

Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения*

Д. О. ЛОГОФЕТ

*Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
e-mail: danilal@postman.ru*

И. Н. БЕЛОВА

*Институт физики атмосферы им. А. М. Обухова РАН
e-mail: iya@ifaran.ru*

УДК 512.643.8+581.524.31

Ключевые слова: неотрицательные матрицы, матрица Лесли, матрица Лефковича, проекционная матрица, спектральный радиус, ассоциированный орграф, фактор-граф, индикатор потенциального роста, калибровка.

Аннотация

Матричные модели динамики популяции с возрастной или/и стадийной структурой опираются на теорему Перрона—Фробениуса для неотрицательных матриц, причём существенную роль в построении и анализе модели играет граф жизненного цикла особей рассматриваемого биологического вида. Представлена сводка классических результатов по теории матричных моделей динамики популяций и предлагаются обобщения, которые мотивированы необходимостью учёта дополнительной структуры, т. е. классификации особей не только по возрасту, но и по дополнительному (дискретному) признаку: размеру, физиологическому статусу, стадии развития и т. п.

Abstract

D. O. Logofet, I. N. Belova, Nonnegative matrices as a tool to model population dynamics: Classical models and contemporary expansions, Fundamentalnaya i prikladnaya matematika, vol. 13 (2007), no. 4, pp. 145—164.

Matrix models of age- or/and stage-structured populations rest upon the Perron–Frobenius theorem for nonnegative matrices, and the life cycle graph for individuals of a given biological species plays a major role in model construction and analysis. A summary of classical results in the theory of matrix models for population dynamics is presented, and generalizations are proposed, which have been motivated by a need to account for an additional structure, i.e., to classify individuals not only by age, but also by an additional (discrete) characteristic: size, physiological status, stage of development, etc.

*Работа поддержана РФФИ, грант 05-04-49291.

Введение

Исторически первой моделью динамики популяции, разделённой на n возрастных классов, служило линейное разностное уравнение

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{L}\mathbf{x}(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (1)$$

где вектор-столбец $\mathbf{x}(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)]^T$ описывает структуру популяции ($x_j(t)$ — численность j -го возрастного класса, $j = 1, \dots, n$, $n \geq 2$), а $(n \times n)$ -матрица \mathbf{L} имеет вид

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & & & \\ & s_2 & \ddots & & 0 \\ & & \ddots & & \\ 0 & & & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \quad (2)$$

с неотрицательной первой строкой из коэффициентов рождаемости $b_j \geq 0$ ($j = 1, \dots, n$) и положительными коэффициентами дожития на первой поддиагонали $0 < s_i \leq 1$ ($i = 1, \dots, n-1$). Уравнение (1) проецирует заданное начальное состояние популяции $\mathbf{x}(0)$ в будущее:

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{L}^t \mathbf{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (3)$$

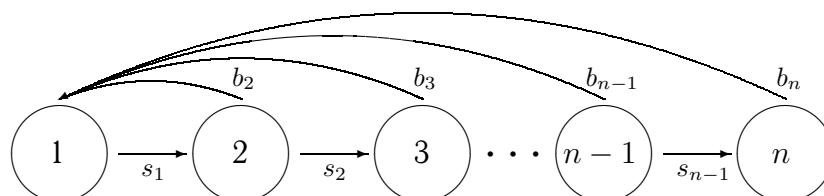
и потому матрица \mathbf{L} называется *проекционной матрицей*.

За уравнением (1) с матрицей (2) закрепилось название *модель Лесли* [24], несмотря на то что эта модель появлялась и ранее в публикациях других авторов [11, 25].

Если дуги орграфа $\Gamma(\mathbf{A})$, ассоциированного с матрицей $\mathbf{A} = [a_{ij}]$, имеют направление $j \rightarrow i$ для всех $a_{ij} \neq 0$, то $\Gamma(\mathbf{L})$ для матрицы (2) (рис. 1 а) представляет собой объект, который в теоретической биологии принято называть *графом жизненного цикла* (ГЖЦ) организмов данного биологического вида.

Модель Лесли не находила широкого применения из-за крайней жёсткости её постулатов: разбиение популяции на возрастные классы одинаковой длительности, равной шагу модели по времени, не всегда удобно и выполнимо. Гораздо чаще особей можно классифицировать не по возрасту, а по каким-либо иным наблюдаемым или измеримым признакам, например по линейному размеру или стадии развития. Формализм, отвечающий таким условиям, появился спустя 20 лет после опубликования модели Лесли: Лефкович [23] предложил использовать последовательные стадии развития организма (различной, вообще говоря, длительности) как основание для классификации особей. Если допустить, что за один шаг по времени некоторая фиксированная доля $r_k \geq 0$ особей в стадии k не переходит в следующую стадию, а остаётся в прежней, то ГЖЦ исходной модели Лесли пополняется дугами, которые соответствуют задержкам в ста-

a



б

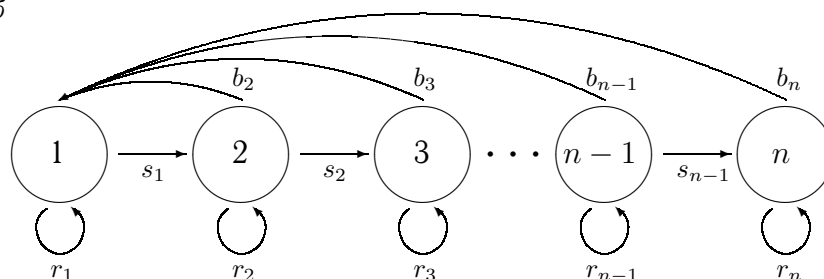


Рис. 1. Ориентированные графы, ассоциированные с матрицами Лесли (*a*) и Лефковича (*б*). Представлен случай $b_1 = 0, b_j > 0 (j = 2, \dots, n), r_k > 0 (k = 1, \dots, n)$

дях (рис. 1 б). Соответственно, проекционная матрица *Лефковича* принимает (в прежних обозначениях) следующий вид:

$$L = \begin{bmatrix} r_1 + b_1 & b_2 & \dots & & b_n \\ s_1 & r_2 & & & 0 \\ & s_2 & \ddots & & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & s_{n-1} & r_n \end{bmatrix}, \tag{4}$$

где $0 < s_i + r_i \leq 1$ по смыслу коэффициентов дожития и задержки в стадиях ($i = 1, \dots, n, s_n = 0$). Это означает, в частности, что некоторая ненулевая (хотя и исчезающе малая) часть популяции живёт, согласно уравнению (1), бесконечно долго.

Несмотря на этот артефакт модели *Лефковича*, с её появлением началось широкое использование матричных моделей динамики популяций с дискретной стадийной (в обобщённом смысле) структурой (см., например, [13,14,32]). Закономерно возник интерес и к математическим свойствам решений уравнения (1) и связанным с ними задачам, имеющим практический смысл (см. [19,26]).

В данной работе мы даём сводку классических результатов по теории матричных моделей динамики популяций и предлагаем обобщения, которые мотивированы необходимостью учёта дополнительной структуры, т. е. классификации особей не только по возрасту, но и по дополнительному (дискретному) признаку: размеру, физиологическому статусу, стадии развития и т. п.

1. Классические модели Лесли и Лефковича. Основные результаты

Основные результаты, известные для матриц Лесли и Лефковича, вытекают из классической теоремы Перрона—Фробениуса для неотрицательных матриц. Как известно, эта теорема применима к любой неразложимой неотрицательной матрице (см., например, [2, 21, 30]), а неразложимость матрицы эквивалентна *сильной связности* ассоциированного с ней орграфа, т. е. для любой пары различных вершин графа должен существовать ориентированный путь из одной вершины в другую [20]. Например, для сильной связности $\Gamma(\mathbf{L})$ на рис. 1 необходимо и достаточно наличия дуги $n \rightarrow 1$, т. е. условия $b_n > 0$. Значит, матрицы Лесли/Лефковича неразложимы тогда и только тогда, когда в старшей возрастной группе/стадии имеется ненулевая рождаемость. Однако в приложениях (см. далее) это условие нарушается, когда в модель включены и *пострепродуктивные* группы/стадии, и теорема применяется тогда к неразложимым диагональным блокам \mathbf{L} (поскольку объединение их спектров и составляет спектр разложимой матрицы). В $\Gamma(\mathbf{L})$ этим блокам соответствуют компоненты сильной связности.

Согласно теореме Перрона—Фробениуса в спектре неразложимой матрицы \mathbf{L} имеется положительное число $\lambda_1 = \rho(\mathbf{L})$ (*перронов корень* или *доминантное собственное число*), совпадающее со спектральным радиусом матрицы

$$\rho(\mathbf{L}) \geq |\lambda_j|, \quad j = 1, \dots, n, \quad (5)$$

и имеющее алгебраическую кратность 1; ему соответствует положительный собственный вектор $\mathbf{x}^* > 0$:

$$\mathbf{L}\mathbf{x}^* = \lambda_1\mathbf{x}^*,$$

который называется *перроновым вектором*, когда сумма его компонент равна 1 [21]. В популяционной биологии такой вектор называется *относительной возрастной* (или *стадийной*) *структурой* популяции. Для матрицы Лесли (2) вектор \mathbf{x}^* известен в общем виде, и можно показать, что, когда $\lambda_1 > 1$, компоненты относительной возрастной структуры убывают с возрастом [26]:

$$x_1^* > x_2^* > \dots \text{ —} \quad (6)$$

эффект, наблюдаемый в реальности у растущих популяций и называемый «лево-сторонним возрастным спектром» [8].

Транспонирование матрицы \mathbf{L} означает смену направления дуг в $\Gamma(\mathbf{L})$ на противоположное, что, понятно, не нарушает сильной связности графа. Поэтому

транспонирование неразложимой матрицы L даёт неразложимую матрицу L^T . Применяя к ней теорему Перрона—Фробениуса, получаем существование перронава вектора y^* у L^T , или левого доминантного собственного вектора-строки $(y^*)^T$ у матрицы L . В терминах популяционных моделей его компоненты интерпретируется как *репродуктивная ценность* соответствующих возрастных/стадийных групп [14], и эта интерпретация происходит из разложения любого вектора $x(t)$ по базису из собственных векторов. Общеизвестно, что если все собственные значения $(n \times n)$ -матрицы A различны, то A имеет n линейно независимых собственных векторов (оператор A называется тогда оператором *простой структуры*). Можно показать, что оператор Лесли имеет простую структуру только тогда, когда все его собственные числа различны [7, 26]. Тогда коэффициенты разложения $x(t) \neq x^*$ по базису из собственных векторов задаются компонентами левого собственного вектора $(y^*)^T$.

Примитивный случай

Если для всех λ_j , кроме λ_1 , имеет место строгое неравенство (5), то матрица L называется *примитивной*. Известна простая характеристика примитивности: неразложимая неотрицательная матрица A примитивна тогда и только тогда, когда $A^m > 0$ для некоторого $m \geq 1$. При этом для наименьшего из таких m (т. е. $\gamma(A)$, *индекса примитивности* матрицы A) справедлива оценка $\gamma(A) \leq n + s(n - 2)$, где s — длина кратчайшего из *простых* (т. е. без самопересечений) циклов в $\Gamma(A)$ [21, теоремы 8.5.2 и 8.5.8].

Всякая примитивная матрица представляет собой сжимающий оператор в проективной метрике (см., например, [12, 30]) и, согласно принципу сжимающих отображений, имеет неподвижную точку. Этой точкой и служит перронов вектор — единственный (в проективном пространстве) положительный собственный вектор неразложимой неотрицательной матрицы. Это значит, что для всех $x \in \mathbf{R}_+^n$ имеет место сходимость

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{L^t x}{\lambda_1^t} = Cx^*, \tag{7}$$

где $C > 0$ зависит от x (конструктивное доказательство (7) с использованием строгого неравенства (5) приведено в [7, 26]). Таким образом, в любой матричной модели (1) с примитивной проекционной матрицей L существует единственная асимптотическая относительная структура x^* , глобально устойчивая в \mathbf{R}_+^n . Это соответствует *эргодичности* процесса (1) [15, 29] и интерпретируется как отсутствие памяти о начальном состоянии популяции в череде поколений. Асимптотически $x(t)$ (3) представляет собой геометрический рост со скоростью λ_1 , и потому λ_1 (точнее, $\ln \lambda_1$) считается дискретным аналогом так называемого *мальтузианского параметра* в непрерывных моделях роста (неструктурированных) популяций (см., например, [7] и ссылки там же).

Импримитивный случай

Если неравенство (5) превращается в равенство для $h = h(\mathbf{L}) > 1$ собственных чисел $\lambda_1, \dots, \lambda_h$, то матрица \mathbf{L} называется *импримитивной*, а число $h(\mathbf{L})$ — *индексом импримитивности* \mathbf{L} . Все эти h собственных чисел являются корнями полинома $\lambda^h - \rho(\mathbf{L})^h$, а само число h равно наибольшему общему делителю длин всех циклов в орграфе $\Gamma(\mathbf{L})$ [1, гл. 18; 21, замечание 8.5.4]. Это означает, в частности, что для матрицы Лефковича (3) с её положительными элементами на главной диагонали и соответственно 1-циклами в $\Gamma(\mathbf{L})$ имеем $h(\mathbf{L}) = 1$, т. е. матрица всегда примитивна. В $\Gamma(\mathbf{L})$ матрицы Лесли (2) каждый цикл содержит дугу, отвечающую некоторому $b_j > 0$ ($1 \leq j \leq n$), причём длина этого цикла равна j (см. рис. 1 а). Таким образом, индекс $h(\mathbf{L})$ матрицы Лесли равен наибольшему общему делителю номеров тех возрастных классов, где есть рождаемость.

Что касается предела (7), в импримитивном случае его не существует, однако последовательность $\mathbf{L}^t \mathbf{x} / \lambda_1^t$ сходится к вектор-функции $\mathcal{L}(t, \mathbf{x}) > 0$, которая зависит от \mathbf{x} и периодична по t с периодом T , равным $h(\mathbf{L})$ или его делителю [17, 26].

Таким образом, качественное поведение траекторий модели (1) определяется свойствами её проекционной матрицы, которые могут быть установлены с помощью соответствующего ГЖЦ согласно логической диаграмме, представленной на рис. 2 (идея диаграммы заимствована из [14, рис. 4.11]). Если количественные значения ненулевых элементов l_{ij} проекционной матрицы, или *демографические параметры*, известны или оценены по данным наблюдений (см. ниже), то вычисления λ_1 , \mathbf{x}^* и \mathbf{y}^* позволяют количественно оценить потенциал роста данной популяции и её структуру. Появляется возможность оценить и такие технические показатели, как *чувствительность* этих характеристик к изменению того или иного демографического параметра, т. е. величины $\partial \lambda_1 / \partial l_{ij}$, $\partial x^* / \partial l_{ij}$. Соответствующие формулы приведены, например, в [14].

2. Модели с двойной структурой

Вскоре после появления модели Лефковича было замечено, что одного основания для классификации особей (возраста или стадии) может быть недостаточно для решения практических задач, и был предложен формализм блочных матриц Лесли для популяций, у которых каждый возрастной класс подразделён на $m \geq 1$ подклассов по иному основанию, например по размеру [18]. Первым в демографии растений его применил Р. Ло [22] при построении модели динамики популяции ворсянки *Dipsacus fullonum* — *монокарпного* (т. е. цветущего один раз в жизни) травянистого растения, которое зацветало лишь по достижении определённого размера и считалось двулетним, хотя в популяции встречались растения и четырёх лет. Репродукция зависела от размера, выраженного в баллах от 1 до 4, а динамика популяции в целом — от размера и возраста.

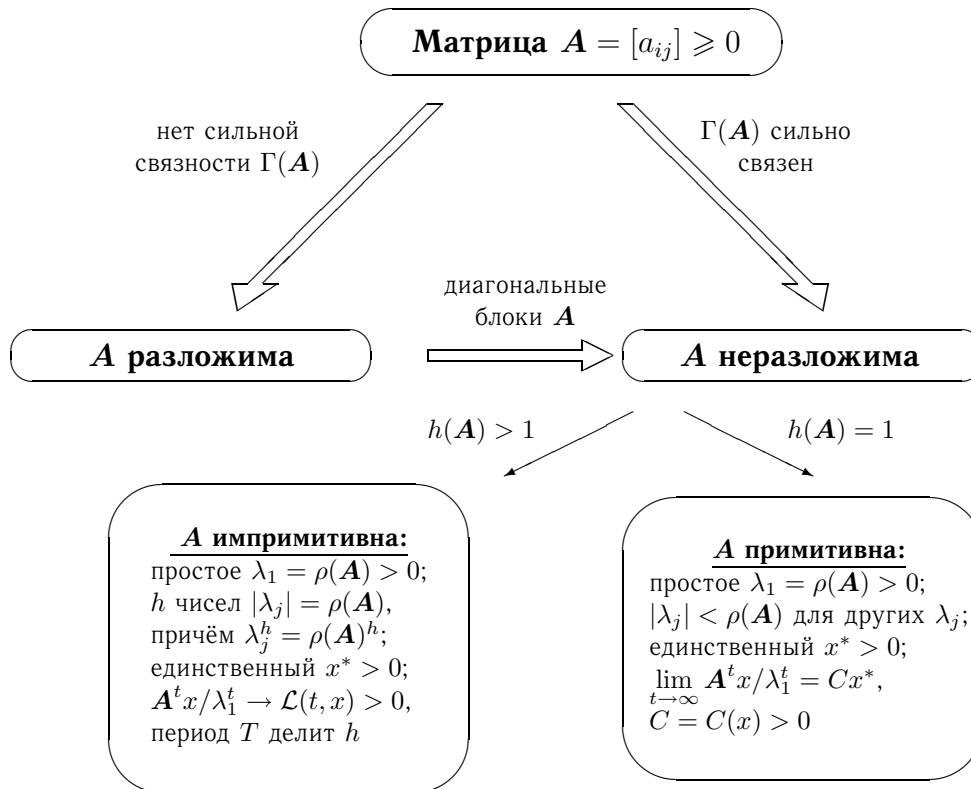


Рис. 2. Правила применения теоремы Перрона—Фробениуса к неотрицательной матрице A общего вида с привлечением орграфа $\Gamma(A)$, ассоциированного с матрицей A

Другой пример относится к популяции северных оленей, в практике эксплуатации которых соблюдалось следующее правило: слабейшие животные изымаются в первую очередь. В матричной модели оптимальной эксплуатации такой популяции (см. [16]) дополнительная структура была основана на физиологическом статусе особей: в каждом из $n = 17$ годовых возрастных классов олени могли иметь один из $m = 3$ статусов: «слабый», «средний» или «сильный», которые менялись в зависимости от условий зимовки.

Второе основание для классификации делало естественным представление структуры популяции уже не вектором $x(t)$, а матрицей $X(t) = [x_{ij}]$, компоненты x_{ij} которой — численности особей возраста $i = 1, \dots, n$ и размера (или обобщённого статуса) $j = 1, \dots, m$. Соответственно, и демографические параметры приобретали статусную специфичность в дополнение к специфичности возрастной, а ГЖЦ оказывался определённым на двумерной целочисленной решётке вершин — множестве возможных состояний особей в такой популяции (рис. 3 а).

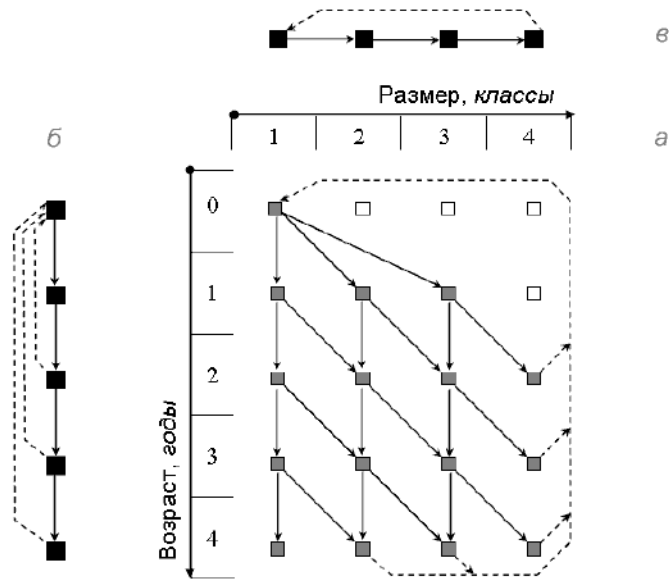


Рис. 3. *а* — ГЖЦ ворсянки в терминах возраста и размера (адаптировано из [22]);
б — возрастной фактор-граф; *в* — размерный (статусный) фактор-граф.
 Сплошные стрелки отвечают старению и онтогенетическим переходам за один год,
 пунктирные — вегетативному размножению

Простая замена вектора $\mathbf{x}(t)$ на матрицу $\mathbf{X}(t)$ в модели (1) формально допустима по правилу умножения матриц, однако столь же простой вид проекционного уравнения оказывается невозможным с матрицей размера $n \times n$ (подробнее см. [5]). Проблема решается путём конкатенации строк $(n \times m)$ -матрицы $\mathbf{X}(t)$ в nm -вектор

$$\mathcal{X}(t) = [x_{11}, \dots, x_{1m}, x_{21}, \dots, x_{2m}, \dots, x_{n1}, \dots, x_{nm}]^T, \quad (8)$$

и тогда уравнение (1) принимает прежний вид

$$\mathcal{X}(t+1) = \mathcal{A}\mathcal{X}(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (9)$$

где \mathcal{A} — матрица Гудмана — имеет уже размер $nm \times nm$ и блочную структуру:

$$\mathcal{A} = \begin{bmatrix} B_1 & \dots & & B_n \\ S_1 & 0 & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & S_{n-1} & 0 \end{bmatrix}. \quad (10)$$

На месте прежних скалярных возрастно-специфичных элементов матрицы \mathbf{L} оказываются $(m \times m)$ -блоки, отражающие те изменения в размере (обобщённо —

в *статусе*) особей соответствующего возраста, которые происходят за один шаг по времени согласно модельным представлениям о биологии данного вида. При правильной нумерации вершин ГЖЦ по-прежнему совпадает с орграфом $\Gamma(\mathcal{A})$, ассоциированным с матрицей \mathcal{A} .

Теорема Перрона—Фробениуса по-прежнему применима и гарантирует (в неразложимом примитивном случае) существование доминантного собственного числа λ_1 и соответствующего перронава вектора \mathcal{X}^* , к которому сходятся все траектории модели (9). Эту преэминентность наблюдал Р. Ло [22] — пионер второй структуры популяции в демографии растений — в модели (9) для *Dipsacus fullonum*, и из этого частного наблюдения он сделал общий вывод, что «если все элементы матрицы Гудмана зависят от возраста, но не от размера, то численности, предсказанные в каждом возрастном классе, идентичны численностям соответствующей матрицы Лесли» [22, с. 228].

Выяснить, так ли это на самом деле, удалось в рамках теории блочных матриц и ассоциированных с ними орграфов на плоских целочисленных решётках [26]. Теория была призвана ответить на вопрос, когда блочная матрица \mathcal{A} является неразложимой и чему равен индекс импримитивности $h(\mathcal{A})$, если известны индексы соответствующих неблочных прототипов. Центральной концепцией теории явилось понятие *фактор-графа*, или *конденсации*, на разбиении множества всех вершин на подмножества одного и того же возраста или одного и того же статуса. *Возрастной фактор-граф* $L(\mathcal{A})$ представляет собой «проекцию» исходного графа $\Gamma(\mathcal{A})$ на ось возраста (см. рис. 3 б), а *статусный фактор-граф* $S(\mathcal{A})$ — «проекцию» на ось статуса (см. рис. 3 в). Конъюнкция $L(\mathcal{A}) \wedge S(\mathcal{A})$ этих фактор-графов, или *фактор-замыкание* $\Gamma(\mathcal{A})$, совпадает с $\Gamma(\mathcal{A})$, когда статусные переходы одинаковы во всех возрастах (на рис. 3 а это не так). Фактор-замыкание $F[\Gamma(\mathcal{A})]$ графа $\Gamma(\mathcal{A})$ сильно связно тогда и только тогда, когда сильно связны его $L(\mathcal{A})$ и $S(\mathcal{A})$, а их индексы импримитивности взаимно просты; их произведение и даёт тогда индекс импримитивности $F[\Gamma(\mathcal{A})]$ [26, теорема 3.2]. Это значит, что введение второй структуры в возрастной модели с примитивной матрицей \mathcal{L} может, в принципе, привести к импримитивной блочной матрице \mathcal{A} , т. е. к предельным циклам в асимптотике модели (9) в отличие от сходимости к равновесной структуре в модели (1). В более общем случае, т. е. когда статусные переходы неодинаковы в разных возрастах, критерий сильной связности орграфа, заданного на конечной плоской решётке [26, теорема 3.3], опирается на понятие базовой дуги [20] и позволяет установить наличие либо отсутствие сильной связности в практически обозримых ситуациях.

3. Двойная структура без блочной матрицы

Как отмечалось выше, положительные диагональные элементы матрицы Лефковича означают переход от возраста к стадии развития в основании для

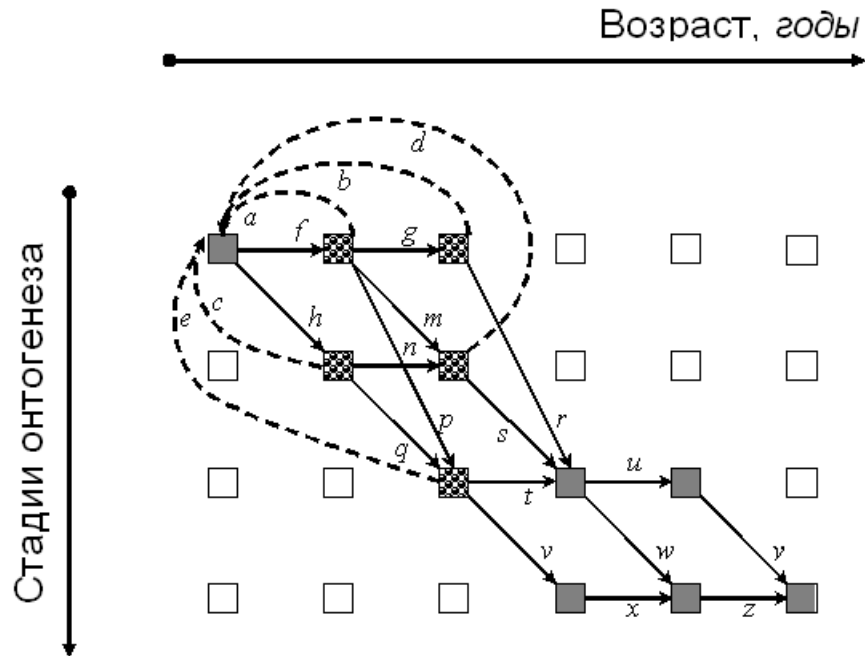


Рис. 4. ГЖЦ вейника седеющего, учитывающий стадии онтогенеза и хронологический возраст особи при вегетативном размножении. Пустые квадратики соответствуют мнимым (не наблюдавшимся) возрастным состояниям, узорчатые — репродуктивным состояниям; сплошные стрелки отвечают старению и онтогенетическим переходам за один год, пунктирные — вегетативному размножению; латинские буквы обозначают демографические параметры, специфичные для каждой стадии и возраста

классификации особей, и они же приводят к артефакту модели (1) в виде ненулевой части популяции, живущей бесконечно долго. Этот артефакт исчезает, если в модели (9) учитывать и хронологический возраст, и стадии развития: за один шаг по времени возраст изменяется у всех живых особей, и потому ни одна из них не может сохранить своё текущее состояние. Такое представление отвечает традиции русской школы геоботаники в изучении популяционной биологии многолетних видов, таких, например, как, вейник седеющий (*Calamagrostis canescens* (Web) Roth.), — многолетнее травянистое растение, которое способно колонизировать открытые лесные территории (ветровалы, вырубки и т. п.) и нередко препятствует возобновлению леса на таких территориях [31].

Онтогенез вейника традиционно представляют в виде последовательных стадий развития, которые определяются в реальности по известным морфологическим признакам; существует и методика определения возраста индивидуальных растений [9]. На рис. 4 изображён ГЖЦ вейника, описывающий возможные пути развития особей от *виргинильной* стадии (**v**), через *генеративную* (**g**)

к пострепродуктивным *субсенильной* (**ss**) и *сенильной* (**s**) стадиям с временным шагом в один год. Поскольку начальные стадии — *проростка* и *имматурная* — завершаются в пределах одного вегетативного сезона, они объединены в этом ГЖЦ с виргинильной стадией. Видно, что распределение возраста растений по стадиям несингулярно, однако есть и заведомо неосуществимые комбинации стадии и возраста. Это значит, что в таблице $\mathbf{X}(t)$ размера 4×6 , описывающей состояние популяции в момент времени t , есть заведомо пустые виртуальные клетки и только 11 реальных компонент:

$$\mathbf{X}(t) = \begin{array}{c} \begin{array}{|c|c|c|c|c|c|} \hline 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 \\ \hline \hline \hline \hline \hline \hline \\ \hline \end{array} \begin{array}{|c|} \hline \text{возраст} \\ \hline \hline \hline \hline \\ \hline \end{array} \\ \begin{array}{|c|} \hline \text{стадии} \\ \hline \hline \hline \hline \\ \hline \end{array} \end{array} .$$

Конкатенация (8) приводила бы здесь к весьма разреженной матрице (10) размера 24×24 . Но если в вектор *стадийно-возрастной* структуры популяции включать только реальные компоненты,

$$\mathbf{x}(t) = [v^1, v^2, v^3, g^1, g^2, g^3, ss^3, ss^4, ss^5, s^4, s^5, s^6]^T, \tag{11}$$

то проекционная матрица размера 11×11 , отвечающая уравнению (1) и ГЖЦ рис. 4, принимает следующий вид:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & a & b & c & d & e & & & & & & \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & g & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ h & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & 0 & \\ 0 & m & 0 & n & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & p & 0 & q & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & 0 & r & 0 & s & t & 0 & & & & & \\ & & & & & & 0 & 0 & u & 0 & & \\ & & & & & & & v & 0 & 0 & 0 & \\ & & & & & & & & w & 0 & x & 0 \\ & & & 0 & & & & & & y & 0 & z & 0 \end{bmatrix} . \tag{12}$$

Строение матрицы (12) заметно отличается от классических матриц Лесли и Лефковича. В частности, нулевые элементы на главной диагонали отражают тот факт, что за один год обязательно изменяется возраст каждой особи и потому сохранение статуса, т. е. переход из группы в неё же невозможен. Положительные элементы ниже первой поддиагонали отражают поливариантность путей онтогенеза у растений данного вида.

Орграф $\Gamma(\mathbf{A})$ (см. рис. 4) содержит следующие сильно связанные *подграфы*:

$$\Gamma_1 = \{v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3, ss^4\}, \{ss^5\}, \{s^4\}, \{s^5\}, \{s^6\}$$

(тривиальный подграф, состоящий из одной вершины, сильно связан по определению). Лишь один из подграфов нетривиален и представляет собой *репродуктивное ядро* ГЖЦ [27], т. е. содержит все те и только те стадийно-возрастные группы растений, которые участвуют в размножении как родительские особи или молодое пополнение. Репродуктивному ядру соответствует главная подматрица

$$\mathbf{A}_1 = \begin{bmatrix} 0 & a & b & c & d & e \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & g & 0 & 0 & 0 & 0 \\ h & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & m & 0 & n & 0 & 0 \\ 0 & p & 0 & q & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

и спектр матрицы \mathbf{A} вычисляется как

$$\Lambda(\mathbf{A}) = \Lambda(\mathbf{A}_1) \cup \{0\} \cup \{0\} \cup \{0\} \cup \{0\} \cup \{0\},$$

т. е. асимптотические свойства решений уравнения (1), где $\mathbf{L} = \mathbf{A}$, целиком определяются спектром подматрицы \mathbf{A}_1 . Поскольку $\Gamma(\mathbf{A}_1)$ содержит простые циклы длины 2 и 3 с наибольшим общим делителем, равным 1, матрица \mathbf{A}_1 примитивна и предел (7) существует при любом начальном условии $\mathbf{x} \geq 0$. Вопрос, удовлетворяют ли компоненты асимптотической структуры популяции \mathbf{x}^* условию (6), оказывается тесно увязан с другим вопросом, которой вынесен в заголовок следующего раздела.

4. Простая или двойная структура?

Этот вопрос важен в практических приложениях, где, с одной стороны, модели с одинарной структурой и матрицей Лефковича уже хорошо зарекомендовали себя, а с другой — определение возраста часто требует значительных усилий. Понятно, что увеличение числа уравнений и соответствующих коэффициентов делает модель более гибкой, но возрастает и сложность задачи *калибровки*, т. е. количественной оценки коэффициентов (демографических параметров) по данным наблюдений за численностью популяции и её структурных групп.

Если наряду с вектором $\mathbf{x}(t)$ стадийно-возрастной структуры (11) рассматривать вектор

$$\mathbf{a}(t) = [v^1, v^2 + g^2, v^3 + g^3 + ss^3, ss^4 + s^4, ss^5 + s^5, s^6]^T$$

агрегированной возрастной структуры, то агрегирование стадийно-возрастных групп по возрастам будет задаваться, очевидно, соотношением $\mathbf{a}(t) = \mathbf{P}\mathbf{x}(t)$ с (6×11) -матрицей

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix},$$

что в силу уравнения (1), где $\mathbf{L} = \mathbf{A}$, приводит к

$$\mathbf{a}(t+1) = \mathbf{PAx}(t). \quad (13)$$

Тогда задача агрегации сводится к вопросу, можно ли воспроизвести динамику (13) с помощью одной лишь традиционной матрицы Лесли:

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & b_2 & b_3 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_5 & 0 \end{bmatrix},$$

т. е. в рамках модели с одинарной — возрастной — структурой

$$\mathbf{a}(t+1) = \mathbf{La}(t). \quad (14)$$

Ответ положительный, если, как видно из сравнения (13) и (14),

$$\mathbf{PA} = \mathbf{LP}. \quad (15)$$

Равенство (15) эквивалентно выполнению определённых соотношений между исходными демографическими параметрами (12), а именно

$$\begin{aligned} a &= c, \\ b &= d = e, \\ g + m + p &= n + q, \\ r &= s = t + v, \\ u + w &= x, \\ y &= z, \end{aligned} \quad (16)$$

и общий смысл этих соотношений (см. рис. 4) сводится к ограничению стадийной специфичности параметров. В этом случае возрастной спектр стадийно-возрастной структуры, естественно, левосторонний (благодаря свойству матрицы Лесли)

Если же рождаемость и дожитие заметно меняются в стадиях, то задача агрегации не имеет точного решения и стадийно-возрастная динамика несводима к динамике возрастной. Именно такая ситуация наблюдалась после калибровки параметров в практическом примере [9], который послужил поводом для первого опыта построения модели (11), (12) [5]. В том же примере наблюдалось (несмотря на несводимость к модели Лесли) и левостороннее свойство

возрастной структуры. Если бы нарушение левостороннего свойства наблюдалось априори, уже в данных по структуре популяции, то это служило бы достаточным признаком несводимости модели к одинарной возрастной структуре. Но в данном примере эта несводимость вытекала из нарушения условий (16).

Двойную стадийно-возрастную структуру можно, в принципе, с помощью соответствующей (4×11) -матрицы \mathbf{Q} попытаться агрегировать по возрастам в структуру стадийную,

$$\mathbf{s}(t) = [v^1 + v^2 + v^3, g^2 + g^3, ss^3 + ss^4 + ss^5, s^4 + s^5 + s^6]^T = \mathbf{Q}\mathbf{x}(t), \quad (17)$$

и пробовать описать динамику $\mathbf{s}(t)$ (17) уравнением (1) с матрицей \mathbf{L} вида (4). Однако можно показать, что аналогичное равенству (15) условие $\mathbf{Q}\mathbf{A} = \mathbf{L}\mathbf{Q}$ также приводит к соотношениям равенства, среди которых есть $s_1 = 0$, что уже лишает модель (1) биологического смысла.

Таким образом, динамика двойной стадийно-возрастной структуры популяции несводима в принципе к модели Лефковича и допускает агрегацию в модель Лесли только тогда, когда демографические параметры фактически не имеют стадийной специфичности.

5. Задача об индикаторе потенциального роста

Согласно равенству (7) $\mathbf{x}(t) \rightarrow 0$, $\mathbf{x}(t) \rightarrow \infty$ или $\mathbf{x}(t) \rightarrow \mathbf{x}^*$, когда $\lambda_1 < 1$, $\lambda_1 > 1$ или $\lambda_1 = 1$ соответственно. Это практически важное свойство модели, оказывается, можно установить, не вычисляя λ_1 откалиброванной проекционной матрицы. Задача об *индикаторе потенциального роста* (ИПР) формулируется так: найти такую функцию (явного вида) демографических параметров (*индикатор*), вычисляя значение которой при заданных значениях этих параметров, можно было бы определить, растёт модельная популяция, убывает или остаётся в равновесии.

Простое решение этой задачи для модели Лесли (1), (2) известно давно [7, 26]: можно показать, что характеристический полином $p(\lambda; \mathbf{L})$ матрицы \mathbf{L} (с коэффициентом 1 при старшей степени λ) для матрицы Лесли (2) имеет вид

$$p(\lambda; \mathbf{L}) = \lambda^n - \sum_{i=1}^n \lambda^{n-i} b_i l_i,$$

где $l_1 = 1$, $l_i = s_1 s_2 \cdots s_{i-1}$, $0 < s_i \leq 1$, $b_i \geq 0$ ($i = 1, \dots, n$), а ИПР $R(\mathbf{L})$ определяется как разность

$$R(\mathbf{L}) = 1 - p(1; \mathbf{L}) = \sum_{i=1}^n b_i l_i. \quad (18)$$

Поскольку $p(\lambda = \lambda_1; \mathbf{L})'_\lambda > 0$ для любой матрицы (2), индикатор (18) обладает нужным свойством

$$R(\mathbf{L}) \begin{Bmatrix} > \\ < \\ = \end{Bmatrix} 1 \iff \lambda_1(\mathbf{L}) \begin{Bmatrix} > \\ < \\ = \end{Bmatrix} 1 \quad (19)$$

(где символ \iff означает «если и только если») и легко вычисляется по формуле (18).

Формулу (18) можно записать иначе, распространив на матрицы понятия пути и цикла, известные для орграфов [4, 28]. Если

$$\underline{p}: \underset{\rightarrow}{i_1} \rightarrow i_2 \rightarrow \dots \rightarrow i_q$$

есть путь (длины $q - 1$) в ассоциированном с матрицей \mathbf{A} орграфе $\Gamma(\mathbf{A})$, то *путём матрицы \mathbf{A}* называется произведение её элементов, отвечающих пути \underline{p} , т. е.

$$A \left[\begin{matrix} p \\ \rightarrow \end{matrix} \right] = a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_{q-1} i_q}. \quad (20)$$

Аналогичное произведение, когда путь в орграфе $\Gamma(\mathbf{A})$ представляет собой цикл

$$\underline{c}: \underset{\rightarrow}{i_1} \rightarrow i_2 \rightarrow \dots \rightarrow i_q$$

(длины q), называется *циклом матрицы \mathbf{A}* , т. е.

$$A \left[\begin{matrix} c \\ \rightarrow \end{matrix} \right] = a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_{q-1} i_q} a_{i_q i_1}.$$

Если все числа в наборе i_1, i_2, \dots, i_q различные, т. е. соответствующие путь и цикл в орграфе $\Gamma(\mathbf{A})$ являются простыми, то путь и цикл матрицы тоже называются *простыми*.

Оригинальные определения (20) исходят из способа « $i \rightarrow j$ » выбора направления дуги орграфа, отвечающей элементу матрицы $a_{ij} \neq 0$, но для рассматриваемых приложений естественным является противоположный способ, ибо он гарантирует совпадение $\Gamma(\mathbf{L})$ с ГЖЦ особой популяции. Соответствующая реорганизация индексов в (20) очевидна. Вместо «длины» пути или цикла для матрицы логичнее использовать термин «порядок», поскольку речь идёт о произведении элементов.

В этих терминах формула (18) принимает вид

$$R(\mathbf{L}) = \sum_{i=1}^n \mathbf{L} \left[\begin{matrix} c_i \\ \rightarrow \end{matrix} \right], \quad (21)$$

где \underline{c}_i — простой цикл порядка i в матрице Лесли (каждый из них содержит элемент первой строки, см. рис. 1 а).

Выражение для ИПР в модели Лефковича (1), (4) [6], сохраняющее свойство (19), обобщает (21) (рис. 1 б):

$$R(\mathbf{L}) = 1 - p(1; \mathbf{L}) = 1 - \prod_{j=1}^n (1 - r_j) + \sum_{i=1}^n \left[L \left[\begin{matrix} c_i \\ \rightarrow \end{matrix} \right] \prod_{j=i+1}^n (1 - r_j) \right]. \quad (22)$$

В обобщающей вид (4) матрице Логофета [3]

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} r_1 + b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ a_{21} & r_2 & & & & \\ a_{31} & a_{32} & r_3 & & & 0 \\ \dots & & \dots & \ddots & & \\ a_{n-1,1} & a_{n-1,2} & \dots & & r_{n-1} & \\ a_{n,1} & a_{n,2} & \dots & & a_{n,n-1} & r_n \end{bmatrix}, \quad 0 \leq a_{ij} \leq 1 \quad (i > j), \quad (23)$$

где $0 < r_j + \sum_{i>j} a_{ij} \leq 1$, возможно наличие и более одного цикла заданного порядка.

Теорема об ИПР ([3]). Пусть \mathbf{L} — неразложимая проекционная $(n \times n)$ -матрица (23). Тогда ИПР со свойством (19) служит функция

$$R(\mathbf{L}) = 1 - (1 - r_1 - b_1) \prod_{h=2}^n (1 - r_h) + \sum_{k=2}^n \sum_{\underline{c}_k}^n \left[L[\underline{c}_k] \prod_{j \in \Omega(\underline{c}_k)} (1 - r_j) \right], \quad (24)$$

где (\underline{c}_k) — любой простой цикл длины k в $\Gamma(\mathbf{L})$ для матрицы (23), а $\Omega(\underline{c}_k) = \{1, 2, \dots, n\} \setminus V[\underline{c}_k]$ есть множество вершин, не принадлежащих циклу \underline{c}_k (произведение пустого набора сомножителей полагается равным 1).

Доказательство. Следуя формализму [4, 28] и обозначениям, принятым в разделе 5, характеристическое уравнение для матрицы (23) можно привести к виду

$$(\lambda - r_1 - b_1) \prod_{h=2}^n (\lambda - r_h) + \sum_{k=2}^n \sum_{\underline{c}_k}^n \left[L[\underline{c}_k] \prod_{j \in \Omega(\underline{c}_k)} (\lambda - r_j) \right] = 0. \quad (25)$$

При λ , отличных от диагональных элементов матрицы, (25) преобразуется к виду

$$1 = \frac{\sum_{k=2}^n \sum_{\underline{c}_k}^n L[\underline{c}_k] \prod_{j \in \Omega(\underline{c}_k)} (\lambda - r_j)}{(\lambda - r_1 - b_1) \prod_{h=2}^n (\lambda - r_h)}, \quad (26)$$

правую часть которого обозначим $S(\lambda; \mathbf{L})$, а знаменатель дроби обозначим $D(\lambda; \mathbf{L})$.

Пусть $r_M = \max_{h=2, \dots, n} (b_1 + r_1, r_h)$. Тогда $r_M \geq 0$ по построению матрицы (23).

Рассмотрим $S(\lambda; \mathbf{L})$ как функцию λ в интервале (r_M, ∞) . Она положительна, непрерывно дифференцируема и монотонно убывает от $+\infty$ до 0, как сумма дробно-рациональных функций. По теореме Больцано—Коши [10] в (r_M, ∞) существует единственный корень уравнения (26), и он обязан совпадать с доминантным собственным числом $\lambda_1 > 0$ матрицы (23), существующим по теореме

Перрона—Фробениуса, т. е. $S(\lambda_1; \mathbf{L}) = 1$. Тогда благодаря монотонности $S(\lambda; \mathbf{L})$ условие $S(1; \mathbf{L}) > 1$ означает, что $\lambda_1 > 1$; аналогично, если $S(1; \mathbf{L}) < 1$, то $\lambda_1 < 1$. Таким образом,

$$S(1; \mathbf{L}) \begin{cases} > \\ < \\ = \end{cases} 1 \iff \lambda_1(\mathbf{L}) \begin{cases} > \\ < \\ = \end{cases} 1, \tag{27}$$

т. е. $S(1; \mathbf{L})$ обладает нужным свойством ИПР.

Сравнивая выражения (24) и (26), видим, что

$$R(\mathbf{L}) - 1 = [S(1; \mathbf{L}) - 1]D(1; \mathbf{L}).$$

Ясно, что при $r_M < 1$ знаменатель $D(1; \mathbf{L})$ положителен, следовательно, условия в левой части (27) эквивалентны таким же условиям для $R(\mathbf{L})$, что и требовалось.

Случай $r_M \geq 1$ означает, по доказанному, что $\lambda_1 > 1$, и имеет место, только когда $b_1 + r_1 \geq 1$. Тогда

$$(1 - b_1 - r_1) \prod_{h=2}^n (1 - r_h) \leq 0, \\ \sum_{k=2}^n \sum_{\underline{c_k}} \left[L \left[\underline{c_k} \right] \prod_{j \in \Omega(\underline{c_k})} (1 - r_j) \right] > 0,$$

так как все циклы матрицы (23) положительны и содержат вершину 1. Складывая почленно эти неравенства нужного знака, получаем

$$1 - (1 - r_1 - b_1) \prod_{h=2}^n (1 - r_h) + \sum_{k=2}^n \sum_{\underline{c_k}} \left[L \left[\underline{c_k} \right] \prod_{j \in \Omega(\underline{c_k})} (1 - r_j) \right] > 1,$$

или, согласно (24), $R(\mathbf{L}) > 1$. Теорема доказана. □

Когда демографические параметры известны количественно, ИПР позволяет оценить состояние популяции с использованием — как видно из формул (21), (22) и (24) — параметров только из репродуктивного ядра ГЖЦ. Когда же, наоборот, стоит задача калибровки модели по равновесным данным, т. е. в предположении, что $\lambda_1(\mathbf{L}) = 1$, условие $R(\mathbf{L}) = 1$ даёт технически удобное ограничение на модельные параметры.

6. Заключение

В XX веке многие модели теоретической популяционной биологии строились как нелинейные. Однако практика доказала, что линейные матричные модели по-прежнему остаются простым и удобным инструментом моделирования динамики популяций с дискретной возрастной и/или прочими структурами,

по крайней мере на том отрезке жизни популяции, где эффектами конкуренции и внутривидового регулирования можно пренебречь. Биологическое знание, выраженное в форме ГЖЦ особей рассматриваемого вида, трансформируется непосредственно в проекционную матрицу модели, элементы которой (демографические параметры) поддаются эмпирической оценке. Важные свойства проекционной матрицы выявляются с помощью формального анализа ГЖЦ как орграфа, ассоциированного с данной матрицей. Фробениусово собственное число, правый и левый перроновы векторы дают количественные характеристики роста (убыли) популяции: соответственно максимальную скорость роста, асимптотическую структуру популяции, при которой скорость максимальна, и вклады структурных классов в переходную динамику. Когда состояние и динамика популяции существенно зависят от дополнительного дискретного признака, он вводится в ГЖЦ, и соответственно в модель, что приводит либо к матрице Лесли/Лефковича блочного строения, либо к неблоковой матрице более общего вида, чем матрица Лефковича. В последнем случае отсутствие точного нетривиального решения задачи агрегации по одному из признаков указывает на методическую необходимость введения в модель дополнительной структуры. Теорема об ИПР, обобщённая на этот случай, помогает практической оценке состояния популяции и её демографических параметров.

Литература

- [1] Воеводин В. В., Кузнецов Ю. А. Матрицы и вычисления. — М.: Наука, 1984.
- [2] Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1967.
- [3] Клочкова И. Н. Обобщение теоремы о репродуктивном потенциале для матриц Логофета // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 1, Математика, механика. — 2004. — № 3. — С. 45—48.
- [4] Логофет Д. О. Пути и циклы в орграфе как инструменты характеристики некоторых классов матриц // Докл. РАН. — 1999. — Т. 367, № 3. — С. 295—298.
- [5] Логофет Д. О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Мат. моделирование. — 2002. — Т. 14, № 12. — С. 11—22.
- [6] Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Мат. моделирование. — 2002. — Т. 14, № 10. — С. 116—126.
- [7] Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
- [8] Серебрякова Т. И., Соколова Т. Г. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988.
- [9] Уланова Н. Г., Демидова А. Н., Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Структура и динамика ценопопуляции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общей биологии. — 2002. — Т. 63, № 6. — С. 509—521.
- [10] Фихтенгольц Г. М. Курс дифференциального и интегрального исчисления. Т. 1. — М.: Наука, 1970.

- [11] Bernardelli H. Population waves // *J. Burma Research Soc.* — 1941. — Vol. 31. — P. 1—18.
- [12] Birkhoff G. Extensions of Jentzsch's theorem // *Trans. Amer. Math. Soc.* — 1957. — Vol. 85. — P. 219—227.
- [13] Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation.* — Sunderland: Sinauer Associates, 1989.
- [14] Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation.* — 2nd ed. — Sunderland: Sinauer Associates, 2001.
- [15] Cohen J. E. Ergodic theorems in demography // *Bull. Amer. Math. Ass.* — 1979. — Vol. 1. — P. 275—295.
- [16] Csetenyi A. I., Logofet D. O. Leslie model revisited: Some generalizations for block structures // *Ecological Modelling.* — 1989. — Vol. 48. — P. 277—290.
- [17] Cull P., Vogt A. The periodic limits for the Leslie model // *Math. Biosci.* — 1974. — Vol. 21. — P. 39—54.
- [18] Goodman L. A. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors // *Biometrics.* — 1969. — Vol. 25. — P. 659—681.
- [19] Hansen P. E. Leslie matrix models: A mathematical survey // *Papers on Mathematical Ecology. I* / A. I. Csetenyi, ed. — Budapest: Karl Marx University of Economics, 1986. — P. 54—106.
- [20] Harary F., Norman R. Z., Cartwright D. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs.* — New York: Wiley, 1965. — Chap. 7.
- [21] Horn R. A., Johnson C. R. *Matrix Analysis.* — London: Cambridge Univ. Press, 1990.
- [22] Law R. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size // *Ecology.* — 1983. — Vol. 64. — P. 224—230.
- [23] Lefkovich L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics.* — 1965. — Vol. 21. — P. 1—18.
- [24] Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika.* — 1945. — Vol. 33. — P. 183—212.
- [25] Lewis E. G. On the generation and growth of a population // *Sankhya: The Indian J. Statistics.* — 1942. — Vol. 6. — P. 93—96.
- [26] Logofet D. O. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology.* — Boca Raton: CRC Press, 1993.
- [27] Logofet D. O., Ulanova N. G., Klochkova I. N., Demidova A. N. Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model results in a non-classic formulation // *Ecological Modelling.* — 2006. — Vol. 192. — P. 95—106.
- [28] Maybee J. S., Olesky D. D., van den Driessche P., Wiener G. Matrices, digraphs, and determinants // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* — 1989. — Vol. 10. — P. 500—519.
- [29] Parlett B. Ergodic properties of population. I. The one-sex model // *Pop. Biol.* — 1970. — Vol. 1. — P. 191—207.
- [30] Seneta E. *Non-Negative Matrices and Markov Chains.* — 2nd ed. — New York: Springer, 1981. — Chap. 3.
- [31] Ulanova N. G. Plant age stages during succession in woodland clearing in central Russia // *Vegetation Science in Retrospect and Perspective.* — Uppsala: Opulus, 2000. — P. 80—83.

- [32] Usher M. B. Developments in the Leslie matrix models // *Mathematical Models in Ecology* / J. N. R. Jeffres, ed. — Oxford: Blackwell, 1972. — P. 29–60.