МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ 2002г., том 14, номер 12, стр. 11-22

ТРИ ИСТОЧНИКА И ТРИ СОСТАВНЫЕ ЧАСТИ ФОРМАЛИЗМА ПОПУЛЯЦИИ С ДИСКРЕТНОЙ СТАДИЙНОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРАМИ

© *Д.О. Логофет*

Институт физики атмосферы РАН, Москва

Работа поддержана грантом INTAS, проект №01-0527

Для построения модели динамики популяции растений, которые различаются по хронологическому возрасту и стадии онтогенеза, предложен формализм, отличный от матричного описания, предлагавшегося ранее для популяций, особи которых классифицируются по двум основаниям. Формализм реализован для популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens* – многолетнего растения, доминирующего в травяном ярусе на лесных вырубках, – и проекционная матрица модели построена как набор многих демографических и онтогенетических параметров. Характерные свойства этой матрицы исследованы в общем случае; получено выражение для репродуктивного потенциала популяции с заданными параметрами. Показано, что равновесная стадийно-возрастная структура может утрачивать свойство «левостороннего возрастного спектра», которое традиционно проверяется в наблюдениях.

THREE SOURCES AND THREE CONSTITUENTS OF THE FORMALISM FOR A POPULATION WITH DISCRETE AGE AND STAGE STRUCTURES

D.O. Logofet

Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow

To construct a dynamic model for a population of plants which differ in their chronological age and ontogenetic stage, a formalism is proposed which is distinct from a matrix description suggested earlier for populations whose individuals are classified with respect to two bases. The formalism is realized for a population of woodreed *Calamagrostis canescens*, a perennial species dominating in the grass layer of felled forest areas, and the model projection matrix is constructed as a set of 21 demographic and ontogenetic parameters. Characteristic properties of the matrix are investigated in the general case; an expression is deduced for the reproductive potential of a population with given parameters. It is shown that the equilibrium age-stage structure may lose "left-sidedness of the age spectrum", a property that is traditionally checked in observations.

Введение

С тех пор, как Патрик Хольт Лесли опубликовал свои основополагающие статьи «об использовании матриц в популяционной математике» [1–2], матричные модели динамики популяции с дискретной возрастной структурой накопили солидную историю исследований и приложений и превратились уже в самостоятельный раздел теоретической популяционной биологии. Среди многочисленных направлений, вдоль которых шло ослабление и расширение – довольно строгих и ограниченных – постулатов классического формализма Лесли (см., например, обзоры в [3–5]), одно из наиболее ранних и популярных в приложениях связано с

именем Леонарда П. Лефковича, который для «применения в тех экологических исследованиях, где возраст особей обычно неизвестен», предложил классифицировать особей популяции не по их хронологическому возрасту, а по стадии развития [6]. Соответствующая матрица демографических параметров популяции (*проекционная матрица*) была названа *матрицей Лефковича*, а некоторые, связанные с ней математические задачи (в частности, задачу о репродуктивном потенциале) удалось решить лишь в последние годы [7].

Более позднее направление возникло из потребности учитывать в описании структуры популяции не только возраст особей, но и другой – существенный и наблюдаемый/измеримый показатель – размер, физиологический статус, фенотип и т.п., значения которого тоже считались дискретными [8–9]. Соответствующая классификация особей по двум основаниям оказывалась соответственно «двумерной»: состояние популяции описывалось уже не вектором, а (прямоугольной) матрицей, и проекционная матрица популяции приобретала блочную структуру. Для изучения свойств таких моделей были решены задачи о неразложимости и о спектре блочной матрицы [10–11].

В настоящей работе названные выше формализмы послужили теоретическими источниками для построения модели динамики популяции, особи которой различаются по возрасту и стадии онтогенеза. Новый формализм отличается от матричного описания, предлагавшегося ранее для популяций, особи которых классифицируются по двум основаниям. «Три составные части» этого формализма: способ описания статуса популяции, уравнения динамики и качественные (асимптотические) свойства их решений, – созданы и изучены на примере популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens* – многолетнего растения, которое обычно доминирует в травяном ярусе на месте вырубленных ельников травяных, ельников черничных-сфагновых, березняков и сосняков сфагновых [12].

1. Формальное описание структуры популяции и уравнения ее динамики

Традиционные ботанические представления разбивают онтогенез растения на следующие, различимые в наблюдениях, последовательные стадии: проросток (**pl**), ювенильное (**j**) растение, имматурное (**im**), виргинильное (**v**), генеративное (**g**), субсенильное (**ss**) и сенильное (**s**). В наблюдениях установлено, что у вейника седеющего *Calamagrostis canescens* стадии могут длиться разное количество лет, причем виргинильное состояние достигается за одно лето [12]. Хронологический возраст особей принято измерять в годах, и если уравнения динамики призваны выражать текущее состояние популяции через состояние в предыдущий год, то стадии, длящиеся менее года, из уравнений исключаются. По этой причине и согласно наблюдениям, состояние популяции в момент времени t, т.е. ее *стадийно-возрастная структура*, описывается матрицей $\boldsymbol{X}$, состоящей из 4 строк и 6 столбцов:

$X(t)=$

1	2	3	4	5	6	Возраст / Стадии
v^1	v^2	v^3				**v**
	g^2	g^3				**g**
		ss^3	ss^4	ss^5		**ss**
			s^4	s^5	s^6	**s**

, (1)

и содержащей в своих ячейках численности (абсолютные либо относительные) соответствующих стадийно-возрастных групп (верхний индекс указывает хронологический возраст особей в годах). Пустые клетки означают, что соответствующая стадия обычно не наблюдается в дан-

ном возрасте. Например, по данным Улановой и др. [12], численности стадийно-возрастных групп, усредненные по всем пробным площадкам, таковы:

$X_{av}=$

1		3	4	5	6	Возраст / Стадии
418	233	15				v
	79	4				g
		8	8	1		ss
			1	3	2	s

. (1′)

Стадийно-возрастная структура популяции может изменяться во времени в результате онтогенеза особей и их вегетативного размножения согласно схеме, представленной на рис. 1 [12]. Если каждой стрелке схемы отвечает свой специфический коэффициент выживания, размножения или онтогенетического перехода, зависящий от стадии и возраста, и если эти коэффициенты обозначить латинскими буквами a, b,..., x, y, z (исключая i, j, k, l, o, но сохраняя t – не путать с обозначением времени), то простейшие уравнения динамики принимают следующий вид:

$$\begin{aligned}
v^1(t+1) &= av^2(t) + bv^3(t) + c\,g^2(t) + d\,g^3(t) + e\,ss^3(t),\\
v^2(t+1) &= f\,v^1(t),\\
v^3(t+1) &= g\,v^2(t),\\
g^2(t+1) &= h\,v^1(t),\\
g^3(t+1) &= m\,v^2(t) + n\,g^2(t),\\
ss^3(t+1) &= p\,v^2(t) + q\,g^2(t),\\
ss^4(t+1) &= r\,v^3(t) + s\,g^3(t) + t\,ss^3(t),\\
ss^5(t+1) &= u\,ss^4(t),\\
s^4(t+1) &= v\,ss^3(t),\\
s^5(t+1) &= w\,ss^4(t) + x\,s^4(t),\\
s^6(t+1) &= y\,ss^5(t) + z\,s^5(t),
\end{aligned} \qquad (2)$$

с 21 положительным параметром. При этом параметры f, g,..., y, $z \le 1$ априори по своему биологическому смыслу и, кроме того, $f+h\le 1$, $g+m+p\le 1$, $n+q\le 1$, $t+v\le 1$, $u+w\le 1$.

2. Матричная форма уравнений динамики стадийно-возрастной структуры

В традиционных моделях динамики возрастной или стадийной структуры состояние популяции описывается вектором(-столбцом) $\boldsymbol{x}(t)$, а динамика – векторно-матричным уравнением вида

$$\boldsymbol{x}(t+1)=\boldsymbol{L}\boldsymbol{x}(t), \quad t=0,1,2,\ldots , \qquad (3)$$

где $\boldsymbol{L}$ – так называемая *матрица Лесли* [1–2], или *проекционная матрица* в более общем случае [3–5]. Уравнение (3) имеет решение

$$\boldsymbol{x}(t)=\boldsymbol{L}^t\boldsymbol{x}(0), \quad t=0,1,2,\ldots ,$$

т.е. позволяет проецировать любое начальное состояние популяции $\boldsymbol{x}(0)$ в будущее на любое количество шагов t (при допущении, что демографические параметры остаются неизменными). Определенные математические свойства матрицы $\boldsymbol{L}$ и классическая теорема Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц позволяют установить существование и вычислить конкретный вид предельного распределения

$x^*=\lim_{t\to\infty}x(t)$.

Структуру популяции x^* называют *равновесной*; при такой структуре скорость роста (или убыли) модельной популяции максимальна и определяется *доминантным* собственным числом матрицы L (см., например, [4–5, 13]).

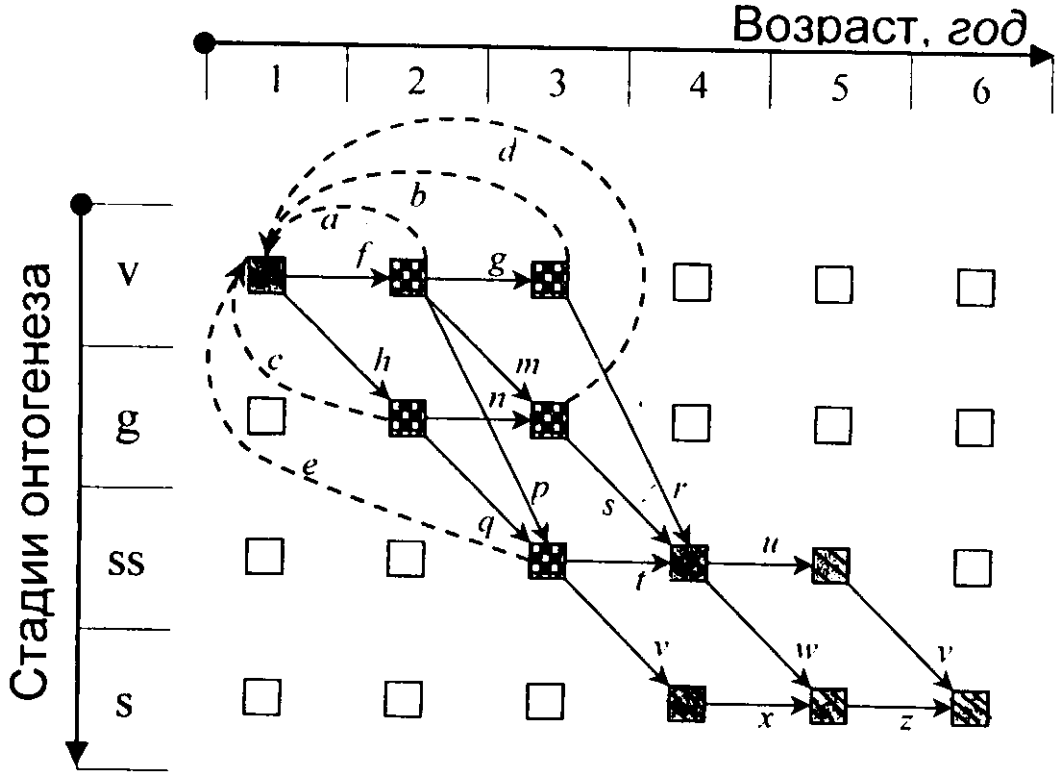


Рис.1. Схема жизненного цикла вейника седеющего, учитывающая стадии онтогенеза и хронологический возраст особи при вегетативном размножении. Пустые квадратики соответствуют мнимым (не наблюдавшимся) возрастным состояниям, узорчатые – состояниям, из которых возникают новые особи; сплошные стрелки отвечают старению и онтогенетическим переходам за 1 год, пунктирные – вегетативному размножению.

В свете этих традиций естественно возникает идея обобщить уравнение (3) на случай матричного представления (1), т.е. получить уравнение вида

$$\boldsymbol{X}(t+1)=\boldsymbol{X}(t)\,\boldsymbol{P}, \qquad (4)$$

и определить равновесное состояние популяции и максимальную скорость ее роста. Если проекционная матрица $\boldsymbol{P}=[p_{j,a}]$ имеет размер 6×6, то формализм (4) в принципе допустим с точки зрения стандартного правила размерностей при перемножении матриц. Однако, наряду с размерным соответствием, уравнение (4) должно обладать и соответствием модельным, т.е. отражать схему жизненного цикла (рис. 1) и служить формой записи соответствующих скалярных уравнений (2). Между тем, если расписать уравнение (4) покомпонентно, то станет очевидна его «послойная» структура: в правой части каждого скалярного уравнения, входящего в состав системы (4), т.е. уравнения вида

$$c^a(t+1)=\sum_{j=1}^{6}c^j(t)\,p_{j,a}, \qquad (5)$$

где c – стадия (c = v, g, ss, s), a – хронологический возраст особей (a = 1,..., 6), фигурируют численности только той же стадии c, что и в левой части. Это значит, что формализм (4)–(5)

может описать только вегетативное размножение на стадии v и старение в пределах одной и той же стадии, но принципиально не способен отразить переходы из стадии в стадию, т.е. онтогенез и размножение особей на других стадиях. Аналогичные соображения показывают, что и уравнение

$$\boldsymbol{X}(t+1)=\boldsymbol{P}\,\boldsymbol{\mathcal{X}}(t) \qquad (4')$$

с матрицей $\boldsymbol{P}'$ 4×4 также не способно отразить онтогенетический процесс, идущий одновременно в обоих измерениях 2-мерной схемы жизненного цикла (рис. 1).

Однако реализовать традиции матричных моделей динамики численности популяций оказывается возможным и в данном случае, если представить 4×6 матрицу (2) в виде 24×1 вектора, $\boldsymbol{\mathcal{X}}(t)$, в котором последовательно, группами по 4, записаны численности каждого из 6 возрастов в каждой из 4 стадий, причем возрастным стадиям, отсутствующим в схеме жизненного цикла, соответствуют неизменные нули в определенных компонентах вектора $\boldsymbol{\mathcal{X}}(t)$. Подобный формализм применялся для описания динамики популяции многолетних монокарпных растений с возрастной и размерной структурами [8, 14], эксплуатируемой популяции северных оленей с возрастной и статусной структурами [9], а также аналогичных популяций с возрастной и дополнительной дискретной структурой по иному основанию [3, 5].

Уравнение (4) преобразуется тогда к виду

$$\boldsymbol{\mathcal{X}}(t+1)=\boldsymbol{\mathcal{L}}\boldsymbol{\mathcal{X}}(t), \qquad (6)$$

где матрица $\boldsymbol{\mathcal{L}}$ имеет уже размер 24×24 и специальную блочную конструкцию: скалярные элементы традиционной матрицы Лесли 6×6, отвечающие переходам между 6 возрастными классами, заменяются блоками 4×4, каждый из которых отражает перераспределение особей данного возраста по стадиям, происходящее за 1 год согласно схеме жизненного цикла.

Блочная структура проекционной матрицы $\boldsymbol{\mathcal{L}}$ порождает нетривиальные математические задачи в анализе решений уравнения (6) – в частности, задачи о *неразложимости* и (*им*)*примитивности* матрицы $\boldsymbol{\mathcal{L}}$ и о сохранении доминантного собственного числа матрицы $\boldsymbol{L}$ при ее блочном расширении $\boldsymbol{\mathcal{L}}$ [9–11].

Заметим однако, что в нашем случае (рис. 1) из 24 виртуальных компонент возрастно-стадийного статуса популяции реальными являются лишь 11 (менее половины). Таким образом, если представление (1) удобно своей наглядностью, то его векторная реализация (6) с блочной матрицей $\boldsymbol{\mathcal{L}}$ страдает чрезмерной избыточностью: используется 24×24=576 элементов, из которых лишь 21 нетривиален (21 стрелка на схеме рис. 1) и 11 нулевых имеют нетривиальный смысл (фиксируют отсутствие переходов из компоненты в себя же).

Естественный способ избежать такой избыточности состоит в том, чтобы в представлении матрицы (1) в виде вектора(-столбца) использовать только 11 реальных компонент возрастно-стадийного статуса популяции, упорядочив их лексикографически, например, сначала по стадиям, а внутри стадии – по возрасту:

$$\boldsymbol{X}(t) \Rightarrow \boldsymbol{x}(t) = [v^1,\ v^2,\ v^3,\ g^2,\ g^3,\ ss^3,\ ss^4,\ ss^5,\ s^4,\ s^5,\ s^6\ ]^{\mathrm{T}}. \qquad (7)$$

В нашем примере (1′)

$$\boldsymbol{X}_{\mathrm{av}} \Rightarrow \boldsymbol{x}_{\mathrm{av}} = [418 \quad 233 \quad 15 \quad 79 \quad 4 \quad 8 \quad 8 \quad 1 \quad 1 \quad 3 \quad 2]^{\mathrm{T}}. \qquad (7')$$

Тогда нетрудно убедиться, что представление (7) сводит систему уравнений (2) к векторно-матричному уравнению

$$\boldsymbol{x}(t+1) = \boldsymbol{A}\,\boldsymbol{x}(t),\ \ t = 0,\ 1,\ 2,\ldots\ , \qquad (8)$$

с проекционной матрицей 11×11

$$A=\begin{bmatrix}
0 & a & b & c & d & e & & & & & \\
f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & \\
0 & g & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & \\
h & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & \mathbf{0} & & \\
0 & m & 0 & n & 0 & 0 & & & & & \\
0 & p & 0 & q & 0 & 0 & & & & & \\
0 & 0 & r & 0 & s & t & 0 & & & & \\
 & & & & 0 & 0 & u & 0 & & & \\
 & & & & & v & 0 & 0 & 0 & & \\
 & & & \mathbf{0} & & & w & 0 & x & 0 & \\
 & & & & & & & y & 0 & z & 0
\end{bmatrix}. \qquad (9)$$

Структура матрицы (9) заметно отличается от структуры классической матрицы Лесли и матрицы Лефковича [6–7]. В частности, нулевые элементы на главной диагонали отражают тот факт, что за 1 шаг по времени (1 год) обязательно изменяется возраст каждой особи и потому сохранение статуса, т.е. переход из группы в нее же, невозможен.

Если схему рис.1 рассматривать как ориентированный граф G с 11 вершинами и 21 дугой, то этот граф представляет собой то, что называют *орграф, ассоциированный* с матрицей A (см., например, [13,15–16]). *Сильная связность* ассоциированного с матрицей орграфа (т.е. достижимость любой вершины из любой другой за конечное число переходов) является критерием *неразложимости* матрицы A (см. там же) – свойства, которое выступает формальным признаком определенной целостности в структуре изучаемой системы и формально необходимо для применения теоремы Перрона–Фробениуса. Видно, что орграф G распадается на следующие сильно связные *подграфы*:

$$G_1=\{v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3\}, \{ss^4\}, \{ss^5\}, \{s^4\}, \{s^5\}, \{s^6\}$$

(*тривиальный* подграф, состоящий из одной вершины, считается сильно связным). Это значит, что матрица A имеет на главной диагонали неразложимые квадратные блоки соответствующих размеров, выше которых могут находиться только нулевые элементы, и ее *спектр* (т.е. множество Λ собственных чисел матрицы A) представляет собой объединение спектров этих блоков. Собственное число 1-мерного «блока» совпадает с единственным элементом «блока», который в нашем случае, как показывают строки 7 – 11 матрицы A, равен 0_*

Таким образом, если главную подматрицу, образованную пересечением первых 6 строк и столбцов матрицы A, обозначить через A_1, то из сказанного выше с очевидностью следует, что спектр

$$\Lambda(A)=\Lambda(A_1)\cup\{0\}\cup\{0\}\cup\{0\}\cup\{0\}\cup\{0\}, \qquad (10)$$

т.е. асимптотические свойства решений уравнения (8) целиком определяются спектром подматрицы A_1. Иными словами, максимальная скорость роста и соответствующее ей предельное распределение компонент задаются не всеми 21, а лишь 12 демографическими и онтогенетическими параметрами популяции, связанными с первыми 6 компонентами: v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3, – ее стадийно-возрастной структуры. Остальные компоненты – отвечающие *пострепродуктивным*, т.е. более старым стадийно-возрастным группам с нулевыми коэффициентами размножения, определяются уже однозначно после первых 6 компонент, причем аналогичная си-

туация имеет место и в классических моделях при наличии пострепродуктивных возрастных или стадийных групп.

3. Исследование свойств подматрицы A_1

Ассоциированный с матрицей

$$A_1=\begin{bmatrix} 0 & a & b & c & d & e \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & g & 0 & 0 & 0 & 0 \\ h & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & m & 0 & n & 0 & 0 \\ 0 & p & 0 & q & 0 & 0 \end{bmatrix} \qquad (11)$$

орграф G_1 (который определен 6 вершинами: v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3 орграфа G, рис. 1), содержит простые циклы только длины 2 и 3, н.о.д. которых равен 1. Это значит (см., например, [17]), что матрица A_1 *примитивна*, т.е. в ее спектре есть только одно собственное число максимального модуля.

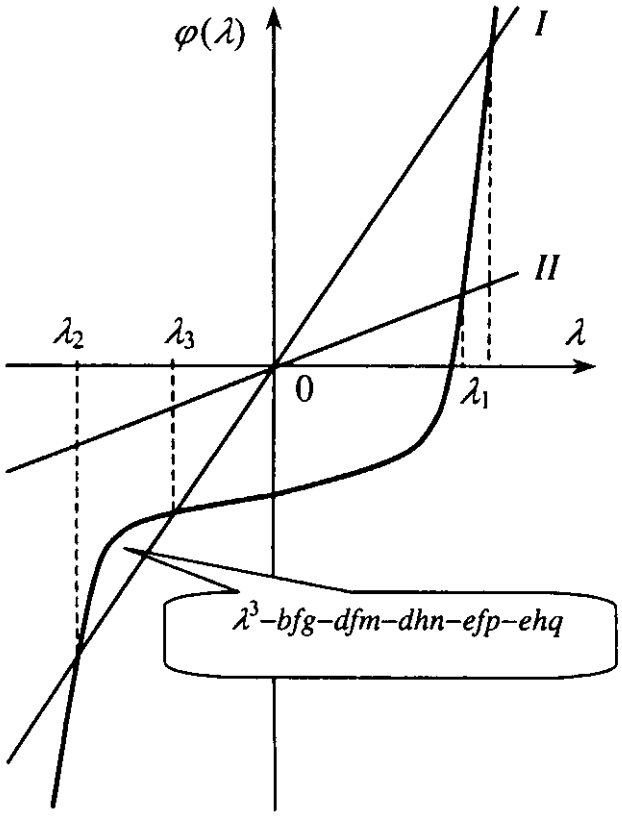


Рис.2. Графическое решение уравнения (13) в плоскости $(\lambda, \varphi(\lambda))$:
I – прямая $\varphi(\lambda) = (af + ch)\lambda$ при достаточно больших a и c;
II– то же при достаточно малом угловом коэффициенте $(af + ch)$.

Можно показать, что характеристический полином матрицы A_1 (11) имеет вид

$$p(\lambda) = \lambda^3 [\lambda^3 - (af+ch)\lambda - (bfg+dfm+dhn+efp+ehq)] \qquad (12)$$

и соответственно корни: $\lambda_0 = 0$ кратности 3 и $\lambda_{1,2,3}$ – корни кубического полинома в квадратных скобках. Если последние рассматривать как корни уравнения

$$\lambda^3-(bfg+dfm+dhn+efp+ehq)=(af+ch)\,\lambda, \qquad (13)$$

то элементарный графический анализ показывает (рис.2), что всегда есть положительный корень λ_1 (положительный и максимальный по модулю согласно классической теореме Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц) и пара корней $\lambda_{2,3}$ – либо отрицательных (в случае *I*), либо комплексно-сопряженных (в случае *II*) с отрицательной вещественной частью.

Поскольку положительный корень только один, отсюда следует, в частности, что величина

$$R(\boldsymbol{A}_1)=1-p(1)=(af+ch)+(bfg+dfm+dhn+efp+ehq) \qquad (14)$$

служит индикатором свойства $\lambda_1=(>,<)\ 1$: (не)равенство справедливо тогда и только тогда, когда соответствующее (не)равенство выполнено для $R(\boldsymbol{A}_1)$ [7]. Общее решение уравнения (8) представляет собой линейную комбинацию показательных функций от t, основаниями которых служат собственные числа матрицы $\boldsymbol{A}$, и потому (а также благодаря примитивности $\boldsymbol{A}_1$) асимптотика решений при $t\to\infty$ определяется свойством *доминантного* собственного числа $\lambda_1=(>,<)\ 1$: при выполнении соответствующего (не)равенства имеет место сходимость $\boldsymbol{x}(t)\to\boldsymbol{x}^*$ $(\infty, \mathbf{0})$, где *равновесная структура* $\boldsymbol{x}^*$ пропорциональна собственному вектору, отвечающему доминантному числу λ_1 .

Поэтому величина $R(\boldsymbol{A}_1)$ может интерпретироваться как *репродуктивный потенциал* популяции с дискретной стадийно-возрастной структурой, растущей или убывающей согласно уравнению (8) с демографическими параметрами (11), аналогично тому, как это имеет место в классической модели Лесли и некоторых ее модификациях [4, 7, 13]. Заметим, что если заданы конкретные значения 12 параметров, то величина $R(\boldsymbol{A}_1)$, в отличие от λ_1 , легко вычисляется в явном виде по формуле (14) и может быть использована в качестве эвристического индикатора адекватности количественных оценок демографических параметров.

Такие стандартные характеристики популяции с дискретной возрастной структурой, как *максимальная скорость роста* (доминантное собственное число λ_1), *равновесная структура* $\boldsymbol{x}^*$ (нормированный доминантный собственный вектор-столбец) и *репродуктивная ценность* групп $\boldsymbol{y}^*$ (нормированный доминантный собственный вектор-строка, см. также [4, 13]), естественно распространяются и на популяцию со стадийно-возрастной структурой. Если имеются количественные оценки демографических параметров, то названные характеристики могут быть вычислены стандартными методами линейной алгебры и теории матриц.

В нашем примере, поскольку временной ряд наблюдений отсутствует, количественные значения параметров модели были получены из предположения, что вектор $\boldsymbol{x}_{\mathrm{av}}$ (7′) численностей стадийно-возрастных групп, усредненных по всем пробным площадкам, представляет собой устойчивое равновесие модели. Тогда условие $\boldsymbol{A}\,\boldsymbol{x}_{\mathrm{av}}=\boldsymbol{x}_{\mathrm{av}}$ порождает 10 независимых уравнений для 21 параметра, и нужны дополнительные условия, чтобы вычислить параметры однозначно. Определить 5 коэффициентов воспроизводства a, b, c, d, e по одному уравнению для компоненты v^1 помогли отношения числа зачатков к числу растений, подсчитанные в наблюдениях отдельно для каждой стадийно-возрастной группы. Оставшиеся 9 уравнений относительно 16 неизвестных параметров последовательно дополнялись допущением, что суммарные «вклады» численности, полученные компонентами-«реципиентами» пропорциональны суммарным численностям соответствующих «доноров», и это привело к следующим точным значениям параметров:

$$A=\begin{bmatrix} 0 & 258/233 & 1 & 126/79 & 1 & 15/8 & & & & \\ 23/418 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & \\ 0 & 15/233 & 0 & 0 & 0 & 0 & & 0 & & \\ 79/418 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & \\ 0 & 179/24232 & 0 & 3/104 & 0 & 0 & & & & \\ 0 & 179/12116 & 0 & 3/52 & 0 & 0 & & & & \\ 0 & 0 & 1/3 & 0 & 1/3 & 5/24 & 0 & & & \\ & & & & 0 & 0 & 1/8 & 0 & & \\ & & & & & 1/8 & 0 & 0 & 0 & \\ & 0 & & & & & 23/72 & 0 & 4/9 & 0 \\ & & & & & & & 1/2 & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}. \qquad (9')$$

Репродуктивный потенциал (14) такой популяции, естественно, равен 1, и $\lambda_1=1$. Сформулированные выше свойства спектра подматрицы A_1 (11) помогают избавиться от «паразитных» мнимых частей при машинном вычислении $\lambda_{2,3}$, так что в данном случае $\lambda_{2,3} = -0.0893, -0.9107$. Равновесная структура x^* есть нормированный вектор x_{av} и, выраженный в процентах,

$$x^*=[54.14 \quad 30.18 \quad 1.94 \quad 10.23 \quad 0.52 \quad 1.04 \quad 1.04 \quad 0.13 \quad 0.13 \quad 0.39 \quad 0.26]^T,$$

а репродуктивная ценность групп (в %)

$$y^*=[12.80 \quad 15.44 \quad 12.80 \quad 22.16 \quad 12.80 \quad 24.00 \quad 0 \quad 0 \quad 0 \quad 0 \quad 0].$$

Видно, что репродуктивная ценность групп, не участвующих в размножении, закономерно нулевая, а максимальную ценность имеет группа ss^3, которая обладает и наибольшим коэффициентом репродукции 15/8 = 1.875.

4. О левостороннем возрастном спектре

Современные системы символьных вычислений позволяют найти и общий вид названных выше характеристик популяционного роста как функций 12 демографических параметров, но выражения получаются весьма громоздкими. Например, выражение для ненормированного правого доминантного вектора r насчитывает – даже после удаления многочисленных символов умножения *, обязательных в машинной алгебре, – свыше полутора тысяч знаков. Однако и в этом случае они не бесполезны. Так, некоторые компоненты r оказываются вполне обозримыми:

$$[r_3, r_5, r_6]=[fg/(fp+hq), \quad (fm+hn)/(fp+hq), \quad 1], \qquad (15)$$

– что позволяет сформулировать определенные методические положения.

Например, в возрастной структуре стабильных и растущих популяций часто наблюдается свойство, получившее название «*левостороннего* возрастного спектра» [18–19]: если возраст откладывать по горизонтальной оси, а численность возрастной группы – по вертикальной, то вершина «пирамиды» численностей, или *возрастного спектра* (не путать со спектром матрицы!), оказывается сильно смещенной влево. В классической модели Лесли этот эффект получает свое крайнее выражение: $r_1>r_2>r_3>...$ [4], т.е. монотонное убывание значений с ростом номера компоненты. Возникает вопрос, выполняется ли аналогичное свойство в расширениях формализма Лесли.

Соотношение (15) позволяет установить, что в данной степени общности «*левосторонняя*» структура может не соблюдаться. Действительно, при любых допустимых значениях параметров в правой части (15), условие $R(A_1)\geq 1$ (неубывания популяции) может быть выполнено за счет достаточно больших значений параметров воспроизводства a,b,c,d,e. При этом дос-

таточно иметь такие оценки остальных параметров, при которых $g \le m \le p$ и $n<q$, чтобы выполнялось условие $r_3<r_5<r_6$, формально противоречащее «левосторонней» структуре в представлении (7).

Заметим однако, что компонентам r_3, r_5, r_6 отвечает на самом деле один и тот же 3-летний возраст особей, но в разных стадиях онтогенеза (**v**, **g** и **ss**). Если теперь наряду с вектором $\boldsymbol{x}(t)$ стадийно-возрастной структуры (7) рассматривать вектор

$$\boldsymbol{a}(t)=[v^1,\ v^2+g^2,\ v^3+g^3+ss^3,\ ss^4+s^4,\ ss^5+s^5,\ s^6]^{\mathrm{T}} \tag{16}$$

агрегированной возрастной структуры, то агрегирование стадийно-возрастных групп по возрастам будет задаваться, очевидно, соотношением $\boldsymbol{a}(t)=\boldsymbol{P}\ \boldsymbol{x}(t)$ с матрицей

$$\boldsymbol{P}=\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \tag{17}$$

размера 6×11. Тогда на любом шаге 6-компонентная возрастная структура вычисляется из 11-компонентной стадийно-возрастной как $\boldsymbol{a}(t+1)=\boldsymbol{PAx}(t)$, и уместен вопрос, будет ли левосторонней такая агрегированная возрастная структура $\boldsymbol{a}$. Ответ положительный, если, например, динамику $\boldsymbol{a}(t)$ можно воспроизвести с помощью одной лишь традиционной матрицы Лесли

$$\boldsymbol{L}=\begin{bmatrix} 0 & b_2 & b_3 & 0 & 0 & 0 \\ l_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & l_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & l_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & l_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & l_5 & 0 \end{bmatrix} \tag{18}$$

размера 6×6. Для точного решения этой задачи, т.е. отыскания 7 возрастноспецифических параметров b_2, b_3 и $l_1,\ldots,l_5$, – необходимо и достаточно, чтобы для матриц (11), (17)–(18) выполнялось равенство

$$P\,A=L\,P\,. \tag{19}$$

Равенство (19) эквивалентно выполнению определенных соотношений типа равенства между исходными параметрами (9), а именно,

$$\begin{aligned} &a=c,\\ &b=d=e,\\ &g+m+p=n+q,\\ &r=s=t+v,\\ &u+w=x,\\ &y=z, \end{aligned} \tag{20}$$

и общий смысл этих соотношений сводится к ограничению стадийной специфичности параметров. В этом случае возрастной спектр стадийно-возрастной структуры, естественно, левосторонний (благодаря свойству матрицы Лесли). В нашем примере (9′) равенства (20) выполняются, за исключением первых двух, – по-видимому, как следствие допущения, принятого при вычислении коэффициентов. Агрегированный возрастной вектор по усредненным данным

$$\boldsymbol{a}_{\mathrm{av}}=\boldsymbol{P}\ \boldsymbol{x}_{\mathrm{av}}=[418 \quad 312 \quad 27 \quad 9 \quad 4 \quad 2]^{\mathrm{T}}$$

и соответствующая относительная возрастная структура (в %)

$$a^*=P\ x^*=a_{av}/\|a_{av}\| \Rightarrow [54.14 \quad 40.41 \quad 3.50 \quad 1.17 \quad 0.52 \quad 0.26]^T,$$

очевидно, левосторонние, однако можно показать на других частных примерах, что при нарушении условий (20) это свойство может также нарушаться.

Иными словами, набор условий (20) является достаточным, но не необходимым условием левостороннего возрастного спектра, который вполне может утрачивать это свойство в двумерном представлении (1) структуры стабильной или растущей популяции. Это значит, что наблюдаемые нарушения левостороннего спектра можно интерпретировать как необходимость учитывать в динамике популяции не только ее возрастную, но и иную – например, стадийную – структуру, и получать таким образом *биструктурную* модель динамики популяции.

Заключение

Построенный матричный формализм динамики популяции с дискретной возрастной и стадийной структурами опирается на традиции теоретических источников в области матричных моделей – модели Лесли, Лефковича и матричного представления популяционной структуры, – однако избавлен от избыточности последнего. Проекционная матрица модели оказывается закономерно разложимой (из-за наличия пострепродуктивных групп), а репродуктивный потенциал популяции, максимальная скорость роста и вектор репродуктивной ценности стадийно-возрастных групп определяются ее главной подматрицей, отвечающей репродуктивным группам. Равновесная стадийно-возрастная структура, или *биструктура*, может утрачивать левостороннее свойство агрегированного возрастного спектра, если стадийная специфичность демографических параметров достаточно сильна.

Демографические и онтогенетические параметры (9′), вычисленные в отсутствие временно'го ряда наблюдений, и соответствующие количественные характеристики популяции являются сугубо гипотетическими, однако они дают формализованное представление о том, как биструктура популяции может влиять на ее динамику. Можно утверждать, например, что при постоянстве параметров невозможен колебательный характер долговременной динамики численностей, так что причины колебаний следует искать в динамике параметров или/и в действии механизмов саморегулирования популяции по численности (которые в данной модели не учитываются). Более детальное изучение механизмов онтогенеза на уровне популяции и более долгий ряд данных по численности могли бы уточнить параметры *биструктурной* модели и превратить ее в адекватный инструмент популяционных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics.// Biometrika, 1945, v.33, p.183–212.
2. *Leslie P.H.* Some further notes on the use of matrices in population mathematics.// Biometrika, 1948, v.35, p.213–245.
3. *Hansen P.E.* Leslie matrix models. In: Csetenyi, A. (Ed.) Papers on Mathematical Ecology, I.– Budapest: Department of Mathematics, Karl Marx University of Economics, 1986, p. 1–139.
4. *Logofet D. O.* Matrices and Graphs. – Boca Raton, FL: CRC Press, 1993.
5. *Caswell, H.* Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation, 2nd ed. – Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2001.
6. *Lefkovitch L.P.* The study of population growth in organisms grouped by stages. //Biometrics, 1965, v.21, p. 1–18.
7. *Логофет Д.О., Клочкова И.Н.* Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы. //Математическое моделирование, 2001 (в печати).

8. *Law, R.* A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size.// Ecology, 1983, v.64, p.224–230.
9. *Csetenyi A.I. and Logofet D.O.* Leslie model revisited: some generalizations for block structures. // Ecological Modelling, 1989, v.48, p. 277–290.
10. *Логофет Д.О.* О неразложимости и импримитивности неотрицательных матриц блочной структуры. // Доклады Академии наук СССР, 1989, т. 308, №1, с.46–49.
11. *Логофет Д.О.* К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами. //Журнал общей биологии, 1991, т.52, №.6, с.793–804.
12. *Уланова Н.Г., Демидова А.Н, Клочкова И.Н., Логофет Д.О.* Структура и динамика популяции вейника седеющего Calamagrostis canescens. Журнал общей биологии, 2002, т.63, №6.
13. *Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
14. *Cook R.E.* Growth and development in clonal plant populations. In: Jackson, J.B.C., L.W. Buss, and R.E. Cook (Eds.) Population Biology and Evolution of Clonal Organisms.– New Haven, CT, USA: Yale Univ. Press, 1985, p. 259–296.
15. *Harary F., Norman R.Z., Cartwright D.* Structural Models: an Introduction to the Theory of Directed Graphs.– New York: John Wiley, 1965.
16. *Робертс Ф.С.* Дискретные математические модели с приложениями к социальным биологическим и экологическим задачам. – М.: Наука, 1986.
17. *Воеводин В. В., Кузнецов Ю. А.* Матрицы и вычисления. – М.: Наука, 1984.
18. *Уранов А.А., Серебрякова Т.И.* Ценопопуляции растений (основные понятия и структуры). М.: Наука, 1978.
19. *Серебрякова Т.И., Соколова Т.Г.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988.

Поступила в редакцию 06.09.01.