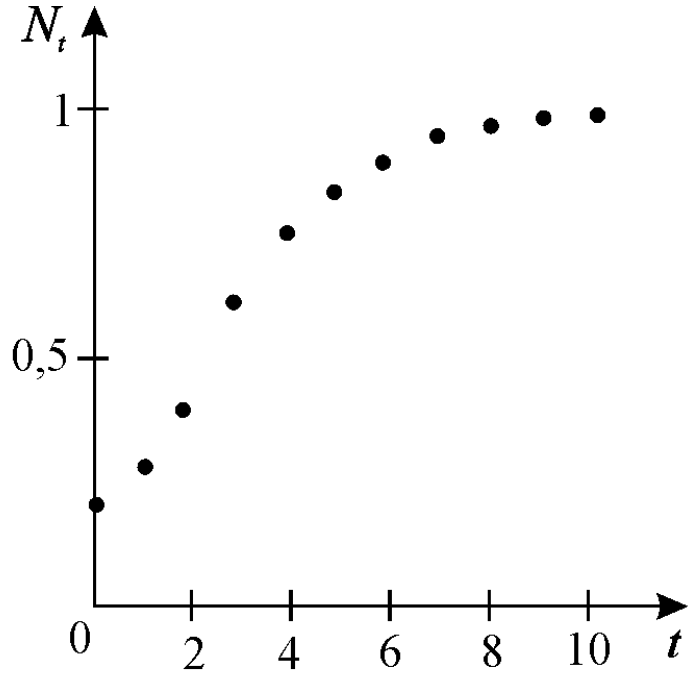
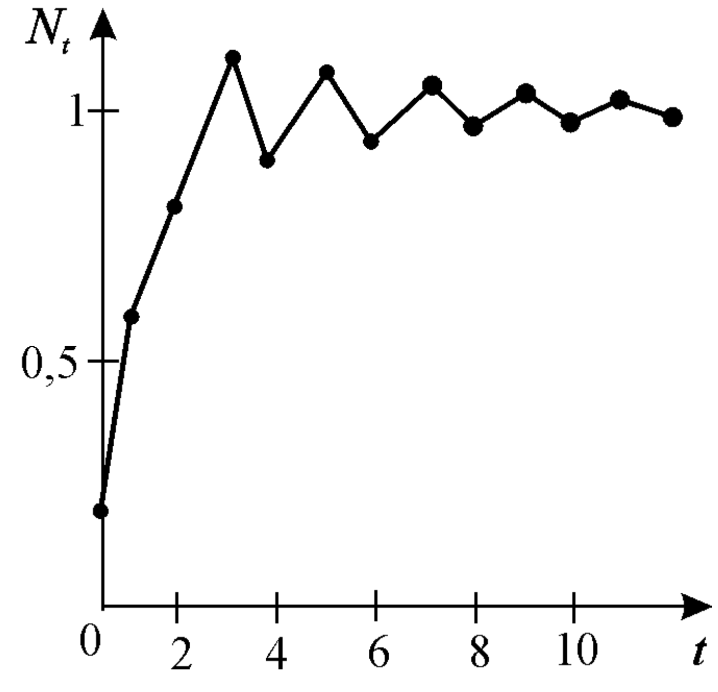
Дискретные модели популяций

Монотонный и немонотонный рост
Колебания
хаос

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



а

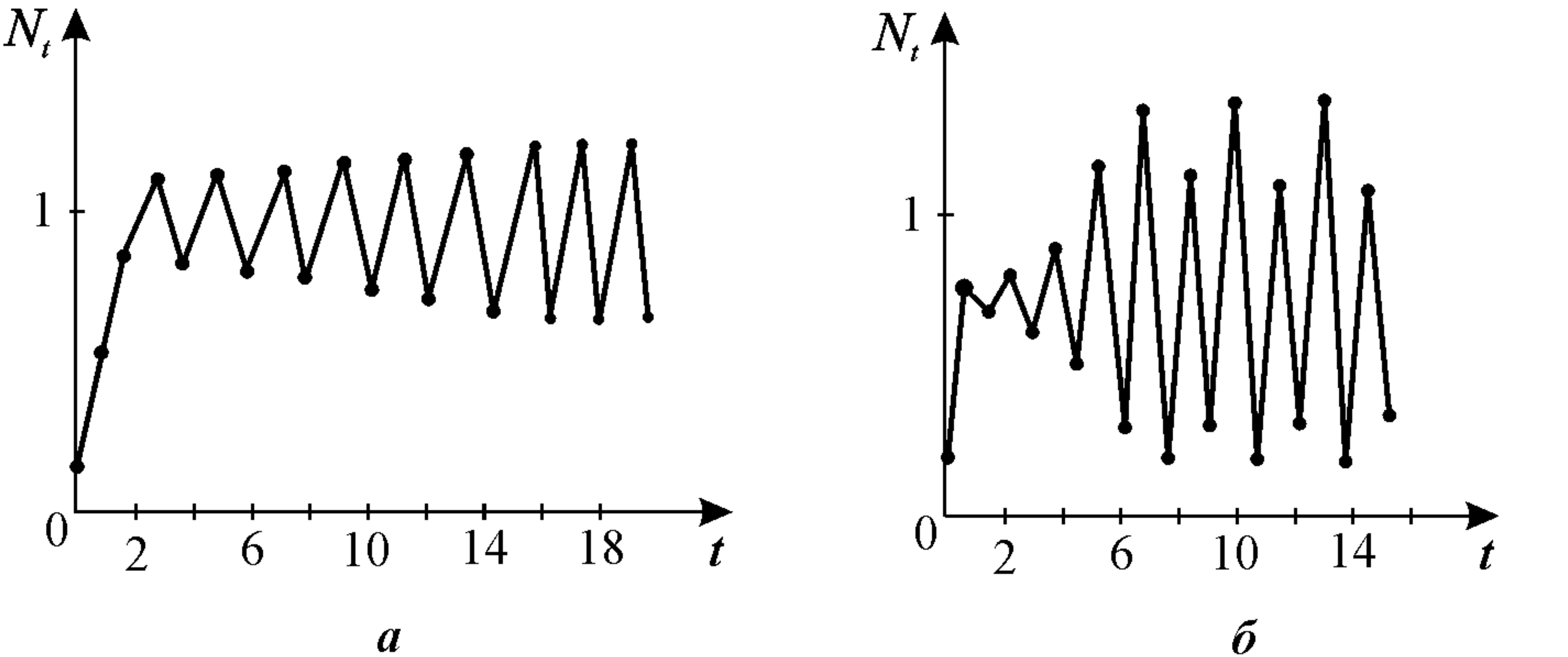


б

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

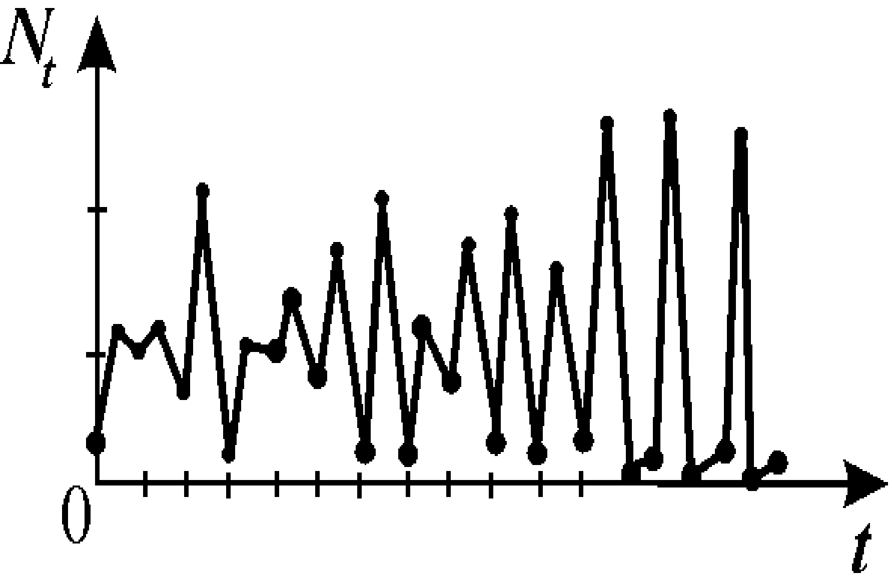
при $2 < r = r_2 < 2{,}526$ – *двухточечные циклы*

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

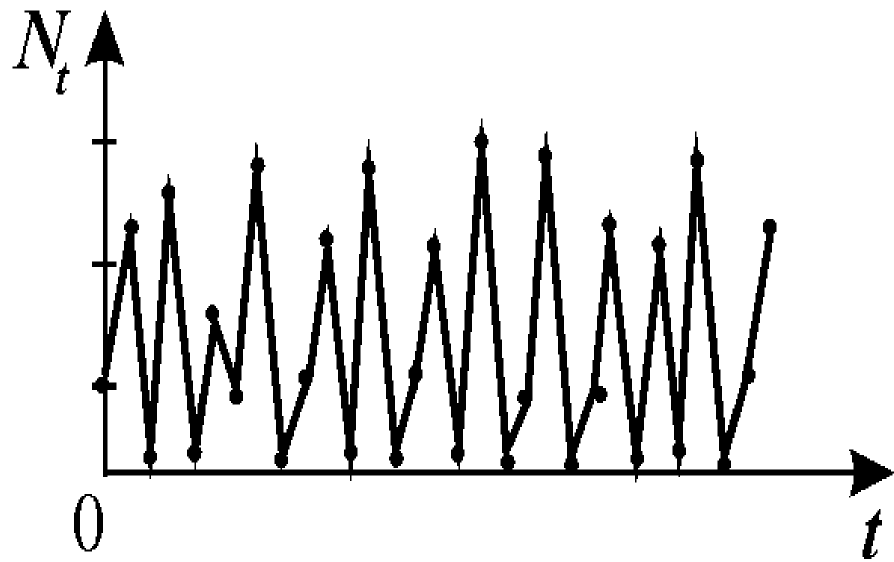


$$N_{t+1} = N_t \exp\left\{ r(1 - \frac{N_t}{K}) \right\}$$

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



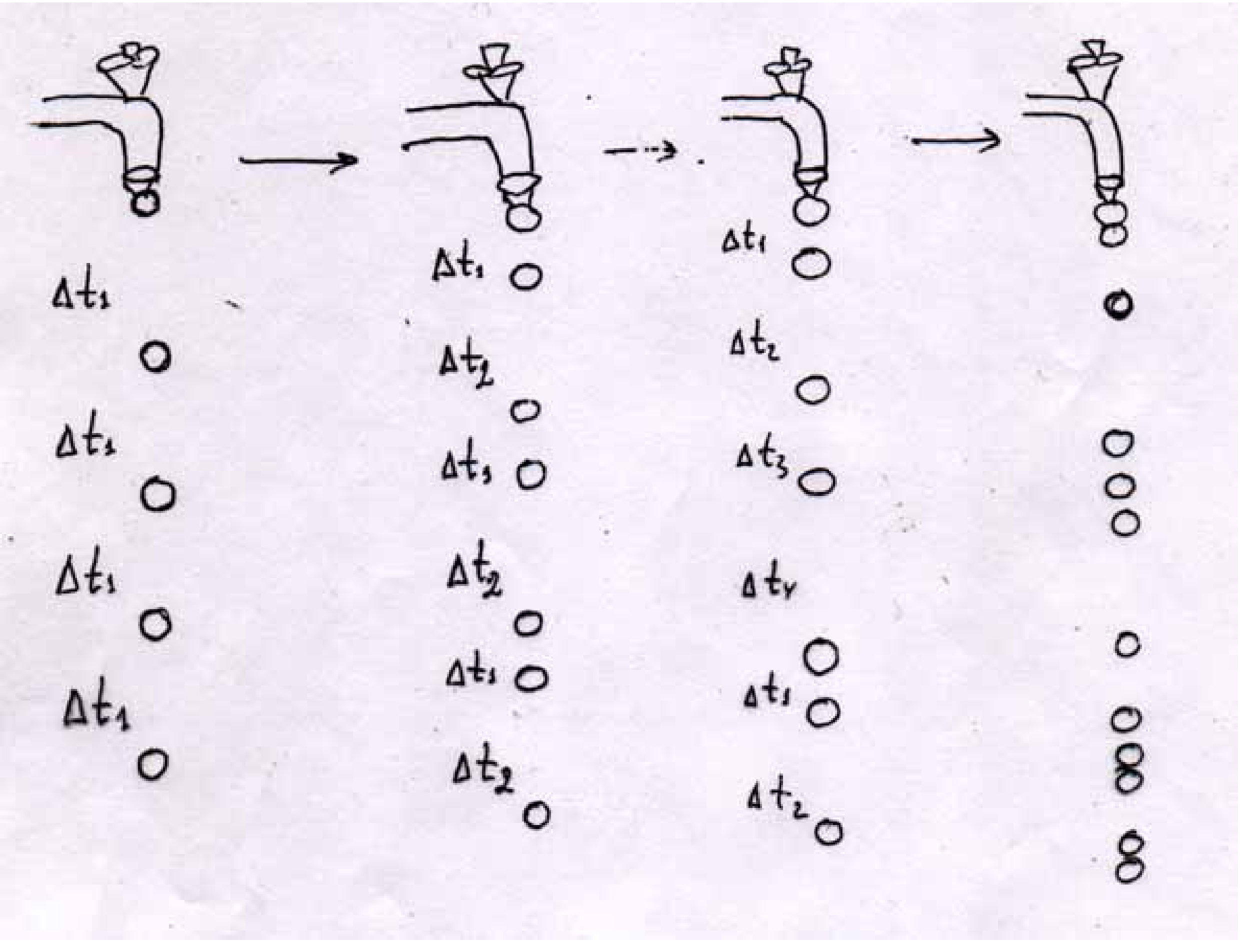
а

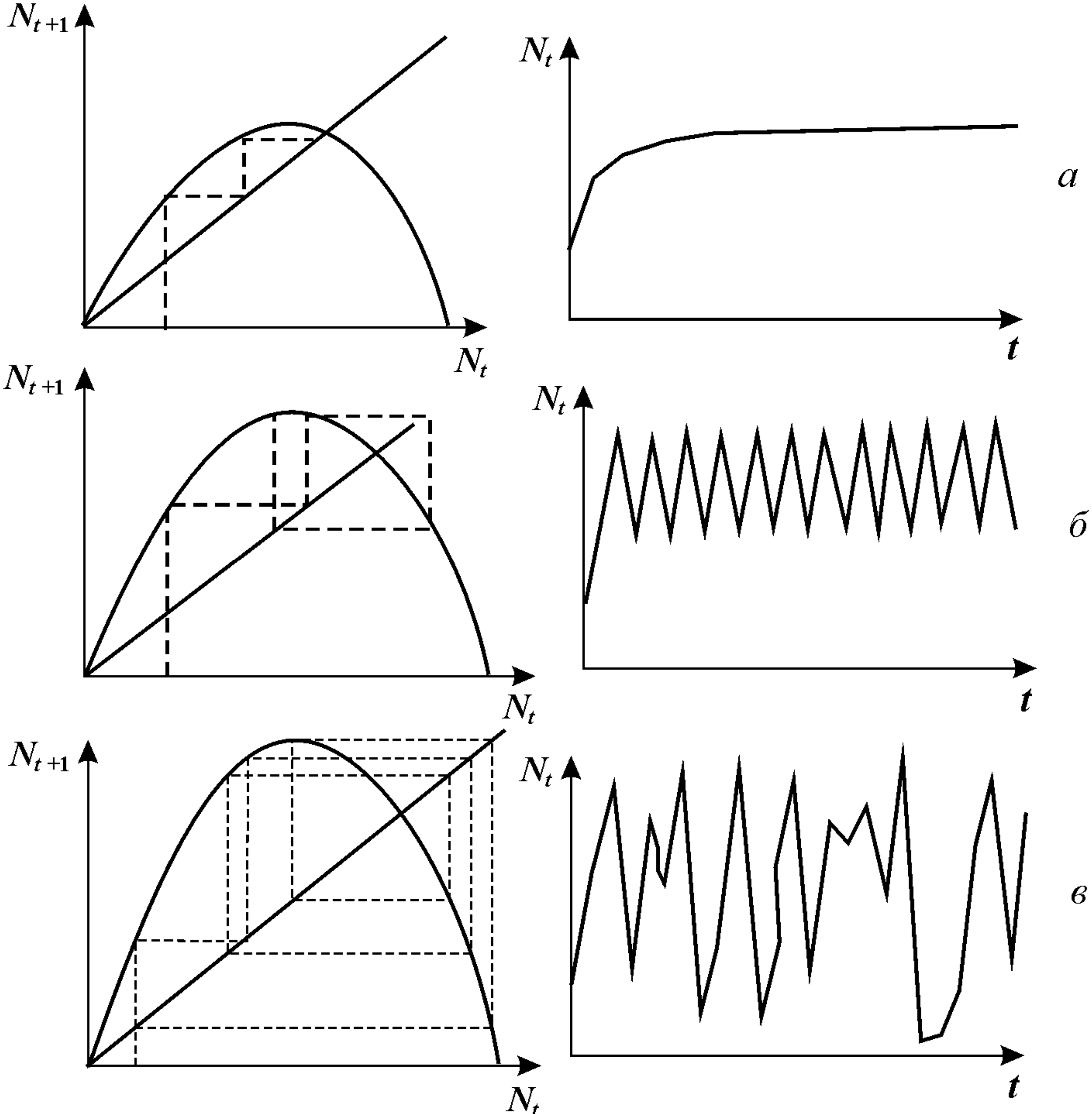


б

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

Переход к хаосу через удвоение периода

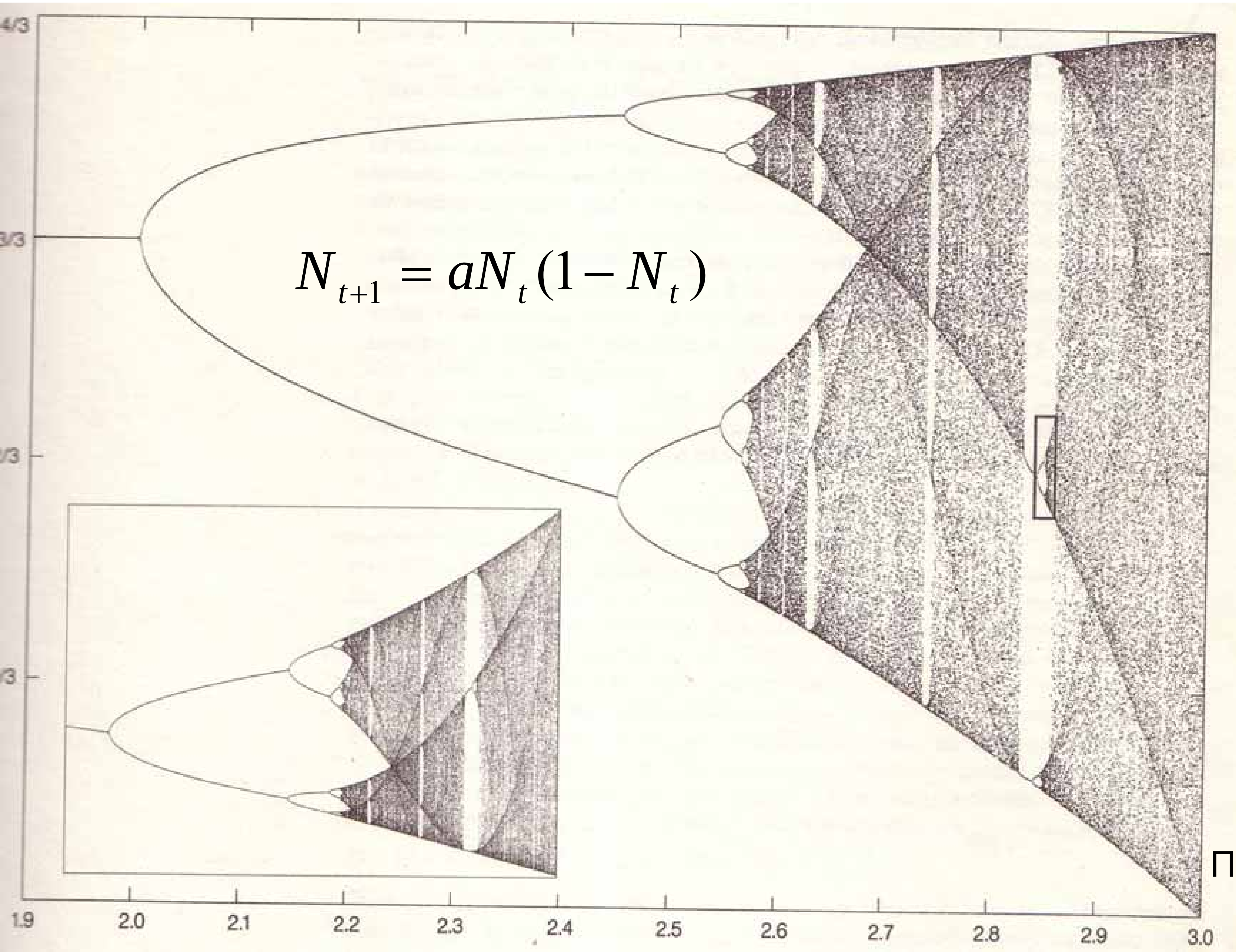




Квадратичное отображение

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

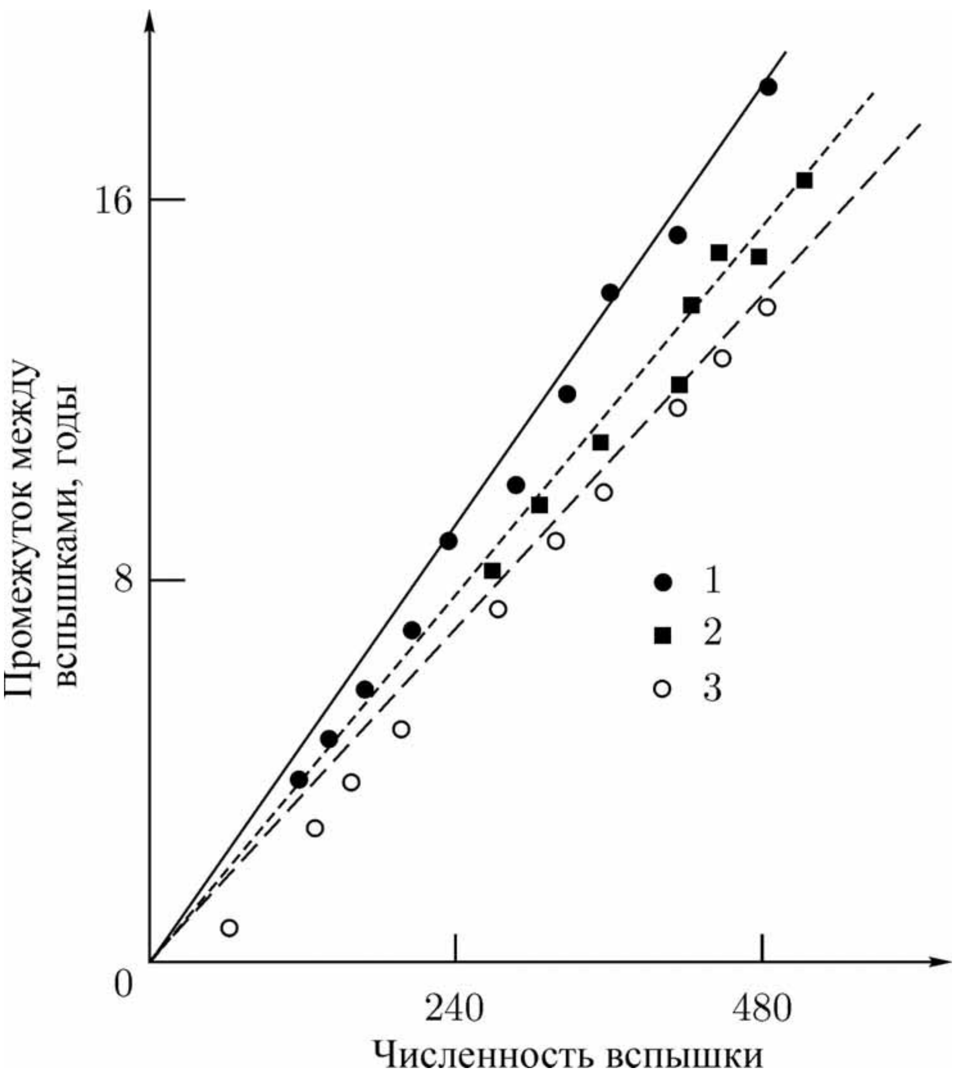
Бифуркационная диаграмма перехода к хаосу через удвоение периода



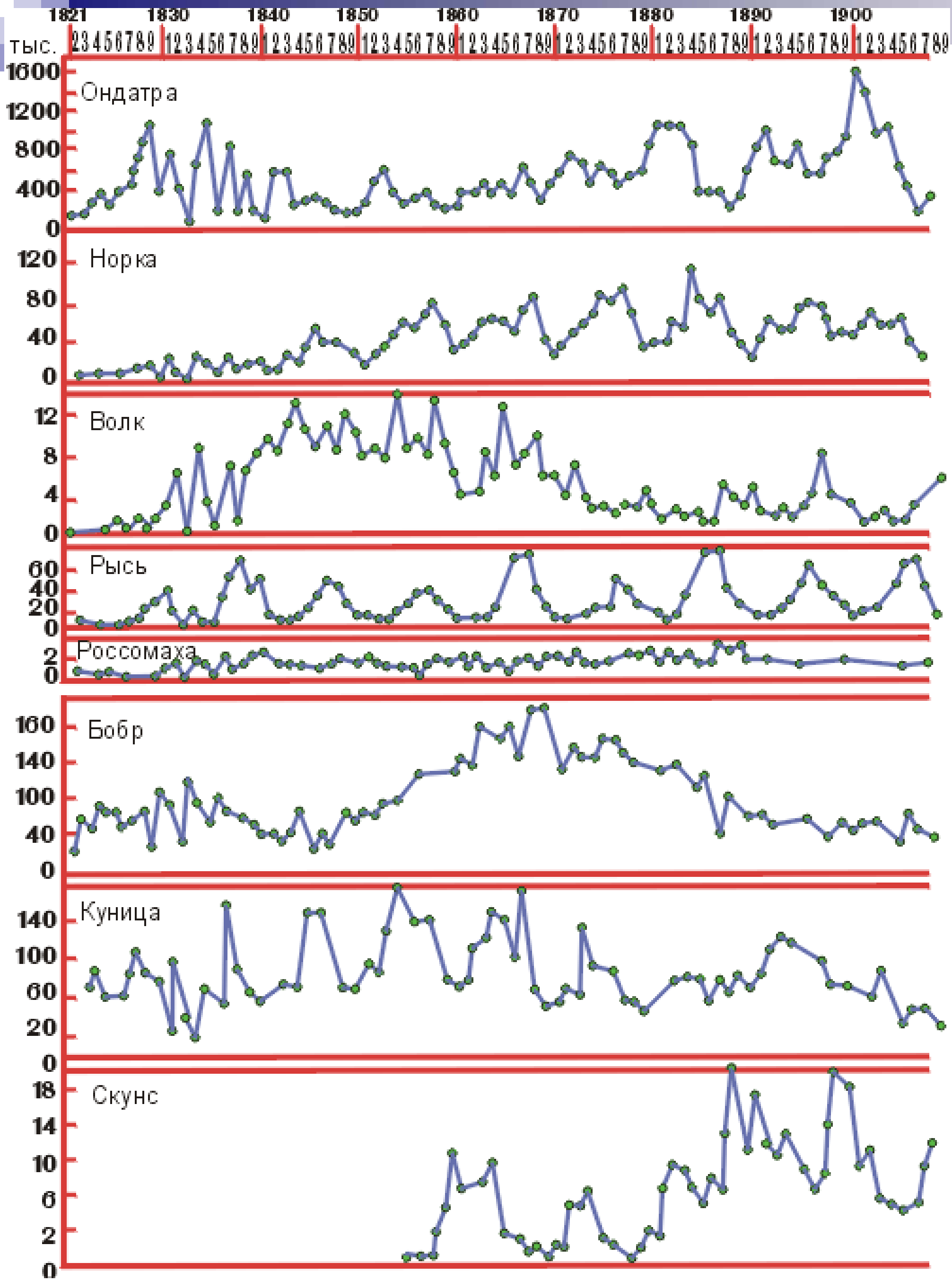
$$N_{t+1} = aN_t(1 - N_t)$$

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 $\mathbf{X}(t_1)$,

характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором $X(t_0)$ через матрицу перехода L:

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

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.

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

Вторая компонента

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

$$\beta_1 x_1 (t_0) \qquad\qquad 0 < \beta_1 < 1$$

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

$$\mathbf{X}(t_1) = \left\| \begin{matrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \\ \\ x_n(t_1) \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \sum_{k}^{k+p} a_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \\ \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{matrix} \right\|$$

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

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

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

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

Динамика возрастной структуры

1 год

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

3 год

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

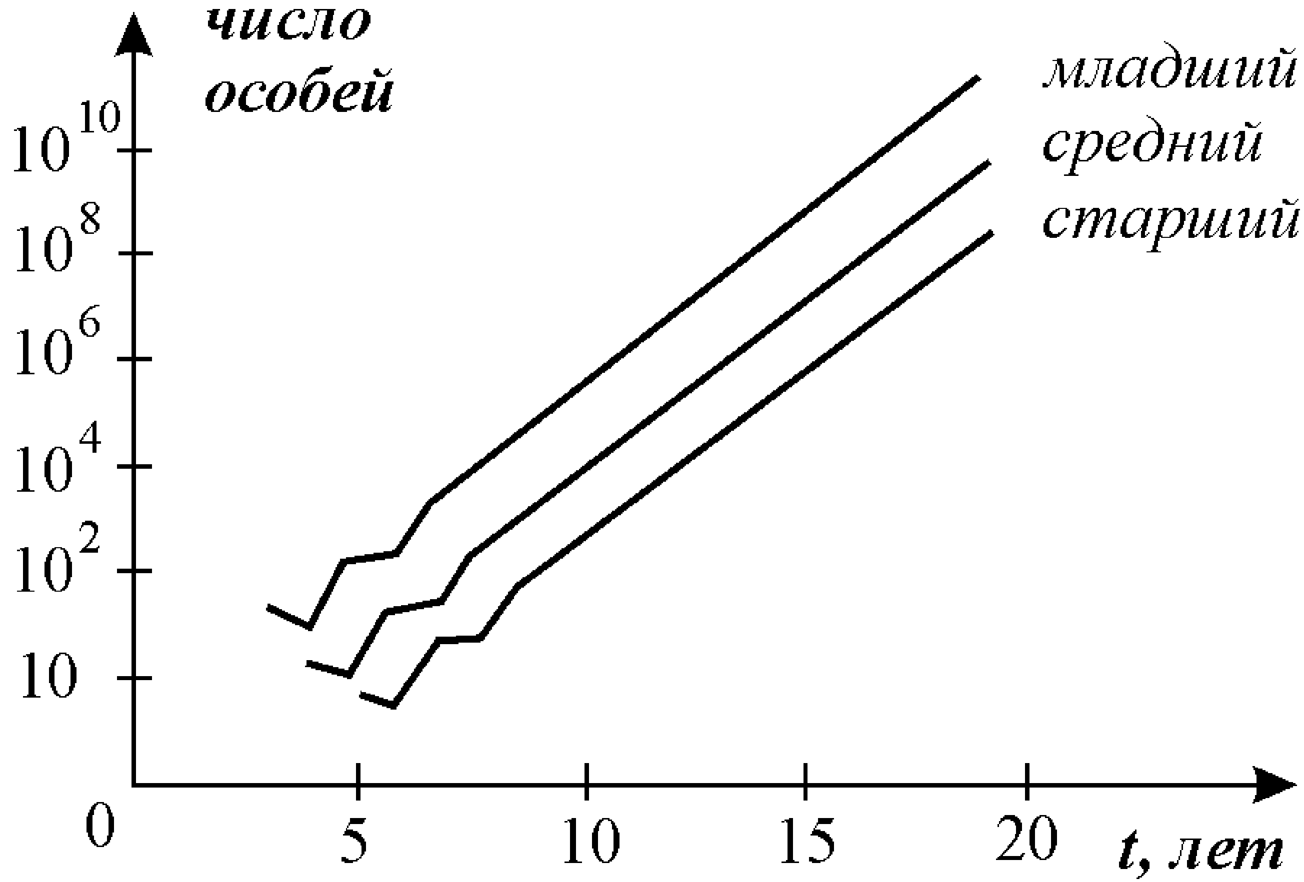
2 год

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

4 год

$$\begin{Vmatrix}24\\12\\0\end{Vmatrix}=\begin{Vmatrix}0 & 9 & 12\\ \frac{1}{3} & 0 & 0\\ 0 & \frac{1}{2} & 0\end{Vmatrix}\begin{Vmatrix}36\\0\\2\end{Vmatrix}.$$

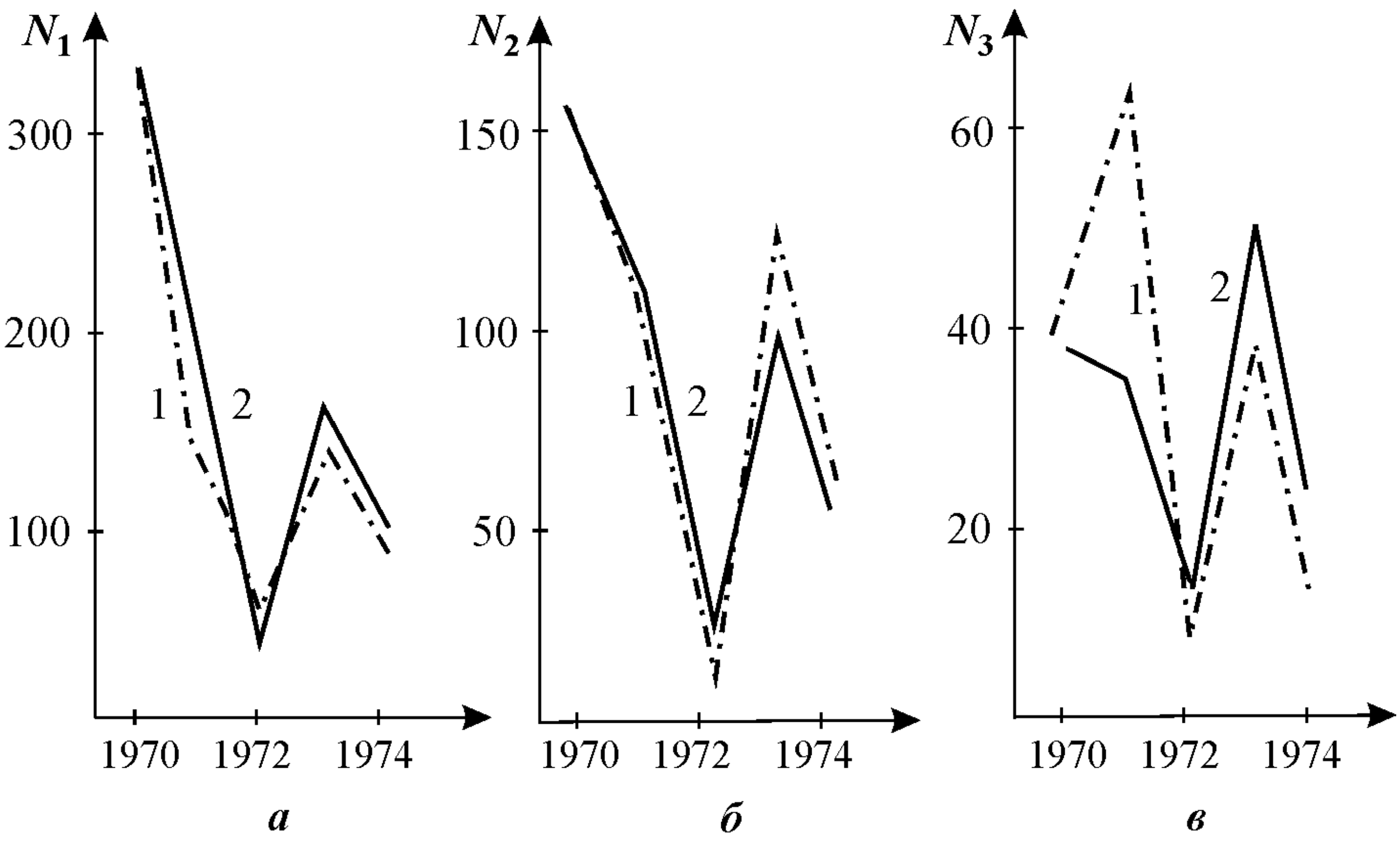
Численность самок старшего, среднего и младшего возраста в зависимости от времени для первых 20 временных интервалов (Джефферс, 1981)



Собственное число матрицы определяет скорость роста популяции, когда ее возрастная структура стабилизировалась

- Для любой квадратной матрицы существуют собственные числа λ
- и собственные векторы n,
- которые удовлетворяют уравнению
- $A \times v = \lambda \times v$,
- A – квадратная матрица,
- v – вектор столбец,
- λ – скаляр, главное собственное число

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).



Вопросы

- **Какое отношение имеют модели популяций к Вашей области исследований?**
- В каких популяциях, на Ваш взгляд, важна возрастная структура?
- Можно ли говорить о «возрастной структуре» клеточных популяций?

  В каком смысле?