Известия Гомельского государственного университета
имени Ф. Скорины, № 6 (135), 2022

*УДК 004.94:519.711.3:574.34*

# Моделирование динамики процесса воспроизводства популяции

А.П. Кончиц[1], Е.И. Сукач[2]

Рассматривается процесс воспроизводства популяции, выделяются параметры, влияющие на динамику возобновления популяции. Описывается класс линейных имитационных моделей, обеспечивающих получение интегральной характеристики динамики воспроизводства популяции в сложившейся среде её обитания. Предлагается билинейная модель, обоснованием точности которой служит аппарат вероятностно-алгебраического моделирования, что позволяет проследить динамику изменения половозрастной структуры исследуемой популяции и также уточнить численное значение скорости ее размножения с учётом изменяющейся структуры.

**Ключевые слова:** модели биологических процессов, вероятностно-алгебраическое моделирование, половозрастная структура популяции, параметры воспроизводства, повозрастные коэффициенты рождаемости, повозрастные коэффициенты смертности, репродуктивная ценность, репродуктивная алгебра.

The process of population reproduction is considered, the parameters affecting the dynamics of population renewal are identified. A class of linear simulation models is described, providing an integral characteristic of the dynamics of population reproduction in the slain habitat. A bilinear model is proposed, the justification of the accuracy of which is the apparatus of probabilistic-algebraic modeling, which makes it possible to trace the dynamics of the change in the age-sex structure of the studied population and also to clarify the numerical value of its reproduction rate taking into account the changing structure.

**Keywords:** models of biological processes, probabilistic-algebraic modeling, sex-age structure of population, reproduction parameters, age-related birth rates, age-related mortality rates, reproductive value, reproductive algebra.

**Введение.** Процесс воспроизводства популяции, как процесс самосохранения биологических объектов в ходе непрерывного их изменения, зависит от характеристик самой популяции (её половозрастной структуры и параметров воспроизводства) и внешних воздействий среды обитания. Он реализуется путем постоянного возобновления структуры и численности популяции в процессе смены поколений биологических объектов через рождения и смерти. Различия в распределении биологических объектов по полу и возрасту обуславливают диспропорции в протекании процессов рождаемости и смертности. Параметрами, определяющими структуру и численность популяции, являются количественные значения показателей рождаемости и смертности. Рождение относительно большего или меньшего числа потомства в отдельные годы находит свое отражение в повышенной или, наоборот, уменьшенной численности популяции в соответствующих возрастах. А смертность влияет на соотношение особей различных полов и, как следствие, на численное соотношение мужских и женских возрастных групп. Таким образом, очевидно и обратное влияние действующих процессов воспроизводства на структуру и численность популяции.

С другой стороны, характеристики половозрастной структуры и параметры воспроизводства популяции определяются с учетом внешних воздействий и сложившихся условий жизни, что косвенно влияет на их величину. Например, стимулирование рождаемости приводит к увеличению общего коэффициента рождаемости, что отражается на структурном составе особей женского пола популяции в будущем и влияет на увеличение общего коэффициента рождаемости, но уже за счет изменения структурного состава популяции.

Всё это свидетельствует о том, что комплексное и всестороннее представление о динамике процессов воспроизводства популяции можно получить только с учётом результирующего влияния ряда взаимозависимых факторов. Это затрудняет выделение роли каждого из них на исследуемый процесс и определяет выбор единственного метода, метода моделирования, позволяющего системно решать широкий класс задач, связанных с планированием и управлением процессом возобновления популяции.

Накопленный авторами опыт моделирования сложных систем [1] позволил разработать схему формализации процесса воспроизводства популяции и разработать имитационные модели, позволяющие решить типовые задачи моделирования и обосновать выбор решения при управлении динамикой воспроизводства популяции.

**Линейные модели воспроизводства популяции.** Работа линейной модели воспроизводства популяции (IM_L) основана на формализации воспроизводства путём использования матрицы Лесли L [2], которая имеет вид:

$$L = \begin{pmatrix} r_1 & r_2 & r_3 & r_4 & \dots & r_{n-1} & r_n \\ d_1 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_3 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & d_4 & \dots & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & d_{n-1} & d_n \end{pmatrix}, \qquad (1)$$

где $r_i$ – повозрастные коэффициенты рождаемости i-ых групп популяции (число родившихся особей на 1000 особей данной возрастной группы); $d_i$ – повозрастные коэффициенты смертности i-ых групп популяции (число смертей на 1000 особей данной возрастной группы).

Имитационное моделирование реализуется последовательным итерационным процессом умножения матрицы Лесли на вектор структуры популяции, то есть:

$$P_{i+1} = L \cdot P_i, \qquad (2)$$

где $P_i$ – вектор, описывающий половозрастную структуру популяции на i-ом шаге моделирования, $P_{i+1}$ – вектор, отражающий численный состав популяции прогнозируемого года. Таким образом, на очередном шаге моделирования формируется вектор, определяющий половозрастную структуру популяции через выбранный интервал времени. Расчеты могут производиться как для однолетних возрастных интервалов, так и для различных возрастных групп (5-летних или 10-летних). Техника расчетов сохраняется, но величина шага моделирования определяет требования, предъявляемые к входным параметрам моделирования.

Описанная модель IM_L позволяет получить данные об асимптотическом распределении численности исследуемой популяции и скорости её размножения (коэффициенте Фишера) [3]. Предполагается, что миграционные процессы отсутствуют, поскольку они искусственно влияют на рост популяции.

Формирование вектора асимптотического распределения численности популяции ($P_s$) достигается итерационным алгоритмом моделирования за достаточно большое число шагов при неизменных коэффициентах смертности и коэффициентах рождаемости матрицы Лесли. Критерием достаточности итераций является бесконечно малое изменение (в заданных пределах точности) ведущего собственного числа λ матрицы Лесли, которое вычисляется по формуле:

$$\lambda = \frac{\|P_{i+1}\|}{\|P_i\|} = \frac{\sum_{j=1}^{n} p_{j(i+1)}}{\sum_{j=1}^{n} p_{ji}} \qquad (3)$$

Полученное таким образом собственное число матрицы Лесли λ определяет скорость размножения исследуемой популяции, когда ее возрастная структура стабилизировалась. Сформированный асимптотический вектор $P_s$ является собственным вектором матрицы Лесли.

Таким образом, при смене множества поколений, в условиях неизменности коэффициентов матрицы Лесли, значения вектора возрастного состава исследуемой популяции стабилизируются. Для асимптотического моделирования справедлива формула:

$$\lambda \cdot P_S = L \cdot P_S. \qquad (4)$$

С целью определения репродуктивной ценности групп особей женского пола была построена сопряжённая линейная имитационная модель IM_LR. В этом случае, моделирование также реализуется по формуле (2), но для сопряжённой (транспонированной) матрицы Лесли LR следующего вида:

$$LR = \begin{pmatrix} r_1 & d_{f1} & 0 & \dots & 0 \\ r_2 & 0 & d_{f2} & \dots & 0 \\ r_3 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & d_{f(n-1)} \\ r_n & 0 & 0 & \dots & d_{fn} \end{pmatrix}. \qquad (5)$$

Сопряженная матрица LR имеет тот же характеристический полином и то же собственное число, что и матрица Лесли. Но поскольку матрица L не является симметричной, то элементы собственного вектора Ps сопряжённой матрицы LR изменяются и отражают репродуктивную ценность каждой возрастной группы исследуемой популяции.

С целью проведения моделирования воспроизводства популяции в целом была реализована имитационная модель (IM_LB), основанная на использовании блочной матрицы Лесли LB, которая имеет вид:

$$LB = \begin{pmatrix} r_1 & r_2 & r_3 & \ldots & r_n & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ d_{f1} & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & d_{f2} & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & d_{fn} & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & d_{m1} & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & d_{m2} & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & d_{mn} \end{pmatrix}, \qquad (6)$$

где $r_i$ – повозрастные коэффициенты рождаемости особей i-ых групп женского пола; $d_{fi}$, $d_{mi}$ – повозрастные коэффициенты смертности особей i-ых групп, соответственно, женского и мужского пола исследуемой популяции.

Процесс моделирования реализуется по формуле (2), с учётом того, что вектор структуры популяции отражает число женских и мужских особей соответствующего возраста в общем составе популяции и имеет вид $P_i = (p_{f1i}, p_{f2i}, \ldots, p_{fni}, p_{m1i}, p_{m2i}, \ldots, p_{mni})$. При этом на каждом шаге моделирования корректируется вектор половозрастной структуры $P_{i+1}$ с учётом вероятности появления потомка определённого пола.

Для модели IM_LB также была построена сопряженная модель IM_LBR, позволяющая оценить репродуктивную ценность каждой возрастной группы исследуемой популяции. Очевидно, что «репродуктивная ценность» мужской части популяции при моделировании будет равной 0.

Поскольку матрицы описанных имитационных моделей включают только коэффициенты смертности и коэффициенты рождаемости для определённых возрастных групп, то они представляют собой интегральную характеристику динамики воспроизводства популяции в сложившихся условиях жизни с учетом воздействия факторов внешней среды. Их использование в процессе моделирования обеспечивает независимость показателей воспроизводства популяции от половозрастной структуры популяции и позволяет сравнить между собой условия репродуктивного развития различных популяций биологических объектов.

Описанные модели использовались для получения прогнозных показателей воспроизводства популяций на ближайшую перспективу. Как уже отмечалось, прогнозы, построенные при неизменных значениях коэффициентов рождаемости и смертности, соответствующих различным базовым годам, значительно отличаются. Поэтому при построении прогнозов с использованием описанных моделей на каждом шаге моделирования реализуется обновление коэффициентов матриц. Для моделирования использовались статистические данные доступных баз данных. Извлечение и структурирование данных были реализованы с использованием API, что позволило автоматизировать получение данных с удалённых серверов WHO (World Health Organization) и CDC (Center for Disease Control and Prevention) в форматах CSV, JSON или XML [4].

**Билинейная модель воспроизводства населения.** Недостатком линейных моделей воспроизводства популяции является отсутствие учёта возрастной структуры особей мужского пола при определении повозрастных коэффициентов рождаемости. С целью повышения точности получаемых показателей воспроизводства популяции была разработана билинейная модель (IM_BI), учитывающая структуру исследуемой популяции. Моделирование реализуется в соответствии с формулой (2), использующей модифицированную блочную матрицу Лесли LB_BI:

$$LB\_BI = \begin{pmatrix} r'_1 & r'_2 & r'_3 & \ldots & r'_n & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ d_{f1} & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & d_{f2} & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & d_{fn} & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ r'_{n+1} & r'_{n+2} & r'_{n+3} & \ldots & r'_{2n} & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & d_{m1} & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & d_{m2} & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & d_{mn} \end{pmatrix}. \qquad (7)$$

В этой матрице учитывается динамически изменяющаяся половозрастная структура популяции, что отражается при вычислении элементов вектора модифицированных повозрастных коэффициентов рождаемости $R' = (r_1', r_2', r_3', ..., r_{2n}')$:

$$r_j' = \frac{1}{2\sum_{i=1}^{2n} p_i} \cdot \sum_{i=1}^{2n} r_{ij} \cdot p_i \,, \tag{8}$$

где $r_{ij}$ – элементы симметричной матрицы репродуктивности R размерности $2n \times 2n$, а $p_i$ - элементы вектора $P = (p_1, p_2, \ldots, p_n, p_{(n+1)}, p_{(n+2)}, \ldots, p_{(2n)})$, определяющего половозрастную структуру популяции, включающую n возрастных женских групп особей (первые n элементов) и n возрастных мужских групп особей (остальные n элементов). Матрица R имеет вид:

$$R = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \ldots & 0 & r_{11} & r_{12} & \ldots & r_{1n} \\ 0 & 0 & \ldots & 0 & r_{21} & r_{22} & \ldots & r_{2n} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & \ldots & 0 & r_{n1} & r_{n2} & \ldots & r_{nn} \\ r_{11} & r_{21} & \ldots & r_{n1} & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ r_{12} & r_{22} & \ldots & r_{n2} & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ r_{1n} & r_{2n} & \ldots & r_{nn} & 0 & 0 & \ldots & 0 \end{pmatrix}. \tag{9}$$

Её элементы задают количество потомков, рождённых особями из i-ых женских групп, отцами которых являются особи из мужских j-ых возрастных групп. Построчное суммирование элементов матрицы R определяет число потомков, рождённых каждой женской возрастной группой (первые n строк) и число потомков, отцами которых являются особи, предполагаемых мужских возрастных групп (остальные n строк), а именно:

$$r_i = \sum_{j=n+1}^{2n} r_{ij} \text{ , где } i = \overline{1,n}, \text{ а } r_i = \sum_{j=1}^{n} r_{ij} \text{ , где } i = \overline{n,2n}. \tag{10}$$

Очевидно, что

$$\sum_{i=1}^{n} \sum_{j=n+1}^{2n} r_{ij} = \sum_{i=n}^{2n} \sum_{j=1}^{n} r_{ij} = \text{N}, \tag{11}$$

где N – общее число потомков, рождённых особями из i-ых женских групп, отцами которых являются особи из j-ых мужских групп.

Таким образом, число рождённых потомков на каждой итерации формируется с учётом структуры и численности мужской части популяции (при формировании коэффициентов $r_1', r_2', \ldots, r_n'$) и структуры женской части популяции (при формировании коэффициентов $r_{n+1}', r_{n+2}', \ldots r_{2n}'$), что соответствует реальному процессу воспроизводства. В виду того, что на каждой итерации матрица репродуктивности дважды умножается вектор половозрастной структуры популяции, предложенная модель является билинейной.

Обоснованием математической достоверности получаемых результатов моделирования с использованием билинейной модели может служить аппарат вероятностно-алгебраического моделирования [1]. Вероятностно-алгебраическое моделирование позволяет вычислить значения вероятностей вектора состояний исследуемой системы, на основе вероятностей векторов состояний элементов системы с использованием структурных коэффициентов алгебры, определяющих взаимосвязи между этими элементами. В соответствии с указанным аппаратом вектор половозрастной структуры популяции на очередной итерации формируется с учётом структурного состава популяции предыдущей итерации:

$$P_{i+1} = P_i * P_i \text{ или } P_{i+1}^k = \sum_{j=1}^{2n} \sum_{i=1}^{2n} a_{ijk} \, p_i \, p_j \,, \tag{12}$$

где операция * задаётся структурными коэффициентами алгебры A* $a_{ijk}$.

Коэффициенты алгебры A* являются неотрицательными числами и определяются с учётом элементов матрицы репродуктивности R и значений векторов половозрастных коэффициентов смертности исследуемой популяции. Назовём такую алгебру репродуктивной, а билинейную модель воспроизводства популяции с использованием формулы (12) репродуктивной вероятностно-алгебраической моделью. В этом случае модифицированная блочная матрица Лесли LB_BI = $A \cdot P_i$ является представлением репродуктивной алгебры A*.

Вероятностно-алгебраическое моделирование с использованием билинейной модели IM_BI позволяет проследить динамику изменения половозрастной структуры популяции и также уточнить численное значение скорости ее размножения с учётом изменяющейся структуры. Реализация вычислений для сопряженной матрицы LB_RBI позволяет оценить репродуктивную ценность как женской, так и мужской части популяции. А проведение моделирования для различных вариантов половозрастной структуры популяции позволяет выявить различия в её эволюционном развитии с учетом более точного представления процесса воспроизводства.

**Заключение.** Следует отметить, что описанные линейные модели являются частными случаями билинейной модели. Переход от билинейной модели IM_BI к линейным моделям IM_LB возможен в результате использования специального вида матриц R. Рассмотрение матрицы R с совпадающими элементами внутри первых n строк будет соответствовать случаю равновероятного распределения рождённых потомков по возрастным группам особей мужского пола, то есть независимости моделирования от возрастной структуры мужского части популяции. Использование матрицы R с совпадающими элементами остальных n строк будет соответствовать случаю равновероятного распределения рождённых потомков по возрастным группам особей женского пола. Наконец, возможно рассмотрение случая равновероятного рождения потомков, независимо от возрастных групп особей женского и мужского пола, при равенстве всех элементов матрицы R.

В ряде случаев оправдано одновременное использование различных моделей воспроизводства популяции с целью проверки правильности их работы и получения прогнозных показателей с учётом имеющихся исходных данных и задач исследования. Выбор модели определяется целями моделирования и условиями работоспособности модели, обеспечивающими адекватное описание реальных процессов. В обоих случаях учитываются особенности объекта моделирования и оцениваются возможности существующих моделей.

Условия адекватного описания процесса воспроизводства определяются, во-первых, выбором временного периода, за который анализируется динамика воспроизводства. Он должен быть достаточно продолжительным для того, чтобы выявить основные тенденции, которые на малом временном отрезке могут искажаться случайными годовыми колебаниями. Кроме того, необходимо учитывать периоды резких колебаний процесса воспроизводства, обусловленных изменениями в среде обитания, иначе, взяв за точку отсчета годы резких подъемов или спадов показателей, можно получить искаженное представление о тенденциях изменения основных показателей исследуемой популяции.

**Литература**

1. Сукач, Е. И. Вероятностно-алгебраическое моделирование сложных систем графовой структуры / Е. И. Сукач ; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель, 2012. – 224 с.

2. Ризниченко, Г. Ю. Математические модели биологических продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. – М. : Изд. МГУ, 1988. – 135 с.

3. Fisher, R. A. The genetical theory of natural selection / R. A. Fisher – Dover : Sec. edition, 1958. – 310 p.

4. Сукач, Е. И. Об опыте получения, хранения и анализа Big Data с удаленных сайтов / Е. И. Сукач, В. Ю. Бурикин, А. А. Кончиц // Известия Гомельского гос. ун-та им. Ф. Скорины. – 2022. – № 3 (132). – С. 93–96.

[1]Институт леса НАН Беларуси

[2]Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины

Поступила в редакцию 27.09.2022