УДК 577.4:517.9

Динамика возрастного распределения в операторной модели Лесли

А. Г. Балакирева, С. Н. Герасин

Харьковский национальный университет радиоэлектроники, Украина

В данной работе исследуется операторная модель Лесли, изучается поведение предельного распределения данной модели в зависимости от спектральных свойств оператора Лесли. Рассматриваются два случая: оператор Лесли примитивен и оператор Лесли импримитивен. Устанавливается зависимость между индексом импримитивности матрицы Лесли и периодичностью решения $X(t)$ модели. Приводится условие, при котором период общей численности популяции совпадает с периодом распределения $X(t)$.

Ключевые слова: *популяционная модель Лесли, индекс импримитивности, оператор Лесли, свойство эргодичности.*

В цій роботі досліджується операторна модель Леслі, вивчається поведінка граничного розподілу даної моделі залежно від спектральних властивостей оператора Леслі. Розглядуються два випадки: оператор Леслі є примітивним та оператор Леслі є імпримітивним. Встановлюється залежність між індексом імпримітивності матриці Леслі та періодичністю розв'язку $X(t)$ моделі. Наводиться умова, за якою період загальної чисельності популяції співпадає з періодом розподілу $X(t)$.

Ключові слова: *популяційна модель Леслі, індекс імпримітивності, оператор Леслі, властивість ергодичності*

In this work operator Leslie model is researched, the behavior of the limit distribution of this model, depending on the spectral properties of Leslie operator, is studied. Two cases are considered: primitive Leslie operator and imprimitive Leslie operator. Dependence between the index of imprimitivity of Leslie matrix and the periodicity of model's solution $X(t)$ is determined. The condition in which the period of total number coincides with the period of $X(t)$ distribution is also shown in this work.

Key words: *population Leslie model, index of imprimitivity, Leslie operator, ergodic property* .

1. Введение

Модели динамики популяций с дискретной возрастной структурой исторически связаны с именем П.Х. Лесли [1], предложившего простейшие варианты подобных моделей, базируюсь на использовании аппарата теории матриц. Формализм Лесли опирается на допущение, что популяция разбита на конечное число последовательных возрастных классов одинаковой длительности, а численность всех классов регистрируется в дискретные моменты времени с равномерным шагом. Тогда, при определенных допущениях накладываемые на специфические демографические параметры, изменения численности возрастных классов описываются системой линейных разностных уравнений с матрицей, специальной структуры. Таким образом, исходная классическая модель является линейной, что отражает реальную динамику популяции лишь на незначительном промежутке времени.

© Балакирева А. Г., Герасин С. Н., 2011

Хотя поведение траекторий классических моделей Лесли изучена достаточно подробно, обобщения данной модели на бесконечномерный, нелинейный или неоднородный случай, практически не известны и вызывают значительный интерес в задачах биофизики и популяционной динамики [2]

2. Операторная модель Лесли одновидовой популяции с учетом распределения по возрастам

Рассмотрим n-мерное евклидовое пространство R^n, элементами которого являются числовые картежи $X = \begin{bmatrix} x_1 & x_2 & \dots & x_n \end{bmatrix}^T$. Определим оператор $\Im$, действующий в пространстве R^n, который ставит в соответствие каждому вектору X из R^n вектор Y из этого же пространства:

$$\Im X = Y .$$

Данный оператор можно определить при помощи соответствующего ориентированного графа $G = (V, A)$ с множеством вершин $V = \{1,2,...,n\}$ и множеством дуг A.

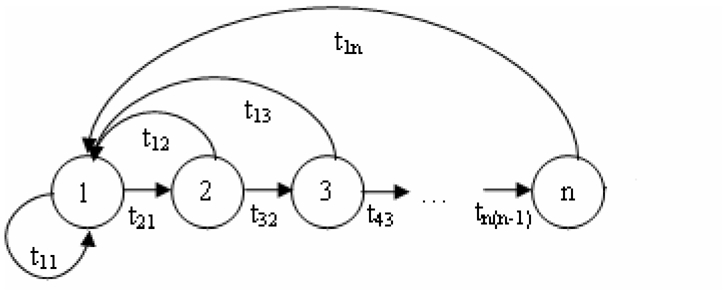

Рис.2.1. Граф оператора $\Im$

Граф $G = (V, A)$ имеет два вида дуг: $\{i, i+1\}$, $i = \overline{1,(n-1)}$, с весами $t_{i,i+1} \ge 0$ и $\{j,1\}$, $j = \overline{2,n}$, с весами $t_{j,1} \ge 0$. Тогда матрица, ассоциированная с данням графом, имеет следующий вид:

$$T = \begin{pmatrix} t_{11} & t_{12} & \dots & t_{1(n-1)} & t_{1n} \\ t_{21} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & t_{32} & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & t_{n(n-1)} & 0 \end{pmatrix},$$

где все элементы не отрицательные.

Преобразования следующего вида:

$$Y = T \cdot X \text{ или } \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_n \end{bmatrix} = \begin{pmatrix} t_{11} & t_{12} & \dots & t_{1(n-1)} & t_{1n} \\ t_{21} & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & t_{32} & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & t_{n(n-1)} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{bmatrix}, \qquad (2.1)$$

описывает действия оператора $\Im$ ($Y = \Im \cdot X$).

Далее предположим, что оператор $\Im$ действует в n-мерном евклидовом пространстве с конусом $R_+^n = \{X = [x_1 \quad x_2 \quad \dots \quad x_n]^T, x_1 \geq 0, \dots, x_n \geq 0\}$ (R_+^n - положительный ортант n-мерного евклидового пространства). Конус R_+^n является выпуклым и телесным.

Известно [3], что в спектре оператор $\Im$, задаваемый матрицей T, имеется простое собственное значение μ_0, которое по модулю больше любого другого собственного числа данного оператора.

Рассмотрим биологическую интерпретацию модели вида (2.1). Пусть имеется одновидовая биологическая популяция, развивающаяся в стационарных внешних условиях при отсутствии заметного влияния лимитирующих факторов, в частности, ресурсы питания не ограничены. Как правило, жизненный цикл любого организма состоит из нескольких стадий развития или из нескольких возрастных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени. Тогда естественно популяция разбивается на несколько возрастных групп. При популяционно-динамическом описании обычно выделяют три группы: прегенеративных (молодых, ещё не способных к размножению), генеративных (способных к размножению, но не обязательно размножающихся в данный момент) и постгенеративных (старческих, уже утерявших способность к размножению). Необходимо отметить, что деление популяции на возрастные группы оправдано с практической точки зрения в тех случаях, когда организмы данного вида обладают признаками, позволяющими определить точно возраст особи.

Пусть размножение происходит в определенные моменты времени $t_1, t_2, \dots, t_n$ и популяция состоит из n возрастных групп. Тогда модель Лесли имеет вид [1]:

$$X(t_{j+1}) = LX(t_j), \; j = 0,1,2,\dots, \qquad (2.2)$$

где $X(t_j) = [x_1(t_j) \quad x_2(t_j) \quad \dots \quad x_n(t_j)]^T$ вектор-столбец описывает структуру популяции в момент времени t_j. Элементы $x_i(t_j)$ – численность i-ой возрастной группы ($i = \overline{1,\dots n}$) в момент времени t_j, если не учитывается разделение по полу, и численность самок i-ой группы в момент времени t_j, если разделение по полу существенно для рассматриваемой популяции.

В уравнении (2.2) оператор L - оператор Лесли. Для прогнозирования состояния популяции в любой наперед заданный n-ый момент времени необходимо знать только начальное состояние популяции (вектор-столбец $X(t_o)$), а не все предыдущие $(n-1)$-ые состояния. Покажем это:

$$X(t_1) = LX(t_0)\,,$$
$$X(t_2) = LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2 X(t_o)\,,$$
$$\ldots\ldots\ldots\ldots..$$
$$X(t_n) = LX(t_{n-1}) = L^n X(t_0)\,, \qquad (2.3)$$

где L^n - $n-$ая степень оператора L. Видно, что уравнение (2.3) проецирует заданное начальное состояние популяции $X(t_o)$ в последующие.

Ясно, что оператор Лесли действует в n-мерном евклидовом пространстве. Поскольку $x_i(t_j)$ по своей сути неотрицательны, то оператор L переводит пространство R^n само в себя, причем речь идет об положительном операторе Лесли, действующим на положительном конусе R_+^n. Матрица, соответствующая оператору Лели, называется переходной матрицей Лесли и имеет вид:

$$\begin{pmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 & \ldots & \alpha_{n-1} & \alpha_n \\ \beta_1 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & \ldots & 0 & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & \ldots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \qquad (2.4)$$

где α_i ($\alpha_i \ge 0, i = 1,2,...,n$) – возрастные коэффициенты рождаемости, (то есть средняя плодовитость особей i-й возрастной группы), и β_i ($0 < \beta_i \le 1$, $i = 1,2,...,n$) – коэффициенты выживания, равные вероятности перехода из возрастной группы i в $i+1$ группу к следующему моменту времени (причем $\sum_{i=1}^{n-1} \beta_i$ может быть больше 1).

3. Устойчивость предельного возрастного распределения в операторной модели Лесли

В начале, рассмотрим случай, когда оператор Лесли имеет простую структуру. Для выполнения данного условия необходимо и достаточно, чтобы оператор Лесли имел n линейно независимых собственных векторов, что соответствует единичной кратности всех собственных значений μ_j $(j = 1,2,...,n)$ [4].

Известно [5], что если для всех μ_j выполняется условие: $|\mu_j| < 1$, то $\lim\limits_{r\to\infty} L^r X(t_o) = 0$. Если же существует μ_j такое, что $|\mu_j| > 1$, то $\lim\limits_{r\to\infty} L^r X(t_o) = \infty$.

Понятно, что нетривиальный предел может существовать лишь в случае, когда максимальное по модулю собственное значение оператора L равно 1. В выше приведенных двух случаях представляет интерес исследования предела

$$\lim_{r \to \infty} \frac{L^r X(t_o)}{\mu_0^r}, \tag{3.1}$$

где μ_0 - максимальное по абсолютной величине собственное значение.

Поскольку оператор Лесли по своей структуре совпадает с оператором $\Im$, то в спектре неразложимого оператора L имеется положительное собственное значение μ_0 такое, что

$$\left|\mu_j\right| \le \mu_0, \tag{3.2}$$

где μ_j - любое другое собственное значение оператора L. Данному собственному значению соответствует положительный собственный вектор $X^* > 0$: $LX^* = \mu_0 X^*$. В популяционной биологии такой вектор называется относительной возрастной структурой популяции, а ориентированный граф $G = (V, A)$ (Рис.2.1) принято называть графом жизненного цикла организмов данного биологического вида.

Опустим предположение об единичной кратности всех собственных значений оператора Лесли. Пусть спектр оператора Лесли состоит из m различных значений μ_j ($j = 1,2,...,m \le n$) с кратностями k_j ($k_1 + k_2 + ... + k_m = n$).

Далее введем несколько понятий связанных с оператором Лесли.

Если для всех μ_j, кроме μ_0, имеет место строгое неравенство (3.2), то оператор L является примитивным. Если неравенство (3.2) превращается в равенство для h различных между собой собственных чисел $\mu_1,...,\mu_h$, то оператор L является импримитивнным, а число $h(L)$ - индексом импримитивности оператора L.

Вышеприведенные понятия примитивности и импримитивности применимы и для матрицы Лесли L. В дальнейшем под знаком L будем понимать матрицу Лесли вида (2.4), а не оператор Лесли.

Можно показать, что индекс $h(L)$ матрицы Лесли равен наибольшему общему делителю номеров тех возрастных классов, где есть рождаемость:

$$h(L) = \text{í.î.ä.}\{i_1, i_2, ..., i_q\},$$

где $i_1 < i_2 < ... < i_q$ - номера всех возрастных групп, рождаемость в которых отлична от нуля, или, иными словами, индексы всех $\alpha_i \ne 0$ [6]. Поскольку индекс импримитивности матрице Лесли равен наибольшему общему делителю номеров всех возвратных групп, рождаемость которых отлична от нуля, то отсюда следует, что для примитивности матрицы Лесли достаточно, чтобы $\alpha_1 > 0$, либо чтобы рождаемость имела место в каких-нибудь двух последовательных группах, то есть существовало такое j, что $\alpha_j \ne 0$ и $\alpha_{j+1} \ne 0$.

Для примитивной матрицы Лесли L существует теорема о сильной эргодичности [1], то есть предельное распределение пропорционально собственному вектору, соответствующему максимальному собственному значению.

Известно [7], что при $h > 1$ любое решение уравнения (2.3) асимптотически приближается к некоторой периодической функции $\aleph(X, r)$ с периодом $\widetilde{T}$ равным индексу импримитивности или его делителю.

В частности, у примитивных матриц L $h = 1$ и, следовательно, все $\widetilde{T} = 1$, откуда и их наименьшее общее кратное $\widetilde{T} = 1$.

Для совпадения периода общей численности $\mathrm{N}(X, r)$ асимптотического распределения $\aleph(X, r)$ с периодом самого этого распределения $\aleph(X, r)$ достаточно выполнения условия (3.3) [6]

$$\mu_1 > \max\{\beta_1, \beta_2, ..., \beta_{n-1}\} \text{ или } \mu_1 < \min\{\beta_1, \beta_2, ..., \beta_{n-1}\}. \qquad (3.3)$$

Отсюда вытекает, что поведения траекторий принципиально зависит от выбора временного масштаба: избежать цикличности в модельных траекториях возможно, например, укрупнив временные интервалы так, чтобы возрастные группы с ненулевой рождаемостью оказались соседними. С другой стороны, для организмов, жизненный цикл которых заканчивается единственным репродуктивным актом (semelparity), модель Лесли может давать только циклические (асимптотически) траектории ($\alpha_1 = 0, ..., \alpha_{n-1} = 0, \alpha_n > 0$).

4. Численный эксперимент

Рассмотрим модельный пример, где популяция состоит из 3-х возрастных групп, выбранных, таким образом, что рождаемость есть только во 2-ой и в 3-ей группах. Пусть популяция описывается, с помощью следующей матрицы Лесли:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 3 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.25 & 0 \end{pmatrix}.$$

Данная матрица является примитивной, так как условие (3.2) выполняется строго. При этом, поскольку максимальное собственное число равно 1.5, то популяция неограниченно растет. За начальное распределение возьмем вектор-столбец $X(t_0) = [10 \quad 10 \quad 10]^T$, тогда с течение времени получаем следующую траекторию динамики популяции по возрастам:

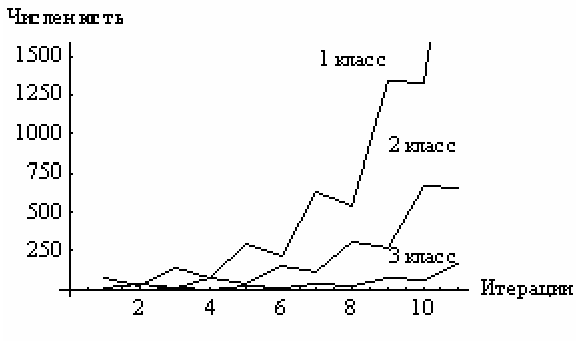

Рис.4.1 Изменение численность возрастных классов с течение времени

В пункте 3 было показано, что примитивная модель Лесли обладает свойством сильной эргодичности, это означает, что начиная с какого-то j-го шага, для каждой возрастной группы выполняется соотношение

$$x_i(t_j)/\mu_0^j = c \cdot x_i^*$$

где x_i^* - i-ая компонента собственного вектора, соответствующего максимальному собственному значению μ_0, c - некоторая константа, независимо от начального распределения. В данном случае стабилизация происходит после 30-го шага. На Рис.4.2 приведены отношения численностей возрастных классов к степени главного собственного значения.

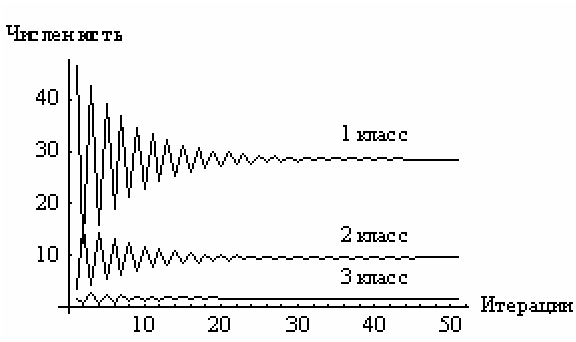

Рис.4.2 Отношение численности возрастных классов к степени главного собственного значения

Предельный вектор распределения по возрастам имеет вид $X^* = [18 \quad 6 \quad 1]^T$, а $c = 1.57$.

Далее рассмотрим популяцию с импримитивной матрицей. Данная популяция также состоит из 3-х возрастных групп и ее матрица Лесли имеет вид:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 200 \\ 0.05 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Максимальное собственное значение данной матрицы равняется 1, а индекс импримитивности $h = í.î.ä.(3) = 3$, значит, в системе возможны лишь состояния равновесия и 3-циклы. В качестве начального распределения возьмем вектор-столбец $X(t_0) = [4 \quad 1 \quad 2]^T$. После 10-ти итераций видим, что траектория стремится к 3-циклу на векторах:

$$[400 \quad 0 \quad 0]^T$$

$$[20 \quad 20 \quad 0]^T$$

$$[4 \quad 1 \quad 2]^T$$

Так как условие (3.3) выполняются, то общая численность также будет стремится к 3-циклу по значениям 400, 40, 7.

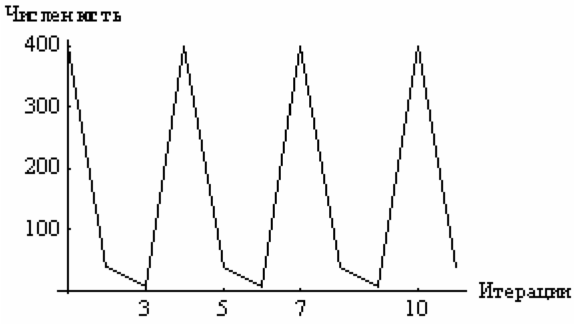

Рис.4.3 Изменение общей численность популяции с течение времени

5. Выводы

В статье предложена формальная постановка задачи моделирования численности одновидовой популяции со стадийно-возрастной структурой обобщающая традиционную линейную матричную модель Лесли. Исследован случай примитивной и импримитивной матрицы модели, показано, что решение модели Лесли не зависит от начального распределения популяции. Приведен модельный пример показывающий зависимость между поведением предельного распределения и индексом импримитивности матрицы Лесли. Данные результаты могут быть использованы для прогнозирования возрастной структуры популяций с неперекрывающимися поколениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics / Biometrica.– 1945.–V.33, N3.– P.183-212.
2. Ризниченко Г.Ю Математические модели биологических продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б Рубин. – М.: изд. МГУ. – 1993.– 301 с.
3. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. – М.: «Наука». – 1967. – 548 с.
4. Вулих Б.З. Введение в функциональный анализ. – М.: «Наука» . – 1987 . – 416с.
5. Герасин С.Н. Методы стабилизации распределений в матричных моделях популяционной динамики / С.Н. Герасин, А.Г. Балакирева / Радиоэлектроника и информатика, .–2008.-№2 (41), С.55-60
6. Свирежев Ю.М Устойчивость биологических сообществ / Ю.М. Свирежев, Д.О. Логофет. – М.: «Наука» . – 1978 . – 352 с.
7. Логофет Д.О. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения / Д.О. Логофет, И.Н. Белова / Фундаментальная и прикладная математика, Т. 13.– вып. 4 . – 2007. – С.145-164.

Надійшла – 03 .03.2011.