Zbornik radova Fakulteta tehničkih nauka, Novi Sad

UDK: 004.9
DOI: https://doi.org/10.24867/10JV01Mijatovic

PRIMENA LESLIJEVE MATRICE U POPULACIONIM MODELIMA

USE OF LESLIE MATRIX IN POPULATION MODELS

Dušan Mijatović, Ksenija Doroslovački, *Fakultet tehničkih nauka, Novi Sad*

Matematika – MATEMATIKA U TEHNICI

Kratak sadržaj – *U okviru ovog rada prikazana je analiza osobina Leslijeve matrice i primena Leslijevog populacionog modela kroz primere za određene populacije.*

Ključne reči: *Populacioni model, Leslijeva matrica, Leslijev model, matematički model*

Abstract – *This paper presents an analysis of characteristics of Leslie matrix and application of Leslie population model through examples for specific populations.*

Keywords: *Population model, Leslie matrix, Leslie model, mathematical model*

1. UVOD

Populacione projekcione matrice su pristup modeliranju koji se najviše koristi u ekologiji. Mnogi projekti i studije koriste projekcione matrice da bi napravili analizu populacije i razmotrili koji koraci se mogu preduzeti kako bi se upravljalo populacijom, uglavnom u smislu kako spasiti populaciju od izumiranja ali i za kontrolu štetočina ili invazivnih vrsta.

Glavna osobina koja razdvaja matrične modele od ranijih populacionih modela jeste mogućnost da se u model uključe parametri koji su od značaja za populaciju ali tako da različite grupe jedinki jedne populacije imaju različite parametre. Glavna pretpostavka u ranijim modelima bila je homogenost populacije odnosno svaka jedinka u populaciji je imala isti doprinos celokupnoj populaciji.

Leslijev matrični model je matematički relativno jednostavan, ali dovoljno robustan da ima praktičnu primenu. Činjenica da postoje baze podataka COMPADRE i COMADRE koje sadrže više hiljada matrica koje opisuju različite vrste biljki i životinja, pokazuje da su matrični modeli za predstavljanje populacije vrlo aktuelni za biologe i ekologe. U bazama se nalazi trenutno više od 11.000 matričnih modela [2].

2. MATEMATIČKO MODELIRANJE

Sposobnost da mislimo i zamišljamo, da pravimo generalizaciju na osnovu iskustva, omogućava nam da uočavamo obrasce, da predviđamo i upravljamo procesima i objektima, da izvlačimo zaključke. Modeliranje je značajan alat koji inženjerima i naučnicima stoji na raspolaganju. Možemo reći da je model apstraktan prikaz, opis realnog sistema sa svim onim karakteristikama koje su značajne za opis problema koji se rešava.

NAPOMENA:
Ovaj rad proistekao je iz master rada čiji mentor je bila dr Ksenija Doroslovački, van. prof.

Na taj način moguće je prikazati složen realni sistem na pojednostavljen način. Odabir nivoa apstrakcije modela nije jednostavan. Složeni modeli nisu jednostavni za korišćenje i kreiranje eksperimenata nad njima nije jednostavno. Suviše pojednostavljeni modeli neće na pravi način prikazati ponašanje posmatranog sistema pa samim tim ni rezultati eksperimenta nad modelom neće biti od koristi.

Definicija 2.1: *Matematički model je apstraktni model koji koristi jezik matematike da opiše ponašanje nekog sistema*

Matematički modeli su značajni zato što je matematika veoma precizan jezik i pomaže da se formuliše ideja i prikažu pretpostavke. Jezik sa jasno utvrđenim pravilima za manipulaciju. Svi rezultati koje su matematičari dokazali godinama unazad nam stoje na raspolaganju, a računari dodatno olakšavaju numeričke proračune.

3. POPULACIONI MODELI

Populaciona dinamika je grana nauke koja proučava promene broja i starosti populacija kao i biološke i druge faktore koji utiču na njih. Matematički modeli u populacionoj dinamici mogu da pruže mogućnost za bolje razumevanje kako se jedna populacija menja kroz vreme. Modeli se mogu koristiti i za praćenje uticaja izlovljavanja jedne vrste, uvođenja nove vrste u ekosistem ili za planiranje zaštite jedne populacije od izumiranja. Shvatajući značaj matematičkih modela u populacionoj dinamici naučnici su još krajem 18-tog veka počeli da razvijaju modele.

4. LESLIJEV MATRIČNI MODEL

Jedan od najčešće korišćenih modela za rast populacije koji koriste demografi i ekolozi je Leslijev model. Projekcija rasta populacije na osnovu preživljavanja i plodnosti su prethodili uspešno formalizovanom matričnom modelu Velptona 1936. godine. Lesli je 1945. godine napisao rad u kojem je predstavio osnovu projekciju populacije u matričnoj formi. Kasnije je u model uključio mortalitet i plodnost i model je nazvan po njemu Leslijev matrični model populacije. Model je proširen 1959. godine sa uključivanjem faktora drugih članova populacije na rast same populacije, a 1969. godine Polard je razvio stohastičku verziju osnovnog Leslijevog modela. Model je idealan da se koristi u nastavi kao primer za primenu karakterističnih korena i karakterističnih vektora matrice.

4.1. Leslijeva matrica

Osnovni model koji je predstavio Lesli predstavlja rast ženskog dela ljudske populacije. U modelu, populacija žena je podeljena na n klasa. Ako se najveća starost jedinke u godinama, u populaciji označi sa L, onda se za vremenski period jedne klase uzima vrednost tako što se najveća starost jedinke podeli sa brojem klasa $\frac{L}{n}$. U polaznom vremenu $t = 0$ uvodi se inicijalni vektor starosne raspodele po klasama

$$x^{(0)} = \begin{bmatrix} x_1^{(0)} \\ x_2^{(0)} \\ \vdots \\ x_n^{(0)} \end{bmatrix}$$

vrednosti $x_i^{(0)}$ za $i = 1,2,\ldots$ broj ženki u svakoj starosnoj klasi.

Vrednosti u svakoj od n klasa se menjaju kroz vreme zbog prirodnih procesa (rađanje, umiranje, starenje) zadatak je da se inicijalni vektor starosne raspodele projektuje u budućnost.

Ako posmatramo populaciju u diskretnim vremenima $t_0,\ t_1,\ t_2,\ t_3, \ldots, t_k, \ldots$ i pratimo zahtev da je **vremenski interval između tih vremena isti kao i dužina intervala svake starosne klase**.

Sve jedinke iz $i+1$ klase u momentu t_{k+1} su bile u klasi i u momentu t_k. Uvode se parametri koji predstavljaju demografske procese između klasa:

Definicija 4.1.1: *Stopa plodnosti a_i za $i = 1,2,\ldots,n$ je broj ženskih potomaka rođenih od jedne ženske jedinke za vreme dok je ta jedinka bila u i-toj klasi.*

Definicija 4.1.2: *Stopa preživljavanja b_i za $i = 1,2,\ldots,n$ udeo ženskih jedinki u i-toj klasi za koje se pretpostavlja da će preživeti i preći u klasu $i+1$.*

Po definiciji važi da je $a_i \geq 0$ za svako i, pod pretpostavkom da bar jedno a_i mora biti strogo veće od 0. Takođe, $0 < b_i \leq 1$, za svako $i = 1,2,\ldots n-1$. Za $b_i = 0$ nijedna jedinka ne prelazi iz trenutne i-te klase u narednu klasu $i+1$.

Vektor starosne raspodele po klasama $x^{(k)}$ u vremenu t_k možemo zapisati kao

$$x^{(k)} = \begin{bmatrix} x_1^{(k)} \\ x_2^{(k)} \\ \vdots \\ x_n^{(k)} \end{bmatrix}.$$

gde je $x_i^{(k)}$ broj jedinki u klasi i u vremenu t_k. U vremenu t_k jedinke u prvoj starosnoj klasi su samo jedinke koje su rođene između vremena t_{k-1} i t_k pa važi da je:

$$x_1^{(k)} = a_1 x_1^{(k-1)} + a_2 x_2^{(k-1)} + \cdots + a_n x_n^{(k-1)} = \sum_{i=1}^{n} a_i\, x_i^{(k-1)}.$$

Broj jedinki u klasi $i+1$ za $i = 1,2,\ldots,n-1$ u vremenu t_k su jedinke iz i-te klase u vremenu t_{k-1} koje su žive u vremenu t_k pa sledi:

$$x_{i+1}^{(k)} = b_i x_i^{(k-1)} \text{ za } i = 1,2,\ldots n-1.$$

Definicija 4.1.3: *Leslijeva matrica je realna matrica dimenzija $n \times n$. $L \in \mathbb{R}^{n\times n}$, specijalni slučaj projekcione matrice za populaciju raspoređenu po klasama. Strukture takve da su u prvoj vrsti matrice vrednosti a_i koje predstavljaju plodnost svake od starosnih klasa, na dijagonali ispod glavne dijagonale su vrednosti b_i koje predstavljaju verovatnoću preživljavanja jedinki pri prelasku iz i-te u $i+1$ klasu i svi ostali elementi matrice su nule.*

$$L = \begin{bmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & & 0 & 0 \\ & \vdots & & & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & b_{n-1} & 0 \end{bmatrix}. \qquad [3]$$

Skraćenim zapisom Leslijeva matrica je: $x^{(k)} = Lx^{(k-1)}$.

Leslijev matrični model radi tako što u datom vremenskom koraku ukupna populacija je prikazana u vektorskom obliku sa određenim brojem jedinki u svakoj starosnoj klasi. Taj vektor pomnožen sa Leslijevom matricom daje novi vektor sa brojem jedinki u svakoj starosnoj klasi u narednom vremenskom koraku.

Ako je:

$$\begin{gathered} x^{(1)} = Lx^{(0)}, \\ x^{(2)} = Lx^{(1)} = L^2 x^{(0)}, \\ x^{(3)} = Lx^{(2)} = L^3 x^{(0)}, \\ \vdots \\ x^{(k)} = Lx^{(k-1)} = L^k x^{(0)}. \end{gathered}$$

Odnosno ako znamo inicijalni vektor starosne distribucije i Leslijevu matricu možemo utvrditi populaciju jedinki u bilo kom vremenu u budućnosti.

4.2. Karakteristični koreni i vektori Leslijeve matrice

Prethodno navedene jednačine daju uvid u to kako će izgledati populacija u određenom vremenskom trenutku iz njih ne možemo da zaključimo kakva je dinamika procesa. Karakteristični koreni i karakteristični vektori se koriste da se prouči promena populacije kroz vreme u dinamičkom sistemu i tome se daje odgovarajuća interpretacija. Cilj je da se odredi kako će se populacija ponašati u budućnosti odnosno da li će opadati, rasti ili ostati konstantna.

Definicija 4.2.1: *Kako je Leslijeva matrica dimenzija $n \times n$ sledi da ima n mogućih karakaterističnih korena koji zadovoljavaju jednačinu $Lx = \lambda x$ gde je λ karakteristični koren koji odgovara karakterističnom vektoru x.* [3]

Napomena: Različiti karakteristični koreni mogu imati isti moduo (apsolutnu vrednost).

Posledica: Ako je karakteristični koren po modulu (apsolutnoj vrednosti) strogo veći nego svi ostali karakteristični koreni matrice $A \in \mathbb{C}^{n\times n}$ tj. $|\lambda_i| < \lambda_1$ za $i = 2,3,\ldots,n$ njega zovemo jedinstven najveći karakteristični koren.

Teorema 4.2.1: [1] ***Teorema Peron-Frobenijusa.*** *Neka je matrica A ireducibilna onda važi:*

1. *Matrica A ima pozitivan (realan) karakteristični koren λ_1 takav da za sve ostale karakteristične korene važi $|\lambda| \leq \lambda_1$.*
2. *λ_1 je višestrukosti jedan i ima karakteristični vektor x u kojem su svi elementi pozitivni $x > 0$.*
3. *Svaki nenegativni karakteristični vektor je vektor x pomnožen sa nekim skalarom.*
4. *Ako je A primitivna i ima pozitivan (realan) karakteristični koren λ_1 takav da za sve ostale karakteristične korene važi $|\lambda| < \lambda_1$.*

Značaj najvećeg karakterističnog korena podržan je Perron-Frobenius-ovom teoremom za nenegativne ireducibilne matrice i zato ima sledeće osobine:

- Za Leslijevu matricu postoji karakteristični koren koji ima vrednost po modulu veću ili jednaku svakom od ostalih karakterističnih korena.

- Za Leslijevu matricu postoji karakteristični vektor takav da su mu elementi nenegativni

Karakteristični polinom Leslijeve matrice L je:

$$p(\lambda) = |\lambda I - L| = \lambda^n - a_1\lambda^{n-1} - a_2b_1\lambda^{n-2} - a_3b_1b_2\lambda^{n-3} - \ldots - a_nb_1b_2 \ldots b_{n-1}.$$

Karakteristični vektor koji odgovara λ_1 odnosno nenegativan vektor je rešenje od $Lx_1 = \lambda_1 x_1$ i važi

$$x_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ \frac{b_1}{\lambda_1} \\ \frac{b_1b_2}{\lambda_1^2} \\ \frac{b_1b_2b_3}{\lambda_1^3} \\ \vdots \\ \frac{b_1b_2\ldots b_{n-1}}{\lambda_1^{n-1}} \end{bmatrix}.$$

Može se zaključiti odnosno pokazati da je karakteristični koren λ_1 višestrukosti jedan.

Teorema 4.2.2: *Leslijeva matrica L ima jedinstven pozitivan karakteristični koren* λ_1. *Taj karakteristični koren je višestrukosti jedan i ima karakterističan vektor* x_1 *u kojem su svi članovi pozitivni.*

Teorema 4.2.3: *Ako je* λ_1 *pozitivan karakteristični koren višestrukosti jedan Leslijeve matrice L i ako je* λ_i *bilo koji drugi karakteristični koren matrice L onda je* $|\lambda_i| \leq \lambda_1$ *gde* λ_i *mogu biti kompleksni* [3].

Teorema 5.2.3: *Ako su dve uzastopne vrednosti* a_i *i* a_{i+1} *u prvoj vrsti Leslijeve matrice L različiti od* 0 *onda je pozitivan karakteristični koren od L jedinstven najveći karakteristični koren. Odnosno matrica L je primitivna* [3].

- Ako je $\lambda_1 > 1$ populacija se povećava,
- Ako je $\lambda_1 < 1$ populacija se smanjuje,
- Ako je $\lambda_1 = 1$ populacija je stabilna.

Godišnja stopa rasta populacije r data je sa logaritmom najvećeg karakterističnog korena $r = \log(\lambda)$.

Uloga karakterističnog vektora je da daje stabilnu raspodelu populacije po starosnim klasama. Populacija raspoređena po starosnim klasama će rasti eksponencijalno samo kada proporcionalni odnosi između klasa ostaju konstantni. Takođe važi da je $\lambda_1 = 1$ ako i samo ako

$$a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + \ldots + a_nb_1b_2 \ldots b_{n-1} = 1,$$

Ovaj izraz označavamo sa:

$$R = a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + \ldots + a_nb_1b_2 \ldots b_{n-1}$$

gde R predstavlja **ukupnu stopu reprodukcije,** za Leslijevu matricu, jedne populacije i može se interpretirati kao prosečan broj rođenih ženskih jedinki od jedne ženske jedinke u njenom životnom veku.

Teorema 5.2.4: *Ako je Leslijeva matrica L ireducibilna i primitivna i L ima jedinstven najveći karakteristični koren* $\lambda_1 > 0$ *važi da je:*

$$\lambda_1 = 1 \Leftrightarrow R = 1,$$
$$\lambda_1 < 1 \Leftrightarrow R < 1,$$
$$\lambda_1 > 1 \Leftrightarrow R > 1.$$

Šta se dešava sa populacijama koje nikada ne postižu stabilno stanje?

Za ovo postoje primeri i prirode, najčešće kod populacije insekata.

Analizom karakterističnih korena možemo doći do sledećih zaključaka. Ako je neprimitivna matrica L dimenzija $n \times n$ gde je d od n karakterističnih korena sa istom modulom koja je veća po modulu od ostalih $d - n$ karakterističnih korena. Tada d predstavlja indeks neprimitivnosti Leslijeve matrice i pokazuje da populacija ne dolazi u stabilno stanje nego oscilira sa periodom d.

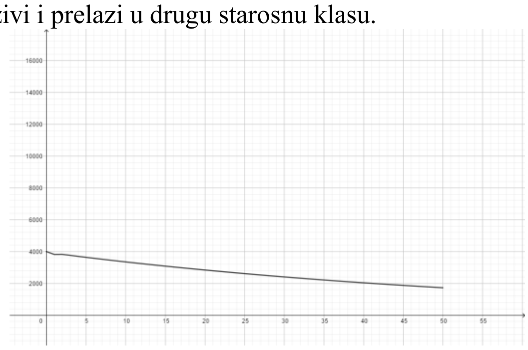
Ako su $\lambda_1, \ldots, \lambda_d$ karakteristični koreni važi da je:

- Za $|\lambda_1| = \ldots = |\lambda_d| = 1$ populacija oscilira sa periodom d kroz iste vrednosti.
- Za $|\lambda_1| = \ldots = |\lambda_d| > 1$ populacija oscilira sa periodom d i vrednosti se povećavaju u svakom periodu.
- Za $|\lambda_1| = \ldots = |\lambda_d| < 1$ populacija oscilira sa periodom d i vrednosti se smanjuju u svakom periodu.

Primer 4.2.1: [2] U cilju spašavanja ugrožene vrste sova (*Strix accidentalis caurina*) 1989. godine uvedene su stroge mere na severozapadu SAD. Matematičari i ekolozi su napravili matematički model kako bi uočili šta se može uraditi kako bi se osigurao opstanak vrste. Iz prikupljenih podataka napravljena je Leslijeva matrica formata 3×3, odnosno populacija je podeljena u tri klase. U prvoj klasi su ptice do jedne godine starosti, u drugoj klasi su ptice starosti od jedne do dve godine i u trećoj klasi su ptice starije od dve godine. $L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.33 \\ 0.18 & 0 & 0 \\ 0 & 0.71 & 0.94 \end{bmatrix}.$

Od ukupne populacije od 4000 jedinki utvrđeno je da se u prvoj klasi nalazi 900 jedinki, 500 u drugoj klasi i 2600 u trećoj klasi. Iz tih podataka početni vektor starosne raspodele je: $x_0 = \begin{bmatrix} 900 \\ 500 \\ 2600 \end{bmatrix}.$

Projekcijom početnog vektora na period od 50 godina dobijena je populacija od 1728 jedinki odnosno populacija se smanjuje, što je prikazano na slici 1. Činjenica da se populacija smanjuje znači da je najveći karakteristični koren matrice L manji od 1. Proverom u matričnom kalkulatoru dobija se vrednost za najveći karakteristični koren $\lambda_1 = 0.984$. Ukupan broj jedinki u populaciji prikazan je grafički Postavlja se pitanje šta se može uraditi za populaciju sova kako bi se sačuvala od izumiranja. Ako pogledamo matricu koja opisuje populaciju vidimo da samo 18% jedinki iz prve klase preživi i prelazi u drugu starosnu klasu.



Slika 1. *Grafički prikaz promene broja jediniki populacije sova*

Taj procenat može biti razlog nestanka populacije. Ako uspemo da utičemo na faktore preživljavanja jedinki iz prve starosne klase i povećamo taj procenat do granice gde će najveći karakteristični koren biti veći od 1 populacija će biti spašena od izumiranja. Programski kod u MatLab pomaže da se pronađe odgovarajuća vrednost

za stopu preživljavanja jedinki u klasi 1 kako bi se osigurao opstanak populacije.
Rezultat izvršavanja koda

```
S. preziv.   najveći  udeo u ukupnoj populaciji
klase 1       KK       Klasa 1      Klasa 2    Klasa 3
---------------------------------------------------------
    0.18   0.984       0.240        0.044      0.716
    0.20   0.988       0.238        0.048      0.713
    0.22   0.992       0.236        0.052      0.711
    0.24   0.997       0.235        0.057      0.709
    0.26   1.001       0.233        0.061      0.707
    0.28   1.005       0.231        0.064      0.704
```

Iz rezultata dobijenih izvršavanjem koda vidi se da ako 26% jedinki iz klase 1 preživi i pređe u klasu 2 karakteristični koren λ_1 prelazi vrednost 1, $\lambda_1 \cong 1.0001$ i time je osiguran opstanak populacije.
Leslijeva matrica za posmatranu populaciju je sada:

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.33 \\ 0.26 & 0 & 0 \\ 0 & 0.71 & 0.94 \end{bmatrix}.$$

Sledeći programski kod u MatLab, daje projekciju ukupne populacije nakon 100 godina za različite vrednosti stope preživljavanja jedinki iz klase 1 za početnu populaciju od 100 jedinki.

```
fprintf('S. preziv.   ukupna \n')
fprintf('klase 1      populacija \n')
fprintf('------------------------\n')
f = [0.18, 0.20, 0.22 0.24 0.26 0.28];
 for i = 1:length(f)
     A = [0 0  0.33 ;f(i) 0  0 ;0  0.71  0.94 ];
      [v,lambda] = eig(A);
  lambdavector = max(lambda);
  B = A^100*[20;30;50];
  q = sum(B);
      fprintf('   %3.2f   ',f(i))
      fprintf('   %5.3f  ',q)
      fprintf('\n')
end
```

Rezultat izvršavanja programskog koda:

```
S. preziv. klase 1  ukupna populacija
------------------------
   0.18                18.230
   0.20                28.459
   0.22                44.026
   0.24                67.515
   0.26                102.676
   0.28                154.907
```

Iz rezultata je jasno da će se populacija povećati ako je stopa preživljavanje jedinki iz klase 1 veća od 26%.

Primer 4.2.2: [4] Leslijeva matrica za populaciju Bele žabe (*Geocrinia alba)* koja se smatra ugroženom vrstom. Populacija je opisana matricom formata 2×2. Jedna starosna klasa predstavlja potomke koji ne mogu da se razmnožavaju, druga starosna klasa su odrasle jedinke koje stvaraju potomke. Vremenski korak u modelu populacije je 1.

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 1.703 \\ 0.507 & 0.39 \end{bmatrix}.$$

Koreni karakteristične jednačine su: $\lambda_1 = 1.144445$ i $\lambda_2 = -1.144445$. Kako je najveći jedinstven karakteristični koren veći od 1 zaključujemo da se populacija povećava. Za početnu populaciju zadatu sa vektorom $x_0 = \begin{bmatrix} 30 \\ 100 \end{bmatrix}$, posle 30 vremenskih koraka populacija je:$x_{30} = A^{30}x_0 = \begin{bmatrix} 5817 \\ 3909 \end{bmatrix}$.

5. ZAKLJUČAK

Veliki broj radova pokazuje da su matrični modeli populacija još uvek vrlo zanimljivi za istraživanje. Dalja istraživanja se mogu sprovoditi za beskonačne Leslijeve matrice, stohastičke Leslijeve matrice, uključivanje faktora gustine populacije na jednom prostoru itd. Već napomenuto u radu, Leslijev model predstavlja dobar primer u nastavi Linearne algebre kod analize karakterističnih korena i karakterističnih vektora matrice i kao primer za praktičnu primenu.
Za praktičan rad sa Leslijevim modelima moguće je koristiti GeoGebra programski paket. Za matrice većih dimenzija neophodno je koristiti MatLab. Pored modela gde su populacije podeljene u starosne klase standardni matrični populacioni model može se primeniti i za drugačije strukture.
Na primer, populacija može da bude podeljena u klase prema prostornom rasporedu populacije u staništu, po veličini jedinki (primenljivo na populaciju drveća) ili po različitim genotipima. Sve te mogućnosti ostavljaju prostor za dalje istraživanje.

6. LITERATURA

[1] Chi-Kwong Li; Hans Schneider: Applications of Peron-Frobenius theorem to population dynamics, Springer-Verlag, 2002.
[2] https://compadre-db.org/ Animal Matrix Database-Comadre, Plant Matrix Database-Compadre
[3] Roger A. Horn, Charles S. Johnson: Matrix analysis, Cambridge University Press 1994

7. ZAHVALNICA

Drugi autor se zahvaljuje na podršci u okviru projekta Fakulteta tehničkih nauka pod naslovom "Naučni i pedagoški rad na doktorskim studijama".

Kratka biografija:

Dušan Mijatović rođen je u Rumi 1980. god. Diplomirao na Prirodno-matematičkom fakultetu 2005. godine i stekao zvanje diplomirani informatičar. 2008. na Prirodno-matematičkom fakultetu u Novom Sadu stekao zvanje specijalista informatičkih nauka. Oblast interesovanja je matematičko modeliranje i simulacija