$  — константа вероятности спаривания  
группы 3-6 — репродуктивные

Граф жизненного цикла пашенного червя *Aporectodea caliginosa*

# Динамика численности ценопопуляции овсеца *Helictotrichon* для различных возрастных групп



проростки,  
прегенеративные  
и генеративные  
особи

субсенильные  
особи

сенильные  
особи

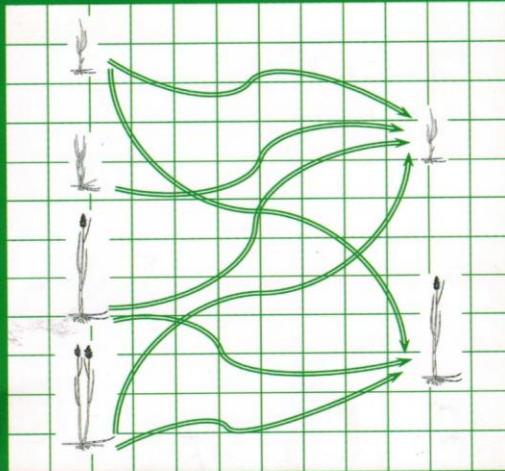
(Розенберг, 1984)

1 - эмпирические  
данные  
2 - прогноз по  
модели Лесли



# Матричные модели в популяционной биологии

## МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ



Д.О. Логофет  
Н.Г. Уланова



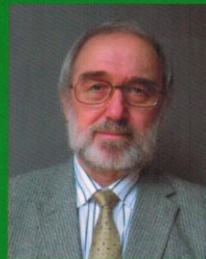
## МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Учебное пособие

Д.О. Логофет, Н.Г. Уланова

Эта книга о том, как *матрицы* и *графы* – математические сущности – выражают биологическое знание о популяции растений или животных в форме *матричной модели* и как модель, настроенная по данным экспериментов или наблюдений, дает количественные характеристики изучаемой популяции, т.е. служит инструментом сравнительной демографии данного биологического вида.

Приложение содержит необходимые сведения из теории матриц, изложенные в достаточно простой и доступной форме, которая не требует специальной математической подготовки.



Д. О. Логофет, главный научный сотрудник Лаборатории математической экологии Института физики атмосферы РАН, доктор физико-математических наук, профессор.

Н. Г. Уланова, профессор кафедры геоботаники Московского государственного университета, доктор биологических наук.

Логофет Дмитрий  
Олегович

Уланова Нина  
Георгиевна