Г.Ю.Ризниченко

Модели популяционной динамики

Дискретные модели популяций

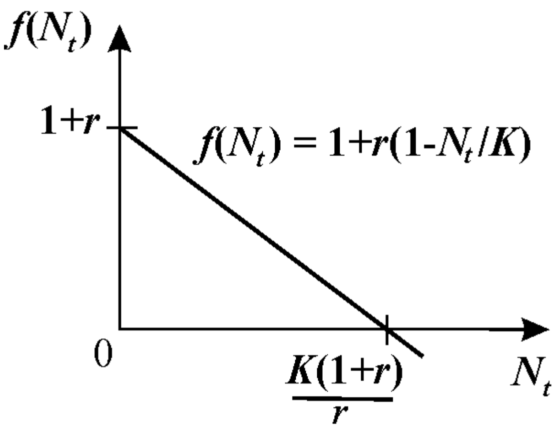
Монотонный и немонотонный рост
Колебания
хаос

Дискретный аналог логистического уравнения

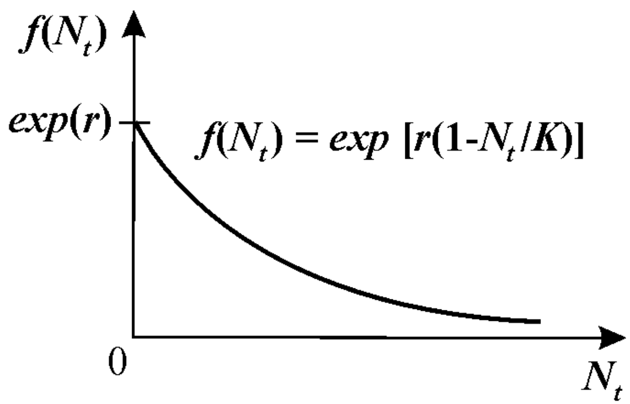
$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - \frac{x}{K})$$

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

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



а

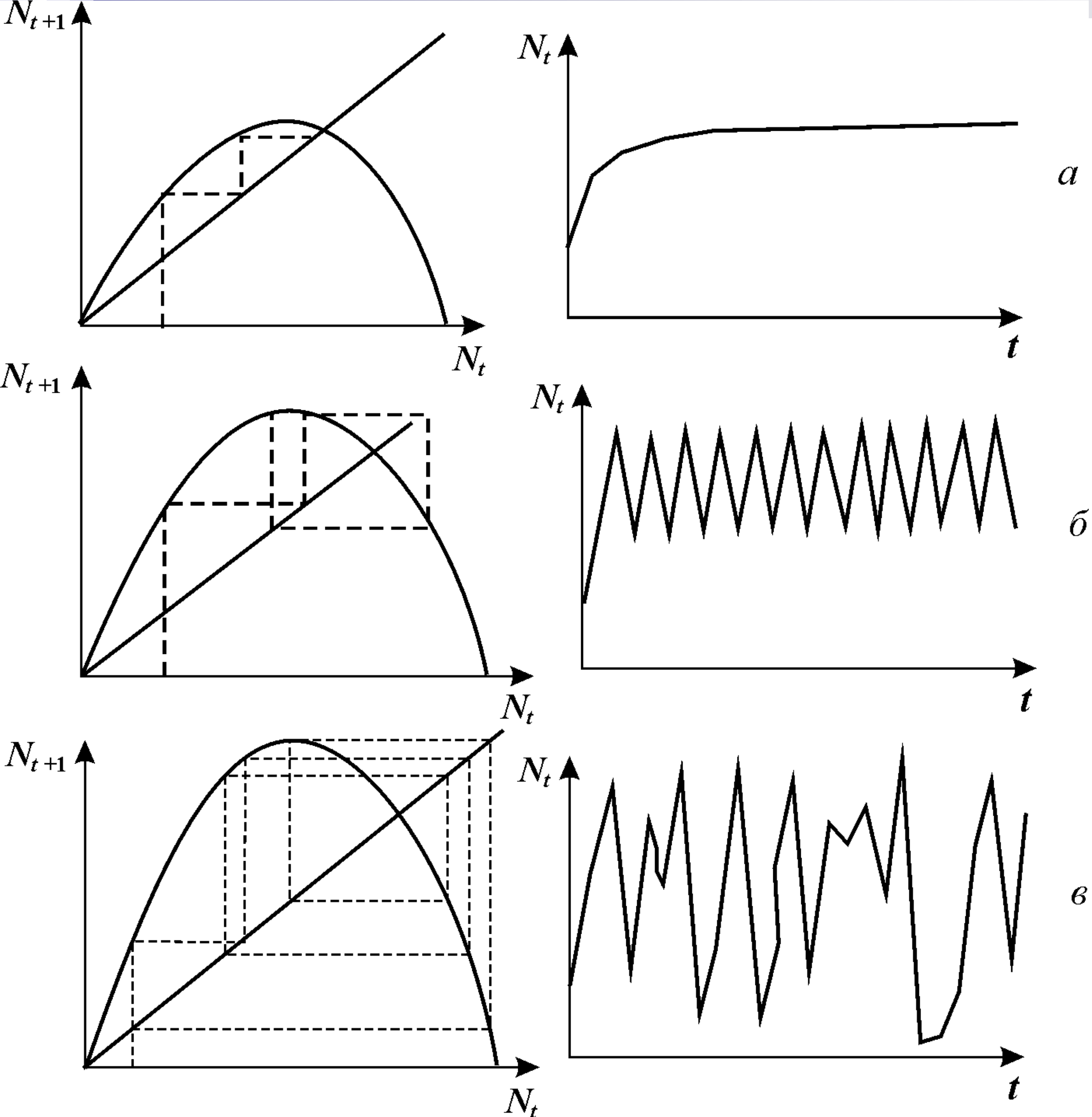


б

(Moran, 1950) для численности насекомых и (Ricker, 1952) для рыбных популяций.

Robert May. 1976. Simple mathematical model with very complicated dynamics. Nature 261, p.459

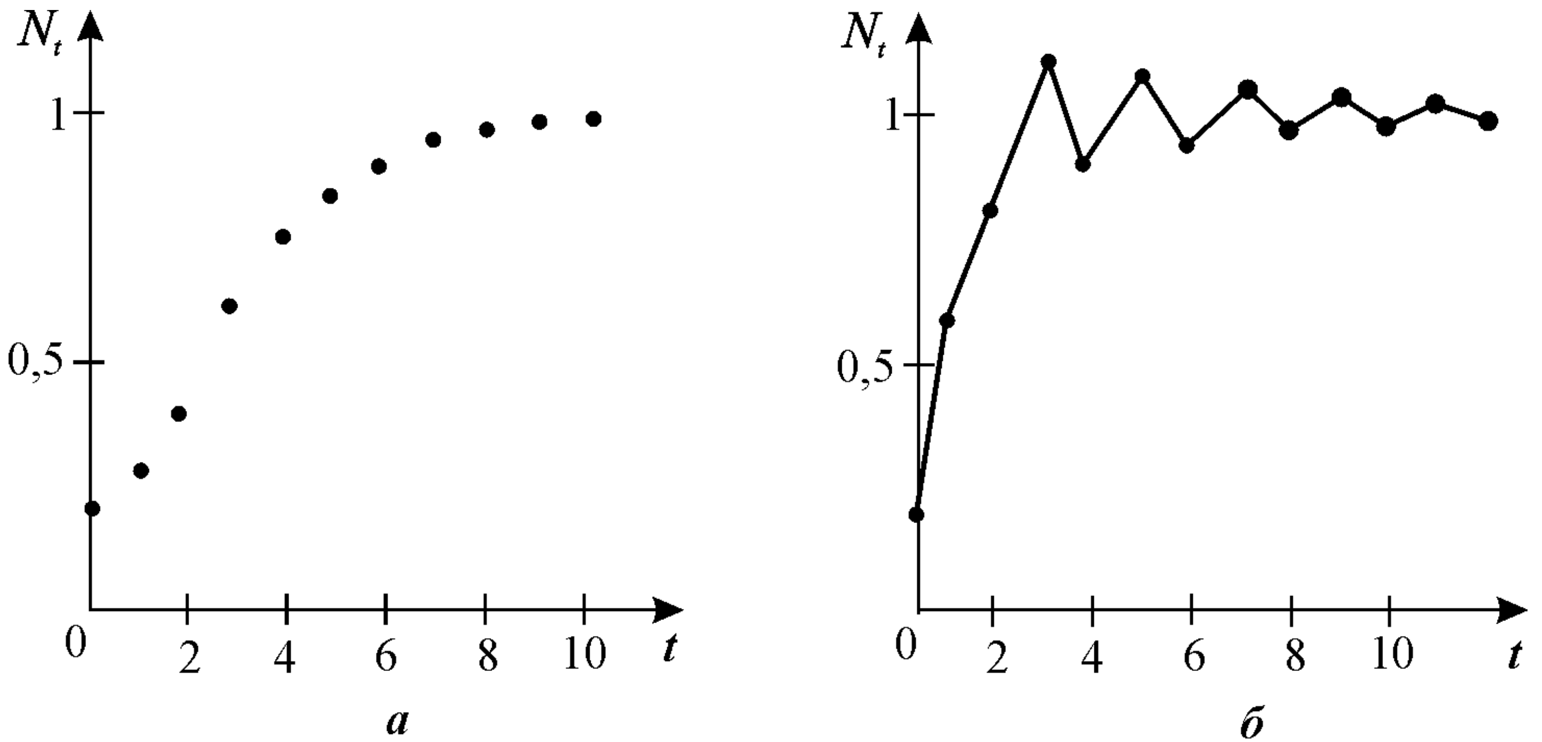
- Вероятно, для всех нас было бы гораздо лучше, если бы не только при обучении или в научной работе, но и в повседневной политической и экономической жизни как можно большее число людей поняло, что простые динамические системы не обязательно демонстрируют простое поведение.



Квадратичное отображение

$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t)$$

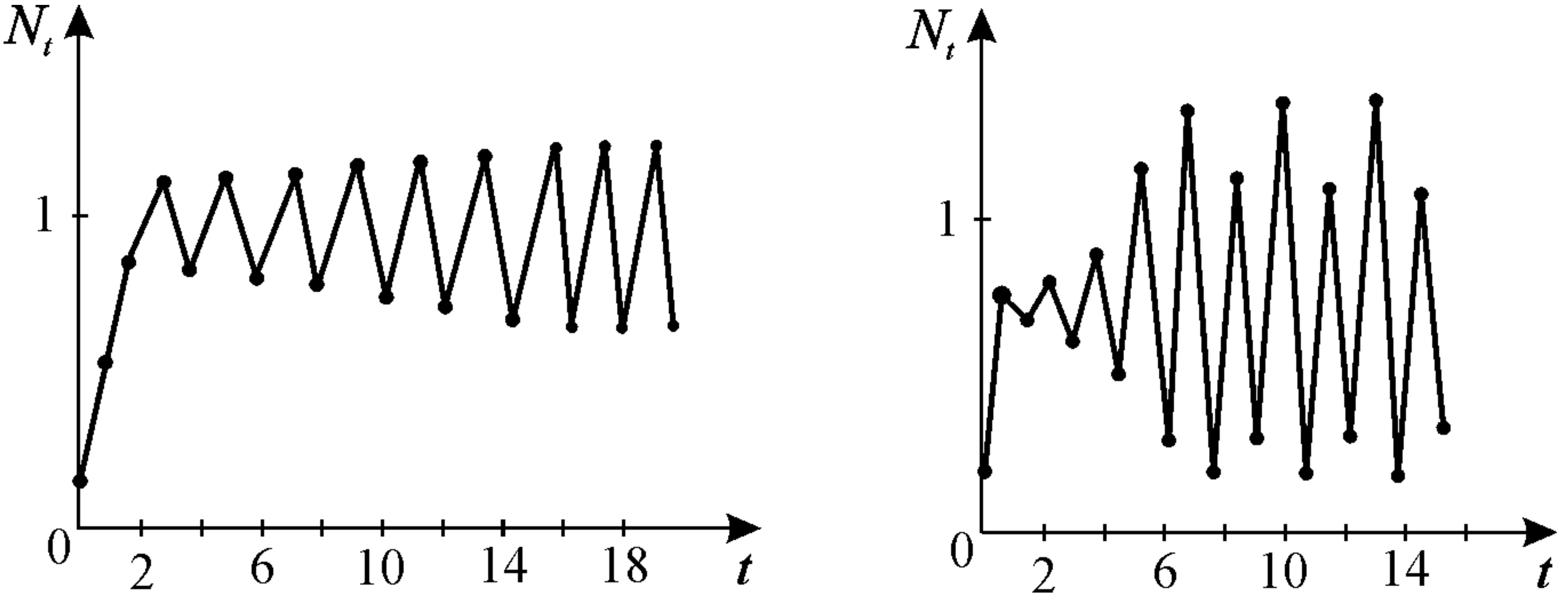
Равновесие устойчиво, если $0<r<2$, решение *монотонно* при $0 < r < 1$ и представляет собой *затухающие колебания* при $1 < r < 2$.



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

при $2 < r = r_2 < 2{,}526$ – *двухточечные циклы*

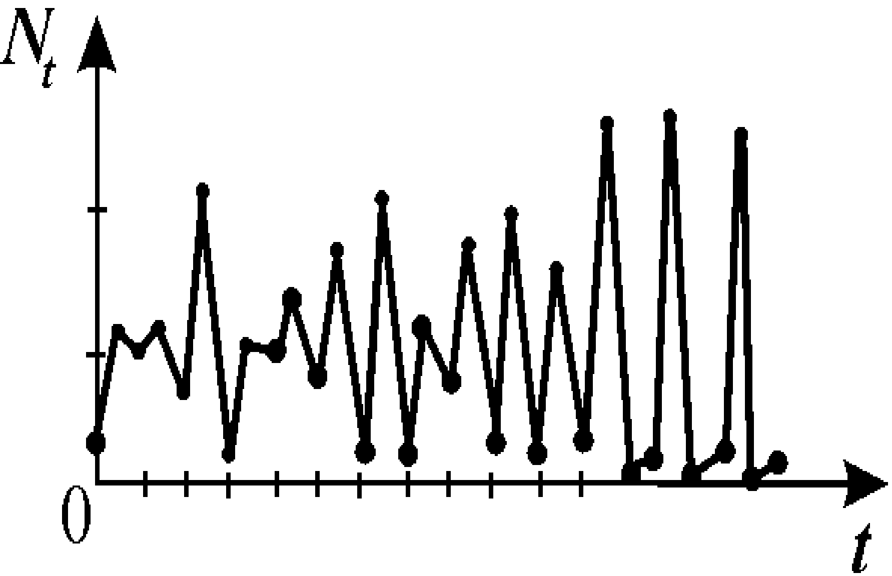
при $r_2 < r < r_c$ появляются *циклы длины 4,8,16,…,2k*.

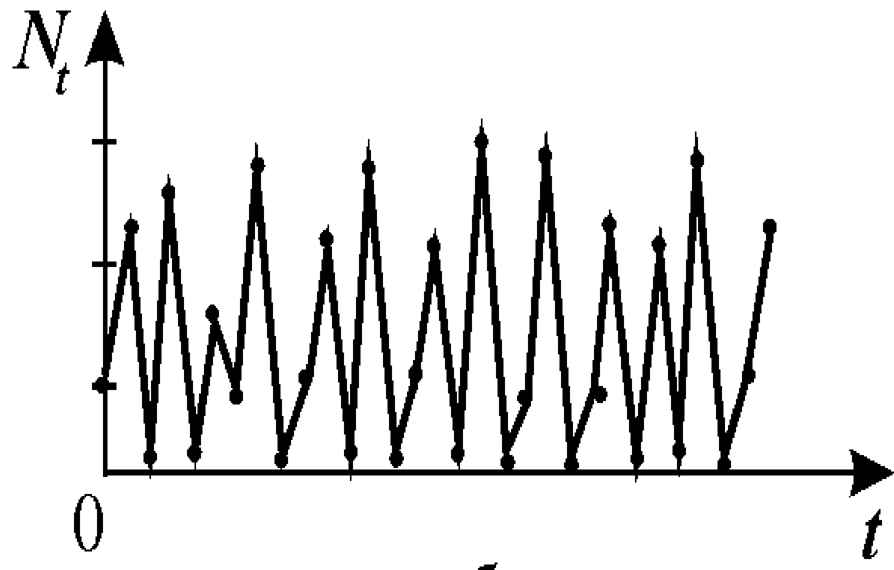


а *б*

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

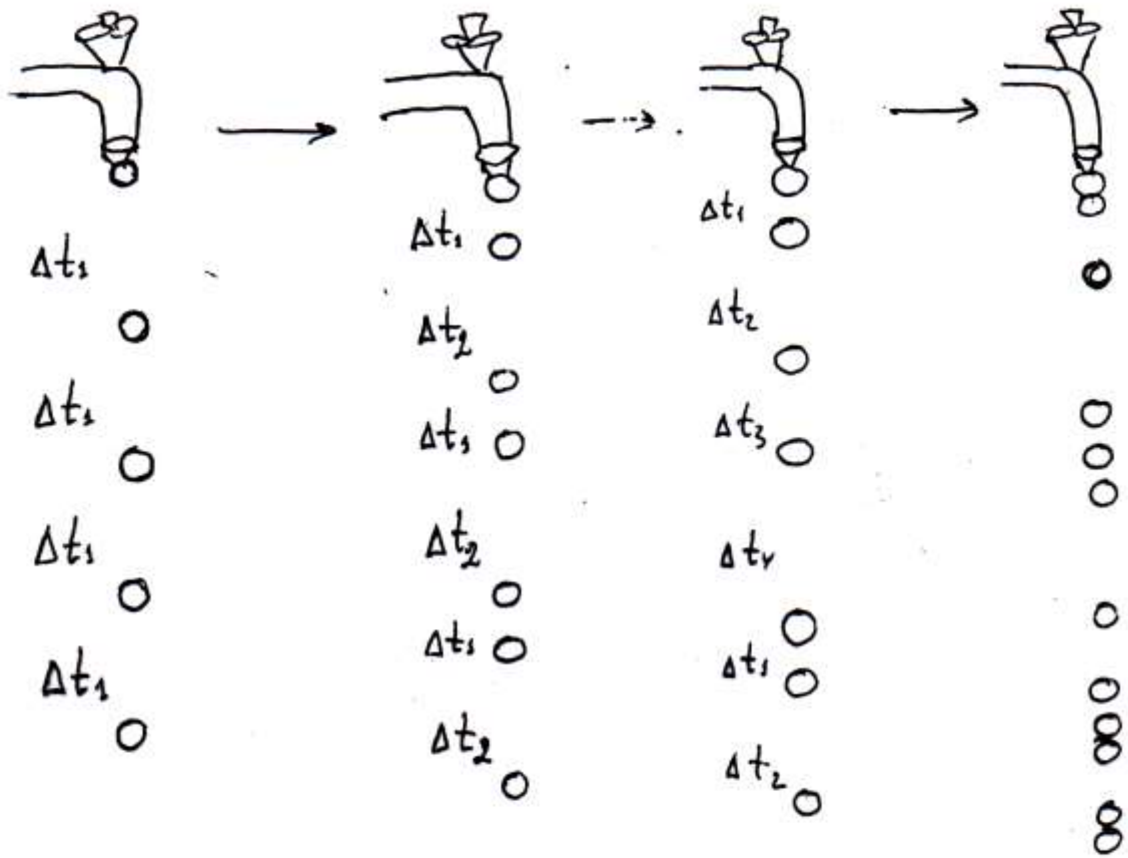
При $r > r_c$=3,102 решение зависит от начальных условий. Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения.*



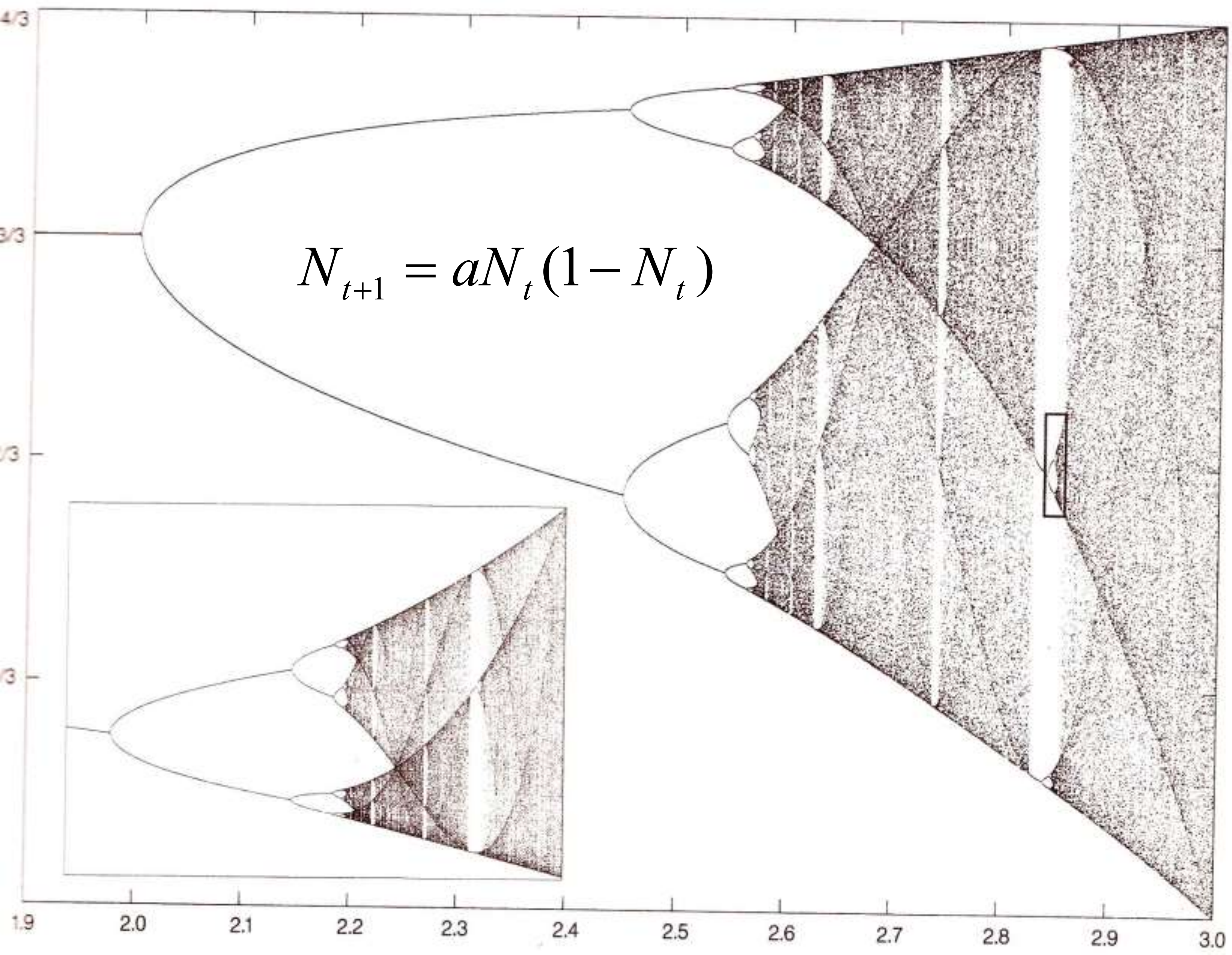


$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{ r(1 - \frac{N_t}{K}) \right\}$$

Переход к хаосу через удвоение периода

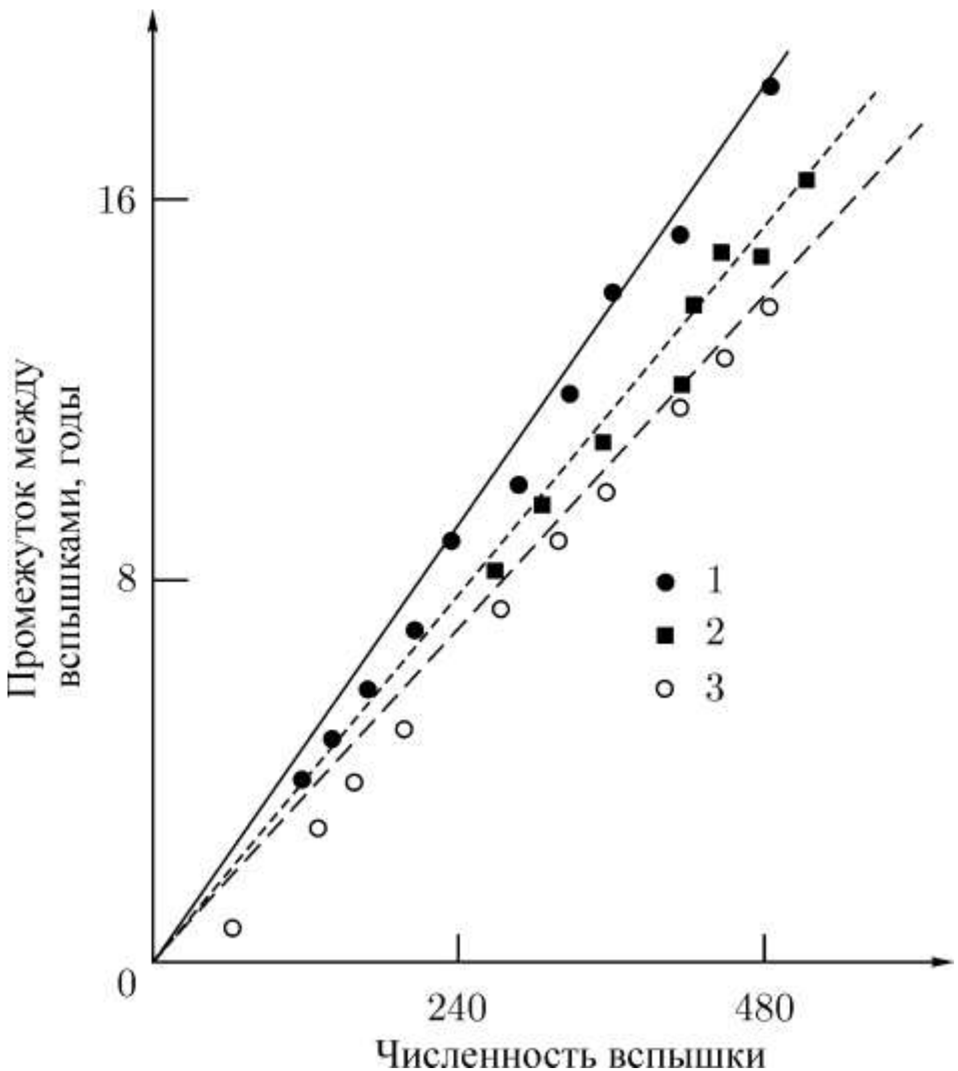


Бифуркационная диаграмма перехода к хаосу через удвоение периода

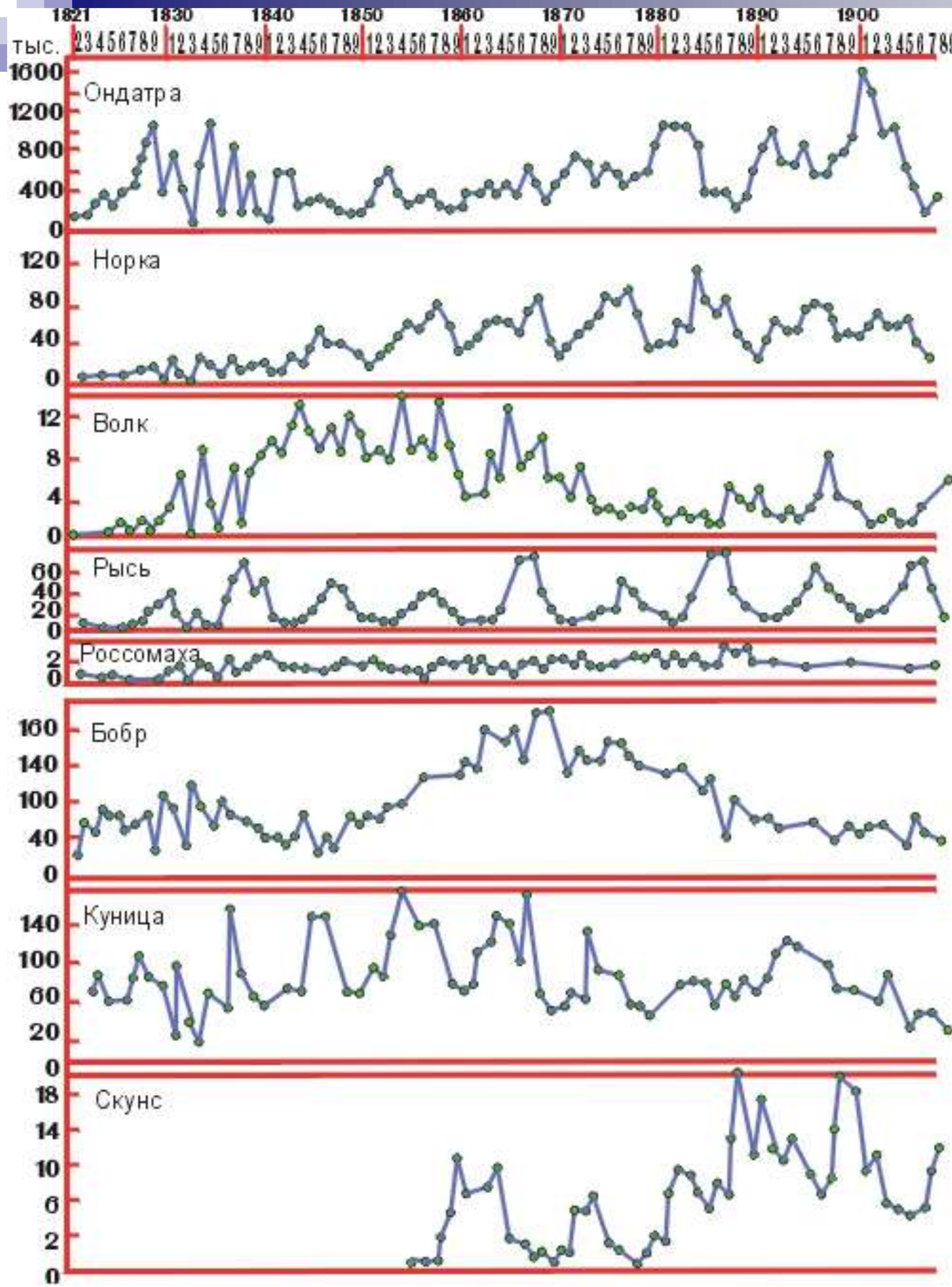


Параметр a

Если функция F(N) имеет один экстремум и точку перегиба на падающей части, то чем больше амплитуда вспышки, тем длительнее интервал малых численностей популяции



Vandermeer, 1982



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

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

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

Вектор **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**

L – квадратная матрица ранга **n**
X – столбец из **n** чисел (**n** строк)

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

i **–** номер строки, ***j*** **–** номер столбца

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

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

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

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

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

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

a_i Коэффициент рождаемости для i-го возраста

Вторая компонента

получается с учетом двух процессов. Первый – переход особей, находившихся в момент в первой группе, во вторую. Второй t_0процесс - 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

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

Остальные компоненты

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

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

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

$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots,$$

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

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.

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

Вектор численностей возрастных групп в момент времени t_1 представим в виде

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

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

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

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

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

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

Динамика возрастной структуры

1 год

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

3 год

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

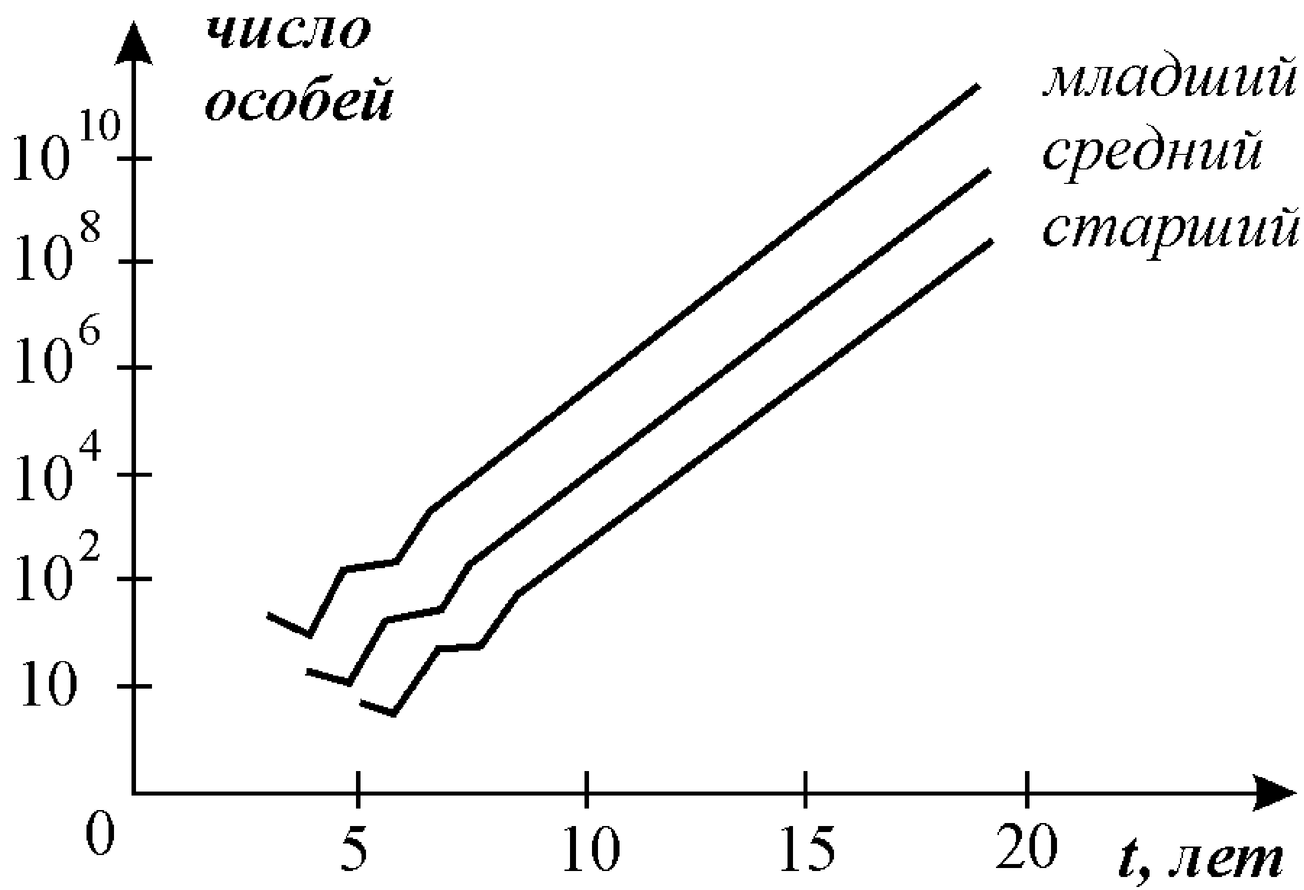
2 год

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

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)



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

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

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

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

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

$$\lambda = 2$$

Собственное число

Собственный вектор

Подставим λ=2 в однородную систему уравнений

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

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

Из 3-го уравнения $y=4z$ Подставим в первое $-2x+9y+3y=0$

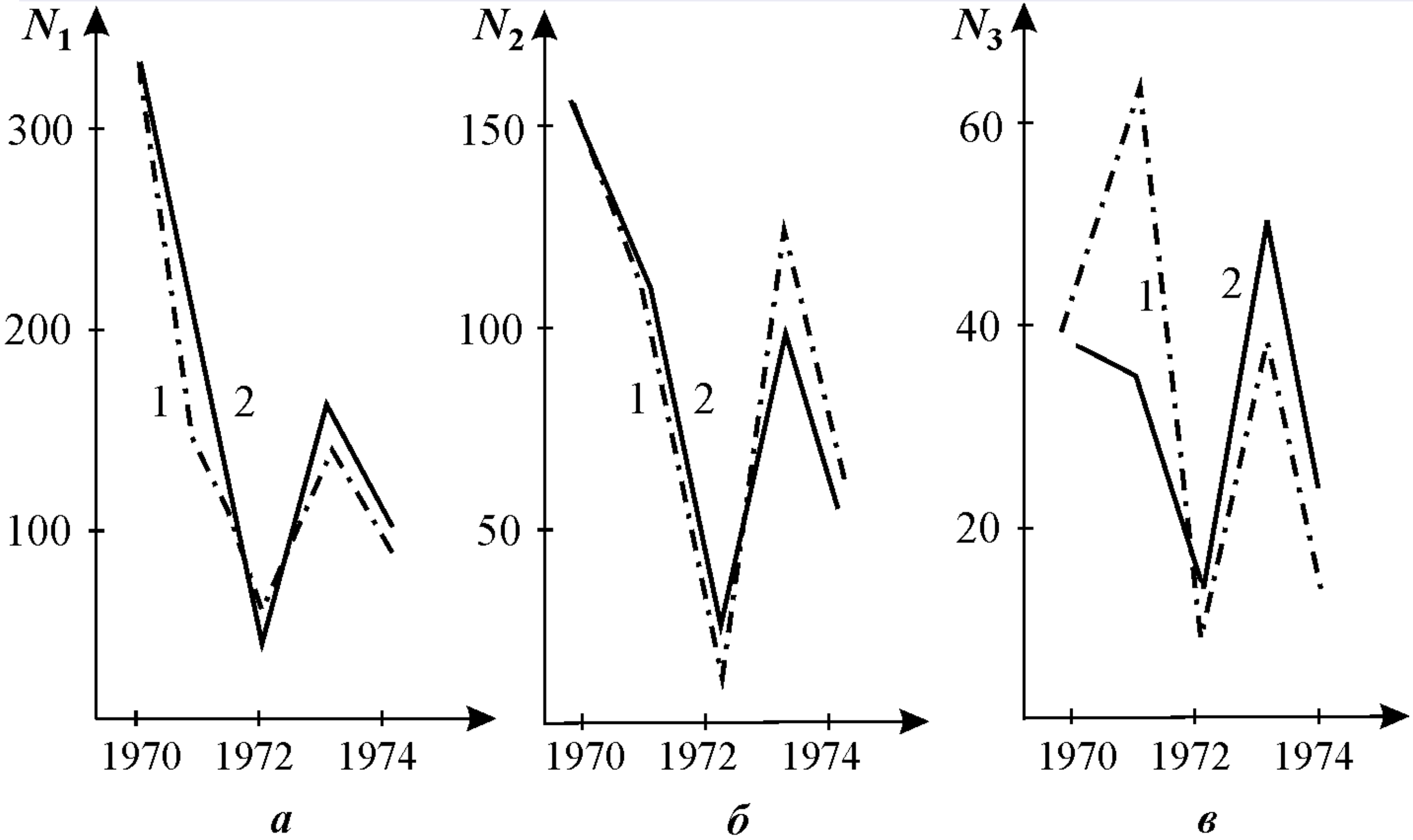
Два первых уравнения (линейно зависимые) дают x=6y

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

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

соответствует собственному числу λ=2

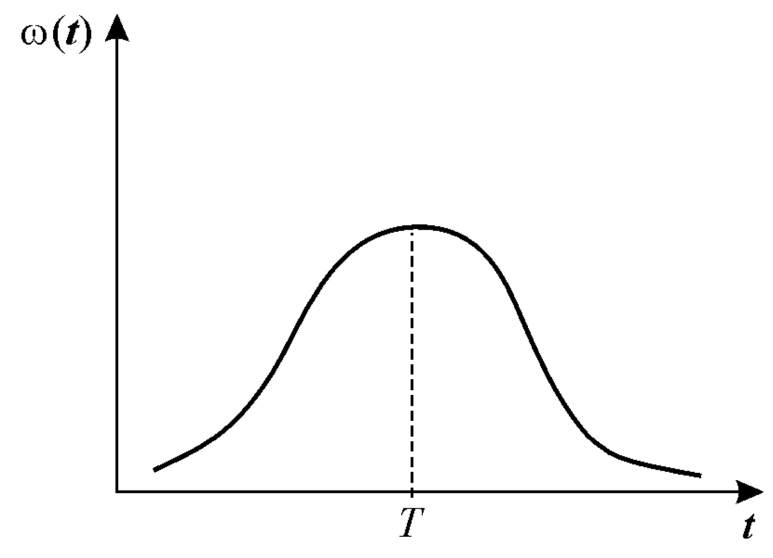
- Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlictotrichon S*. Для различных возрастных групп; *а* - проростки, прегенеративные и генеративные особи, *б* - субсенильные особи, *в* - сенильные особи. 1 - эмпирические данные, 2 - прогноз по модели Лесли. (Розенберг, 1984).



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