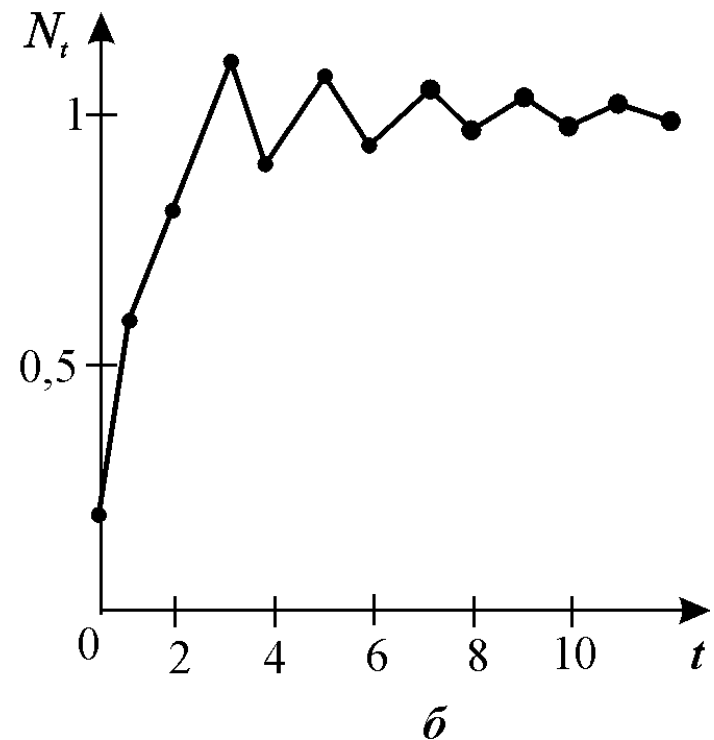
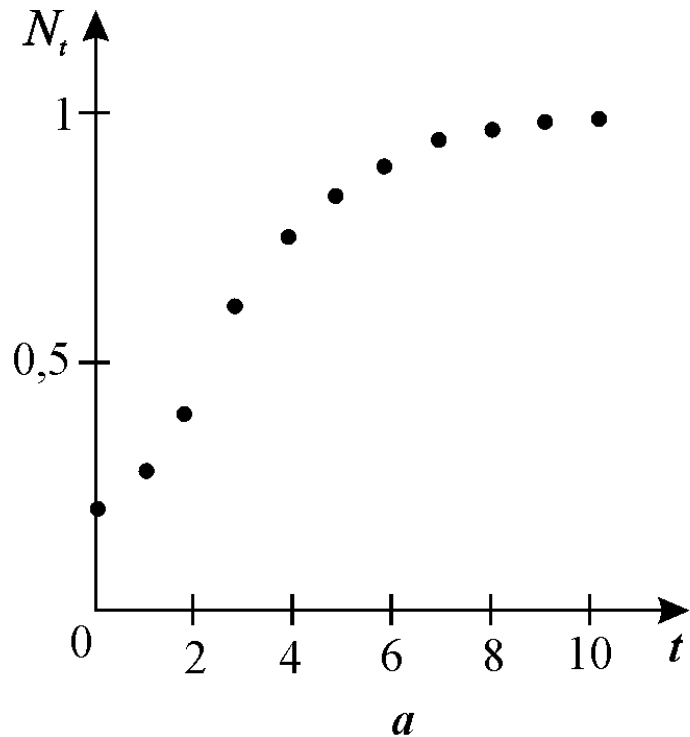


Дискретные модели популяций

Монотонный и немонотонный рост
Колебания
хаос

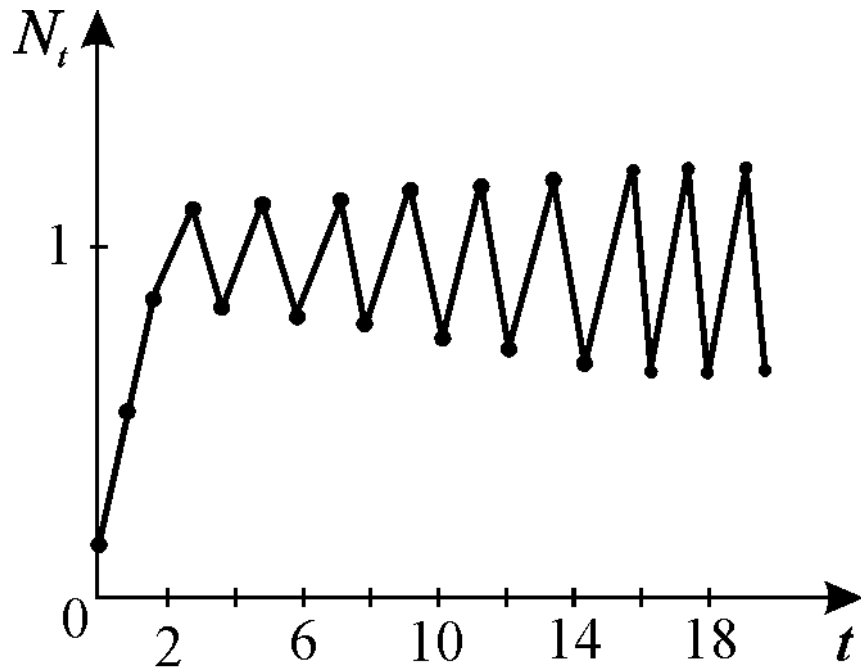
*Равновесие устойчиво, если $0 < r < 2$,
решение монотонно при $0 < r < 1$ и представляет
собой затухающие колебания при $1 < r < 2$.*



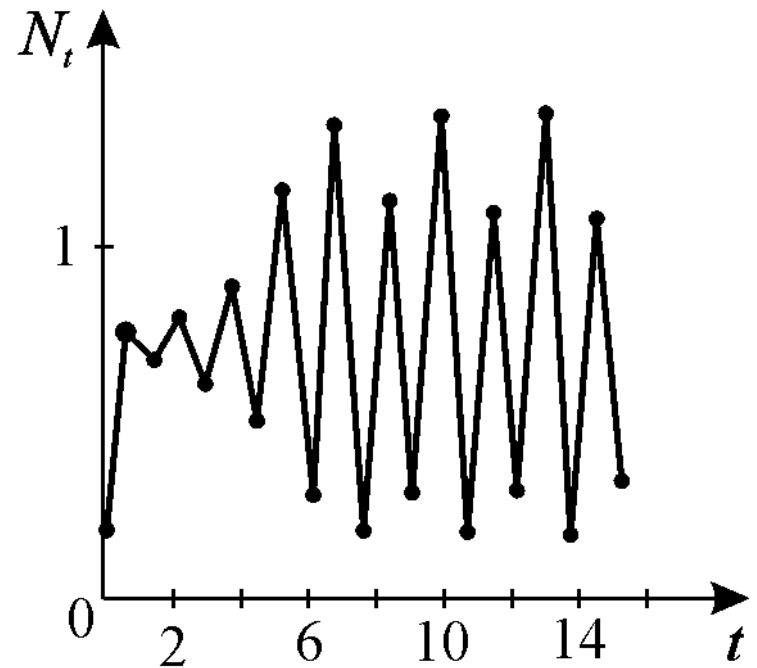
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

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

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



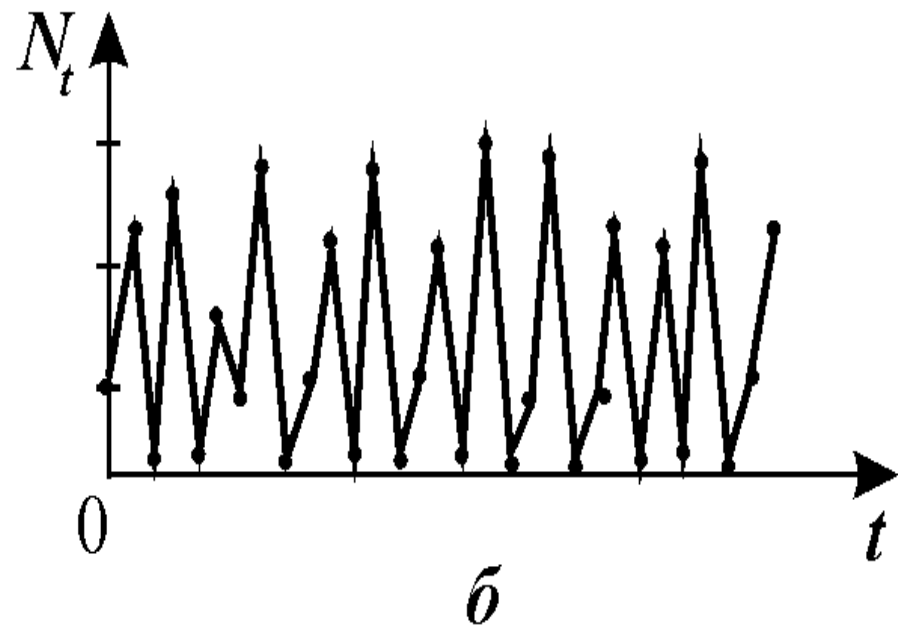
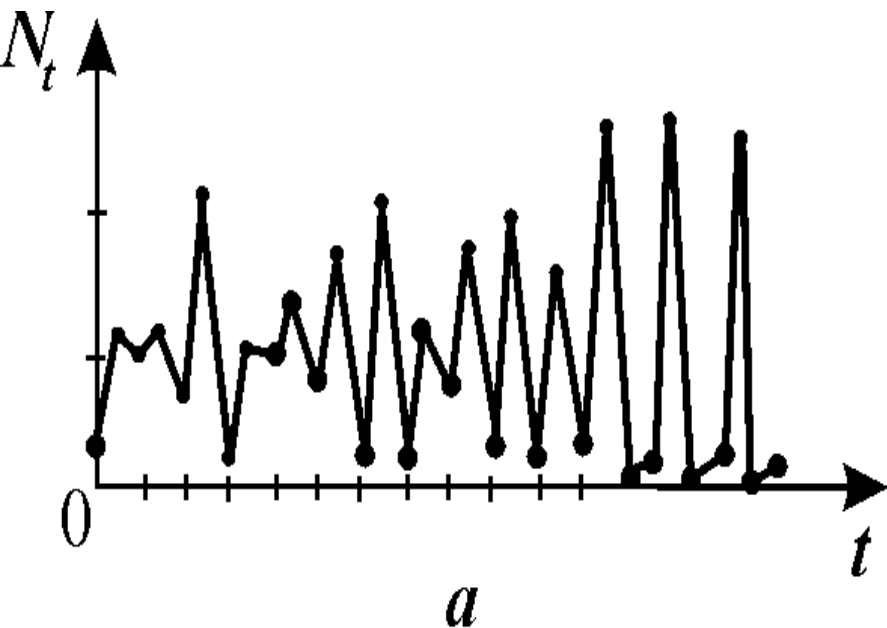
a



б

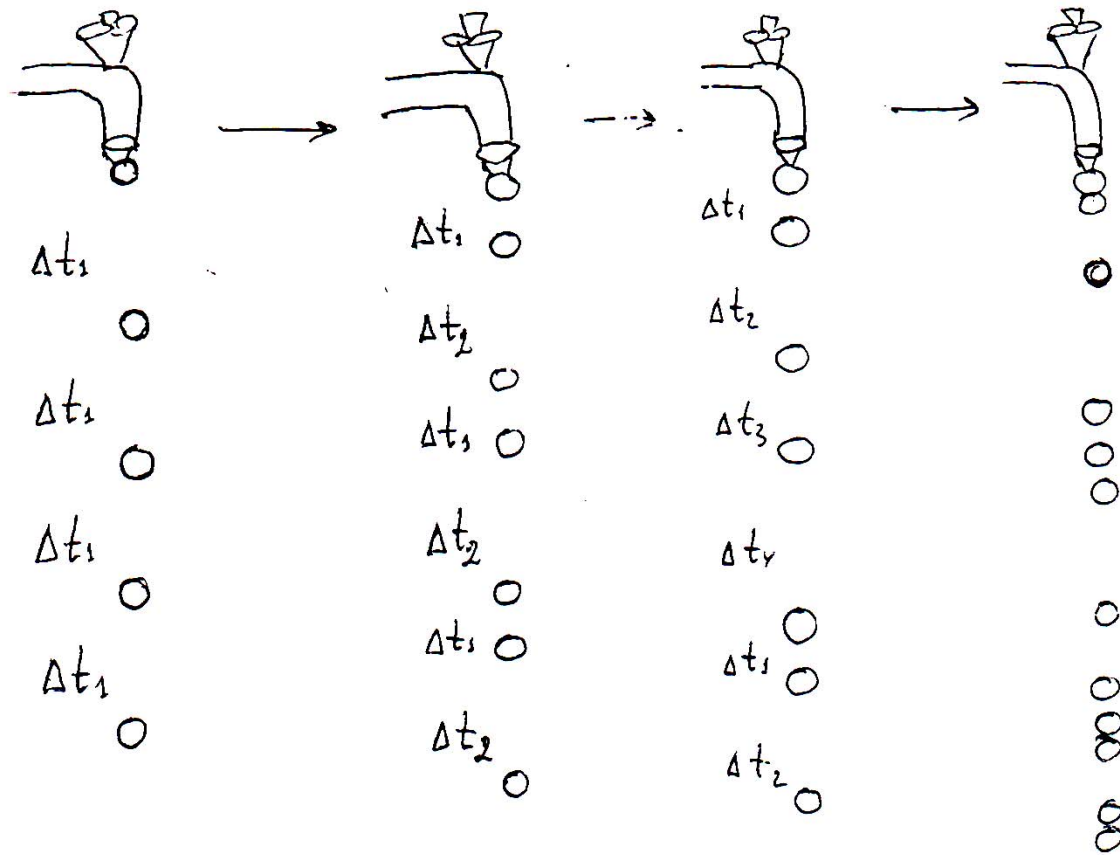
$$N_{t+1} = N_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\}$$

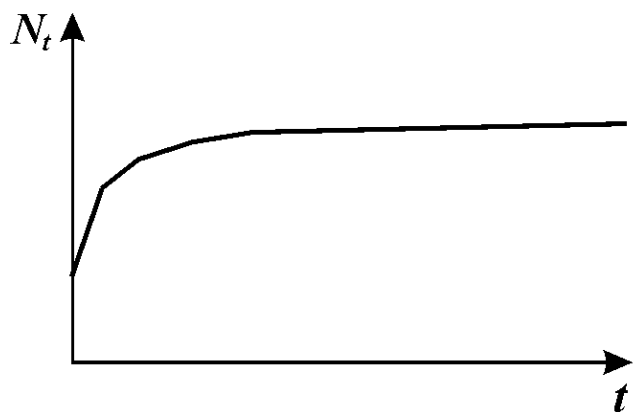
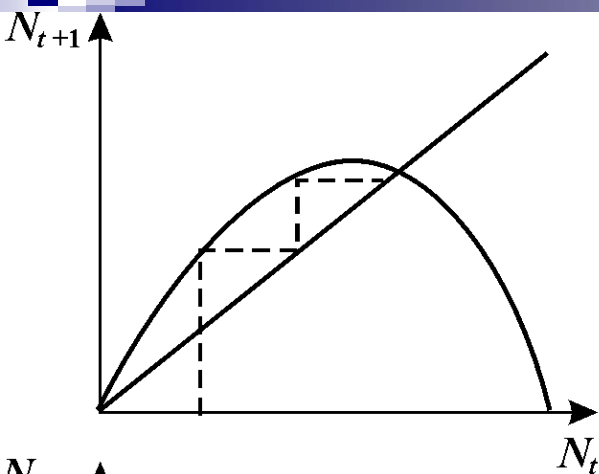
При $r > r_c = 3,102$ решение зависит от начальных условий. Существуют *трехточечные циклы* и *квазистохастические решения*.



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

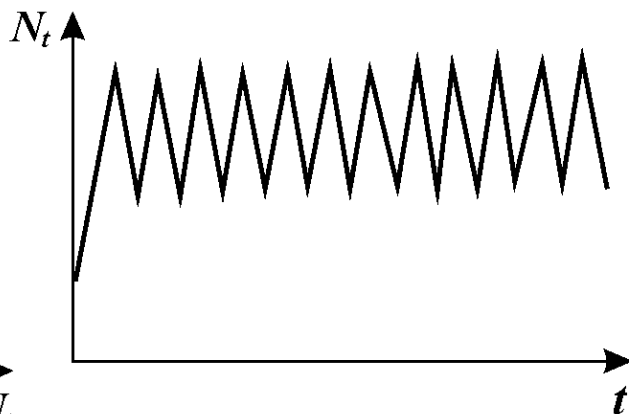
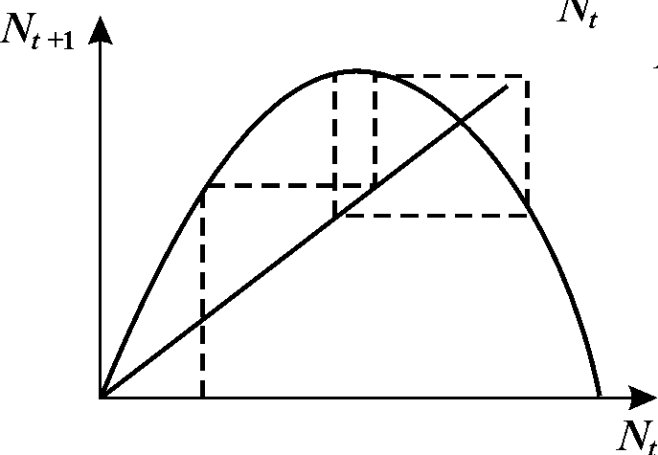
Переход к хаосу через удвоение периода



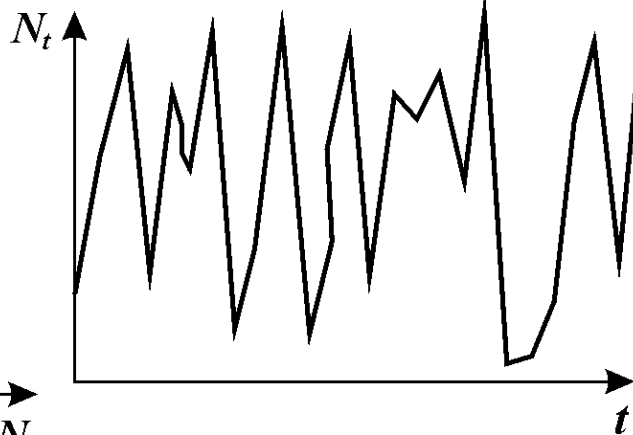
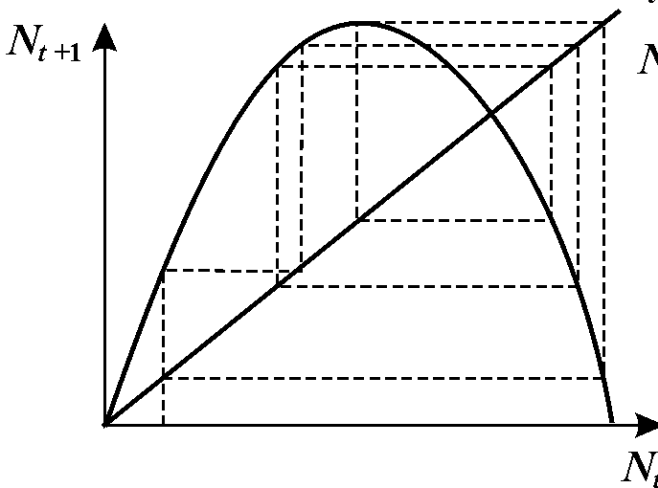


a Квадратичное отображение

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

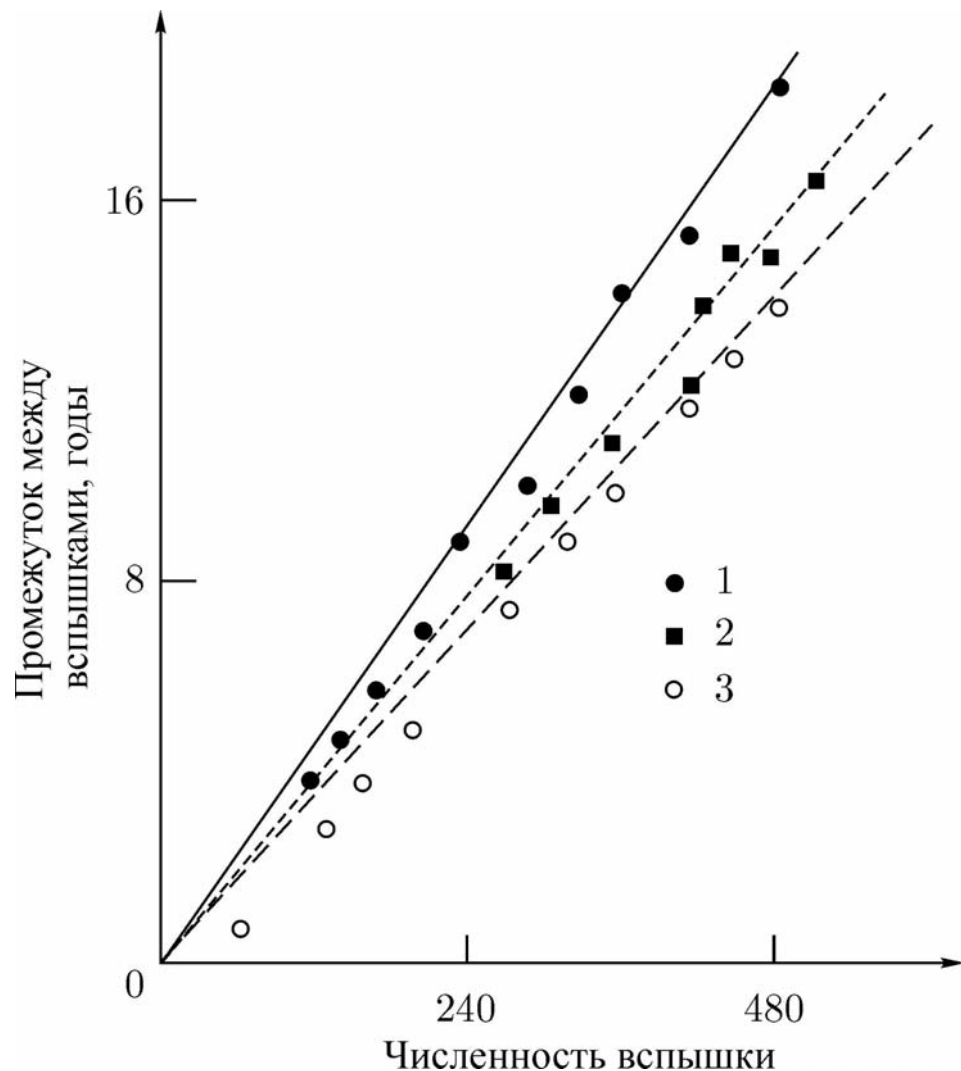


б

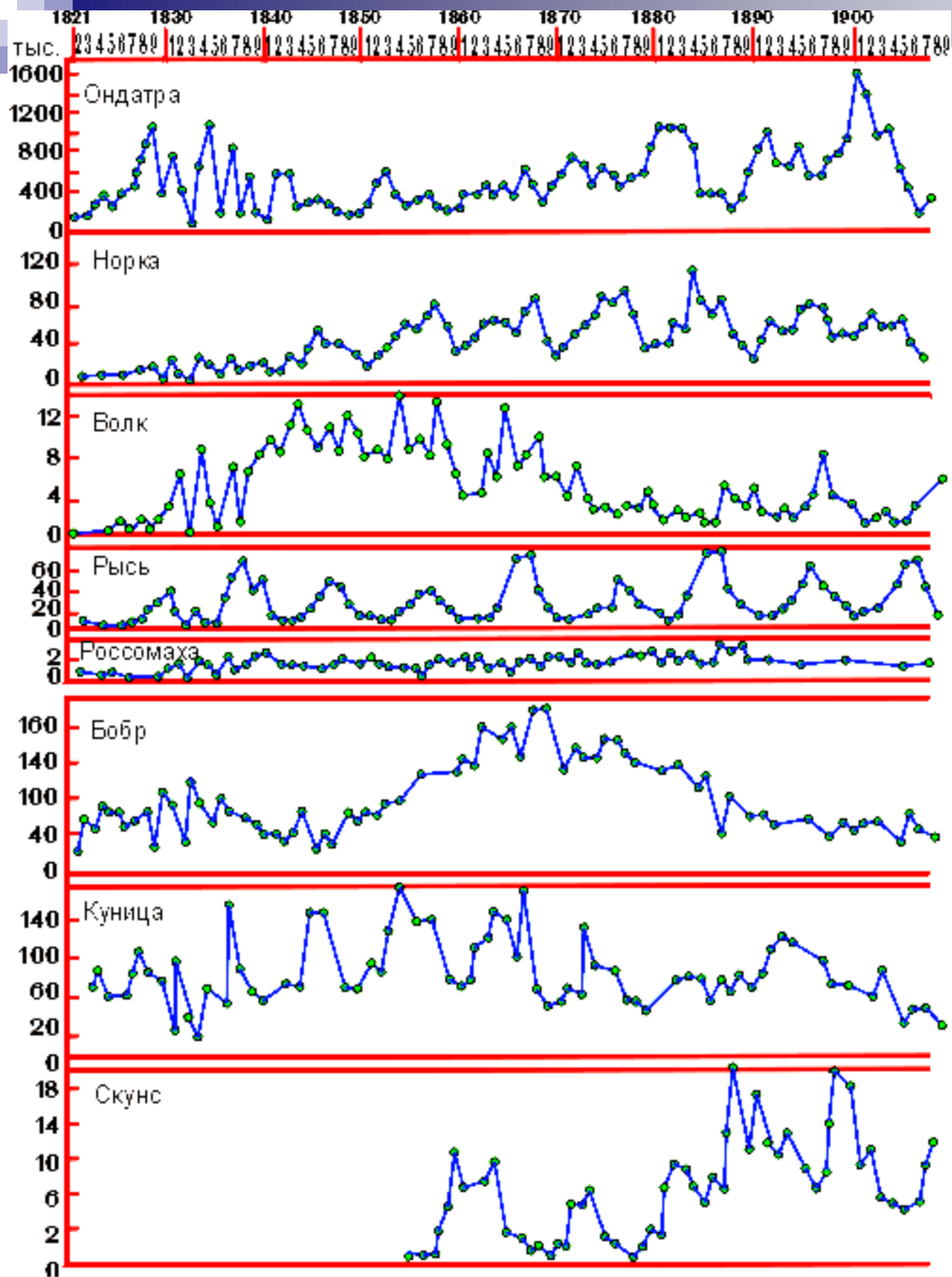


в

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

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

Вектор $\mathbf{X}(t_1)$,

характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором $\mathbf{X}(t_0)$ 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 $k, k+1, \dots, k+p$.

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

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

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



Вторая компонента

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

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

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 $X(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

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

Вектор численностей
возрастных групп в момент
времени t_1 представим в виде

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

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

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

Матрица Лесли

Вектор, характеризующий
структуру популяции
на k -м шаге

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

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

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

Пример. Популяция из 3-х возрастных групп

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

Динамика возрастной структуры

1 год

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

3 год

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

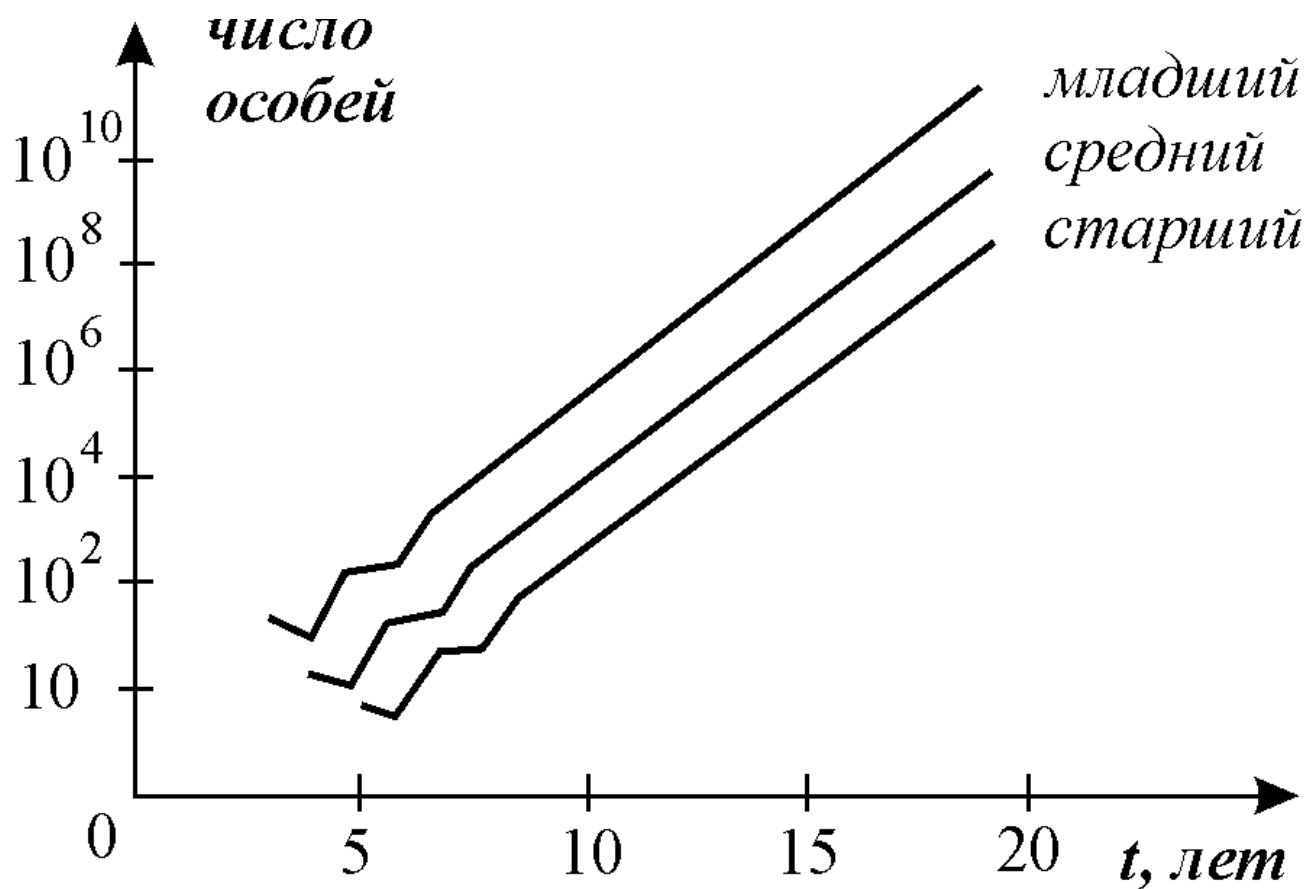
2 год

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

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 для первых 20 временных интервалов (Джефферс, 1981)



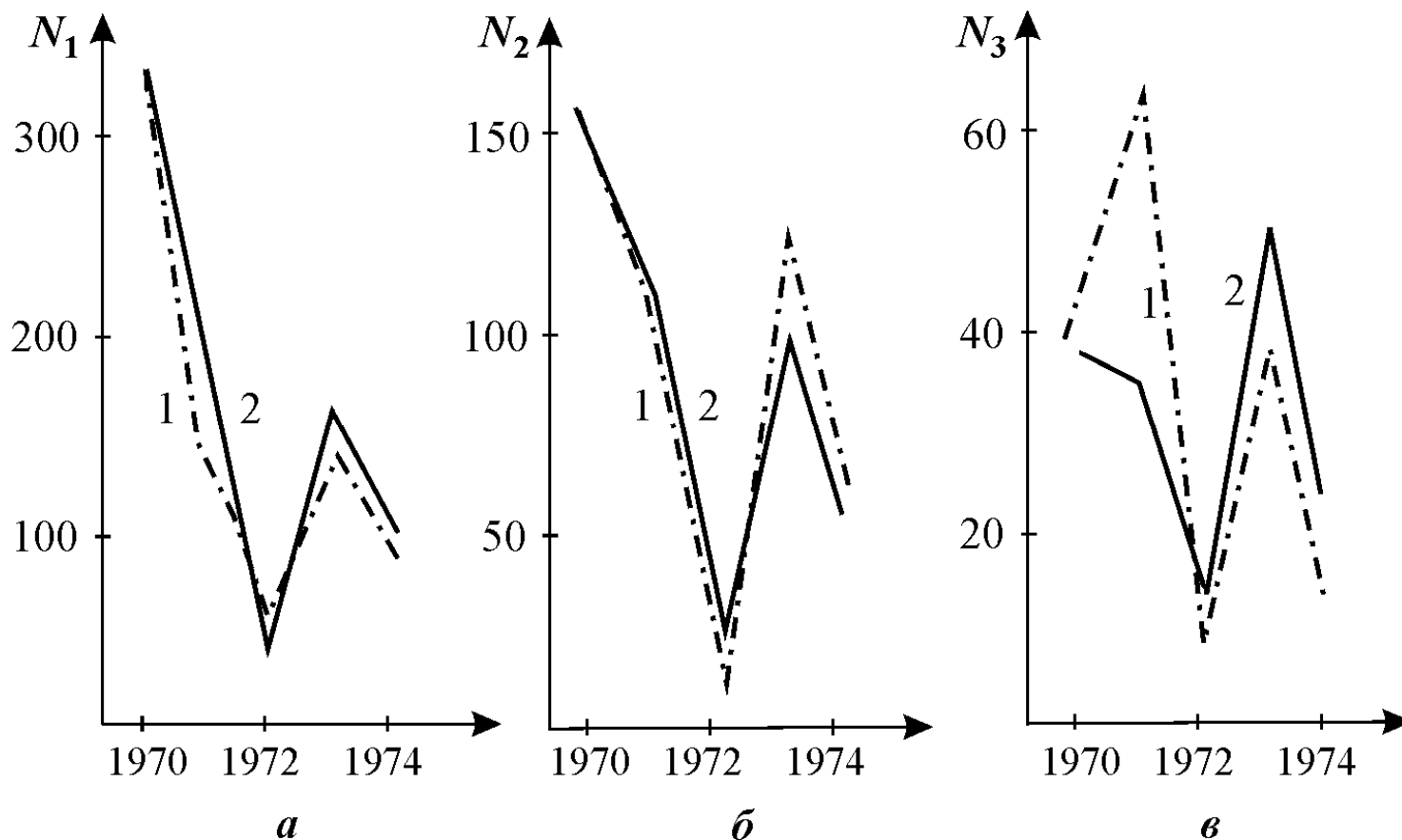
Собственное число матрицы определяет скорость роста популяции, когда ее возрастная структура стабилизировалась

- Для любой квадратной матрицы существуют собственные числа λ
- и собственные векторы v ,
- которые удовлетворяют уравнению

- $A \times v = \lambda \times v,$

- A – квадратная матрица,
- v – вектор столбец,
- λ – скаляр, главное собственное число

Динамика численности ценопопуляции овсеца *Htlicotrichon* 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).

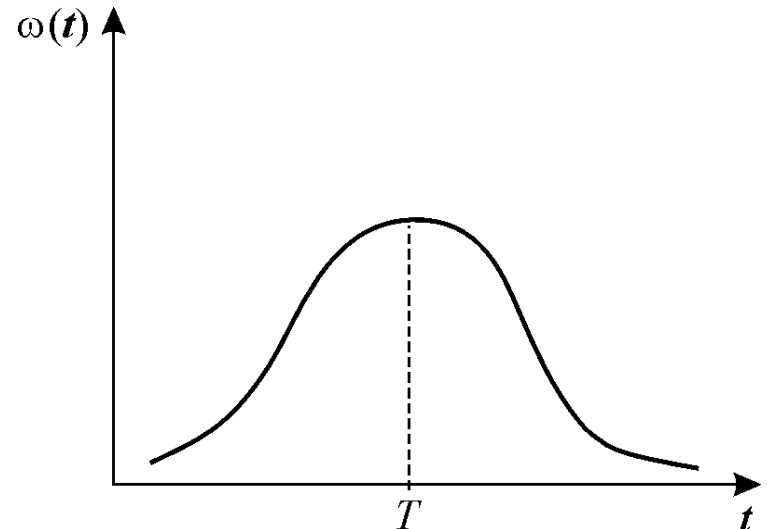


Логистическое уравнение с запаздыванием

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right].$$

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - K^{-1} \int_0^{s_0} \omega(t-s)N(s)ds \right]$$

Весовая функция распределения
времени запаздывания



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?

Дополнительные занятия

- Лада Джураевна Тёрлова будет проводить консультации и отработки
- по вторникам в 17.30
- в корпусе каф. Биофизики
- в ауд. «Новая, комп. класс 2»
- (цокольный этаж)
- Вопросы задавайте на форуме