

УДК 574.34:512.643.8

ОТ МОНИТОРИНГА ПОПУЛЯЦИИ К МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ: НОВАЯ ПАРАДИГМА ПОПУЛЯЦИОННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2021 г. Д. О. Логофет¹, *, Н. Г. Уланова², **

¹Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, лаборатория математической экологии
Пыжевский пер., 3, Москва, 119017 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра экологии и географии растений
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.

После доработки 19.04.2021 г.

Принята к публикации 25.04.2021 г.

Новая парадигма популяционного исследования — это формулировка традиционных и новаторских тем популяционной теории в терминах матричной модели динамики изучаемой популяции с дискретной (возрастной, стадийной или иного рода) структурой, изучение релевантных свойств этой модели, их интерпретация в биологических терминах и получение объективных количественных характеристик. Доступные знания биологии вида и способ мониторинга популяции определяют граф жизненного цикла организмов, который задает, в свою очередь, по стандартному правилу теории матриц, строение проекционной матрицы популяции (ПМП) — сердцевины матричной модели — и предопределяет ее дальнейшие свойства. Калибровка ПМП по эмпирическим данным придает количественную определенность ее элементам — демографическим параметрам популяции, — после чего нужные свойства и количественные показатели популяции получают соответствующими методами матричной алгебры. Обзор дает представление о широком спектре проблем, изучаемых в рамках новой парадигмы, и широких возможностях матричных моделей динамики популяций в решении этих проблем. Наиболее подробно рассмотрены задача и методические трудности оценки жизнеспособности популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры. Отмечены актуальные направления развития и применения математического аппарата матричных моделей.

DOI: 10.31857/S0044459621040035

В научных исследованиях, экспериментах или наблюдениях за популяциями растений или животных возникает потребность сравнивать состояние (в том числе и разновидовых) популяций в разных точках времени и/или пространства. В таких условиях особенно важно иметь показатель, который выражен числом и вычисляется по общей методике для разных объектов. Такой методикой служит *матричное моделирование* динамики популяций с дискретной структурой, и эта методика позволяет получить нужный показатель — *меру приспособленности* локальной популяции (На земле..., 2015).

Дискретная структура популяции возникает из представлений о *дискретности онтогенеза*, т.е. о существовании определенных и различимых стадий, или этапов, в индивидуальном развитии особей данного биологического вида (Белякова и др., 2007; Дзержинский и др., 2013), и согласно этим представлениям происходит сбор эмпирических

данных о популяции изучаемого вида. В качестве основания для классификации особей может выступать возраст, размер, масса тела, физиологическое состояние, фенотип и т.п., т.е. любой наблюдаемый признак, если он подкреплен соответствующим знанием биологии вида. В ботанических исследованиях преобладают работы по анализу спектров возрастных состояний, по возрасту и жизненности (см. ниже), в зоологии — по возрасту, размерным категориям, физиологическому статусу, стадиям онтогенеза (Чеснова, Стриганова, 1999; Клевезаль, 2007).

Проблема дискретности онтогенеза растений хорошо изучена отечественными учеными, начиная с работ А.П. Пошкурлат (1941), Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975), позже Л.А. Жуковой (1983, 1995), последователи этой школы есть в Польше (Falińska, 1991). В результате получают *шкалы онтогенеза*, т.е. наборы дискретных стадий, которые особи проходят последовательно в

своем развитии от рождения до гибели (примеры на рис. 1). В настоящее время описаны онтогенезы около 1500 видов растений, главным образом покрытосеменных, в меньшей степени – голосеменных и папоротникообразных, нескольких видов лишайников (Популяционно-онтогенетическое направление..., 2018). Основное внимание исследователи уделяют изучению последовательности и продолжительности стадий онтогенеза при наблюдениях за маркированными особями при длительном мониторинге на постоянных площадках в природных популяциях и посадках (Онипченко, Комаров, 1997; Поливариантность развития..., 2006; Казанцева и др., 2016). Близкие подходы к изучению динамики структуры возрастных состояний популяций (states) применяют европейские исследователи в Швеции (Wikberg, Svensson, 2003), Швейцарии (Molnár, Bokros, 1996), Польше (Janczyk-Weglarska, 1997) и Чехии (Sosnová et al., 2014).

От знания такого рода и соответствующих данных всего один шаг до математической (матричной) модели динамики популяции с дискретной структурой, которая предлагает богатый репертуар количественных показателей и свойств модельной популяции (в том числе прогноз ее жизнеспособности), получаемый рутинным образом и способный служить основой для сравнительного анализа популяций. Но этот шаг, к сожалению, не популярен среди отечественных биологов.

Настоящий обзор имеет целью познакомить русскоязычного читателя с разнообразием тем исследования и возможностей применения матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой. Мы начинаем с основных понятий формализма матричной модели и основных результатов его применения в конкретных проектах, продолжая использовать для иллюстрации объекты, представленные на рис. 1. Дальнейшие разделы посвящены более продвинутому темам и освещают современные тенденции в расширении сфер применения аппарата матричных моделей и в развитии самого математического аппарата.

Жанр обзора не позволяет опускаться до глубинных технических деталей, но читатель может найти их в соответствующих пособиях (Caswell, 2001; Логофет, Уланова, 2018).

1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФОРМАЛИЗМА МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ

1.1. Граф жизненного цикла

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особой определенного вида – это краткое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят

потомство. ГЖЦ согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует рассматриваемой структуре популяции: его вершины (или узлы) соответствуют компонентам x_j структуры $x = [x_1, x_2, \dots, x_n]^T$ (индекс j обозначает любой из номеров компонент, символ T указывает на транспонирование, т.е. замену строк столбцами), а направленные ребра (или дуги) показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый временным шагом. Его величина естественным образом связана с характерным временем развития особи и способом мониторинга популяции: для крупных млекопитающих и многолетних злаков, например, шаг может быть равен 1 году, для личинок комара в лабораторных условиях – 1 суткам, для бактерий – 1 часу. Естественным и наглядным образом в ГЖЦ находит свое отражение и идея поливариантности онтогенеза (Жукова, 1983, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991; Поливариантность развития..., 2006; Нотов, Жукова, 2019).

На рис. 2 показаны ГЖЦ альпийских малолетников – краснокнижных видов (Красная книга..., 2007, 2012) – монокарпного *Androsace alba* и поликарпного *Eritrichium caucasicum*, – которые были построены по данным наблюдений в течение ряда лет на постоянных пробных площадках, заложенных в альпийской пустоши в 2009 г. (Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016б, 2017а, б, 2018, 2019, 2020). Данные *A. alba* относятся к типу “идентифицированные особи” (“*identified individuals*”), т.е. особи, которые “маркированы и отслеживаются с течением времени” (Caswell, 2001, p. 134). Данные *E. caucasicum* принадлежат к разновидности “идентифицированные особи с неопределенными родителями” (Логофет, 2010, с. 30), поскольку вклады двух родительских групп (**g** и **gt**, рис. 2б) в пополнение популяции неразличимы между собой. В результате “в данных объективно присутствует неопределенность, не позволяющая вычислить статусноспецифические коэффициенты репродукции столь же просто и непосредственно, как прочие демографические параметры” (Логофет, 2010, с. 31).

Ценопопуляцию *A. alba* ежегодно наблюдали по стадиям онтогенеза, различимым в поле по морфологии растения. В результате получили временной ряд векторов

$$x(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T,$$

компоненты которых показывали абсолютную численность соответствующих стадийно-специ-

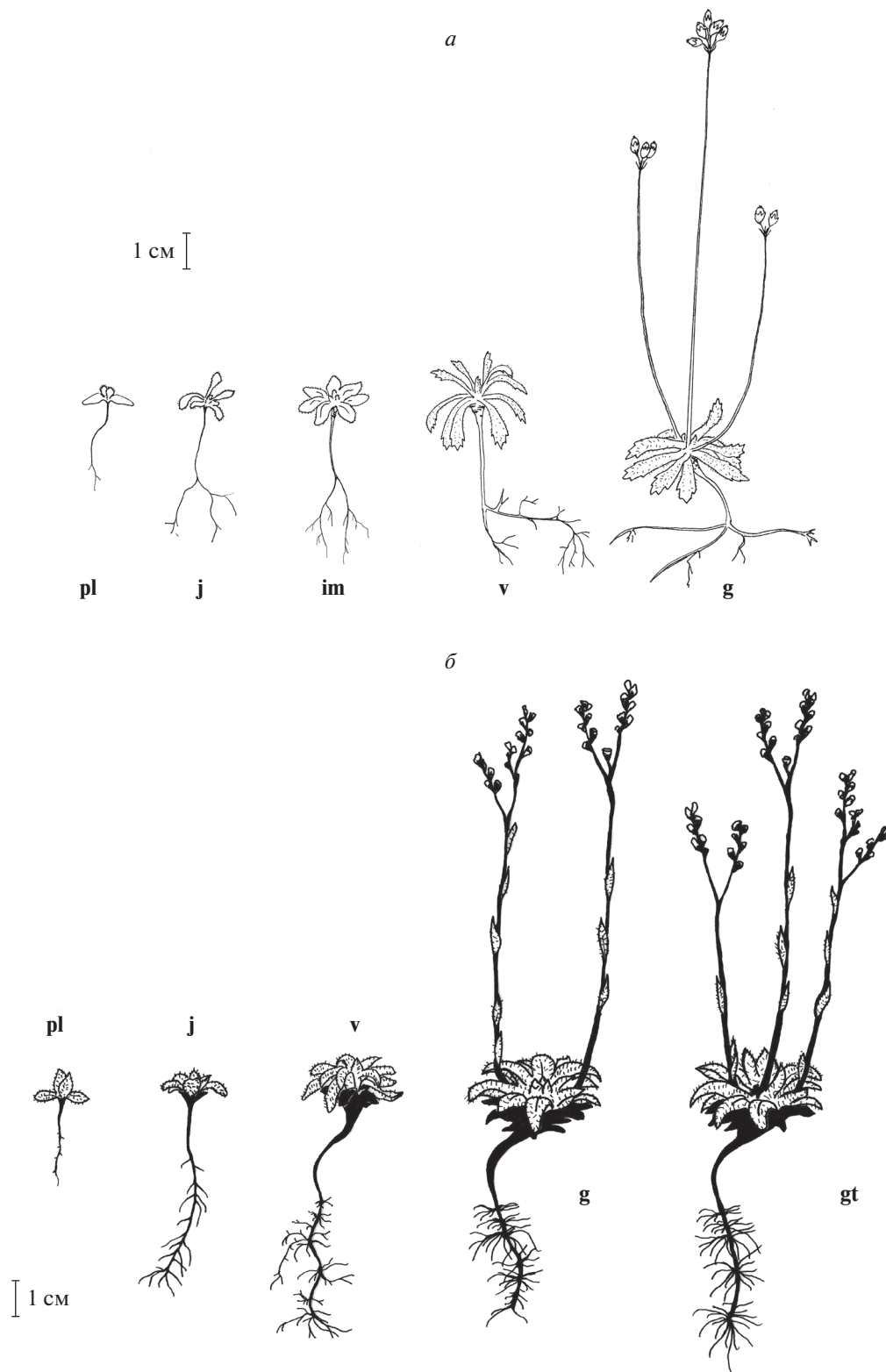


Рис. 1. Шкалы онтогенеза альпийских малолетников. *a* – проломник *Androsace albana*: **pl** – проростки, **j** – ювенильные растения, **im** – имматурные, **v** – взрослые вегетативные, **g** – генеративные (Логофет и др., 2017б, рис. 2). *б* – незабудочник *Eritrichium caucasicum*: **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения (Логофет и др., 2016а, рис. 2, II).

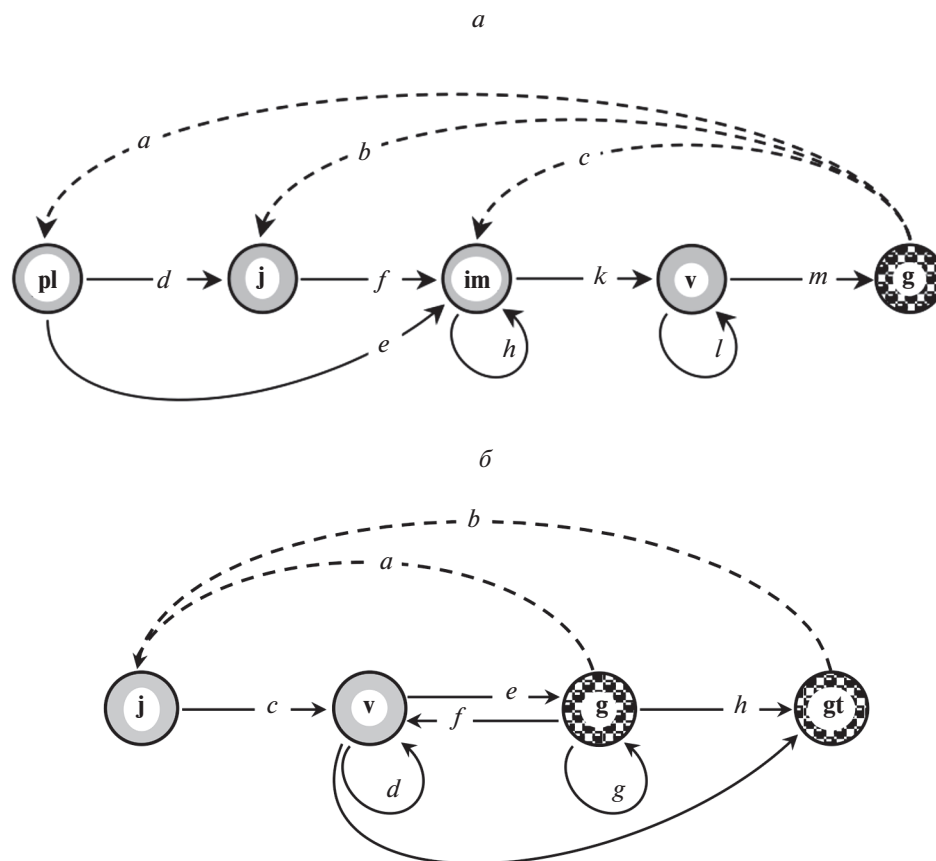


Рис. 2. Графы жизненного цикла по стадиям онтогенеза альпийских малолетников; обозначения стадий как на рис. 1; штриховые стрелки – пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях на момент переписи.

фических групп, обнаруженных в соответствующих стадиях онтогенеза в год наблюдения t (табл. 1 в Логофет и др., 2020).

ГЖЦ *A. albana* выглядит так, будто растения размножаются вегетативно, хотя на самом деле размножение семенное. Но связанные с ним параметры весьма неопределенны в полевых условиях, и потому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность такого исключения при калибровке модели по данным типа “идентифицированные особи” была доказана математически (Логофет и др., 2016а, Приложение А) и подробнее рассматривается далее, в разделе 6.2.

По направлению развития особи ГЖЦ воспроизводит шкалу онтогенеза, однако наличие в жизненном цикле нетривиальных задержек \cup в стадиях **im** и **v**, а также ускоренного перехода **pl** \rightarrow **im** есть проявление поливариантности онтогенеза *A. albana* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Логофет и др., 2019). Смысл параметров a , b , ..., l , m , приписанных дугам ГЖЦ, разъясняется в следующем разделе.

1.2. Основное модельное уравнение

Продолжая пример с ГЖЦ *A. albana*, заметим, что ежегодное пополнение популяции складывается из молодых растений, обнаруженных на момент переписи в стадиях **pl**, **j** или **im**. Если среднее число таких растений в пересчете на 1 генеративную особь обозначить через a , b и c соответственно, то пополнение, наблюдаемое на следующий

год в трех стадиях, равно $\begin{Bmatrix} a \\ b \\ c \end{Bmatrix} g(t)$. Для проростков –

по определению – это единственный способ изменения их численности и потому

$$pl(t+1) = ag(t). \quad (1)$$

Но для ювенильных и иматурных особей ГЖЦ показывает и другие возможности, например, переходы из стадии **pl** в **j** или **im** с параметрами d и e соответственно, обозначающими средние (в пересчете на одну особь) числа проростков, переходящих за один сезон в ювенильную и иматурную стадии соответственно. Тогда, с учетом

всех дуг ГЖЦ с аналогичными параметрами f, h, k, l, m , имеем

$$j(t+1) = d pl(t) + b g(t), \quad (2)$$

$$im(t+1) = e pl(t) + f j(t) + h im(t) + c g(t), \quad (3)$$

$$v(t+1) = k im(t) + l v(t), \quad (4)$$

$$g(t+1) = m v(t). \quad (5)$$

Определенные выше параметры называются *демографическими*, или *vital rates* (Caswell, 2001). Их количественные значения априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) их как частоты соответствующих событий перехода, зафиксированных в наблюдениях (Логофет и др., 2020, табл. 2).

Если систему уравнений (1)–(5) записать в векторно-матричной форме, то получаем *основное уравнение* матричной модели:

$$x(t+1) = L x(t), \quad t = 0, 1, \dots, T, \quad (6)$$

где

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, l, m \geq 0, \quad (7)$$

T – момент предпоследней переписи, а умножение вектора на матрицу выполнено по правилу линейной алгебры.

Очевидным решением уравнения (6), когда матрица L остается постоянной во времени, выступает *траектория*

$$x(t) = L^t x(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (8)$$

которая и описывает модельную динамику популяции.

В общем случае демографические параметры зависят от данных наблюдений в моменты $t, t+1$ (упрощения ради обозначаем эту зависимость одной буквой t) и тогда $L = L(t)$. Траекторию $x(t)$ получают последовательным умножением начального вектора $x(0)$ на *одношаговые* матрицы $L(t)$:

$$x(t+1) = L(t)L(t-1)\dots L(1)L(0)x(0), \quad t = 1, 2, \dots, T. \quad (9)$$

1.3. Проекционная матрица популяции

После калибровки матрица $L(t)$ превращает уравнение (6) в верное равенство для каждой пары последовательных лет наблюдений. Например, для структуры ценопопуляции *A. albana* в 2012 и 2013 гг. (Логофет и др., 2017б, табл. 1) получаем

$$\begin{bmatrix} 19 \\ 137 \\ 95 \\ 73 \\ 6 \end{bmatrix} = L(2012) \begin{bmatrix} 49 \\ 86 \\ 87 \\ 58 \\ 4 \end{bmatrix},$$

где

$$L(2012) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/4 \\ 1/49 & 0 & 0 & 0 & 136/4 \\ 10/49 & 45/86 & 39/87 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 28/87 & 45/58 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6/58 & 0 \end{bmatrix} \quad (10)$$

(Логофет и др., 2017б, табл. 3).

В этом смысле матрица L преобразует (“проецирует”) вектор $x(t)$ структуры популяции, наблюдаемой в текущий момент времени, в вектор $x(t+1)$ структуры, наблюдаемой в следующий момент времени, и потому была названа *проекционной матрицей популяции* (ПМП) (Goodman, 1969; Caswell, 1989, 2001) вопреки математическому смыслу термина¹.

Если по заданному ГЖЦ построить (по определенному правилу; Hogn, Johnson, 1990) *ассоциированную* с ним матрицу, то ее *строение (pattern)*, т.е. расположение нулей и ненулевых элементов, будет в точности совпадать с матрицей L (7) основного уравнения (6). Это обеспечивает методическую эффективность матричной модели популяции, которая продемонстрирована в сотнях различных приложений (COMADRE, 2021; COMPADRE, 2021).

Важное свойство ПМП, подлежащее проверке в приложениях, – это *неразложимость (indecomposability)*, или *неприводимость (irreducibility)*. Формальное определение в терминах матриц (Гантмахер, 1967; Маркус, Минк, 1972) неудобно для проверки, но существует эффективный критерий: матрица неразложима тогда и только тогда, когда ассоциированный с нею оргграф является *сильно связным*, т.е. для любой пары узлов найдется ориентированный путь, ведущий из одного узла в другой (Hogn, Johnson, 1990). Оргграфом, ассоциированным с ПМП, является ГЖЦ – это сжатое отражение знаний о развитии особей рассматриваемого вида и способе мониторинга структуры популяции, – и примечательно, что это биологическое знание обеспечивает проверку математического свойства модельной матрицы.

¹ В математической теории матриц *проекционной* называют матрицу A , обладающую свойством $A^2 = A$, т.е. повторная проекция не меняет результата первой.

ГЖЦ *A. albana* (рис. 1а), очевидно, является сильно связным, так что матрицы L (7) и, в частности, $L(2012)$ (10) неразложимы.

Разложимой ПМП оказывается, как правило, когда в ГЖЦ есть пострепродуктивные стадии (Klímás et al., 2012; Logofet, 2013a), и тогда основные модельные результаты вытекают из свойств главной подматрицы ПМП L_{rec} , отвечающей *репродуктивному ядру* ГЖЦ (Логофет и др., 2016а).

Надежно калиброванная по лабораторными или полевыми данными, ПМП служит индикатором качества окружающей среды и биологических свойств изучаемой популяции (Caswell, 2001). Она несет в себе богатый набор количественных характеристик, которые позволяют не только охарактеризовать текущее и будущее состояние этой популяции, но и провести сравнительный анализ популяций, эмпирические и теоретические исследования.

2. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ

2.1. Равновесная структура популяции и асимптотическая скорость роста

Среди решений уравнения (6) (*траекторий* модели) особую роль играет решение $x(t) = x^* \neq 0$, которое не изменяется со временем как структура популяции в относительных единицах, т.е. *равновесная структура*. Это значит, что

$$Lx^* = \lambda x^*, \quad (11)$$

где λ — некоторое положительное число. Равенство (11) есть в сущности определение *собственного вектора* (-столбца) и соответствующего ему *собственного числа* λ матрицы L . Вообще матрица размера $n \times n$ имеет n собственных чисел; этот набор называется *спектром* матрицы и может содержать действительные и комплексные числа. Существование положительного λ , нужного в равенстве (11), и положительного вектора x^* устанавливает классическая теорема Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967). Согласно этой теореме, в *спектре* неотрицательной неразложимой матрицы A есть *перронов корень* — положительное число $\lambda_1 = \rho(A)$, совпадающее с ее *спектральным радиусом* — максимальным по абсолютной величине собственным числом. Оно закономерно названо *доминантным* (Caswell, 1989). У доминантного собственного числа всегда существует соответствующий ему положительный собственный вектор x^* . Как видно из (11), он определяется с точностью до умножения на любое ненулевое число и может быть нормирован до структуры популяции — в относительных численностях или процентах (Логофет и др., 2020, табл. 3).

Когда в спектре матрицы L есть только одно число $\lambda_1 = \rho(L)$, матрица называется *примитивной*, когда несколько — *импримитивной*. Эти случаи различаются асимптотическим (при $t \rightarrow \infty$) поведением траектории $x(t)$: сходимость к направлению x^* в первом случае и циклическая асимптотика во втором (Свирижев, Логофет, 1978; Caswell, 1989, 2001; Logofet, 1993; Bergman, Plemmons, 1994). Наряду с алгебраическим критерием примитивности, как и в случае с разложимостью матрицы L , ее примитивность или импримитивность можно установить через ГЖЦ (Horn, Johnson, 1990; Логофет, Белова, 2007), но в обоих случаях величина λ_1 показывает *асимптотическую скорость* роста популяции, если матрица L не меняется со временем. Точнее, в примитивном (наиболее частом на практике) случае, $x(t) \sim \lambda_1^t x^*$, т.е. траектории стремятся к геометрическому росту/убыли с показателем λ_1 (при любом начальном векторе $x(0)$), и поэтому

$$x(t) \rightarrow \begin{cases} 0, & \text{если } \lambda_1 < 1; \\ x^*, & \text{если } \lambda_1 = 1; \\ \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1. \end{cases} \quad (12)$$

Величина λ_1 зависит от элементов матрицы L — набора демографических параметров изучаемой популяции — и в теории определяется как максимальный по модулю корень характеристического полинома матрицы L , а на практике вычисляется рутинным образом, через библиотечную процедуру вычисления спектра заданной квадратной матрицы, которая включена в любую систему математического обеспечения компьютера, например, через функцию $\text{eig}(L)$ в системе Matlab (MathWorks, 2021). Когда L калибрована по данным наблюдений за структурой конкретной популяции, величина λ_1 служит объективной количественной *мерой приспособленности* популяции в том месте и в то время, где и когда получены данные для калибровки L (Logofet et al., 2014; На земле..., 2015). Поэтому калиброванная ПМП с ее перроновым корнем, или доминантным собственным числом, выступает эффективным инструментом сравнительной демографии растений и животных. В проекте *A. albana* λ_1 демонстрирует значительные вариации от года к году на протяжении ряда лет (Логофет и др., 2019, табл. 3), что служит отражением переменчивой среды.

Если транспонировать обе части уравнения (11), то по правилам линейной алгебры получаем

$$(x^*)^T L^T = \lambda (x^*)^T. \quad (13)$$

Это равенство показывает, что наряду с собственным вектором-столбцом у матрицы есть и собственный вектор-строка, или *левый* собственный вектор. Транспонирование матрицы L означает смену направления дуг в ГЖЦ на противополож-

ное, что, понятно, не нарушает сильной связности графа. Поэтому транспонирование неразложимой матрицы L дает неразложимую матрицу L^T . Применяя к ней теорему Перрона–Фробениуса, получаем существование перрона вектора y^* у L^T , или левого доминантного собственного вектора-строки $(y^*)^T$ у матрицы L (Логофет, Белова, 2007). Этот вектор был назван *репродуктивной ценностью* (*reproductive value*; Goodman, 1968; Caswell, 2001, 2010), поскольку показывает относительный вклад структурных групп особей в пополнение популяции за весь жизненный цикл.

Рутинный способ вычисления доминантного вектора-строки y^* состоит в нормировке транспонированного перрона вектора-столбца матрицы L^T . Например, для ППМ *A. albana* (9) получаем

$$y^* = [0.0105 \ 0.0257 \ 0.0622 \ 0.1576 \ 0.7440] \quad (14)$$

и видим, что вклады стадийных групп в пополнение популяции закономерно растут по мере движения от проростка к генеративному растению.

2.2. Влияние демографических параметров на приспособленность популяции

Как прямое следствие из теоремы Перрона–Фробениуса (Маркус, Минк, 1972; Horn, Johnson, 1990) величина λ_1 меняется с изменением любого элемента матрицы: растет с увеличением и снижается с уменьшением элемента, — показывая тем самым влияние конкретного демографического параметра на приспособленность популяции. Такое знание полезно для предсказания результата потенциальных изменений в демографических параметрах, например, в связи с ожидаемыми изменениями среды или мерами регулирования популяции. Но как определить количественно силу такого влияния?

Ответ дает частная производная $\partial\lambda_1/\partial l_{ij}$ доминантного собственного числа как функции многих переменных — чувствительность λ_1 к изменению параметра на пересечении i -ой строки и j -го столбца матрицы при сохранении всех остальных элементов без изменений. Согласно вышесказанному, $\partial\lambda_1/\partial l_{ij} > 0$ для каждой пары индексов i и j , но не каждой паре индексов соответствует ненулевой элемент ПМП, т.е. содержательный демографический параметр. Поэтому содержательный биологический смысл имеет чувствительность к вариациям только ненулевых элементов в строении ПМП, а для нулевых ее смысл лишь формально математический (если только возникновение новых дуг в ГЖЦ не рассматривается в эволюционном контексте).

Формально, чувствительность (Goodman, 1971) вычисляется рутинно в виде матрицы

$$S(L) = [\partial\lambda_1/\partial l_{ij}] = x^*y^*/\langle x^*, y^* \rangle, \quad (15)$$

где x^* и y^* — доминантные собственные вектор-столбец и вектор-строка матрицы L соответственно, а \langle, \rangle обозначает скалярное произведение векторов (Caswell, 2001). Например, для матрицы (10) формула (15) дает формальную матрицу чувствительности

$$S(L(2012)) = \begin{bmatrix} 0.0086 & 0.0212 & 0.0513 & 0.1300 & 0.6136 \\ 0.0619 & 0.1523 & 0.3679 & 0.9327 & 4.4018 \\ 0.0425 & 0.1047 & 0.2530 & 0.6413 & 3.0268 \\ 0.0280 & 0.0690 & 0.1668 & 0.4228 & 1.9953 \\ 0.0023 & 0.0056 & 0.0136 & 0.0346 & 0.1633 \end{bmatrix}, \quad (16)$$

а если ее элементы, не имеющие биологического смысла, обозначить символом \emptyset , то

$$S(L(2012)) = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0.6136 \\ 0.0619 & \emptyset & \emptyset & \emptyset & 4.4018 \\ 0.0425 & 0.1047 & 0.2530 & 0.6413 & 3.0268 \\ \emptyset & 0.0690 & 0.1668 & 0.4228 & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & \emptyset & 0.0346 & \emptyset \end{bmatrix}. \quad (17)$$

Видно, что наиболее влиятельные параметры — это b и c — удельные скорости пополнения ювенильной и иматурной групп растений.

Может, однако, показаться, что этот вывод обусловлен тем, что и сами параметры b и c максимальны среди элементов $L(2012)$ (10), и, чтобы исключить такое влияние, наряду с чувствительностью рассматривают *эластичность* λ_1 — изменение λ_1 в ответ на *пропорциональное* изменение параметра (Caswell et al., 1984; Kroon et al., 2000). Как и чувствительность, эластичность вычисляется рутинно, в виде матрицы

$$E(L) = [e_{ij}] = \left[\frac{l_{ij} \partial\lambda_1}{\lambda_1 \partial l_{ij}} \right] = \left[\frac{\partial \log \lambda_1}{\partial \log l_{ij}} \right] = \frac{1}{\lambda_1} L^\circ S(L), \quad (18)$$

где символ $^\circ$ означает поэлементное умножение матриц.

Для ПМП *A. albana* (10) получаем из (18) матрицу эластичности:

$$E(L(2012)) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 2.3056 \\ 0.0010 & 0 & 0 & 0 & 118.3948 \\ 0.0069 & 0.0434 & 0.0897 & 0 & 0.5986 \\ 0 & 0 & 0.0425 & 0.2595 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0028 & 0 \end{bmatrix}. \quad (19)$$

Видим, что параметр b остался лидером влияния, но “серебро” (с огромным отставанием) перешло

к a — удельной скорости пополнения группы проростков.

3. ПРОГНОЗ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Как отмечалось выше, чтобы получить $\lambda_1(\mathbf{L})$ — количественную меру приспособленности ценопопуляции, — достаточно калибровать ПМП по данным двух последовательных лет наблюдений. В этом огромное методическое преимущество матричной модели, но и большая проблема, когда лет более двух и разные пары лет дают разные значения $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$ — в том числе и с противоположными прогнозами выживания по условию (12) (Логофет и др., 2020, табл. 3). Известны два принципиально разных подхода к прогнозу жизнеспособности ценопопуляции по данным ее многолетнего мониторинга, и они рассматриваются в двух последующих разделах.

3.1. Осреднение одношаговых матриц

В отличие от действительных чисел, осреднение матриц далеко не тривиально — хотя это может и замалчиваться в публикациях (Klimas et al., 2012; Logofet, 2013a). Данные многолетнего мониторинга дают временной ряд матриц вместе с временными рядами каждого из их элементов, и сразу возникает вопрос, осреднять ли готовые матрицы или же построить матрицу из усредненных элементов — методические рекомендации сформулированы А.А. Масловым и Д.О. Логофетом (2020) в зависимости от характера данных. Когда стоит задача осреднения одношаговых ПМП, привычное арифметическое среднее замотивировано лишь простотой исполнения в виду линейности ПМП как матричного оператора в векторном пространстве, а содержательная логика, напротив, приводит к *геометрическому* (мультипликативному) среднему (Логофет и др., 2016а, 2017а, б, 2019).

Действительно, каждая пара матриц, соседствующих во временном ряду $\{\mathbf{L}(t)\}$ калиброванных одношаговых ПМП, удовлетворяет уравнению (6). Это значит, что вектор $\mathbf{x}(0)$ структуры, наблюдавшейся в начальный момент, проецируется в вектор $\mathbf{x}(T+1)$ финального момента путем последовательного умножения на каждую из ПМП заданного набора $T+1$ матриц $\mathbf{L}(t)$:

$$\mathbf{x}(T+1) = \mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0)\mathbf{x}(0) \quad (21)$$

(см. уравнение (9)). Логично требовать, чтобы то же самое получалось и со *средней* матрицей \mathbf{G} , т.е.

$$\mathbf{G}^{T+1} = \mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0). \quad (22)$$

Это значит, что осреднение по набору ПМП должно быть *мультипликативным* (или *геометри-*

ческим по аналогии с числами) и среднюю матрицу \mathbf{G} следует получать как корень степени $T+1$ из произведения $T+1$ годичных ПМП:

$$\mathbf{G} = [\mathbf{L}(T)\mathbf{L}(T-1) \dots \mathbf{L}(1)\mathbf{L}(0)]^{1/(T+1)}. \quad (23)$$

Произведение нескольких неотрицательных неразложимых матриц довольно быстро (с ростом числа сомножителей) становится целиком положительной матрицей, и в теории матриц известен критерий существования корня натуральной степени из положительной матрицы (McDonald et al., 2014; Politi, Popolizio, 2015). Однако этот корень также оказывается положительным, что совершенно не логично для матрицы, усредняющей ПМП, которые соответствуют нетривиальному ГЖЦ. Логично потребовать, чтобы средняя матрица \mathbf{G} имела такое же *строение* (*pattern*), как и осредняемые ПМП, и это соображение привело к оригинальной концепции *структурно-геометрического* (*pattern-geometric*), или *структурно-мультипликативного*, среднего неотрицательных матриц (Logofet, 2018).

Положение доминантного собственного числа $\lambda_1(\mathbf{G})$ средней матрицы \mathbf{G} относительно 1 позволяет сделать вывод о судьбе ценопопуляции в долговременной перспективе на основании нескольких лет наблюдений: рост, если $\lambda_1(\mathbf{G}) > 1$; убыль, если $\lambda_1(\mathbf{G}) < 1$; стабилизация, если $\lambda_1(\mathbf{G}) = 1$.

К сожалению, точного решения математической задачи структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (т.е. с нулями в определенных местах) не существует по фундаментальной причине² (Логофет и др., 2017б; Logofet, 2018), и приходится довольствоваться решением приближенным. Для 10 годичных ПМП *A. albana* (2009–2018; Логофет и др., 2020, табл. 3) это решение (*ibidem*, табл. 5) имеет вид

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 8.5705 \\ 0.2791 & 0 & 0 & 0 & 22.5219 \\ 0.0900 & 0.0700 & 0.1173 & 0 & 0.3017 \\ 0 & 0 & 0.2097 & 0.8390 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0502 & 0 \end{bmatrix} \quad (24)$$

с ошибкой приближения 3.1053×10^{-3} и мерой приспособленности $\lambda_1(\mathbf{G}) = 0.8876$, заметно меньшей 1. Таким образом, 11 лет мониторинга ценопопуляции *A. albana* дают негативный прогноз жизнеспособности популяции в долговременной перспективе.

² Как следствие из (22), система алгебраических уравнений для неизвестных элементов матрицы \mathbf{G} оказывается *переопределенной* (АКАДЕМИК, 2021; GUFO.ME, 2021) и не имеет точного решения.

3.2. Прогноз выживания по стохастической скорости роста

В противоположность постулату постоянства ПМП для асимптотической скорости роста (λ_1), концепция *стохастической скорости роста* (λ_S ; Caswell, 2001) полагает, что популяция развивается в случайно изменяющейся среде, и тогда каждая годовая ПМП $L(t)$ считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определен набор демографических параметров сформировался к моменту очередного наблюдения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1986, 1990). Тогда $\{L(t)\}$ – набор годовых ПМП, полученный в результате длительного мониторинга структуры популяции, – отражает весь наблюдавшийся диапазон случайных вариаций среды. Судьба популяции в долговременной перспективе – это результат применения к начальному вектору структуры $x(0)$ бесконечной последовательности ПМП, выбранных случайным образом из доступного набора годовых ПМП на каждом шаге последовательности. Математически установлено, что у такой последовательности существует конечный предел (Furstenberg, Kesten, 1960; Оселедец, 1968; Cohen, 1976), и он позволяет определить величину λ_S как

$$\begin{aligned} \lg \lambda_S &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \lg N(\tau) = \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \|\lg L_{\tau-1} \dots L_0 x(0)\|_1, \end{aligned} \quad (25)$$

где $\|\dots\|_1$ обозначает норму вектора по сумме модулей компонент (Caswell, 2001).

Однако для практической оценки λ_S одного существования мало, и предлагались теоретические приближения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1990) – в частности, для ситуации, когда годовые ПМП можно считать малыми отклонениями от некоторой (известной) средней матрицы. Но в нашем примере с *A. albana* ситуация совсем иная: годовые матрицы существенно отличаются друг от друга (Логофет и др., 2020, табл. 3) своими элементами и значениями λ_1 – так что теоретическая оценка неприменима и нужно исходить из определения (25).

Известно, что величину предела последовательности можно аппроксимировать ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше отстоит этот член от начала (Мир Математики, 2021). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годичной ПМП из набора $\{L(t)\}$ на каждом шаге. Правда, в этом случае в качестве оценки получаем не число, а определенный диапазон чисел: от минимального до максимального значения среди результатов случайных реализаций конечной последовательности; чем больше

реализаций, тем закономерно шире диапазон оценок (Logofet et al., 2020, Table 4).

Самое простое (и популярное в литературе) правило состоит в независимом (от предыдущего шага) выборе с неизменной (от шага к шагу) вероятностью каждой из данных матриц. Такая модель случайной среды была названа *iid (independent, identically distributed)* матрицами (Cohen, 1979; Caswell, 2001; Buckley et al., 2010). С учетом вышесказанного в серии имитаций методом Монте-Карло наилучшей оценкой λ_S будет диапазон, полученный при максимальном числе случайных реализаций последовательности ПМП максимальной длины. Для 10 годовых ПМП *A. albana* 1000 реализаций *iid* последовательности длиной в 1 млн членов дали диапазон [0.936297, 0.937635] (Logofet et al., 2020, Table 4). Большой “оптимизм” этой оценки по сравнению с осреднением ПМП, $\lambda_1(G) = 0.8876$ (24), можно объяснить лишь карикатурностью *iid* как модели реальной среды.

Усложнение правила *iid* – это признание зависимости текущего шага от результата предыдущего, т.е. случайный выбор как реализация некоторой марковской цепи переходов между заданными ПМП (Caswell, 2001). Известные примеры марковских цепей как моделей случайной среды разнообразны – от простых, как например переключение между “плохой” и “хорошей” средой (Sanz, 2019), до весьма продвинутых (Morris et al., 2006; Rees, Ellner, 2009; Ozgul et al., 2010; Williams et al., 2015; Paniw et al., 2018), но по-прежнему искусственных конструкций, изобретенных авторами, но не природой.

Вместе с тем запланированы исследования с целью построить модель случайной среды исходя из реальных наблюдений за ключевыми факторами, влияющими на рост и выживание популяции (Мониторинг популяций..., 2019). В частности, обнаружена корреляция между $\lambda_1(L(t))$ и суммой осадков с ноября по май (Logofet et al., 2020, Supplementary), а длинный временной ряд осадков, рассмотренный как реализация марковской цепи, позволил восстановить ее переходную матрицу (*ibidem*, Table 3), которая и послужила управляющей в построении последовательностей (25) методом Монте-Карло. В результате 1000 реализаций марковской последовательности длиной в 1 млн членов дали диапазон $\lambda_S \in [0.924874, 0.926079]$ (*ibidem*, Table 4) – более узкий, чем у *iid* последовательности, и расположенный ближе к $\lambda_1(G)$. Таким образом, реалистичный выбор матриц улучшил оценку стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana*, хотя и оставил ее заметно превышающей $\lambda_1(G)$ – результат осреднения ПМП.

Аналогичные вычисления с набором ПМП *Eritrichium caucasicum* – другого альпийского ма-

лолетника (Логофет и др., 2016а) – дали противоположное соотношение³:

$$\lambda_1(\mathbf{G}) \in [0.945004, 0.989230] > \\ > \lambda_S \in [0.934156, 0.936192]$$

(Logofet, 2019, Table 1, 4), – сохраняя, как и в случае *A. albana*, расположение слева от $\lambda = 1$, т.е. качественную определенность негативного прогноза жизнеспособности ценопопуляции.

4. ВОЗРАСТНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИЗ СТАДИЙНОЙ МОДЕЛИ

Наряду с объективным прогнозом жизнеспособности, калиброванная модель динамики популяции со *статусной* структурой (когда *статус* может означать любой наблюдаемый признак как основание для классификации особей – размер, массу тела, физиологический статус и т.п.) позволяет получить и иные характеристики, в частности, извлечь определенные “возрастные показатели из статусной модели” (“age-specific traits from state-specific models”; Caswell, 2001, p. 116) – такие как *ожидаемая продолжительность жизни* или *средний возраст первого цветения*. Принципиальная возможность такого извлечения заложена во временной природе шага модели (Δt), а общая методика, реализующая эту возможность, была предложена в работе Кохрана и Элнера (Cochran, Ellner, 1992) и развита в более поздних публикациях (Bender et al., 2000; Caswell, 2001). Методика сводится к построению *виртуальной поглощающей цепи Маркова* (*virtual absorbing Markov chain*, VAMC; Логофет и др., 2017а), у которой *поглощающее* состояние (т.е. состояние, попадая в которое цепь остается там навсегда) определено как соответствующие событие жизненного цикла, а среднее время наступления этого события, т.е. *среднее время до поглощения* (*mean absorption time*; Kemeny, Snell, 1976), вычисляются известным методом теории марковских цепей. В двух следующих разделах методика иллюстрируется на примере ценопопуляции *A. albana*.

4.1. Ожидаемая продолжительность жизни

Согласно определению П. Ю. Жмылева и соавторов (2005), “малолетние растения” или “малолетники” – это монокарпики и поликарпики с продолжительностью онтогенеза от 1 года до 15 лет. Методика VAMC позволяет придать этому определению инструментальный характер.

Представим ПМП *A. albana* (7) как сумму ее *переходной* и *репродуктивной* частей:

³ В результате *репродуктивной неопределенности* данных (Логофет и др., 2016а) $\lambda_1(\mathbf{L}(t))$ и $\lambda_1(\mathbf{G})$ определяются лишь с точностью до некоторого диапазона значений.

$$\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ 0 & 0 & 0 & 0 & b \\ 0 & 0 & 0 & 0 & c \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}, \quad (26)$$

и заметим, что матрица \mathbf{T} *субстохастическая*, т.е. суммы ее элементов по каждому столбцу не превышают 1:

$$d + e \leq 1, f \leq 1, h + k \leq 1, l + m \leq 1. \quad (27)$$

Это следует из демографического смысла слагаемых как долей групп тех особей в соответствующих стадиях, которые остались в данной стадии либо перешли в иную стадию за один год; если сумма меньше единицы, то разность показывает долю погибших особей данной стадии; если сумма равна 1, то погибших нет. В ГЖЦ на рис. 2а матрице \mathbf{T} отвечает подграф без стрелок a, b, c .

Введем дополнительное, шестое в данном случае, состояние (\mathbf{d}), означающее *гибель* особей. В результате матрица \mathbf{T} дополняется еще одной (шестой в данном случае) строкой, элементы которой суть дополнения столбцовых сумм до 1, и еще одним столбцом с единственным ненулевым элементом, отвечающим вечному статусу состояния, $\mathbf{d} \cup \mathbf{d}$:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e & f & h & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k & l & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 & 0 \\ \hline 1-d-e & 1-f & 1-h-k & 1-l-m & 1 & 1 \end{bmatrix} = \mathbf{P}. \quad (28)$$

Согласно условиям (27), матрица \mathbf{P} (28) является *стохастической* (все столбцовые суммы равны 1), и это дает основание считать ее матрицей *переходных вероятностей* дискретной марковской цепи: состояния и вероятные переходы этой *виртуальной* цепи представлены на рис. 3а.

Состояние \mathbf{d} виртуальной цепи классифицируется как *поглощающее*, а все прочие состояния называются *непоглощающими* – переходы между ними описывает *главная подматрица* \mathbf{Q} переходной матрицы \mathbf{P} , построенная на соответствующих столбцах и строках с теми же номерами. Математическое ожидание такой случайной величины, как число шагов, которое цепь проводит в заданном состоянии до момента поглощения, тесно связано с понятием *фундаментальной матрицы* поглощающей цепи (Kemeny, Snell, 1976),

$$\mathbf{N} = [n_{ij}] = (\mathbf{I} - \mathbf{Q})^{-1}, \quad \mathbf{I} = \text{diag}\{1, \dots, 1\}, \quad (29)$$

и вероятностным смыслом ее элементов: n_{ij} представляет собой среднее число шагов, которое

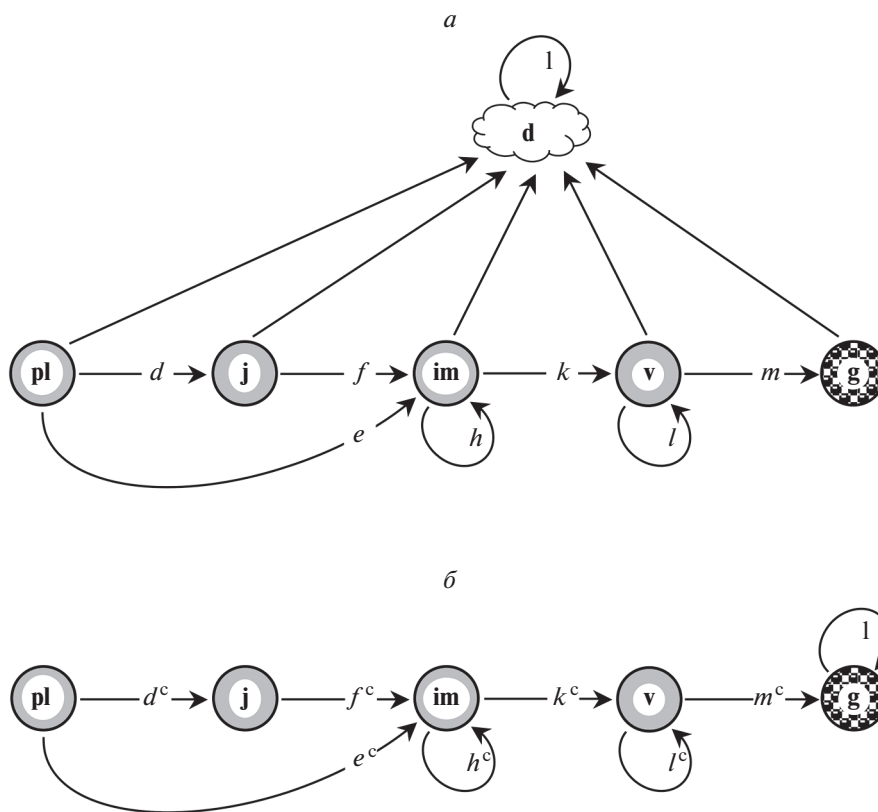


Рис. 3. Орграфы виртуальной марковской цепи для вычисления ожидаемой продолжительности жизни (а) и среднего возраста цветения (б) (Логофет и др., 2017б).

процесс переходов проведет в непоглощающем состоянии i до момента поглощения, если исходное состояние есть j . Соответственно суммы по столбцам матрицы N (29) показывают средние времена, проведенные в каждом из непоглощающих состояний, и эти величины отождествляются с *ожидаемой продолжительностью жизни особи* (life expectancy; Caswell, 2001, p. 120) на стадии, отвечающей данному столбцу.

Поскольку подматрица Q есть переходная часть ТПМП L (26), фундаментальная матрица N (29) рутинным образом вычисляется по заданной ПМП и формуле (29). Это значит, что результаты для калиброванных годовичных $L(t)$ будут отличаться от года к году. На помощь приходит средняя ПМП G (24). Вычисленная для нее по формулам (28)–(29) фундаментальная матрица вместе со стадийно-специфическими показателями ожидаемой продолжительности жизни представлена в табл. 1. Продолжительность закономерно равна 1 у генеративных растений, коль скоро их век заканчивается в том же сезоне (рис. 3а; матрица (28)). Наибольшее (6 лет) значение на стадии v (у взрослых виргинильных растений) объясняется наибольшим значением вероятности задержки в этой стадии (элемент (4, 4) матрицы G (24)). Дол-

гое пребывание в вегетативной фазе — это адаптивная черта растений, произрастающих в холодных биомах (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984; Павлов, Онипченко, 1987), и признак стратегии *удержания места* по Кёрнеру (Körner, 2003), или *замедленного развития* по Л.А. Жуковой (1995), и проломник *A. albana* проявляет приверженность этой стратегии согласно результатам 11-летних наблюдений.

4.2. Средний возраст первого цветения

Для вычисления среднего возраста первого (и единственного у *A. albana*) цветения “марковская надстройка” модели должна быть иной. По существу речь идет о возрасте достижения стадии g , и нет нужды вводить дополнительное поглощающее состояние “дожить до репродукции”, как у поликарпных видов (Логофет и др., 2017а). Ясно, что этот показатель касается лишь тех растений, которые в своем развитии достигли тем или иным путем генеративной стадии, и потому орграф виртуальной цепи выглядит как показано на рис. 3б, а условные переходные вероятности $d^c, e^c, \dots, f^c, m^c$ — элементы переходной матрицы

Таблица 1. Возрастные показатели *A. albana* в результате осреднения 10 годичных матриц $L(t)$ ($t = 2009, \dots, 2018$)

Показатель	Подматрица Q	Фундаментальная матрица $N = (I - Q)^{-1}$	Значение по стадиям (годы) ± стандартное отклонение *				
			pl	j	im	v	g
E_s	0 0 0 0 0	1 0 0 0 0					
	0.2791 0 0 0 0	0.2791 1 0 0 0					
	0.0900 0.0700 0.1173 0 0	0.1241 0.0793 1.1329 0 0	1.57 1.60	1.19 1.25	2.68 3.95	6.52 5.71	1.00 0
	0 0 0.2097 0.8390 0	0.1616 0.1032 1.4752 6.2096 0					
	0 0 0 0.0502 0	0.0081 0.0052 0.0741 0.3119 1					
A_s	0 0 0 0	1 0 0 0					
	0.7561 0 0 0	0.7561 1 0 0	21.02 17.23	20.26 17.22	19.26 17.22	17.70 17.20	
	0.2439 1 0.3588 0	1.5596 1.5596 1.5596 0					
	0 0 0.6412 0.9435	17.7042 17.7042 17.7042 17.7042					

Примечание. * См. Caswell, 2001, p. 113. E_s – продолжительность жизни, ожидаемая на стадии s ($s = \text{pl}, \text{j}, \text{im}, \text{v}, \text{g}$); A_s – среднее число шагов до достижения генеративной стадии из стадии s ($s = \text{pl}, \text{j}, \text{im}, \text{v}$), т.е. A_{pl} – это средний возраст цветения.

$$P^c = \left[\begin{array}{cccc|c} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d^c & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e^c & f^c & h^c & 0 & 0 \\ 0 & 0 & k^c & l^c & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & m^c & 1 \end{array} \right], \quad (30)$$

– пересчитываемые из элементов d, e, \dots, l, m средней матрицы G (24) при условии отсутствия смертности (Логофет и др., 2017б, Приложение Б). Подматрица Q в данном случае – это главная подматрица 4×4 матрицы P^c (30), и по-прежнему столбцовые суммы фундаментальной матрицы (29) дают статус-специфические возрастные показатели, а искомый возраст цветения есть число лет, которые проростки проведут во всех стадиях до достижения последней, т.е. равен сумме первого столбца матрицы (29).

Результаты представлены в табл. 1, где средний возраст цветения A_{pl} равен 21 году. Парадоксально, на первый взгляд, что он превышает ожидаемую продолжительность жизни особей на всех стадиях. Парадокс объясняется тем, что в ожидаемой продолжительности учтена и вероятность гибели особи на каждой из стадий (которая максимальна у ювенилов, см. 2-й столбец матрицы G табл. 4 в Логофет и др., 2017б), тогда как возраст цветения определяется только среди доживших до него растений. Аналогичный качественно, этот результат заметно отличается количественно от 8-летних наблюдений смертности (Логофет и др., 2017б, табл. 5). Настораживает еще и то, что 21 год выходит за пределы временного ряда наблюдений (11 лет). “В этом, однако, нет противоречия с данными площадок, где были обнаружены растения не моложе 8 лет, но еще не достиг-

шие генеративной стадии” (Логофет и др., 2017б, с. 72).

5. ДВОЙНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Помимо возраста или стадии развития, другие наблюдаемые признаки (размер или масса тела, фенотип, тип местообитания и т.д.) тоже могут служить основаниями для классификации особей и выявления определенной структуры в популяции. Более того, логика конкретного исследования может потребовать классификации по двум основаниям одновременно, и тогда структура популяции приобретает второе измерение, а ПМП – блочное строение (Goodman, 1969). В качестве оснований могут выступать *возраст* и *стадия* (Caswell, 2012; Caswell, Salguero-Gómez, 2013), *стадия* и *местообитание* (Hunter, Caswell, 2005), *стадия* и *генотип* (Vries et al., 2020) – примеры других пар см. у Рота и Касуэлла (Roth, Caswell, 2016). ПМП блочного строения появляются также в модели метапопуляции с одним признаком классификации и миграциями между локальными местообитаниями (Sanz, Bravo de la Parra, 2019).

Первым в демографии растений формализм двойной структуры применил Лоу (Law, 1983) для популяции ворсянки *Dipsacus fullonum* – монокарпного травянистого растения, которое зацвело лишь по достижении определенного размера и считалось двулетним, хотя в популяции встречались особи и четырех лет. Репродукция зависела от размера, выраженного в баллах от 1 до 4, а динамика популяции в целом – от размера и возраста.

Двойная структура популяции требует двойной нумерации возможных состояний особи, так что вершины ГЖЦ можно расположить в узлах

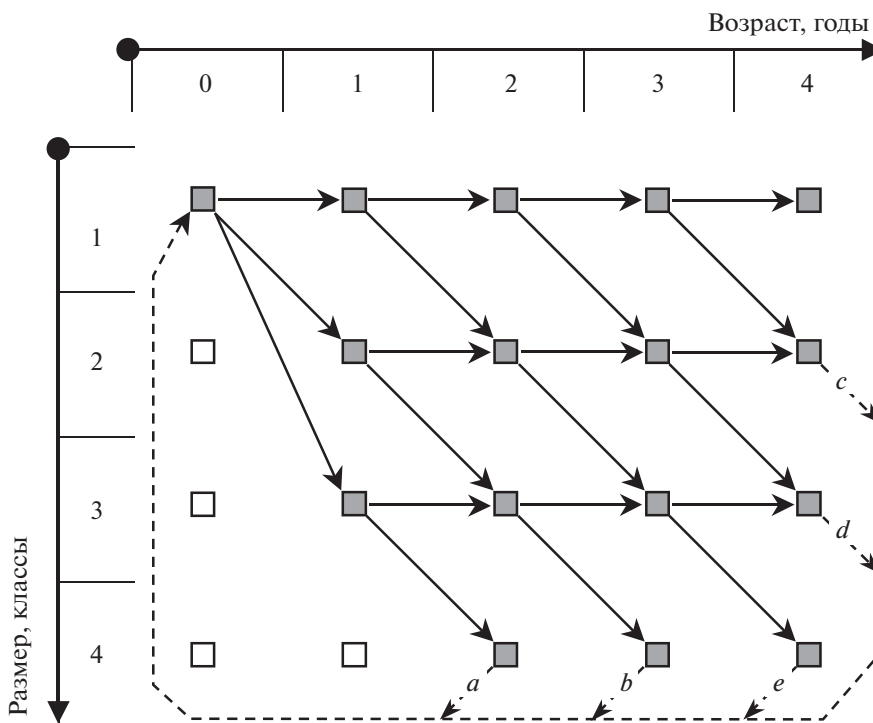


Рис. 4. ГЖЦ особей ворсянки лесной *Dipsacus fullonum*, классифицированных по хронологическому возрасту и размерному классу. Пустые квадратики соответствуют ненаблюдаемым размерно-возрастным состояниям, штриховые стрелки – пополнению популяции за один временной шаг (адаптировано из: Law, 1983).

целочисленной “решетки” на плоскости (рис. 4). И если оба классифицирующих признака могут меняться за один временной шаг, то ГЖЦ отражает соответствующие изменения.

К сожалению, автор-биолог, предложивший новый математический формализм, сделал общий вывод о его свойствах, исходя из частных наблюдений: “если все элементы матрицы Гудмана [т.е. ПМП блочного строения] зависят от возраста, но не от размера, то численности, предсказанные в каждом возрастном классе, идентичны численностям соответствующей матрицы Лесли” (Law, 1983, p. 228). Однако математическое исследование (Логофет, 1989, 1991) опровергает этот вывод. В частности, если ГЖЦ на решетке (рис. 4) сильно связан и соответствующая ПМП неразложима, то в более общем случае вполне возможны ситуации, когда “двумерный” граф теряет сильную связность, даже если его возрастной и размерный фактор-графы (т.е. проекции исходного графа на возрастную и размерную оси) сильно связаны (Логофет, 1989, 1991). Аналогичная ситуация возможна и с примитивностью/импримитивностью ПМП (Логофет, 1989, 1991), т.е. со сходимостью/циклическостью в асимптотическом поведении траекторий.

В более общем случае, т.е. когда статусные переходы неодинаковы в разных возрастах, критерий сильной связности орграфа, заданного на ко-

нечной плоской решетке (Csetenyi, Logofet, 1989; Logofet, 1993, теорема 3.3), опирается на понятие базовой дуги (Naragy et al., 1965) и позволяет установить наличие либо отсутствие сильной связности в практически обозримых случаях.

5.1. Статус особи: хронологический возраст и физическое состояние

Оценка физиологического статуса особи может быть важной для промысловых видов. Например, олениводы-саамы практикуют полувольное содержание оленей *Rangifer tarandus tarandus* зимой, строгий контроль за беременными самками в период отела, мечение новорожденных меткой оленивода, вольный выпас летом, “имание”, т.е. поиск и сбор оленей осенью, чтобы проверить их наличие и физические кондиции, а также осуществить промысловое изъятие животных из стада (Tvega et al., 2003; Баскин, 2009) по правилу “слабейшие животные изымаются в первую очередь”. Кондиции напрямую зависят от величины запасов жира, что в свою очередь проверяют, оценивая депо бурого жира под ушами, щупают, насколько плотен хрящ ушей (Баскин, 2009).

Такая практика дает основание включить в структуру популяции, наряду с возрастом животного, его физический статус – например, в терминах трех категорий: *слабый* (w), *нормальный* (n),

сильный (s), — естественно, с зависимостью коэффициентов дожития и плодовитости от статуса. Вектор популяционной структуры $x(t)$ тогда заменяется матрицей $X(t) = [x_{ij}(t)]$, где $x_{ij}(t)$ означает численность особей возраста i ($i = 1, 2, \dots, 17$) (Четени, 1988) в кондиции j ($j = 1, 2, 3$) на момент наблюдений t .

Простая замена вектора $x(t)$ на матрицу $X(t)$ в модели (6) формально допустима по правилу умножения матриц, однако столь же простой вид “проекционного” уравнения оказывается невозможным с матрицей $L(t)$ размера 17×17 (подробнее см. Логофет, 2002). Проблема решается путем конкатенации 17 строк матрицы $X(t)$ в вектор-столбец размера $17 \times 3 = 51$

$$X(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_{17}(t)]^T \in \mathbb{R}^{51}, \quad (31)$$

и тогда уравнение (6) принимает прежний вид

$$X(t+1) = LX(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (32)$$

где L — матрица Гудмана — имеет уже размер 51×51 и блочное строение:

$$L = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{16} & F_{17} \\ T_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & T_2 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & T_{16} & 0 \end{bmatrix}. \quad (33)$$

На месте прежних скалярных возрастно-специфичных элементов L — матрицы Лесли — оказываются (3×3) -блоки (F_i и T_i), отражающие соответственно статус-специфические плодовитости и те изменения в статусе особей соответствующего возраста, которые происходят за один шаг по времени в зависимости от условий перезимовки (Четени, 1988). При правильной нумерации узлов ГЖЦ по-прежнему совпадает с оргграфом $\Gamma(L)$, ассоциированным с матрицей L , и его сильная связность была установлена уже на ранней стадии построения модели (Csetenyi, Logofet, 1989).

5.2. Возрастное состояние: стадия развития и хронологический возраст

Согласно традиции отечественной ботанической школы, термины *возраст* и *возрастное состояние*, которые здравым смыслом должны восприниматься как синонимы, таковыми не являются по смыслу, вложенному в “возрастное состояние” более 70 лет назад (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Жукова, 1983, 1995) как *стадии* развития. Это вносит путаницу в вокабуляр технологий, где рассматривается и хронологический *возраст*, и *стадии* онтогенеза, и семантическое противоречие становится особенно очевидным в англоязычной версии соответствующего текста.

Данные наблюдений типа “идентифицированные особи” по стадиям онтогенеза и хронологическому возрасту характерны, например, для вейников *Calamagrostis epigeios* (Уланова и др., 2008; Логофет и др., 2015, 2016а; Уланова, 2015) и *C. canescens* (Уланова и др., 2002) в типичных местообитаниях.

Вейники р. *Calamagrostis* — многолетние длиннокорневищные поликарпические злаки, растущие на лугах и лесных вырубках, традиционный объект изучения в отечественной школе ботаники. В их шкалах онтогенеза — в отличие от предыдущих примеров — генеративные растения различаются по числу генеративных побегов (Уланова и др., 2008, рис. 1). Стадии отчетливо различаются по морфологии растения, а по характеру годичных приростов в зоне кушения злака и прочим признакам можно определить его хронологический возраст в годах (Уланова и др., 2008).

Когда вейники *Calamagrostis* заселяют открытые пространства, например, лесные вырубки, они размножаются преимущественно вегетативным путем, образуя мозаику отдельных колоний, которые в первые годы колонизации еще не образовали сплошной покров, имеют различные границы (Логофет и др., 2016а, рис. 1) и могут различаться по стадийно-возрастному составу (*ibidem*, табл. 2).

5.3. Двойная структура без блочного строения ПМП

Ежегодные наблюдения (во второй половине августа, когда развитие кустов завершено) показывают, что одна и та же стадия онтогенеза продолжается различное число лет у разных кустов, т.е. среди растений одной стадии встречаются особи разного хронологического возраста, а разнообразие индивидуальных путей развития среди растений одной колонии можно представить в виде ГЖЦ, показанных на рис. 5. Эти графы построены, как и рис. 4, на двумерной целочисленной “решетке” всевозможных состояний индивидуального куста в терминах *возраст—стадия*, но в отличие от предыдущего *ненаблюдаемые* состояния (пустые квадратики на рис. 4) здесь не показаны вовсе.

Традиционные матричные модели популяций с двойной структурой (т.е. при классификации особей по двум основаниям) предполагают блочное строение проекционной матрицы и продвинутую технику кронекерова произведения векторов и матриц (Csetenyi, Logofet, 1989; Логофет, 1991; Caswell, 2001, 2012; Hunter, Caswell, 2005), но в нашем случае это привело к сильно разреженной матрице чрезмерного размера (сотни) из-за наличия в ГЖЦ многих виртуальных, но нерелевантных (не наблюдававшихся) стадийно-возраст-

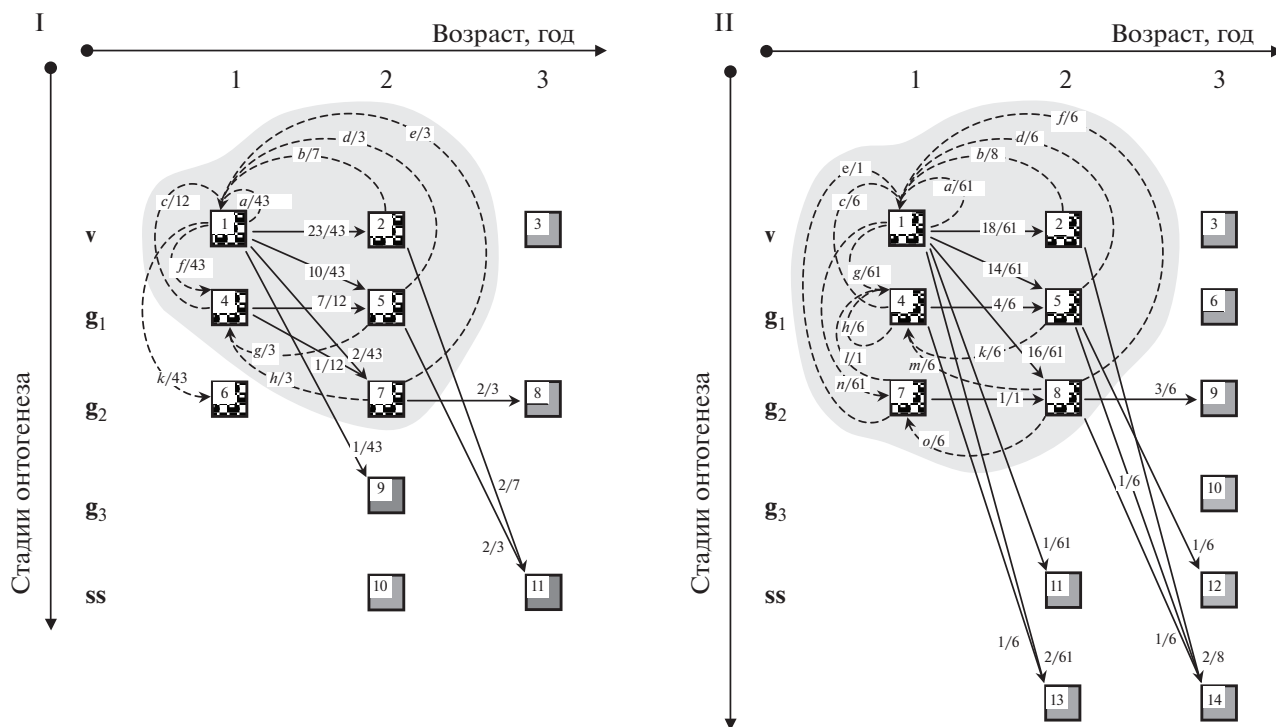


Рис. 5. ГЖЦ *Calamagrostis epigeios* по данным раскопа колоний (I и II) 3-летнего возраста в 2015 г. Сплошными стрелками обозначены онтогенетические переходы, состоявшиеся за один год: числа на стрелках указывают доли кустов исходящего статуса в 2014 г., которые обнаружены в соответствующем статусе в 2015 г.; число внутри вершины графа означает порядковый номер компоненты в векторе структуры; серым фоном выделено репродуктивное ядро ГЖЦ (Логофет и др., 2016а).

ных состояний. Поэтому нереальные состояния не участвуют в конкатенации двумерной популяционной структуры колонии в вектор-столбец соответствующей размерности – по числу занумерованных вершин в ГЖЦ. Этот вектор сохраняет в сущности ту же самую информацию о стадийно-возрастном составе колонии, но позволяет – в отличие от табличного представления структуры – использовать традиционную векторно-матричную форму (6) основного модельного уравнения, хотя и с более сложным, чем у матрицы Лесли (33), строением ПМП (Логофет и др., 2016а, табл. 3).

Числовые значения коэффициентов онтогенетических переходов, присвоенные сплошным стрелкам на рис. 5, были получены, как и ранее, из данных типа “идентифицированные особи”, а коэффициенты репродукции показаны на штриховых дугах ГЖЦ в форме символьных параметров, подлежащих калибровке, просто как дань традиции. На самом деле, этот проект (На земле..., 2015) имел целью избавиться от репродуктивной неопределенности, свойственной данным анализа надземной части растений, и с этой целью применили методику выкапывания целой колонии вейника с сохранением всей системы

корневищных родительско-дочерних связей (Логофет и др., 2016а). Анализируя фрагменты системы связей, относящиеся к каждому родительскому кусту, определяли стадийно-возрастной статус родителя в прошлом году и статус каждого из его потомков по корневищной связи в текущем году. В результате получили схему выживания потомков для всех статус-специфических родительских групп по колонии в целом (рис. 6), после чего параметры a, b, \dots, n, o определили прямым подсчетом из данных раскопов (Логофет и др., 2016а, табл. 3).

Целочисленные параметры a, b, \dots, n, o схемы выживания (рис. 6) – это числители тех самых коэффициентов, которые показаны на дугах репродукции ГЖЦ (рис. 5), а в знаменателях стоят (абсолютные) численности соответствующих родительских групп в 2014 г., т.е. за год до раскопа (Логофет и др., 2016а, табл. 2). Тем самым векторно-матричное уравнение

$$x(t) = Lx(t - 1), \quad t = 2015, \quad (34)$$

удовлетворяется в каждой из 11 (для колонии I) или 14 (для колонии II) компонент вектора $x(t)$ с учетом соответствующей строки матрицы L (Логофет и др., 2016а, табл. 3). В отличие от уравне-

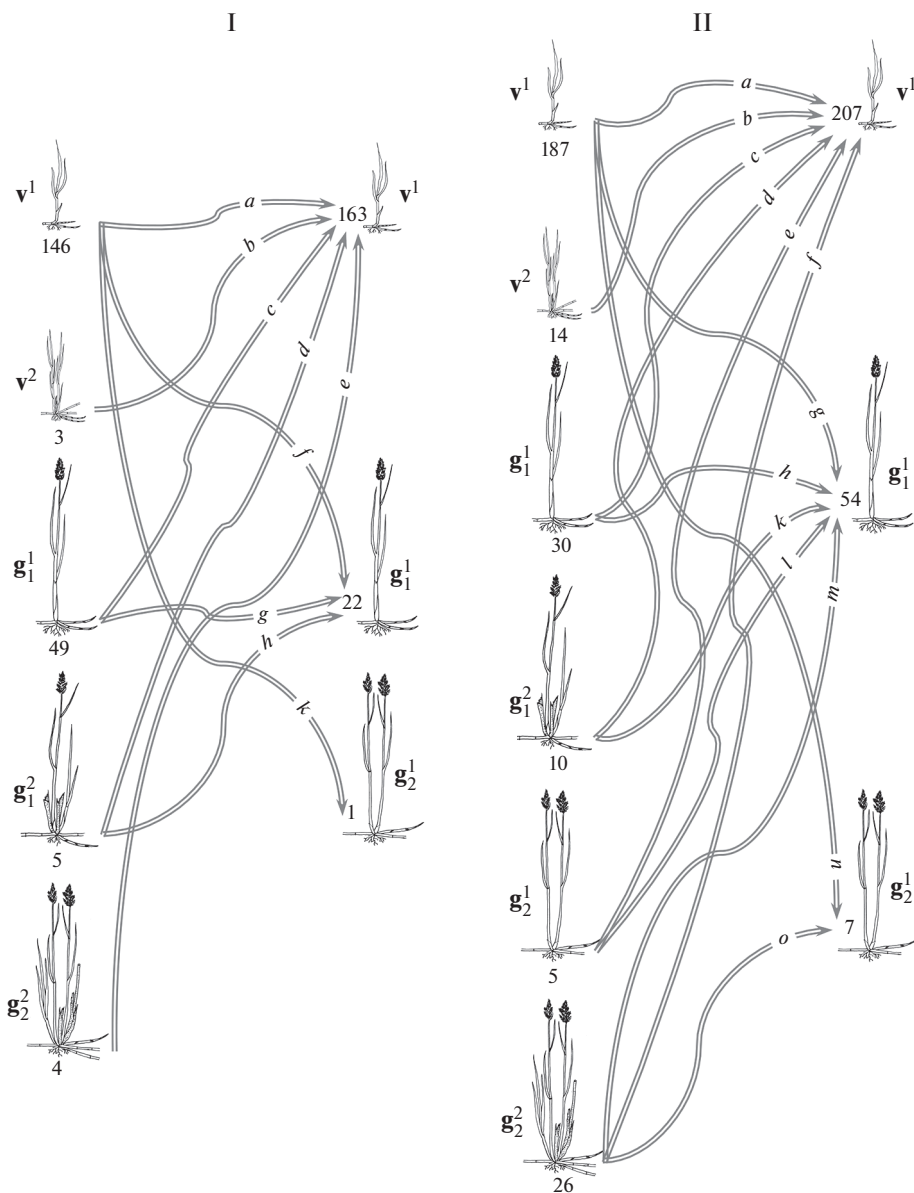


Рис. 6. Схема выживания молодых корневищ у растений разных родительских групп по результатам раскопа двух колоний *Calamagrostis epigeios* (I и II). Число под изображением родительского куста равно суммарному количеству молодых корневищ у родителей данного статуса; число возле дочернего куста – количеству кустов соответствующего статуса в пополнении колонии. Параметры a, b, \dots, n, o означают числа живых дочерних кустов у родителей соответствующего статуса (Логофет и др., 2016а).

ния (6), описывающего “проекцию” популяционной структуры на один шаг в будущее, уравнение (34) описывает переход в текущее состояние колонии из ее прошлогоднего состояния, ретроспективно восстановленного по результатам раскопа. Но это обстоятельство никак не влияет на свойства модели, и, в частности, доминантное собственное число $\lambda_1(L_{rec})$ подматрицы репродуктивного ядра матрицы L по-прежнему служит количественной мерой приспособленности колонии к условиям среды на данном временном шаге.

Числовые значения $\lambda_1(L_{rec})$ характеризуют высокий темп роста молодой локальной популяции.

Все дуги репродукции в ГЖЦ колонии II принадлежат репродуктивному ядру, а у колонии I дуга $v^1 \rightarrow g_2^1$ (верхний индекс обозначает возраст) находится вне ядра (рис. 5, I). Это значит, что соответствующий коэффициент репродукции $k/43$ никак не влияет на величину λ_1 , и это справедливо математически в силу разложимости матрицы L . Но когда λ_1 выступает как мера приспособлен-

ности локальной популяции, игнорировать вполне определенный вклад (k особей статуса g_1^1) в пополнение популяции нельзя. В подобных случаях меру $\lambda_1(L)$ необходимо дополнить определенным образом (Логофет и др., 2015, Приложение Б) до $\mu(L)$ (Логофет и др., 2016а, табл. 3). Дополнения лишь уточняют оценки, но не меняют основного вывода о бурном росте молодых колоний.

5.4. Можно ли упростить двойную структуру?

Когда речь идет об упрощении модели, рассматривают прежде всего список ее переменных, а сокращению он поддается путем отказа от части переменных либо *агрегации* (т.е. объединения) двух или более переменных в одну. В нашем случае *переменные* модели — это компоненты вектора $x(t)$ структуры популяции, а упрощение призвано сократить его размерность и соответственно размер ПМП. Первый шаг на этом пути — отказ от ненаблюдаемых компонент (предыдущий раздел) — оказался весьма эффективным, но агрегирование компонент требует специального анализа. Если, например, стоит вопрос, допустима ли агрегация по стадиям в возрастные группы, то его положительное решение сводится к выполнению определенных соотношений (типа равенства) между демографическими параметрами исходной модели со стадийно-возрастной структурой (Логофет, Белова, 2007, равенства (17)), и общий смысл этих соотношений сводится к ограничению стадийной специфичности возрастных параметров.

Упрощение структуры популяции может также преследовать цель избавиться от репродуктивной неопределенности в данных наблюдений. Например, неопределенность в модели *E. caucasicum* (Логофет и др., 2016а) возникает из-за наличия двух репродуктивных стадий в жизненном цикле организмов (рис. 2б), и их агрегация в одну стадию, действительно, приводит к однозначной калибровке коэффициента репродукции и к редуцированной ПМП $L_{ag}(t)$ размера 3×3 (Logofet, 2017, Table 3). Логичное требование, чтобы $\lambda_1(L_{ag}(t))$ попадала в границы прежнего диапазона неопределенности по $\lambda_1(L(t))$ исходной матрицы $L(t)$, оказалось выполненным у матриц $L_{ag}(2009)$, ..., $L_{ag}(2012)$, но нарушенным у $L_{ag}(2013)$ (Logofet, 2017). И более того, оказалось, что $\lambda_1(L_{ag}(2013)) > 1$, тогда как прежний диапазон значений $\lambda_1(L(2013))$ расположен слева от 1. Таким образом, агрегация изменила качественно прогноз выживания ценопопуляции, что, разумеется, неприемлемо.

6. МЕТОДИЧЕСКИЕ ТРУДНОСТИ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

Как эффективный инструмент изучения динамики популяций растений и животных по широ-

кому спектру направлений, матричные модели входят в арсенал средств исследования ученых многих стран. Мировая база данных по матричным моделям популяций растений содержит “759 Taxonomic Species, 642 Publications, 8870 Matrix Population Models” (COMPADRE, 2021), животных — “416 Taxonomic Species, 397 Publications, 3366 Matrix Population Models” (COMADRE, 2021), — и эти базы⁴ регулярно обновляются (Salguero-Gómez et al., 2015, 2016). Вместе с тем надежность результатов всякого исследования на основе математической модели напрямую зависит от ее адекватности существующим данным и теоретическому знанию. Для матричной модели популяции это прежде всего адекватный ГЖЦ и надежная калибровка соответствующей графу ПМП по эмпирическим данным.

6.1. Ошибочные ГЖЦ и некорректные вычисления

В обзоре Кендалла и соавторов (Kendall et al., 2019), названном “Постоянные проблемы при построении матричных моделей популяции”, выделено три типа ошибок, которые авторы модельных исследований, представленных в COMADRE, допускают при построении ГЖЦ и калибровке его дуг: (1) отсутствие учета смертности потомства в коэффициенте репродукции, (2) введение задержки на один год в возрасте первой репродукции и (3) некорректное вычисление скорости роста в стадийной модели. Авторы обзора провели анализ таких ошибок в 67 публикациях 1990–2018 гг. и установили, что ошибки первых двух типов присутствуют в 34 и 62% случаев соответственно; почти все они были в моделях, где использовался ГЖЦ в варианте “постбридинговой переписи”, а в 57% моделей, где стадии могли длиться более одного временного шага, некорректно вычисляли λ_1 или чувствительность λ_1 к вариациям демографических параметров. Эти результаты показывают, что научное рецензирование рукописей не всегда обнаруживает неадекватности в методах.

Последствия ошибок проанализированы на примере моделей крылаток *Pterois* sp. (Morris et al., 2011) — инвазионных видов рыб — и миссисипского аллигатора *Alligator mississippiensis* (Dunham et al., 2014). По оригинальным данным строили корректные модели соответствующих популяций со стадийной структурой и сравнивали их результаты с оригинальными. Ошибки в количественных оценках λ_1 не приводили к качественным сменам расположения λ_1 относительно 1, т.е. к сменам прогноза выживания популяции на противоположный. Но ранжирование параметров по степени влияния на λ_1 (чувствительность и

⁴ Доступ к базам открыт, все модели оцифрованы в среде R (<https://www.r-project.org/foundation/>).

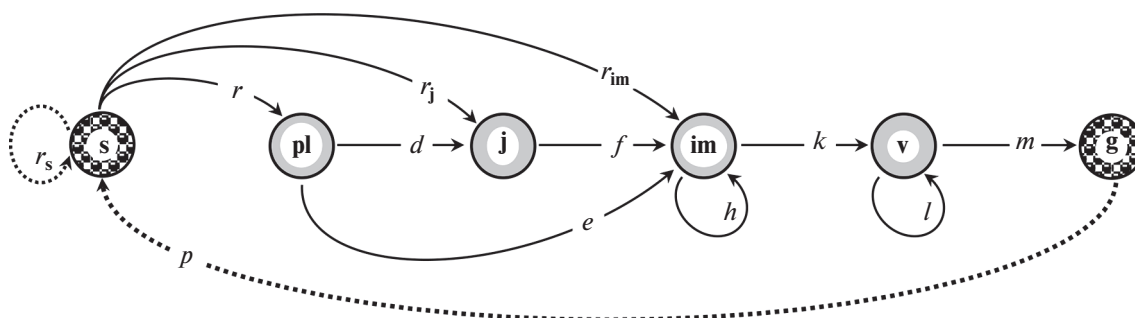


Рис. 7. Включение стадии покоящегося семени изменяет прежний ГЖЦ (рис. 2а). Пунктирная стрелка соответствует годовой продукции семян (Logofet et al., 2020).

эластичность λ_1) оказалось качественно иным, и потому научные выводы или рекомендации по управлению, поддерживаемые исходными моделями, могут быть ошибочными. Попутный вывод состоял в том, что модели с возрастной структурой (там, где возраст поддается определению) и соответствующей матрицей Лесли менее уязвимы к ошибкам построения, нежели модели со структурой стадийной и матрицей Лефковича (Caswell, 2001; Логофет, Ключкова, 2002).

6.2. Банк семян как “постоянная проблема” модели популяции растений

По выражению Нгуена с соавторами (Nguyen et al., 2019, p. 1), банк покоящихся семян, способных прорасти, представляет собой одну из “загадочных (сгурitic) стадий жизни” растения. И загадка не только в том, насколько результаты лабораторных экспериментов по прорастанию семян применимы в поле, но и каково количество семян, способных прорасти в конкретных полевых условиях, и как это количество меняется со временем. Поэтому стадию семени обычно исключают — обоснованно либо императивно (обзор Nguyen et al., 2019) — из модельного жизненного цикла представителей вида с семенным способом размножения. В наших проектах с альпийскими малолетниками (Сколько лет..., 2018) обоснование было математическим (Логофет и др., 2016а, Приложение А) и сводилось к тому, что данные типа “идентифицированные особи” позволяют представить пополнение популяции просто как вклады соответствующих генеративных групп растений (рис. 2) — аналогично тому, как это происходит при вегетативном размножении (рис. 5).

Но общий вопрос о последствиях исключения семян до сих пор актуален (Nguyen et al., 2019) и вызывает беспокойство в сообществе матричных “модельеров” (Che-Castaldo et al., 2020). Это беспокойство замотивировало скрупулезное расследование последствий в доступном частном случае

A. albana путем рассмотрения всех неопределенностей, присущих семенной модели, и сравнения результатов двух альтернативных моделей (Logofet et al., 2020). С введением стадии семени, ГЖЦ изменяется, как показано на рис. 7, а вектор $x(t)$ структуры популяции расширяется до размера 6×1 :

$$y(t) = \begin{bmatrix} S(t) \\ x(t) \end{bmatrix}, \quad (35)$$

где $S(t)$ — неизвестный размер банка покоящихся семян (в целых числах), а основное модельное уравнение принимает вид

$$y(t+1) = L_s(t)y(t), \quad t = 0, 1, \dots, T, \quad (36)$$

где $L_s(t)$ — ПМП расширенной (семенной) модели популяции *A. albana* (Logofet et al., 2020, уравнение (3.1)). Тогда неопределенности сводятся к трем целочисленным параметрам $S(t)$, $S_m(t)$, $S_p(t)$, где $S_m(t)$ — количество семян, потерянных (по разным причинам) из банка до прорастания к моменту переписи t , $S_p(t)$ — количество семян, произведенных всеми генеративными растениями к моменту t , а переменная $S(t)$ выступает еще и в роли неопределенного параметра. Однако эти неопределенные натуральные числа имеют вполне определенные границы (Logofet et al., 2020, Table 4), связанные с $g(t)$ — наблюдаемой переменной численностью генеративной группы — и полученные логически из количественных морфологических и репродуктивных признаков генеративных растений *A. albana* (Казанцева, 2016; Logofet et al., 2020, Table 3). Неизвестную априори *всхожесть* семян можно вычислить апостериори как $100\% \times pl(t)/S(t)$.

Целочисленность S -параметров в совокупности с тем, что все структуры $x(t)$ суть целочисленные векторы и все ПМП $L(t)$ модели без семян калиброваны в рациональных числах (Логофет и др., 2020, табл. 3), позволяет перейти от традиционного формализма моделей в действительных числах к формализму *целочисленному* и выразить

(с учетом уравнения (6)) ПМП $L_s(t)$ семенной модели в следующем виде:

$$L_s(t) = \begin{bmatrix} 1 - (\|F\mathbf{x}\|_1 + S_m)/S & 0 & 0 & 0 & 0 & S_p/g \\ ag/S & & & & & \\ bg/S & & & & & \\ cg/S & & & & & \\ 0 & & & & & \\ 0 & & & & & \end{bmatrix} \begin{matrix} \\ \\ \\ \\ \\ \end{matrix} T, \quad (37)$$

$t = 2009, \dots, 2018$

(Logofet et al., 2020, p. 5). Здесь $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$, $g = g(t)$ – количество генеративных растений; a, b, c – параметры плодовитости из калиброванной ПМП $L(t)$; $T = T(t)$ – матрица 5×5 , отвечающая за онтогенетические переходы в модели без семян и не зависящая от S -параметров; $F = F(t) = L(t) - T(t)$ и содержит только параметры a, b, c ; $\|\dots\|_1$ – норма вектора по сумме модулей его компонент.

Таким образом, уравнению (36) семенной модели удовлетворяет не одна ПМП, а целое 3-параметрическое семейство матриц (37), и сравнивать свойства ПМП $L(t)$ приходится с каждой из матриц семейства $\{L_s(t)\}$. Выполнить это удастся благодаря целочисленности и ограниченности S -параметров путем машинного перебора *комбинаторного* (огромного, но конечного) числа всех допустимых значений троек $S(t), S_m(t), S_p(t)$ для каждого $t = 2009, \dots, 2018$.

Сравнение результатов двух моделей (Logofet et al., 2020, Table 5) показало, что в каждом из 10 семейств $\{L_s(t)\}$ существует тройка S -параметров, которая дает практически такое же значение λ_1 , как и в модели без семян. И более того, конечный диапазон значений λ_1 для всего семейства располагается на числовой оси по ту же сторону от 1, что и λ_1 в модели без семян. Противоположное расположение возможно только вне допустимых границ S -параметров.

Таким образом, использование модели без стадии семени методически корректно для прогноза жизнеспособности ценопопуляции *A. albana*. И хотя описанное расследование касалось конкретного вида растений с частными ГЖЦ (рис. 2а, 7), сам способ сравнения альтернативных моделей имеет определенные черты общности (Logofet et al., 2020, p. 9) и может быть расширен на прочие результаты матричной модели популяции и применен в иных проектах с данными типа “идентифицированные особи”.

7. НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ И ПРИМЕНЕНИЯ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

В знак признания важной роли данного типа моделей в современных экологических исследованиях, международный журнал “Ecological Mod-

elling” осуществил в 2019–2020 гг. публикацию виртуального спецвыпуска по теории и практике матричных моделей популяций. Обзор публикаций этого выпуска представлен Логофетом и Сальгуеро-Гомесом (Logofet, Salguero-Gómez, 2021). Отдельные пункты этого обзора комментируются ниже.

7.1. Ослабление классических постулатов в демографических моделях

Исторически первый набор допущений появился в моделях динамики популяции с возрастной структурой, которые связывают с именем Лесли (Leslie, 1945, 1948), хотя позднее обнаружилось и более ранние работы с такими моделями (Bernardelli, 1941; Lewis, 1942), опубликованные в менее доступных изданиях. *Возрастная структура* возникает из разбиения популяции на группы, или *классы*, особой одного возраста, измеряемого в хронологических единицах – годах, неделях, днях и т.п. – в зависимости от характерного времени развития организма, и главный постулат состоит в том, что единицы измерения времени и возраста совпадают с величиной временного шага Δt . Существует максимальный возраст в M единиц, который и определяет размерность вектора $\mathbf{x}(t)$. Например, $M = 17$ дней в модели развития личинки комара *Chironomus riparius* в лабораторных условиях (Lopes et al., 2005), а в модели динамики эксплуатируемой популяции северных оленей *Rangifer tarandus tarandus* (Четени, 1988) $M = 17$ лет⁵. В терминах возрастной структуры ГЖЦ *моновариантен*: последовательные переходы в следующий возрастной класс и дуги репродукции, идущие из репродуктивных классов в первый. Соответствующая ПМП – *матрица Лесли* – имеет строение, показанное в (31): все положительные элементы сосредоточены в первой строке и первой поддиагонали; главная диагональ нулевая, ибо невозможно сохранить прежний возраст с течением времени.

Жесткий постулат максимального возраста ослабляется в первую очередь для популяций в природных местообитаниях. Например, матричная модель динамики популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине (Романов, Мастеров, 2008; Мастеров, Романов, 2014, Гл. 9; Romanov, Masterov, 2020) описывает жизненный цикл из шести годовых возрастных классов и *стадии* половозрелых особей семи лет и старше (Romanov, Masterov, 2020, Fig. 2). Последний элемент главной диагонали соответствующей ПМП оказывается положительным (Romanov, Masterov, 2020, Table 3), в результате чего матрица Лесли превращается в *матрицу Лэфковича* (Lefkovich, 1965) для популяции со *стадийной* структурой. Ее

⁵ Чисто случайное совпадение.

строение допускает положительные элементы на главной диагонали в виде *коэффициентов задержки* – долей таких особей в стадийной группе, которые задерживаются в ней еще на один шаг по времени.

Будучи удобным в практике моделирования, этот прием вносит систематическую ошибку в модельный формализм: положительный коэффициент задержки означает существование хотя и малой, убывающей с каждым шагом, но ненулевой доли особей неограниченно растущего возраста. Этот парадокс “вечной жизни” не мешает применению модели Лефковича, ибо “вечная” часть популяции со временем становится сколь угодно малой, а возникающая, как следствие, систематическая ошибка обычно мала и поддается количественной оценке (Логофет, Уланова, 2018, формула (2.28)). Избавлены от парадокса “вечной жизни” модели с двойной структурой (см. раздел 5), когда одной из них является структура возрастная. Такие модели способны воспроизводить данные наблюдений с теоретически абсолютной точностью.

Поливариантный онтогенез вносит дополнительные дуги в ГЖЦ и, соответственно, дополнительные элементы в ПМП. Они располагаются ниже первой поддиагонали, если дуги показывают *прогрессивные* переходы, т.е. от ранних стадий к более поздним, минуя соседнюю, как, например, на рис. 2а (ПМП (7)), и выше главной диагонали, если переход имеет *ретрогрессивный* характер (Logofet, 2008, p. 220). Например, возврат в вегетативную стадию в жизненном цикле поликарпного *E. caucasicum* (рис. 2б) соответствует тому, что генеративное растение пропускает очередной сезон размножения ради накопления ресурсов для будущей репродукции (Логофет и др., 2016а). Если ГЖЦ построен по размерным “стадиям”, то эффекту *сжатия* (*shrinkage*; Salguero-Gómez, Casper, 2010) тоже соответствуют ретрогрессивные переходы.

Вторая структура в дополнение к возрастной (см. раздел 5) – это тоже своего рода “ослабление” классических ограничений. А если поставленной задаче или/и данным двух структур мало, то матричный формализм допускает и третье основание для классификации особей (Roth, Caswell, 2016; Coste et al., 2017; Coste, Pavard, 2020).

Система популяционных уравнений “хищник–жертва” Лотки–Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1931) – классический объект, с которого математическая экология началась как наука, – переживает второе рождение в формализме матричных моделей (Caswell, 2001; Pathikonda et al., 2008). Барракванд и Хименес (Barraquand, Gimenez, 2019) преодолели классическую парадигму динамики одновидовой популяции, построив стадийно-структурированную модель для

сообщества хищник–жертва, в котором популяции представлены молодью и взрослыми особями, а хищничество стадийно-специфично, так что плотность молодежи жертвы положительно влияет на плодовитость хищников. Оценка параметров взаимодействия видов в такой структуре потребовала сочетания традиционных и новых способов интеграции данных для демографии каждого вида. В результате авторы пришли к созданию *интегрированной модели сообщества* (ICM, *Integrated Community Model*) как нового типа популяционных моделей с закономерно *нелинейными* членами взаимодействия видов.

Не используя термин ICM, но рассматривая стадийно-возрастные структуры популяций взаимодействующих видов, Н.Г. Уланова и соавторы (Уланова и др., 2008; Логофет и др., 2011) разработали нелинейную модель конкуренции за общие ресурсы между березой повислой (*Betula pendula*) и вейником наземным (*Calamagrostis epigeios*) в первые годы после сплошной вырубке ельника-черничника в охранной зоне Центрально-лесного государственного биосферного заповедника (Тверская обл.). Модель позволяет понять механизмы и объяснить последовательные этапы формирования березового биогеоценоза на такой территории.

7.2. Расширение географии и видовой принадлежности объектов

Характерна экспансия матричных моделей в новые экорегионы планеты и на новые таксономические уровни. Так, Пинто с соавторами (Pinto et al., 2020) вносят важный вклад в наше понимание демографии насекомых. С помощью модели динамики стадийно-структурированной популяции древовидной горбатки Гросса *Alchisme Grossa* (Hemiptera: Membracidae), обитающей в боливийской юнге⁶, они опровергли эволюционную гипотезу о том, что использование этим видом хозяина *Brugmansia suaveolens* либо симпатрического вида *Solanum ursinum* суть дивергентные признаки.

Большинство наших представлений о демографии биологических популяций ограничено земными экосистемами и потому важный с точки зрения репрезентативности экорегионов вклад – это работа Сантостаси и соавторов (Santostasi et al., 2020), где авторы представили оригинальный матричный формализм для понимания роли естественной гибридизации (дающей стерильное потомство) в сохранении видового разнообразия. Один из двух представленных тематических проектов относится к морским видам: авторы исследовали вероятность *геномного исчезновения* (Abbott et al., 2016) двух видов дельфинов – полосатого

⁶ <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0105>

дельфина *Stenella coeruleoalba* и дельфина-белобочки *Delphinus delphis* – в полузамкнутом Коринфском заливе (Греция) при различных сценариях приспособленности гибридов (Bearzi et al., 2016; Antoniou et al., 2019).

7.3. Эко-эволюционная динамика

Исторически *экология и эволюция* рассматривались как автономные дисциплины, которые развиваются в своих нишах, причем главный аргумент в пользу их разделения был временным: считалось, что эволюция происходит на гораздо более длительных масштабах времени, чем динамика популяции. Однако исследования последнего десятилетия показали, что эволюция может и часто действительно формирует адаптацию особей и динамику сообщества на относительно коротких временных масштабах (например, путем быстрой эволюции) (Андреева, Андреев, 2003; Северцов, 2009; Hart et al., 2019, и ссылки там же). С другой стороны, экологические взаимодействия могут иметь долгосрочные последствия, которые помещают их в ту же временную шкалу, что и классическое эволюционное мышление (Hendry, 2017; Fryxell et al., 2019). Не все очевидно при таком подходе (Takada, Shefferson, 2018), но демографические инструменты позволяют рассматривать *эко-эволюционную динамику* в единой системе отсчета (Shefferson, Salguero-Gómez, 2015; Takada, Shefferson, 2018; Govaert et al., 2019). В работе Сантостаси с соавторами (Santostasi et al., 2020), наряду с упомянутым выше проектом по дельфинам, матричная модель эко-эволюционной динамики популяции со стадийной структурой (Marecot et al., 2012) использована для изучения вероятных эффектов гибридизации между волком (*Canis lupus*) и собакой (*C. lupus familiaris*) в Италии в зависимости от демографических параметров.

Когда классическая линейность демографии встречается с классической нелинейностью популяционной генетики – как в модели популяции мучного хрущака *Tribolium castaneum* (Vries et al., 2020) – ПМП становится нелинейным, зависимым от плотности оператором, управляющим отбором в популяции такого типа. Его линеаризация в точках равновесия дает, как обычно, матрицу Якоби, которая позволяет получить условия устойчивости этих точек к вариациям плотности популяций, в частности, условие устойчивости гомозиготного равновесия, означающего доминирование резистентности к пестицидам. Эти результаты полезны для теории борьбы с вредителями и открывают новое измерение в изучении эко-эволюционной динамики.

7.4. Развитие математического аппарата матричных моделей

Начиная с классических моделей Лесли и Лефковича, практика развития и применения матричных моделей ставила определенные задачи перед математической теорией матриц (см. обзор: Keyfitz, 1968; Hansen, 1986; Logofet, 1993; Логофет, Клочкова, 2002). Серьезные математические результаты были вызваны к жизни парадигмой стохастической скорости роста (см. раздел 3.2). Класс ПМП как объектов математического исследования был расширен до неразложимых ПМП общего вида $L = T + F$, и прорывом на этом пути стала работа Кушинга и Ицана (Cushing, Yicang, 1994), где была получена компактная формула для показателя $R_0(L)$ – *чистой скорости репродукции (net reproductive rate)*:

$$R_0(L) = \rho[F(I - T)^{-1}] \quad (38)$$

($\rho[\dots]$ – спектральный радиус⁷ матрицы [...]). Доказано и *индикаторное свойство* функции $R_0(L)$, т.е. расположение ее значений по ту же сторону от 1, что и у $\lambda_1(L)$ (Cushing, Yicang, 1994). В изучении свойств $R_0(L)$ приняли участие известные специалисты по теории матриц (Li, Schneider, 2002), а индикаторное свойство функции $R_0(L)$ было обобщено в понятии *индикатора потенциально роста* (Логофет, Белова, 2007), т.е. такой числовой функции $R(L)$ от ПМП L , которая обладает *индикаторным свойством* (Логофет, 2012, определение (28)):

$$R(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \Leftrightarrow \lambda_1(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \quad (39)$$

(символ \Leftrightarrow читается “если и только если”). Там же был предложен более простой индикатор

$$R_1(L) = 1 - \det(I - L), \quad (40)$$

а его индикаторное свойство было доказано (Protasov, Logofet, 2014) для класса ПМП $L = T + F$, у которых ранг матрицы плодовитости F равен 1, – в частности, когда у F есть только один ненулевой столбец или одна строка. В терминах ГЖЦ это означает единственную репродуктивную группу (столбец) или единственную стадию, где происходит пополнение популяции (строка). Вычисление по формуле (40) гораздо проще, чем (38), а индикаторное свойство (39) для $R_1(L)$ оказалось следствием из теории *1-ранговых коррекций (rank-1 corrections)*; Protasov, Logofet, 2014) неотрицательных матриц – современного расширения классической теории Перрона–Фробениуса.

Вместе с тем ряд задач остаются нерешенными и требуют дальнейших математических усилий – в частности, дальнейшее расширение класса ПМП с

⁷ См. Horn, Johnson, 1990; Логофет, Уланова, 2018, §7.

индикатором $R_1(L)$ (Разжевайкин, Тыртышиков, 2020), разработка теории структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (Logofet, 2018). Относительно моделей с двойной и тройной структурами популяций – моделей с *гиперсостояниями* (*hyperstate*) по терминологии Рота и Касуэлла (Roth, Caswell, 2016) – отметим, что “модели гиперсостояний могут также рассматриваться в контексте *тензорной* математики, которая предназначена для работы с пространствами нескольких измерений. Однако концептуальную основу и аналитические методы применения тензорных методов к моделям популяций еще предстоит разработать” (*ibidem*, p. 1448).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящий обзор убеждает, что матричные модели способны дать адекватный ответ на любые вызовы популяционной теории и практики, которые опираются на достоверные знания структуры популяции по одному или более основаниям классификации особей и соответствующего жизненного цикла организмов изучаемого вида, а парадигма матричной модели расширяет сферы применения за границы одновидовой и линейной динамики популяций, в области нелинейной динамики межвидовых отношений и эволюционных процессов.

Представленная история развития методики оценки меры адаптации клонального вида по короткому ряду наблюдений отражает известную диалектику отношений эмпирика–модель. На раннем этапе данных наблюдений на постоянных пробных площадках, которые побудили к созданию матричной модели популяции со стадийно-возрастной структурой (Логофет, 2002; Уланова и др., 2002, 2008), было недостаточно для надежной калибровки модели (“репродуктивная неопределенность”), и недостаток в данных пришлось замещать экстремальным принципом, принимая гипотезу *максимальной адаптации* (Logofet, 2008; Логофет, 2010). Математическая корректность такой калибровки была установлена через доказательство теоремы существования и единственности решения соответствующей нелинейной задачи ограниченной максимизации для широкого класса проекционных матриц (Логофет, 2012; Logofet, 2013b, c), а экспериментальная проверка гипотезы сфокусировала интерес исследователей на картине родительно-дочерних связей “под землей” (На земле..., 2015). Так математическая модель замотивировала изменение и развитие полевых методов и позволила получить однозначную и объективную оценку меры приспособленности ценопопуляции.

Развитие теории матричных моделей популяций с дискретной структурой и практика их применения опираются на результаты теории

неотрицательных матриц и мотивируют новые математические задачи.

Авторы благодарны М.С. Романову, детально проработавшему текст рукописи и сделавшему ценные замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 20-14-50311.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- АКАДЕМИК, 2021. <https://dic.academic.ru/dic.nsf/ru-wiki/214326>
- Андреева С.И., Андреев Н.И., 2003. Эволюционные преобразования двусторчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во ОмГПУ. 382 с.
- Баскин Л.М., 2009. Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Т-во науч. изд. КМК. 284 с.
- Белякова Г.А., Гарибова Л.В., Дьяков Ю.Т., Камнев А.Н., Сидорова И.И. и др., 2007. Ботаника. Курс альгологии и микологии / Под ред. Дьякова Ю.Т. М.: Изд-во МГУ. 558 с.
- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В., 2013. Зоология позвоночных. М.: Изд-во “Академия”. 465 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А., 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учеб. пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М.: ИПП “Гриф и К”. 256 с.
- Жукова Л.А., 1983. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Жукова Л.А., 1986. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 104–114.
- Жукова Л.А., 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”. 244 с.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1991. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадки // Биол. науки. № 8. С. 51–67.
- Казанцева Е.С., 2016. Популяционная динамика и семенная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
- Казанцева Е.С., Онопченко В.Г., Кипкеев А.М., 2016. Возраст первого цветения травянистых альпийских малолетников Северо-Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 121. № 2. С. 73–80.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 282 с.
- Красная книга Краснодарского края, 2007. Растения и грибы. Изд. 2-е / Отв. ред. Литвинская С.А. Краснодар: ООО “Дизайн Бюро № 1”. 640 с.
- Красная книга Республики Адыгея, 2012. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты жи-

- вотного и растительного мира: в 2 ч. Майкоп: Качество. 340 с.
- Логофет Д.О., 1989. О неразложимости и импримитивности неотрицательных матриц блочной структуры // ДАН СССР. Математика. Т. 308. № 1. С. 46–49.
- Логофет Д.О., 1991. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 6. С. 793–804.
- Логофет Д.О., 2002. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Матем. моделирование. Т. 14. № 13. С. 11–22.
- Логофет Д.О., 2010. Свирижевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 30–40.
- Логофет Д.О., 2012. Еще раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фундамент. и прикл. матем. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., 2007. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундамент. и прикл. матем. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Логофет Д.О., Клочкова И.Н., 2002. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Матем. моделирование. Т. 14. № 10. С. 116–126.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2018. Матричные модели в популяционной биологии. Уч. пособие, 2-е изд. М.: МАКС Пресс. 128 с.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32701104>
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2011. Две парадигмы математической популяционной биологии. Попытка синтеза // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 5. С. 369–387.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2015. Поливариантный онтогенез у вейников: новые модели и новые открытия // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 6. С. 438–460.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н., 2016а. От неопределенности к числу: развитие метода оценки приспособленности клонального вида с поливариантным онтогенезом // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 5. С. 379–396.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онопченко В.Г., 2016б. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онопченко В.Г., 2017а. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 1. С. 56–66.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онопченко В.Г., 2017б. Сколько лет живет альпийский малолетник? Модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 5. С. 63–80.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онопченко В.Г., 2018. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. III. Рост популяции в случайной среде // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 4. С. 1–13.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онопченко В.Г., 2019. Неутешительный прогноз выживания ценопопуляции *Androsace albana* в случайно меняющейся среде // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 3. С. 200–213.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онопченко В.Г., 2020. Обратный прогноз подтверждает вывод о жизнеспособности ценопопуляции растений // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 257–271.
- Маркус М., Минк Х., 1972. Обзор по теории матриц и матричных неравенств. М.: Наука. 232 с.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2020. Совместная динамика популяций черники и брусники в заповедном послепожарном сосняке-зеленомошнике. Модель с осредненными вероятностями перехода // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 243–256.
- Мастеров В.Б., Романов М.С., 2014. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК. 384 с.
- Мир Математики, 2021. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- Мониторинг популяций альпийских малолетников: долгосрочный прогноз выживания по стохастической скорости роста, 2019. Проект РФФИ № 19-04-01227-а. <https://istina.msu.ru/projects/261137811/>
- На земле и под землей: границы приспособленности для ценопопуляции клонального растения с поливариантным онтогенезом, 2015. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 13-04-01836-а. <https://istina.msu.ru/projects/8473479/>
- Нахуцишвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г., 1984. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука. 123 с.
- Нотов А.А., Жукова Л.А., 2019. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 1–9.
- Онопченко В.Г., Комаров А.С., 1997. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов Северо-Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 58. № 6. С. 64–75.
- Оселедец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО. Т. 19. С. 179–210.
- Павлов В.Н., Онопченко В.Г., 1987. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Ботаника. Т. 7. С. 3–38.
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ, 2006. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 326 с.
- Популяционно-онтогенетическое направление в России и ближнем зарубежье, 2018. Тверь: Твер. гос. ун-т. 440 с.
- Пошкурлат А.П., 1941. Строение и развитие дерновин чия // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. Т. 30. № 1. С. 101–151.

- Работнов Т.А., 1950. Жизненный цикл травянистых растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. 204 с.
- Разжевайкин В.Н., Тыртышиков Е.Е., 2020. Об индикаторах устойчивости неотрицательных матриц // ДАН. Математика, информатика, процессы управления. Т. 490. С. 51–54.
- Романов М.С., Мастеров В.Б., 2008. Матричная модель популяции белоплечего орлана *Haliaeetus pelagicus* на Сахалине // Матем. биология и биоинформатика. Т. 3. № 2. С. 36–49.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Северцов А.С., 2009. Биогеоэкологический контроль естественного отбора и темпы эволюции. К 150-летию первого издания книги “Происхождение видов...” Ч. Дарвина // Зоол. журн. Т. 88. № 9. С. 1027–1038.
- Сколько лет живет малолетник, или задачи осреднения в неавтономных матричных моделях популяций, 2018. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 16-04-00832-а. <https://istina.msu.ru/projects/38954655/>
- Уланова Н.Г., 2015. Структура и динамика популяций вейника наземного в различных экологических условиях // Труды Окского гос. прир. заповедника. Вып. 34. Рязань: НП “Голос губернии”. С. 201–207.
- Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О., 2008. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6. С. 478–494.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Ключкова И.Н., Логофет Д.О., 2002. Структура и динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 509–521.
- Уранов А.А., 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура), 1976 / Под ред. Уранова А.А., Серебряковой Т.И. М.: Наука. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии), 1988 / Под ред. Заугольной Л.Б., Жуковой Л.А., Комарова А.С., Смирновой О.В. М.: Наука. 184 с.
- Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р., 1999. Почвенная зоология – наука XX века / Отв. ред. Добровольский Г.В. М.: Янус-К. 156 с.
- Четени А.И., 1988. Матричная модель популяции северных оленей с учетом экофизиологических показателей. М.: ВЦ АН СССР. 37 с.
- Abbott R.J., Barton N.H., Good J.M., 2016. Genomics of hybridization and its evolutionary consequences // Mol. Ecol. V. 25. № 11. P. 2325–2332.
- Antoniou A., Frantzis A., Alexiadou P., Paskou N., Poulakakis N., 2019. Evidence of introgressive hybridization between *Stenella coeruleoalba* and *Delphinus delphis* in the Greek Seas // Mol. Phylogenet. Evol. V. 129. P. 325–337.
- Barraquand F., Gimenez O., 2019. Integrating multiple data sources to fit matrix population models for interacting species // Ecol. Model. V. 411. Art. 108713.
- Bearzi S., Bonizzoni S., Santostasi N.L., Furey B., Eddy L. et al., 2016. Dolphins in a scaled-down Mediterranean: the Gulf of Corinth’s odontocetes // Adv. Mar. Biol. V. 75. P. 297–331.
- Bender M.H., Baskin J.M., Baskin C.C., 2000. Age of maturity and life span in herbaceous, polycarpic perennials // Bot. Rev. V. 66. № 3. P. 311–349.
- Berman A., Plemmons R.J., 1994. Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences. Philadelphia: SIAM. 340 p.
- Bernardelli H., 1941. Population waves // J. Burma Res. Soc. V. 31. P. 1–18.
- Buckley Y.M., Ramula S., Blomberg S.P., Burns J.H., Crone E.E. et al., 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: A synthesis of matrix population models in a phylogenetic context // Ecol. Lett. V. 13. P. 1182–1197.
- Caswell H., 1989. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sunderland: Sinauer. 328 p.
- Caswell H., 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- Caswell H., 2010. Life table response experiment analysis of the stochastic growth rate // J. Ecol. V. 98. № 2. P. 324–333.
- Caswell H., 2012. Matrix models and sensitivity analysis of populations classified by age and stage: A vec-permutation matrix approach // Theor. Ecol. V. 5. № 3. P. 403–417.
- Caswell H., Salguero-Gómez R., 2013. Age, stage and senescence in plants // J. Ecol. V. 101. P. 585–595.
- Caswell H., Naiman R.J., Morin R., 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles // Aquaculture. V. 43. P. 123–134.
- Che-Castaldo J., Jones O., Kendall B.E., Burns J.H., Childs D.Z. et al., 2020. Comments to “Persistent problems in the construction of matrix population models” // Ecol. Model. V. 416. Art. 108913. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108913>
- Cochran M.E., Ellner S., 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations // Ecol. Monogr. V. 62. № 3. P. 345–364.
- Cohen J.E., 1976. Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates, I: Countable states // J. Am. Stat. Assoc. V. 71. P. 335–339.
- Cohen J.E., 1979. Comparative statics and stochastic dynamics of age-structured populations // Theor. Popul. Biol. V. 16. № 2. P. 159–171.
- COMADRE, 2021. <https://www.compadre-db.org/Data/Comadre>
- COMPADRE, 2021. <https://compadre-db.org/Data/Compadre>
- Coste C.F.D., Pavard S., 2020. Analysis of a multitrait population projection matrix reveals the evolutionary and demographic effects of a life history trade-off // Ecol. Model. V. 418. Art. 108915.
- Coste C.F.D., Austerlitz F., Pavard S., 2017. Trait level analysis of multitrait population projection matrices // Theor. Popul. Biol. V. 116. P. 47–58.

- Csetenyi A.I., Logofet D.O., 1989. Leslie model revisited: Some generalizations for block structures // *Ecol. Model.* V. 48. P. 277–290.
- Cushing J.M., Yicang Z., 1994. The net reproductive value and stability in matrix population models // *Nat. Resour. Model.* V. 8. № 4. P. 297–333.
<https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.1994.tb00188.x>
- Dunham K., Dinkelacker S., Miller J., 2014. A stage-based population model for American alligators in northern latitudes // *J. Wildl. Manag.* V. 78. P. 440–447.
- Falińska K., 1991. *Plant Demography in Vegetation Succession*. Dordrecht; Boston; L.: Kluwer Academic Publishers. 210 p.
- Fryxell D.C., Weiler D.E., Kinnison M.T., Palkovacs E.P., 2019. Eco-evolutionary dynamics of sexual dimorphism // *Trends Ecol. Evol.* V. 34. № 7. P. 591–594.
- Furstenberg H., Kesten H., 1960. Products of random matrices // *Ann. Math. Stat.* V. 31. P. 457–469.
- Goodman L.A., 1968. An elementary approach to the population projection-matrix, to the population reproductive value, and to related topics in the mathematical theory of population growth // *Demography.* V. 5. P. 382–409.
- Goodman L.A., 1969. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics.* V. 25. P. 659–681.
- Goodman L.A., 1971. On the sensitivity of the intrinsic growth rate to changes in the age-specific birth and death rates // *Theor. Popul. Biol.* V. 2. № 3. P. 339–354.
- Govaert L., Fronhofer E.A., Lion S., et al., 2019. Eco-evolutionary feedbacks — Theoretical models and perspectives // *Funct. Ecol.* V. 33. № 1. P. 13–30.
- GUFO.ME, 2021.
https://gufo.me/dict/mathematics_encyclopedia/Перопределенная_Система
- Hansen P.E., 1986. Leslie matrix models: A mathematical survey // *Papers on Mathematical Ecology.* V. 1 / Ed. Csetenyi A.I. Budapest: Karl Marx University of Economics. P. 54–106.
- Harary F., Norman R.Z., Cartwright D., 1965. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. N.-Y.: Wiley. 415 p.
- Hart S.P., Turcotte M.M., Levine J.M., 2019. Effects of rapid evolution on species coexistence // *PNAS.* V. 116. № 6. P. 2112–2117.
- Hendry A., 2017. *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton: Princeton Univ. Press. 416 p.
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. *Matrix Analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Hunter C.M., Caswell H., 2005. The use of the vec-permutation matrix in spatial matrix population models // *Ecol. Model.* V. 188. P. 15–21.
- Janczyk-Weglarska J., 1997. An ex situ ecological experiment on the morphological and developmental variation of *Calamagrostis epigejos* (Poaceae) // *Fragm. Florist. Geobot.* V. 42. № 2. P. 239–247.
- Kemeny J.G., Snell J.L., 1976. *Finite Markov Chains*. Berlin: Springer. 238 p. (Русский перевод: Кемени Дж., Снелл Дж., 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 271 с.)
- Kendall B.E., Fujiwara M., Diaz-Lopez J., Schneider S., Voigt J., Wiesner S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models // *Ecol. Model.* V. 406. P. 33–43.
- Keyfitz N., 1968. *Introduction to the Mathematics of Population*. Reading: Addison-Wesley. 450 p.
- Klimas C.A., Cropper W.P., Jr., Kainer K.A., Wadt L.H.O., 2012. Viability of combined timber and non-timber harvests for one species: A *Carapa guianensis* case study // *Ecol. Model.* V. 246. P. 147–156.
- Körner C., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer. 350 p.
- Kroon H., de Groenendaal J., van, Ehrlen J., 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations // *Ecology.* V. 81. P. 607–618.
- Law R., 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size // *Ecology.* V. 64. P. 224–230.
- Lefkovich L., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics.* V. 21. № 1. P. 1–18.
- Leslie P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika.* V. 33. № 3. P. 183–212.
- Leslie P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // *Biometrika.* V. 35. № 3–4. P. 213–245.
- Lewis E.G., 1942. On the generation and growth of a population // *Sankhya.* V. 6. P. 93–96.
- Li C.-K., Schneider H., 2002. Application of Perron–Frobenius theory to population dynamics // *J. Math. Biol.* V. 44. P. 450–462.
- Logofet D.O., 1993. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. Boca Raton: CRC Press. 308 p.
- Logofet D.O., 2008. Convexity in projection matrices: Projection to a calibration problem // *Ecol. Model.* V. 216. № 2. P. 217–228.
- Logofet D.O., 2013a. Projection matrices in variable environments: λ_1 in theory and practice // *Ecol. Model.* V. 251. P. 307–311.
- Logofet D.O., 2013b. *Calamagrostis* model revisited: Matrix calibration as a constraint maximization problem // *Ecol. Model.* V. 254. P. 71–79.
- Logofet D.O., 2013c. Complexity in matrix population models: Polyvariant ontogeny and reproductive uncertainty // *Ecol. Complex.* V. 15. P. 43–51.
- Logofet D.O., 2013d. Projection matrices revisited: A potential-growth indicator and the merit of indication // *J. Math. Sci.* V. 193. № 5. P. 671–686.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., 2018. Averaging the population projection matrices: Heuristics against uncertainty and nonexistence // *Ecol. Complex.* V. 33. № 1. P. 66–74.
- Logofet D.O., 2019. Does averaging overestimate or underestimate population growth? It depends // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108744.

- Logofet D.O., Salguero-Gómez R.*, 2021. Novel challenges and opportunities in the theory and practice of matrix population modelling: An editorial for the special feature "Theory and Practice in Matrix Population Modelling" // *Ecol. Model.* V. 443. Art. 109457. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109457>
- Logofet D.O., Ulanova N.G., Belova I.N.*, 2014. Adaptation on the ground and beneath: Does the local population maximize its λ_1 ? // *Ecol. Complex.* V. 20. P. 176–184.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenkob V.G.*, 2020. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438. Art. 109284.
- Lopes C., Péry A.R.R., Chaumot A., Charles S.*, 2005. Ecotoxicology and population dynamics: Using DEBtox models in a Leslie modeling approach // *Ecol. Model.* V. 251. P. 307–311.
- Lotka A.J.*, 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p. <https://archive.org/details/elementsofphysic017171mbp>
- Marescot L., Gimenez O., Duchamp C., Marboutin E., Chapron G.*, 2012. Reducing matrix population models with application to social animal species // *Ecol. Model.* V. 232. P. 91–96.
- MathWorks, 2021. <https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>
- McDonald J.J., Paparella P., Michae J., Tsatsomeros M.J.*, 2014. Matrix roots of eventually positive matrices // *Linear Algebra Appl.* V. 456. P. 122–137.
- Molnár E., Bokros S.*, 1996. Studies on the demography and life history of *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir // *Folia Geobotanica.* V. 31. P. 453–464.
- Morris W.F., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Menges E.S., Horvitz C.C., Pfister C.A.*, 2006. Sensitivity of the population growth rate to demographic variability within and between phases of the disturbance cycle // *Ecol. Lett.* V. 9. P. 1331–1341.
- Morris W.F., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Menges E.S., Horvitz C.C., Pfister C.A.*, 2011. A stage-based matrix population model of invasive lionfish with implications for control // *Biol. Invasions.* V. 13. P. 7–12.
- Nguyen V., Buckley Y.M., Salguero-Gomez R., Wardle G.M.*, 2019. Consequences of neglecting cryptic life stages from demographic models // *Ecol. Model.* V. 408. Art. 108723. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>
- Ozgul A., Childs D.Z., Oli M.K., Armitage K.B., Blumstein D.T. et al.*, 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change // *Nature.* V. 466. P. 482–485.
- Paniw M., Ozgul A., Salguero-Gómez R.*, 2018. Interactive life-history traits predict sensitivity of plants and animals to temporal autocorrelation // *Ecol. Lett.* V. 21. № 2. P. 275–286.
- Pathikonda S., Ackleh A.S., Hasenstein K.H., Mopper S.*, 2008. Invasion, disturbance, and competition: Modeling the fate of coastal plant populations // *Conserv. Biol.* V. 23. № 1. P. 164–173.
- Pinto C.F., Torrico-Bazoberry D., Flores-Pradod L., Bustamante R.O., Niemeyer H.M.*, 2020. Demographic and performance effects of alternative host use in a Neotropical treehopper (Hemiptera: Membracidae) // *Ecol. Model.* V. 416. Art. 108905.
- Politi T., Popolizio M.*, 2015. On stochasticity preserving methods for the computation of the matrix pth root // *Math. Comput. Simul.* V. 110. P. 53–68.
- Pollard J.H.*, 1966. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models // *Biometrika.* V. 53. P. 397–415.
- Protasov V.Yu., Logofet D.O.*, 2014. Rank-one corrections of nonnegative matrices, with an application to matrix population models // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* V. 35. № 2. P. 749–764.
- Rees M., Ellner S.P.*, 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments // *Ecol. Monogr.* V. 79. P. 575–594.
- Romanov M.S., Masterov V.B.*, 2020. Low breeding performance of the Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline // *Ecol. Model.* V. 420. Art. 108877.
- Roth G., Caswell H.*, 2016. Hyperstate matrix models: Extending demographic state spaces to higher dimensions // *Methods Ecol. Evol.* V. 7. P. 1438–1450.
- Salguero-Gómez R., Casper B.B.*, 2010. Keeping plant shrinkage in the demographic loop // *J. Ecol.* V. 98. № 2. P. 312–323.
- Salguero-Gómez R., Jones O.R., Archer C.R., Buckley Y.M. et al.*, 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: An open online repository for plant demography // *J. Ecol.* V. 103. P. 202–218.
- Salguero-Gómez R., Jones O.R., Archer C.R., Buckley Y.M. et al.*, 2016. COMADRE: A global data base of animal demography // *J. Animal Ecol.* V. 85. P. 371–384.
- Santostasi N.L., Ciucci P., Bearzi G., Bonizzoni S., Gimenez O.*, 2020. Assessing the dynamics of hybridization through a matrix modelling approach // *Ecol. Model.* V. 431. Art. 109120. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109120>
- Sanz L.*, 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108797.
- Sanz L., Bravo de la Parra R.*, 2019. Stochastic matrix meta-population models with fast migration: re-scaling survival to the fast scale // *Ecol. Model.* V. 418. Art. 108829. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108829>
- Shefferson R.P., Salguero-Gómez R.*, 2015. Eco-evolutionary dynamics in plants: Interactive processes at overlapping time-scales and their implications // *J. Ecol.* V. 103. P. 789–797.
- Sosnová M., Herben T., Martínkov J., Klimešová J.*, 2014. To resprout or not to resprout? Modeling population dynamics of a root-sprouting monocarpic plant under various disturbance regimes // *Plant Ecol.* V. 215. P. 1245–1254.
- Takada T., Shefferson R.*, 2018. The long and winding road of evolutionary demography: preface // *Popul. Ecol.* V. 60. P. 3–7.
- Tuljapurkar S.D.*, 1986. Demography in stochastic environments. II. Growth and convergence rates // *J. Math. Biol.* V. 24. P. 569–581.

- Tuljapurkar S.D.*, 1990. Population Dynamics in Variable Environments. N.-Y.: Springer. 154 p.
- Tveraa T., Fauchald P., Henaug C. et al.*, 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer // *Oecologia*. V. 137. P. 370–376.
- Volterra V.*, 1931. *Lecçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la vie*. Paris: Gauthiers-Villars. 214 p. (Русский перевод: Вольтерра В., 1976. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука. 286 с.)
- Vries C., de, Desharnais R.A., Caswell H.*, 2020. A matrix model for density-dependent selection in stage-classified populations, with application to pesticide resistance in *Tribolium* // *Ecol. Model.* V. 416. Art. 108875. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108875>
- Wikberg S., Svensson B.M.*, 2003. Ramet demography in a ring-forming clonal sedge // *J. Ecol.* V. 91. P. 847–854.
- Williams H.J., Jacquemyn H., Ochocki B.M., Brys R., Miller T.E.X.*, 2015. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant // *J. Ecol.* V. 103. P. 798–808.

From population monitoring to a mathematical model: The new paradigm of population research

D. O. Logofet^{a, *}, N. G. Ulanova^{b, **}

^a*Obukhov Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology
Pyzhevskii per., 3, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Leninskiye Gory, 1, bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: danilal@postman.ru

**e-mail: nulanova@mail.ru

The new paradigm of population research means formulating traditional and innovative topics of population theory in terms of a matrix model for the dynamics of the population under study with a discrete (age, stage, or other kind) structure, studying the relevant properties of this model, interpreting them in biological terms and obtaining objective quantitative characteristics. Available knowledge of the species biology and the mode of population monitoring predetermine the life cycle graph of organisms, which, in turn, generates (in accordance with a standard rule of matrix theory) the pattern of the population projection matrix (PMP), the core of the matrix model, thus predestinating its further properties. The calibration of the PMP according to empirical data gives quantitative definiteness to its elements, the population vital rates, whereby the needed properties and quantitative indicators of the population can be obtained by the appropriate methods of matrix algebra. The survey gives an overview of a wide range of problems studied within the framework of the new paradigm, and of the broad abilities the matrix population models possess to solve those problems. The task and methodological difficulties of assessing the population viability based on long-term monitoring data are considered in most detail. Noted are some current directions in the development and application of the mathematical apparatus of matrix population models.