

# Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации

Д. О. ЛОГОФЕТ

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

УДК 512.643.8+581.524.31

**Ключевые слова:** неотрицательные матрицы, матрица Лесли, матрица Лефковича, проекционная матрица, спектральный радиус, ассоциированный орграф, калибровка, максимизация, индикатор потенциального роста.

## Аннотация

Математика матричных моделей динамики популяций с возрастной или/и стадийной структурами обосновывает использование доминантного собственного числа  $\lambda_1$  проекционной матрицы  $\mathbf{L}$  как меры потенциала роста, или адаптации, популяции данного вида в современной демографии растений и животных. Калибровка  $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$  по эмпирическим данным типа «идентифицированные особи с неопределёнными родителями» определяет матрицу переходов  $\mathbf{T}$  точно, однако допускает произвол в оценке матрицы плодовитости  $\mathbf{F}$ . Предлагаемый принцип адаптации избавляет от произвола и сводит калибровку к максимизации  $\lambda_1(\mathbf{L})$  при фиксированной  $\mathbf{T}$  и ограничениях на  $\mathbf{F}$ , вытекающих из данных и экспертного знания. Доказана теорема существования и единственности решения задачи максимизации для проекционной матрицы общего вида. Сопряжённая задача максимизации «индикатора потенциального роста» при тех же ограничениях оказывается задачей линейного программирования с известным решением, посредством которого проверяется совместимость данных и знания с наблюдаемым ростом популяции.

## Abstract

*D. O. Logofet, Projection matrices revisited: a potential-growth indicator and the merit of indication, Fundamentalnaya i prikladnaya matematika, vol. 17 (2011/2012), no. 6, pp. 41–63.*

The mathematics of matrix models for age- or/and stage-structured population dynamics substantiates the use of the dominant eigenvalue  $\lambda_1$  of the projection matrix  $\mathbf{L}$  as a measure of the growth potential, or of adaptation, for a given species population in modern plant or animal demography. The calibration of  $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$  on the “identified-individuals-of-unknown-parents” kind of empirical data determines precisely the transition matrix  $\mathbf{T}$ , but admits arbitrariness in the estimation of the fertility matrix  $\mathbf{F}$ . We propose an adaptation principle that reduces calibration to the maximization of  $\lambda_1(\mathbf{L})$  under the fixed  $\mathbf{T}$  and constraints on  $\mathbf{F}$  ensuing from the data and expert knowledge. A theorem has been proved on the existence and uniqueness of the maximizing solution for projection matrices of a general pattern. A conjugated maximization problem for a “potential-growth indicator” under the same constraints has appeared to be a linear-programming problem

Фундаментальная и прикладная математика, 2011/2012, том 17, № 6, с. 41–63.

© 2011/2012 Центр новых информационных технологий МГУ,  
Издательский дом «Открытые системы»

with a ready solution, the solution testing whether the data and knowledge are compatible with the population growth observed.

## Введение

*Проекционной матрицей* (речь идёт не об операторном смысле термина «проекционная» ( $\mathbf{L}^2 = \mathbf{L}$ ), а о «проекции» как сдвиге во времени) называют матрицу  $\mathbf{L}$  системы линейных разностных уравнений

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{L}\mathbf{x}(t) \quad (1)$$

как модели динамики популяции биологического вида с заданной дискретной *структурой*, т. е. с разбиением популяции на группы особей по какому-либо дискретно меняющемуся признаку: возрасту особи, размеру тела, стадии развития, фенотипу и т. п. Численности этих групп образуют вектор(-столбец)  $\mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}_+^n$ , значения которого наблюдаются в дискретные моменты времени  $t = 0, 1, \dots$ . Прикладная роль проекционной матрицы  $\mathbf{L} = [l_{ij} \geq 0]$  обусловлена тем, что её размер  $n \times n$  и строение соответствуют *графу жизненного цикла* [9] организмов данного вида в терминах заданной структуры как орграфу  $\Gamma(\mathbf{L})$ , ассоциированному с данной матрицей по следующему правилу: дуга между узлами  $i, j$  имеет направление  $j \rightarrow i$  для всех  $l_{ij} \neq 0$  ( $i, j = 1, \dots, n$ ) [11, 29, 35].

Ненулевые элементы  $\mathbf{L}$  представляют собой статус-специфические *коэффициенты дожития, перехода* или *репродукции*, а в совокупности — *демографические параметры*. Их точный смысл вытекает из уравнений (1), записанных покомпонентно, и будет рассмотрен в следующем разделе. Наиболее обширное изложение матричных моделей динамики популяций дано в [21]. Классические примеры проекционных матриц и их современные обобщения представлены в обзоре [9].

Основные результаты, известные для проекционных матриц, вытекают из теоремы Перрона—Фробениуса для неотрицательных матриц. Как известно, эта теорема применима к любой *неразложимой* (популярен также термин *неприводимая*) неотрицательной матрице (см., например, [2, 29, 42]), а неразложимость матрицы  $\mathbf{L}$  эквивалентна *сильной связности* ассоциированного с ней орграфа  $\Gamma(\mathbf{L})$ , или графа жизненного цикла, т. е. для любой пары различных узлов в орграфе существует ориентированный путь из одного узла в другой [28]. Если  $\mathbf{L}$  ещё и *примитивна*, т. е. её *доминантное* (т. е. максимальное по модулю) собственное число (или *перронов корень*)  $\lambda_1(\mathbf{L}) > 0$  является единственным собственным значением, лежащим на окружности спектрального радиуса  $\rho = \lambda_1(\mathbf{L})$ , то рост (или убыль) любой траектории уравнения (1) является асимптотически геометрическим с показателем  $\lambda_1$ :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbf{L}^t \mathbf{x}(0)}{\lambda_1^t} = C \mathbf{x}^*, \quad (2)$$

где  $\mathbf{x}^* > \mathbf{0}$  — собственный вектор, отвечающий  $\lambda_1$ , а  $C > 0$  — константа, зависящая от начального значения. В импримитивном случае, когда на окружности

спектрального радиуса  $\rho = \lambda_1(\mathbf{L})$  лежат  $h > 1$  собственных чисел  $\mathbf{L}$ , последовательность (2) сходится к периодической вектор-функции  $\mathcal{L}(\mathbf{x}(0), t)$ , период которой делит индекс импримитивности  $h$  [11, 35]. Индекс импримитивности матрицы  $\mathbf{L}$  вычисляется по орграфу  $\Gamma(\mathbf{L})$ , или графу жизненного цикла, как наибольший общий делитель длин имеющихся в нём циклов [1, 35]. Для примитивности достаточно, например, наличия в графе жизненного цикла хотя бы одного 1-цикла, т. е. дуги, исходящей из узла и входящей в него же [11, 21, 22, 35].

Таким образом, математика неотрицательных матриц [23, 25, 27, 30, 35] обеспечила теоретический базис для использования доминантного собственного числа матрицы  $\mathbf{L}$  в качестве обобщения классического *мальтузианского параметра* (т. е. скорости неограниченного роста или экспоненциальной убыли скалярной численности) на многомерный случай, и  $\lambda_1$  широко применяется в современной демографии растений и животных для оценки потенциала роста реальных популяций в реальных условиях среды и решения связанных с этим прикладных задач [8, 20, 41]. На практике отыскание  $\lambda_1(\mathbf{L})$  для заданной матрицы не представляет вычислительных трудностей, так что задача сводится к построению  $\mathbf{L}$  и надёжной оценке демографических параметров по эмпирическим данным, т. е. к *калибровке* матрицы  $\mathbf{L}$ . Характерные случаи строения  $\mathbf{L}$  рассмотрены в следующем разделе, а в разделе 2 типичная ситуация, где данных для оценки параметров принципиально не хватает, обсуждается на примере модели популяции с двойной — *стадийно-возрастной* — структурой. Оригинальный методический приём, с помощью которого преодолевается неопределённость в данных, сводит задачу калибровки к максимизации  $\lambda_1(\mathbf{L})$  при ограничениях, вытекающих из имеющихся данных и экспертного знания, и в разделе 3 представлены результаты о существовании и единственности решения этой задачи. В практических аспектах помогает введённое ранее понятие *индикатора потенциального роста* [9, 10], и его методическая роль рассматривается в разделе 4.

## 1. Проекционная матрица: канонические частные случаи и общий вид

Исторически первым основанием для классификации особей в модели популяции со структурой оказался возраст [17, 32, 33], причём за проекционной матрицей модели популяции с *возрастной структурой* закрепилось имя *Лесли* — лишь третьего из её пионеров [32]. Постулаты модели — длительность всех  $n$  возрастных классов одинакова и равна шагу модели по времени, все особи умирают после достижения максимального возраста  $n$  — определили и специальный вид графа жизненного цикла (рис. 1, *a*), и соответствующее ему строение матрицы *Лесли*:

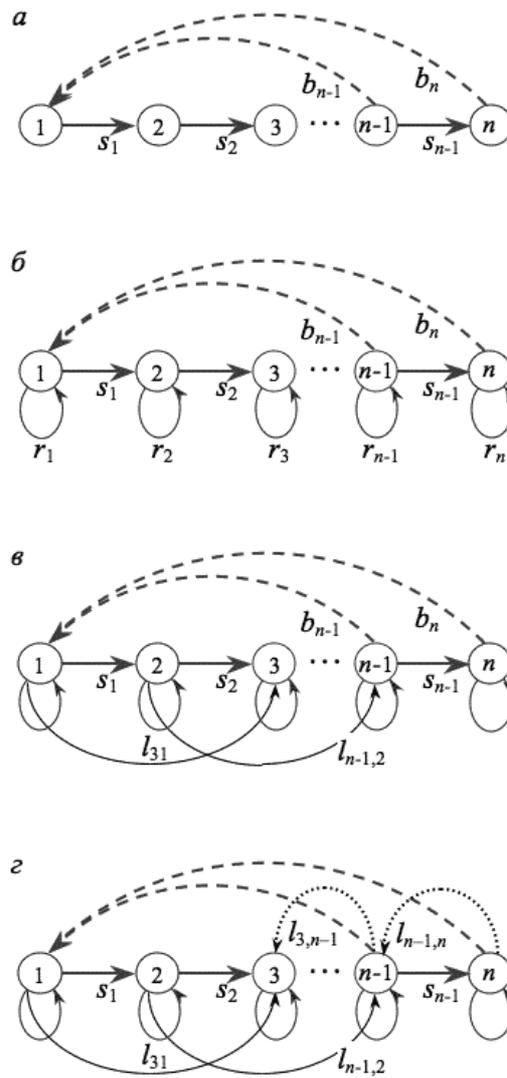


Рис. 1. Граф жизненного цикла организмов популяции: *а* — с возрастной структурой; *б* — со стадийной структурой при строгой последовательности стадий; *в* — то же при наличии альтернативных путей онтогенеза с пропуском некоторых стадий; *г* — то же при наличии альтернативных переходов с возвратом в некоторые стадии. Штриховые стрелки изображают дуги репродукции, пунктирные — дуги возврата

$$\mathbf{Leslie} = \begin{bmatrix} b_1 & \dots & & b_n \\ s_1 & 0 & \mathbf{0} & \\ & \ddots & \ddots & \\ \mathbf{0} & & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix}. \quad (3)$$

Тогда уравнения системы (1) определяют следующий смысл её элементов. Коэффициент *дожития*  $s_j$  есть доля тех особей возраста  $j$ , которые доживают до возраста  $j + 1$  за один шаг по времени, а условия

$$0 < s_j < 1, \quad j = 1, 2, \dots, n - 1, \quad (4)$$

означают, что есть особи, доживающие до максимального возраста. Коэффициент *рождаемости* (или *репродукции*)  $b_j \geq 0$  ( $j = 1, 2, \dots, n$ ) есть среднее число потомков одной особи возраста  $j$ , которые доживают до возраста 1, а условие

$$b_1 + \dots + b_n > 0 \quad (5)$$

означает, что хотя бы один возрастной класс в графе жизненного цикла является репродуктивным, т. е. в графе есть хотя бы одна дуга  $j \rightarrow 1$  (на рис. 1, *а* таких стрелок две). Таким образом, матрица любой репродуцирующей популяции, в которой максимальный возраст достижим, обязательно содержит положительную поддиагональ и ненулевую первую строку, и они образуют, как будет видно далее, основной скелет любой проекционной матрицы.

Потребовалось 20 лет, чтобы ослабить жёсткий постулат Лесли и перейти от возраста к гораздо чаще наблюдаемым стадиям развития особи, длительность которых не обязана быть одинаковой [31]. Прорыв состоялся благодаря введению весьма искусственного параметра  $r_j$  ( $0 < r_j < 1$ ), означающего долю тех особей стадии  $j$ , которые задерживаются в этой стадии ещё на один шаг по времени (рис. 1, *б*). Заняв пустующую диагональ матрицы Лесли, параметры задержки превратили её в вечно примитивную *матрицу Лefковича*

$$\mathbf{Lefkovitch} = \begin{bmatrix} b_1 + r_1 & \dots & & b_n \\ s_1 & r_2 & \mathbf{0} & \\ & \ddots & & \ddots \\ \mathbf{0} & & s_{n-1} & r_n \end{bmatrix}, \quad (6)$$

и это вызвало настоящий бум приложений [20, 21], несмотря на теоретический нонсенс, сопряжённый с каждым положительным  $r_j$ : согласно уравнению (1) с матрицей (6) модельная популяция содержит хотя и убывающую в геометрической прогрессии с показателем  $r_j < 1$ , но все же ненулевую долю особей, живущих бесконечно долго в стадии  $j$  [11].

Приложения расширили набор оснований для классификации особей такими наблюдаемыми признаками, как размер, физиологический статус, фенотип и др., и сформировалось удобное обобщающее понятие *обобщённой стадии* как любого фактического основания для классификации особей [20, 21]. Соответственно

и разнообразие графов жизненного цикла расширилось за счёт возможности ускоренного развития некоторых особей с пропуском отдельных стадий. В графе жизненного цикла появляются тогда альтернативные переходы (рис. 1, в), а в матрице им соответствуют элементы  $0 < l_{ij} < 1$ ,  $i - j \geq 2$ , расположенные ниже поддиагонали:

$$L = \begin{bmatrix} b_1 + r_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & r_2 & & & & \\ * & s_2 & r_3 & & \mathbf{0} & \\ \vdots & * & s_3 & \ddots & & \\ * & \vdots & \ddots & \ddots & r_{n-1} & \\ * & * & * & & s_{n-1} & r_n \end{bmatrix} \quad (7)$$

(\* указывает на возможность положительного элемента в данном месте).

Проекционные матрицы строения (7) были названы *матрицами Логофета* [3]. Им соответствуют *прогрессивные* графы жизненного цикла [36]: при соответствующей нумерации узлов любой переход, кроме репродуктивного, происходит с увеличением номера; треугольный блок нулей между первой строкой и главной диагональю означает отсутствие *ретрогрессных* переходов.

Разнообразие прогрессивных графов жизненного цикла весьма широко, но не универсально: существуют биологические явления, которые в принципе не укладываются в прогрессивную схему. Например, эффект усыхания у многолетних растений отражается ретрогрессными переходами в популяциях с размерной структурой [40]. Другой пример даёт модель популяции песочной акулы *Carcharhinus plumbeus* [18, рис. 1, матрица (2)], у самок которой бывает более одной беременности в жизненном цикле; тогда в половозрелой стадии различают «беременных самок» и «неоплодотворённых самок». В верхнем треугольнике нулей возникают тогда ненулевые элементы. Пример такого графа жизненного цикла показан на рис. 1, г; общий вид проекционной матрицы приведён ниже:

$$L_{\text{gen}} = \begin{bmatrix} b_1 + r_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & r_2 & * & \dots & * & * \\ * & s_2 & r_3 & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & * & s_3 & \ddots & * & * \\ * & \vdots & \ddots & \ddots & r_{n-1} & * \\ * & * & * & \dots & s_{n-1} & r_n \end{bmatrix}. \quad (8)$$

С учётом формул (3), (6)–(8) строение проекционных матриц можно условно изобразить в виде следующей цепочки соотношений:



когда стадии представлены размерными классами, а шаг по времени достаточно велик, чтобы новорождённый организм успел перерасти первый класс [21]. Должное уменьшение шага возвращает матрицу  $L$  к общему виду (7), а  $F$  — к виду (12).

## 2. *Calamagrostis canescens*:

### двойная структура и неопределённость в данных

На рис. 2 представлен граф жизненного цикла для популяции вейника *Calamagrostis canescens* — многолетнего травянистого растения, способного быстро колонизировать открытые лесные площади (вырубки, ветровалы и т. п.) и даже остановить нормальный ход лесовосстановления [43]. Согласно экспертному знанию и имеющимся данным, граф жизненного цикла задан на двумерной решётке состояний растения в терминах стадии онтогенеза и хронологического возраста в годах [14] и отражает поливариантность путей онтогенеза и репродук-

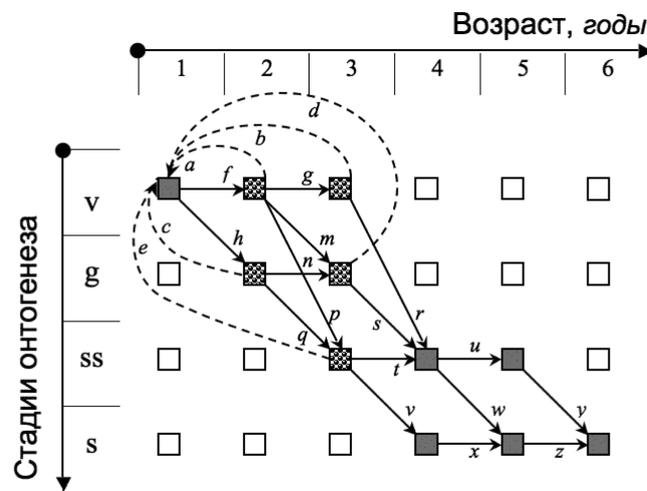


Рис. 2. Граф жизненного цикла вейника седеющего *Calamagrostis canescens*, учитывающий стадии онтогенеза и хронологический возраст растения. Пустые квадратики соответствуют мнимым (не наблюдавшимся) стадийно-возрастным состояниям, узорчатые — репродуктивным состояниям; сплошные стрелки отвечают старению и онтогенетическим переходам за один год, пунктирные — вегетативному размножению; латинские буквы обозначают демографические параметры, специфичные для каждой стадии и возраста (адаптировано из [14])

ции в данной популяции. Поливариантность признаётся основным механизмом адаптации популяции к среде обитания [13, 14].

Поскольку решётка возможных состояний растения двумерна, состояние популяции было бы естественно описывать соответствующей прямоугольной матрицей  $\mathbf{X}(t)$  размера  $4 \times 6$  (с нулями на месте мнимых состояний) [7, с. 12; 9, с. 155]. При этом описание динамики популяции уравнением, аналогичным (1), оказывается невозможным [7]. Конкатенация матрицы  $\mathbf{X}(t)$  в вектор размера 24 возвращает модель к уравнению вида (1), где матрица  $\mathbf{L}$  приобретает блочное строение [5, 22, 26]: скалярные элементы традиционной матрицы Лесли размера  $6 \times 6$  заменяются блоками размера  $4 \times 4$  с коэффициентами онтогенетических переходов, возможных при увеличении возраста на один год. Матрица оказывается весьма разреженной (лишь 21 ненулевой элемент из 576), что усложняет анализ неразложимости и примитивности [5].

Но если при конкатенации нулевые компоненты отбросить, то вектор стадийно-возрастной структуры популяции включает только 11 реальных компонент:

$$\mathbf{x}(t) = [v^1, v^2, v^3, g^2, g^3, ss^3, ss^4, ss^5, s^4, s^5, s^6]^T \quad (14)$$

(верхний индекс указывает возраст). Согласно правилу построения ассоциированного орграфа проекционная матрица модели (1) принимает тогда вид

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \mathbf{L} & \mathbf{0} \\ \mathbf{N} & \mathbf{P} \end{bmatrix}, \quad (15)$$

т. е. является разложимой, с диагональными блоками размера  $6 \times 6$

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & a & b & c & d & e \\ f & 0 & & & & \\ 0 & g & 0 & & \mathbf{0} & \\ h & 0 & 0 & 0 & & \\ 0 & m & 0 & n & 0 & \\ 0 & p & 0 & q & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (16)$$

и  $5 \times 5$

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0 & & & & \\ u & 0 & & \mathbf{0} & \\ 0 & 0 & 0 & & \\ w & 0 & x & 0 & \\ 0 & y & 0 & z & 0 \end{bmatrix}. \quad (17)$$

Матрица  $\mathbf{L}$  (16) соответствует компоненте сильной связности (т. е. максимальному сильно связанному подграфу) орграфа  $\Gamma(\mathbf{L})$ , что в биологических терминах соответствует репродуктивному ядру графа жизненного цикла [37]. Матрица  $\mathbf{P}$  (17) отвечает за переходы в пострепродуктивных группах особей. Её спектр, очевидно, нулевой, и потому

$$\lambda_1(\mathbf{A}) = \lambda_1(\mathbf{L}) \quad (18)$$

в силу известного свойства спектра разложимых матриц [9].

Строение матриц  $\mathbf{A}$  и  $\mathbf{L}$  укладывается в формализм (7) с нулевой диагональю, что отвечает смыслу параметров  $r_j$ : поскольку возраст особи стадийно-возрастного состояния  $j$  ( $j = 1, \dots, 10$ ) обязательно возрастает за один шаг, сохранение состояния невозможно;  $r_{11} = 0$  по построению графа жизненного цикла. В результате граф жизненного цикла (см. рис. 2) прогрессивен в смысле, определённом на с. 46, а модель (1) избавлена от теоретического артефакта матрицы Лефковича (с. 45).

Имеющие прозрачный демографический смысл элементы проекционной матрицы поддаются определению из данных эксперимента/наблюдения. Точнее, существует план эксперимента, в котором это возможно. Для растений типа вейника *C. canescens* план состоит в маркировке и определении стадийно-возрастного состояния каждого растения на фиксированной пробной площади, после чего изменения статуса регистрируются через год и каждое новое растение маркируется вновь, чтобы эксперимент мог быть продолжен [12, 14]. Таким образом, не только определяются векторы  $\mathbf{x}(t)$  структуры популяции в последовательные моменты времени  $t = 0, 1$ , но и регистрируется каждый переход «вперёд» по дугам графа жизненного цикла, состоявшийся за год. Такой тип данных получил название «идентифицированные особи» [21, с. 134].

«Идентифицированные особи» позволяют вычислить элементы матрицы  $\mathbf{T}$  (11) как частоты состоявшихся переходов, т. е. в строгом соответствии с демографическим смыслом этих параметров. Если же идентификации поддаются и родительские особи каждого из  $x_1(1) = v^1(1)$  растений нового поколения, то аналогично строго вычисляются и элементы матрицы  $\mathbf{F}$  (12), т. е. статусно-специфические коэффициенты плодовитости, чем завершается решение (чисто арифметической в этом случае) задачи калибровки модели по данным наблюдений.

К сожалению, «идентифицированные родители» — это большая редкость, особенно в демографии растений. В случае вейника, размножающегося вегетативно, для определения родительского растения пришлось бы разрушить пробную площадь (если не прибегать к генетическому анализу). Поэтому в задаче калибровки возникает неопределённость, ограниченная лишь *уравнением пополнения* — первым из системы уравнений (1) —

$$b_r x_r(0) + \dots + b_n x_n(0) = x_1(1) - r_1 x_1(0), \quad r \geq 1 \quad (19)$$

( $r$  — номер первой,  $n$  — последней репродуктивной группы), относительно неизвестных параметров  $b_r, \dots, b_n$ , подлежащих калибровке, причём все коэффициенты  $x_j(0)$  и правая часть уравнения положительны и известны из данных.

Одно уравнение (19) с  $(n - r + 1) \geq 2$  положительными неизвестными имеет континуум решений, причём на практике, при фиксированной матрице  $\mathbf{T}$ , среди этих решений могут быть варианты как с  $\lambda_1(\mathbf{L}) > 1$ , так и с  $\lambda_1(\mathbf{L}) < 1$  [36], т. е. противоположные по смыслу оценки потенциала роста. Данные с такой принципиальной неопределённостью было предложено называть «идентифицированные особи с неопределёнными родителями» [8, с. 33]. Избавиться от неопределённости часто помогают какие-то дополнительные данные или гипотетическое

знание относительно конкретного объекта моделирования, т. е., по выражению Х. Казуэлла, «уникальные методологические перипетии» [21, с. 107], которые вряд ли можно предусмотреть конечными меню опций в пакетах экологического программного обеспечения. В пакете RAMAS<sup>®</sup> EcoLab, например, предлагалось упростить уравнение (19) дополнительными искусственными предположениями (сингулярности либо равновеликости ненулевых  $b_j$ ), которые приводили бы его к однозначному решению [16]. Однако подобные упрощающие рецепты противоречат представлениям о поливариантности онтогенеза как механизме адаптации и означают приоритет модели над реальностью, или попросту произвол исследователя. Не избавлены от произвола и «уникальные методологические перипетии», позволяющие включить в модель дополнительные данные/знания [37].

Идее адаптации, напротив, созвучен методический принцип, согласно которому распределение неизвестных коэффициентов плодовитости среди репродуктивных групп полагается обеспечивающим потенциальную скорость роста модельной популяции, максимально возможную в сложившихся условиях [8].

### 3. Калибровки матрицы $F$ как максимизация $\lambda_1(L)$

Согласно *принципу адаптации* задача калибровки матрицы  $L = T + F$  сводится, после вычисления матрицы  $T$ , к максимизации  $\lambda_1(L)$  как функции нескольких переменных: тех коэффициентов плодовитости  $b_j$  ( $j = r, \dots, n$ ,  $r \geq 1$ ), которые могут быть отличны от 0 согласно графу жизненного цикла, на множестве  $\mathbb{B}$ , заданном ограничением-равенством (19) и неявно присутствующими ограничениями-неравенствами, т. е. условиями неотрицательности  $b_j$  и их ограниченности сверху

$$0 \leq b_j \leq b_{j \max} > 0, \quad j = r, \dots, n, \quad (20)$$

вытекающими из известной биологии вида. Формально

$$\lambda_1 \rightarrow \max_{\mathbb{B}} \{\lambda_1(b_r, \dots, b_n)\}, \quad (21)$$

где множество  $\mathbb{B}$  есть многоугольник, определённый на сечении положительного ортанта  $\mathbb{R}_+^{n-r+1}$  гиперплоскостью (19).

Минимальное число вершин  $\mathbb{B}$  равно размерности ортанта и реализуется, когда правые части ограничений (20) достаточно велики, а именно

$$\frac{x_1(1) - r_1 x_1(0)}{x_j(0)} \leq b_{j \max}, \quad j = r, \dots, n. \quad (22)$$

В этом случае  $\mathbb{B}$  совпадает с сечением  $\mathbb{R}_+^{n-r+1}$  гиперплоскостью (19) размерности  $d = n - r$ . Если же условие (22) нарушается для некоторых  $j$ , то каждое нарушение означает непустое пересечение гиперплоскости (19) с гиперплоскостью (22) (со знаком равенства), т. е. добавляет ещё одну  $(d - 1)$ -мерную грань к их минимальному числу. Эти  $(d - 1)$ -мерные грани могут иметь или не иметь

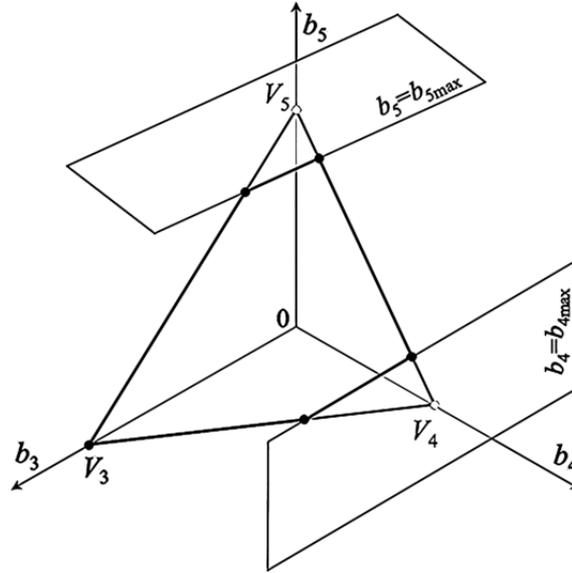


Рис. 3. Многоугольник  $\mathbb{B}$  из задачи (19)–(21) может оказаться пятиугольником в случае трёх неизвестных, если, например, условия (20) ограничивают  $b_4$  и  $b_5$  сильнее, а  $b_3$  слабее, чем это делает равенство (19)

пересечений между собой, что и определяет в каждом конкретном случае конечное число  $h$  граней и число  $v$  вершин многоугольника  $\mathbb{B}$ . Любая из  $(d-1)$ -мерных граней  $\mathbb{G}_1, \dots, \mathbb{G}_h$  (рёбер в трёхмерном случае) имеет границу из конечного числа «граней»  $\partial\mathbb{G}_k$  меньшей размерности, и если они нетривиальны, то у каждой из них есть своя граница  $\partial\partial\mathbb{G}_k$  из «граней» ещё меньшей размерности, и т. д. вплоть до «граней» единичной размерности, т. е. рёбер, и затем нулевой размерности, т. е. вершин многоугольника  $\mathbb{B}$ . Иллюстрация для трёх неизвестных параметров дана на рис. 3, где  $h = v = 5$ .

Принцип адаптации действительно устраняет неопределённость и может использоваться как обоснованный методический приём, если справедлива теорема существования и единственности решения задачи (19)–(21) для проекционных матриц, например, строения (7).

Известны общие свойства функции  $\lambda_1(\mathbf{L})$  для неотрицательной неразложимой матрицы  $\mathbf{L} = [l_{ij}]$ .

1. *Однородность* первого порядка:  $\lambda_1(c\mathbf{L}) = c\lambda_1(\mathbf{L})$  для любого  $c \in \mathbb{R}$ .
2. *Непрерывность* по каждому элементу матрицы  $\mathbf{L}$  (в силу непрерывной зависимости корня характеристического полинома от его коэффициентов).
3. *Монотонность*  $\lambda_1(\mathbf{L})$  по любому из элементов:  $\lambda_1(\mathbf{L}') > \lambda_1(\mathbf{L})$ , если  $\mathbf{L}' \geq \mathbf{L}$  и  $\mathbf{L}' \neq \mathbf{L}$  [2, теорема 6, с. 372].

4. *Чувствительность*  $\partial\lambda_1/\partial l_{ij} = r_i c_j / \langle \mathbf{c}, \mathbf{r} \rangle$ , где  $\mathbf{c}$  и  $\mathbf{r}$  — собственные вектор-столбец и вектор-строка, соответствующие  $\lambda_1(\mathbf{L})$  и положительные по теореме Перрона—Фробениуса для неотрицательных матриц, а  $\langle \dots \rangle$  — их скалярное произведение [22, (9.12), с. 209].

Эти свойства можно переформулировать и для  $\lambda_1$  как функции  $(n - r + 1) = d + 1 \geq 2$  неотрицательных (согласно графу жизненного цикла) элементов первой строки матрицы  $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$  при фиксированной  $\mathbf{T}$ ,  $\lambda_1(\mathbf{T} + \mathbf{F}) = \lambda_1(b_r, \dots, b_n)$  (опуская индекс 1 и используя стандартное обозначение  $\rho(\mathbf{A})$  для спектрального радиуса матрицы  $\mathbf{A}$ ).

- 1<sup>F</sup>. *Масштабируемость*: для каждого  $c > \rho(\mathbf{T})$  имеем  $\lambda(\mathbf{T} + \mathbf{F}/q(c))$ , где  $q(c) = \rho(\mathbf{F}(\mathbf{I} - \mathbf{T}/c)^{-1})/c$  [34, теорема 4.4].  
 2<sup>F</sup>. *Непрерывность*  $\lambda(b_r, \dots, b_n)$  по каждому из аргументов.  
 3<sup>F</sup>. *Монотонность* функции  $\lambda(b_r, \dots, b_n)$  по каждому из аргументов, или  $\mathbf{grad} \lambda(b_r, \dots, b_n) > \mathbf{0}$ .  
 4<sup>F</sup>. *Градиент*  $\mathbf{grad} \lambda(b_r, \dots, b_n)$  равен  $r_1(c_r, \dots, c_n) / \langle \mathbf{c}, \mathbf{r} \rangle$ .

**Теорема.** Пусть  $\mathbf{L}$  — неразложимая проекционная матрица вида (8), а условия (19), (20) определяют многоугольник  $\mathbb{W}$  с гранями  $\mathbb{G}_1, \dots, \mathbb{G}_h$ . Пусть также

$$\mathbf{P} \mathbf{grad} \lambda(\mathbf{b}) \neq \mathbf{0} \quad \text{для каждого } \mathbf{b} = (b_r, \dots, b_n) \in \mathbb{W}, \quad (23)$$

где  $\mathbf{P}$  обозначает оператор проецирования ортанта  $\mathbb{R}_+^{n-r+1}$  на гиперплоскость (19). Если  $d = n - r \geq 2$ , пусть ненулевой будет проекция на каждую из граней размерностей от  $d - 1$  до 1:

$$\mathbf{P}'_k \mathbf{grad} \lambda(\mathbf{b}) \neq \mathbf{0} \quad \text{для каждого } \mathbf{b} = (b_r, \dots, b_n) \in \partial \dots \partial \mathbb{G}_k, \quad k = 1, \dots, h. \quad (24)$$

Тогда решение задачи максимизации (21) при ограничениях (19), (20) существует и достигается в одной из вершин многоугольника  $\mathbb{W}$ .

**Доказательство.** Многоугольник  $\mathbb{W}$  является компактом, и потому непрерывная функция  $\lambda(b_r, \dots, b_n)$  достигает на нём своего максимального значения [15] в некоторой точке  $\mathbf{b}^* = (b_r, \dots, b_n)^* \in \mathbb{W}$ .

Допустим, от противного, что  $\mathbf{b}^* \in \text{Int} \mathbb{W}$ . По условию (23)

$$\mathbf{P} \mathbf{grad} \lambda(\mathbf{b}^*) \neq \mathbf{0}, \quad (25)$$

и соответственно ненулевым будет приращение  $\lambda(\mathbf{b}^*)$  при достаточно малом изменении  $\Delta \mathbf{b}$  по направлению (25) в плоскости (19):  $\mathbf{b} + \Delta \mathbf{b} \in \mathbb{W}$ . Если приращение положительно, то мы получаем точку на  $\mathbb{W}$ , где  $\lambda(\mathbf{b} + \Delta \mathbf{b}) > \lambda(\mathbf{b}^*)$ . Если оно отрицательно, то в силу свойства 3<sup>F</sup> и линейности ограничения (19) положительным будет приращение  $\lambda(\mathbf{b}^*)$  по направлению  $-\Delta \mathbf{b}$ , и мы получаем точку на  $\mathbb{W}$ , где  $\lambda(\mathbf{b} - \Delta \mathbf{b}) > \lambda(\mathbf{b}^*)$ . Оба результата противоречат экстремальности  $\mathbf{b}^*$ , и значит,  $\mathbf{b}^*$  не может быть внутренней точкой  $\mathbb{W}$ .

Граница многоугольника состоит из его граней  $\mathbb{G}_1, \dots, \mathbb{G}_h$  размерности  $n - r - 1$ . Предположим, как и прежде, что  $\mathbf{b}^* \in \text{Int} \mathbb{G}_1 \subset \partial \mathbb{W}$  (нумерация

граней произвольна, пусть первой будет именно та грань). На грани  $\mathbb{G}_1$  хотя бы одно из  $b_r, \dots, b_n$  — пусть  $b_k$  — постоянно: 0 или  $b_{k \max}$ . По условию (24)

$$\mathbf{P}' \mathbf{grad} \lambda(\mathbf{b}^*) \neq \mathbf{0}, \quad (26)$$

где  $\mathbf{P}'$  — оператор проекции на  $\mathbb{G}_1$ . Повторяя рассуждение, аналогичное проведённому, приходим к тому, что  $\mathbf{b}^*$  не может быть внутренней точкой грани  $\mathbb{G}_1$ .

Итак,  $\mathbf{b}^* \in \partial \mathbb{G}_1 \subset \partial \mathbb{B}$ , причём  $\dim \partial \mathbb{G}_1 < n - r - 1$ . Повторяя аналогичное рассуждение со снижением размерности границы нужное число раз, получаем, что  $\mathbf{b}^* \in \partial \dots \partial \mathbb{G}_1 \in \partial \mathbb{B}$ , где  $\dim \partial \dots \partial \mathbb{G}_1 = 0$ , т. е.  $\mathbf{b}^*$  является вершиной  $\mathbb{B}$ . Теорема доказана.  $\square$

**Замечание.** Нарушение условий (23), (24) теоретически возможно, но практически маловероятно, поскольку любая ортогональность требует выполнения специальных соотношений типа равенства, в данном случае — между данными наблюдений и такими алгебраическими дериватами, как перронов корень матрицы  $\mathbf{L}$  и соответствующие собственные векторы  $\mathbf{L}$  и  $\mathbf{L}^T$ . Гипотетический пример рассмотрен в приложении А.

**Пример С. canescens.** У матрицы  $\mathbf{A}$  (15)–(17)  $n = 6$ ,  $r = 2$ , так что условие (18) приводит к пятимерной задаче максимизации

$$\lambda_1 \rightarrow \max_{\mathbb{B}} \{\lambda_1(a, b, c, d, e)\}, \quad (21^C)$$

где многоугольник  $\mathbb{B} \subset \mathbb{R}_+^5$  задан ограничениями [8, 36]

$$233a + 15b + 79c + 4d + 8e = 408, \quad (19^C)$$

$$0 \leq a, b, c, d, e \leq 2 \quad (20^C)$$

и имеет 16 вершин в четырёхмерной гиперплоскости (19<sup>C</sup>). Решение задачи достигается, согласно теореме, в вершине  $V_\lambda = (354/233, 2, c = 0, 2, 2)$  [36, табл. 2].

## 4. Индикатор потенциального роста и польза индикации

Согласно равенству (2)

$$\mathbf{x}(t) \rightarrow \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ 0, & \text{если } \lambda_1 < 1, \\ c\mathbf{x}^*, & \text{если } \lambda_1 = 1. \end{cases} \quad (27)$$

Если матрица  $\mathbf{L}$  задана численно, то отыскание такой явной функции её элементов, которая своей величиной указывала бы на вышеуказанное «качество»  $\lambda_1$  без вычисления самого  $\lambda_1$ , представляет, казалось бы, чисто теоретический интерес. Ниже будет показано, как подобная функция приносит практическую пользу.

**Определение.** Если задана проекционная матрица  $\mathbf{L}$  и такая скалярная функция  $R(\mathbf{L})$  её элементов, что условия (27) эквивалентны соответствующим условиям для  $R(\mathbf{L})$ ,

$$R(\mathbf{L}) \left\{ \begin{array}{l} > \\ < \\ = \end{array} \right\} \iff \lambda_1(\mathbf{L}) \left\{ \begin{array}{l} > \\ < \\ = \end{array} \right\} 1, \quad (28)$$

то  $R(\mathbf{L})$  называется *индикатором потенциального роста* [9, 36].

Существует и единственна ли такая функция  $R(\mathbf{L})$ ? Хорошо известный в демографии пример — *чистая скорость репродукции*

$$R_0(\mathbf{L}) = \rho(\mathbf{F}(\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1}), \quad (29)$$

где  $\rho(\dots)$  обозначает спектральный радиус соответствующей матрицы [19; 21, с. 126; 24; 34], — удовлетворяет формальным условиям (28) и имеет определённый демографический смысл, отвечающий содержанию термина.

Единственности же нет по определению, так как произведение  $R(\mathbf{L})$  с любым таким же положительным индикатором  $\phi(\mathbf{L})$  (включая сам  $R(\mathbf{L})$ ), для которого справедливы условия эквивалентности (28), снова удовлетворяет определению;  $\phi(\mathbf{L}) = R_0(\mathbf{L})$  снова даёт пример. Однако разумная интерпретация снижает произвол в выборе конкретного индикатора потенциального роста, как это имеет место в случае с  $R_0$  (29).

Простое решение задачи индикатора потенциального роста для матрицы Ле-сли (2)

$$R(\mathbf{L}) = b_1 + s_1 b_2 + s_1 s_2 b_3 + \dots + s_1 s_2 \dots s_{n-1} b_n \quad (30)$$

давно известно [11, 32, 35] и имеет прозрачный смысл, совпадающий с  $R_0(\mathbf{L})$ . Если  $p(\lambda; \mathbf{L})$  обозначает монический характеристический полином (с коэффициентом 1 при старшей степени  $\lambda$ ) матрицы  $\mathbf{L}$  (2), то  $R(\mathbf{L})$  (30) можно записать как

$$R(\mathbf{L}) = 1 - p(\lambda = 1; \mathbf{L}) \quad (31)$$

и обобщить в таком виде для всякой матрицы Лефковича (6) [10].

При обобщении формулы (31) на общий случай матрицы (7) и вычислении  $R(\mathbf{L})$  в явном виде вновь полезным оказывается граф жизненного цикла. С его помощью удаётся ввести в матрицы привычные для орграфов понятия пути и цикла [6, 38].

**Определение.** Если

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

путь (длины  $q - 1$ ) в орграфе  $\Gamma(\mathbf{A})$ , ассоциированный с матрицей  $\mathbf{A}$ , то произведение её элементов, отвечающих пути  $\underset{\rightarrow}{p}$ , называется *путём в матрице  $\mathbf{A}$* :

$$\mathbf{A}[\underset{\rightarrow}{p}] = a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \dots a_{i_{q-1} i_q}. \quad (32)$$

Аналогичное произведение, когда путь представляет собой цикл

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

(длины  $q$ ) в орграфе  $\Gamma(\mathbf{A})$ , называется *циклом в матрице  $\mathbf{A}$* :

$$\mathbf{A}[\underset{\rightarrow}{c}] = a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \dots a_{i_{q-1} i_q} a_{i_q i_1}. \quad (32^\circ)$$

Когда в наборе  $i_1, i_2, \dots, i_q$  все числа различны, т. е. когда соответствующие путь и цикл являются *простыми* в  $\Gamma(\mathbf{A})$ , отвечающие им путь и цикл в матрице  $\mathbf{A}$  тоже называются *простыми*.

Оригинальные определения (32) были сформулированы в [38] для правила  $i \rightarrow j$  в выборе направления дуги орграфа, отвечающей элементу  $a_{ij} \neq 0$ , но в наших приложениях удобно противоположное правило, потому что тогда оно гарантирует совпадение  $\Gamma(\mathbf{A})$  и графа жизненного цикла. Понятно, как следует реорганизовать индексы в (32) для правила  $j \rightarrow i$ . Поскольку речь идёт о произведениях, для путей и циклов в матрице логично использовать термин «порядок» вместо термина «длина». Справедлива следующая теорема.

**Теорема (об индикаторе потенциального роста [3, 9]).** Пусть  $\mathbf{L}$  — неразложимая проекционная матрица размера  $n \times n$  строения (7). Тогда индикатор потенциального роста со свойством (28) задаётся выражением

$$\begin{aligned} R(\mathbf{L}) &= 1 - p(1; \mathbf{L}) = \\ &= 1 + (b_1 + r_1 - 1) \prod_{h=2}^n (1 - r_h) + \sum_{k=2}^n \sum_{\underset{\rightarrow}{c_k}} \left[ \mathbf{L}[\underset{\rightarrow}{c_k}] \prod_{j \in \Omega(\underset{\rightarrow}{c_k})} (1 - r_j) \right], \end{aligned} \quad (33)$$

где  $\underset{\rightarrow}{c_k}$  — любой простой цикл длины  $k$  в ассоциированном орграфе  $\Gamma(\mathbf{L})$ , а  $\Omega(\underset{\rightarrow}{c_k}) = \{1, 2, \dots, n\} \setminus N[\underset{\rightarrow}{c_k}]$  обозначает множество узлов графа, не принадлежащих циклу  $\underset{\rightarrow}{c_k}$  (произведение по пустому набору сомножителей полагается равным 1).

Теорема сводит вычисление индикатора потенциального роста к перечислению всех простых циклов в графе жизненного цикла, которые на самом деле (для строения (7)) все сконцентрированы в его репродуктивном ядре. В примере с вейником *C. canescens* (см. рис. 2, матрицы (15)–(17)) имеется семь циклов и, поскольку все  $r_j$  нулевые, формула (33) даёт

$$R(\mathbf{L}) = 1 - p(1; \mathbf{L}) = (af + ch) + (bfg + dfm + dhn + efp + ehq). \quad (34)$$

Более сложные конструкции (7) приводят к более изошрённым функциям  $R(\mathbf{L})$ , явный вид которых можно установить с помощью компьютерной алгебры, используя лишь левую часть формулы (33).

**Замечание.** Каждый репродуктивный цикл в графе жизненного цикла содержит ровно одну дугу с параметром рождаемости, которая исходит из узла, обозначающего статус родителя, и заходит в узел 1. Это значит, что если матрица  $\mathbf{T}$  задана, то индикатор потенциального роста представляет собой сумму,  $R(\mathbf{T} + \mathbf{F}) = R(\mathbf{T} + \mathbf{0}) + R_{\mathbf{T}}(\mathbf{b})$ , постоянной части и переменной линейной функции,  $R_{\mathbf{T}}(\mathbf{b})$ , от неизвестных параметров  $\mathbf{b} = (b_r, \dots, b_n)$ . В примере с *C. canescens* (34)  $\mathbf{b} = (a, b, c, d, e)$ ,  $R(\mathbf{T} + \mathbf{0}) = 0$  и  $R(\mathbf{L}) = R_{\mathbf{T}}(\mathbf{b})$ .

Если наряду с задачей (21) рассмотреть задачу

$$\lambda_1 \rightarrow \max_{\mathbb{B}} \{R(b_r, \dots, b_n)\} \quad (35)$$

при тех же самых ограничениях (19), (20), то получаем стандартную задачу *линейного программирования*, про которую всегда известно, что решение достигается в некоторой вершине  $V_R$  многоугольника  $\mathbb{B}$  [4, п. 11.4-1]. В вырожденном случае, когда максимальные значения  $R(V_j)$  равны у нескольких вершин  $V_j$ , они совпадают и в каждой точке выпуклой оболочки, натянутой на эти вершины [4, п. 11.4-1].

Вычисление линейной функции технически проще, и проверка значений  $R(\mathbf{V})$  в каждой из вершин многоугольника  $\mathbb{B}$  обнаруживает максимум  $R(V_R)$ . Сравнение с 1 устанавливает тогда, возможен ли вообще рост данной популяции при заданном наборе данных и экспертных ограничений.

В примере *C. canescens*

$$\max_{\mathbb{B}} R(a, b, c, d, e) = R(V_R) = 1,0654 > 1$$

[36, табл. 2] и максимум достигается в вершине  $V_R = (354/233, 2, c = 0, 2, 2)$  шестнадцатигульника  $\mathbb{B}$ . Это значит, что наблюдаемая популяция действительно обладала потенциалом роста в тех специфических условиях среды, где проводились наблюдения. Заметим, что разнообразие вариантов калибровки вне принципа адаптации допускало и величины  $R$  и  $\lambda_1$ , меньшие 1 [36], т. е. убывание модельной популяции. Кроме того, максимумы линейной функции  $R(a, b, c, d, e)$  и нелинейной  $\lambda_1(a, b, c, d, e)$  достигаются в одной и той же точке  $V_R = V_\lambda$  [36, табл. 2], но это совпадение не имеет общего характера (пример несовпадения приведён в приложении Б).

Допустим, нужно проверить какие-либо экспертные гипотезы относительно репродуктивных вкладов стадий, выраженные в виде неравенств с участием неизвестных коэффициентов, например гипотезу неубывания коэффициента репродукции с ростом номера стадии

$$b_r \leq b_{r+1} \leq \dots \leq b_n \quad (36)$$

или/и аналогичного неубывания репродуктивных вкладов стадий

$$b_r x_r(0) \leq b_{r+1} x_{r+1}(0) \leq \dots \leq b_n x_n(0). \quad (37)$$

Тогда решение задачи линейного программирования (35) с дополнительными ограничениями типа (36) или/и (37) однозначно выявляет достоверность гипотезы при имеющихся данных и наблюдаемом росте популяции: если решение задачи  $R(V_R) > 1$ , то гипотеза верна, в противном случае — ошибочна.

## Заключение

Проекционная матрица  $\mathbf{L}$  моделей динамики популяций с обобщённой стадийной структурой поддаётся точной калибровке по данным типа «идентифицированные особи», но сохраняет неопределённость в стадийно-специфических коэффициентах репродукции, когда родительские особи неизвестны. Неопределённость устраняется, если принять принцип адаптации: наблюдаемое количество потомков есть результат распределения неизвестных коэффициентов, максимизирующего доминантное собственное число  $\lambda_1(\mathbf{L})$ . Тогда калибровка  $\mathbf{L} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$  по эмпирическим данным типа «идентифицированные особи с неопределёнными родителями» сводится к максимизации  $\lambda_1(\mathbf{L})$  при фиксированной матрице переходов  $\mathbf{T}$  и ограничениях на матрицу плодовитости  $\mathbf{F}$ , вытекающих из данных и экспертного знания. Ограничения определяют многоугольник в положительном конусе неизвестных параметров, и решение задачи достигается в одной из вершин многоугольника.

Индикатор потенциального роста представляет собой линейную функцию от коэффициентов репродукции, которая в обозримых случаях вычисляется по циклам графа жизненного цикла, а в более сложных — с помощью компьютерной алгебры. Максимизация индикатора потенциального роста на том же множестве ограничений является задачей линейного программирования; её решение тоже достигается в одной из вершин, причём эта вершина может совпадать или не совпадать с решением нелинейной задачи.

Вместе с принципом адаптации, индикатор потенциального роста выступает надёжным инструментом проверки экспертных гипотез относительно репродуктивных вкладов разных стадий на совместимость с данными и наблюдаемым ростом популяции.

## Приложение А.

### Гипотетический пример с *C. canescens*

На примере матрицы (16) убедимся, сколь искусственны соотношения между данными и демографическими параметрами, которые обеспечивают нарушение условий (23)/(24). Пусть известно априори, что два из пяти коэффициентов репродукции нулевые, а именно  $a = c = 0$ . Если вместо данных наблюдений для 2000 г. [36, табл. 1] взять иные значения, например

$$\mathbf{x}(1) = [x_1, \dots, x_6]^T = [288, 104, 26, 104, 17, 35]^T, \quad (\text{A1})$$

то уравнение пополнения (19<sup>C</sup>) сводится к  $4b + 4d + 8e = 288$ , или

$$b + d + 2e = 72, \quad (\text{A2})$$

что означает невероятно большие скорости вегетативного распространения. Если вычислить коэффициенты перехода  $f, g, \dots, p, q$  согласно данным

$$\mathbf{x}(0) = [418, 233, 4, 79, 4, 8]^T$$

и равенству (A1) с должной модификацией, то получим

$$\mathbf{L}_{\text{ah}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b & 0 & d & e \\ f & 0 & & & & \\ 0 & g & 0 & & \mathbf{0} & \\ h & 0 & 0 & 0 & & \\ 0 & m & 0 & n & 0 & \\ 0 & p & 0 & q & 0 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & b & 0 & d & e \\ 1/4 & 0 & & & & \\ 0 & 1/9 & 0 & & \mathbf{0} & \\ 1/4 & 0 & 0 & 0 & & \\ 0 & 1/18 & 0 & 1/18 & 0 & \\ 0 & 1/9 & 0 & 1/9 & 0 & 0 \end{bmatrix}. \quad (\text{A3})$$

Перронов корень  $\mathbf{L}_{\text{ah}}$  имеет вид

$$\lambda_1(b, d, e) = \left( \frac{b + d + 2e}{36} \right)^{1/3} = \sqrt[3]{2} \quad \text{для любых } (b, d, e) \in \mathbb{B} = \{b + d + 2e = 72\} \cap \mathbb{R}_+^3, \quad (\text{A4})$$

т. е.  $\lambda_1(b, d, e)$  сохраняет своё значение на всём треугольнике (A2). Соответствующие собственные вектор-столбец и вектор-строка выглядят следующим образом:

$$\mathbf{c} = \left[ 18\sqrt[3]{4}, \frac{9\sqrt[3]{2}}{2}, \frac{1}{2}, \frac{9\sqrt[3]{2}}{2}, \frac{1}{2}, 1 \right]^T, \quad \mathbf{r} = \left[ \sqrt[3]{2}, \frac{b + 72}{18\sqrt[3]{2}}, b, \frac{72 - b}{18\sqrt[3]{2}}, d, e \right].$$

Тогда

$$\langle \mathbf{c}, \mathbf{r} \rangle = \frac{3(b + d + 2e)}{2} = 108.$$

По свойству 4<sup>F</sup>

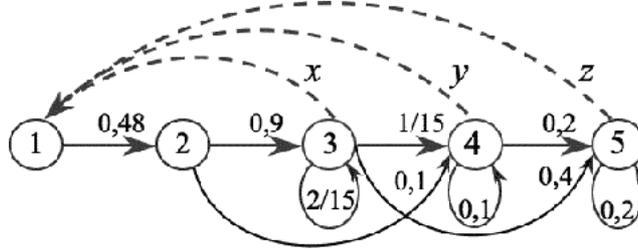
$$\mathbf{grad} \lambda(b, d, e) = \frac{\sqrt[3]{2}[1/2, 1/2, 1]}{108}.$$

Градиент, очевидно, коллинеарен с нормалью к плоскости (A2) в любой точке треугольника  $\mathbb{B}$ .

## Приложение Б. Пример несовпадения решений линейной и нелинейной задачи

Рассмотрим граф жизненного цикла организмов гипотетического вида с пятью стадиями (рис. 4). Пусть

$$\mathbf{x}(0) = [25, 10, 30, 10, 15]^T, \quad \mathbf{x}(1) = [110, 12, 13, 4, 17]^T,$$

Рис. 4. Гипотетический граф жизненного цикла типа рис. 1,  $v$  из пяти стадий

так что

$$\mathbf{x}(1) = \mathbf{L}\mathbf{x}(0) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & x & y & z \\ 12/25 & 0 & & & \\ 0 & 9/10 & 2/15 & \mathbf{0} & \\ 0 & 1/10 & 1/15 & 1/10 & \\ 0 & 0 & 2/5 & 1/5 & 1/5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 25 \\ 10 \\ 30 \\ 10 \\ 15 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 110 \\ 12 \\ 13 \\ 4 \\ 17 \end{bmatrix}. \quad (\text{Б1})$$

Тогда равенство  $30x + 10y + 15z = 110$  определяет треугольник

$$6x + 2y + 3z = 22 \quad (\text{Б2})$$

в сечении ортанта  $\mathbb{R}_+^3$  двумерной плоскостью, а ограничения

$$0 \leq x, y, z \leq 6 \quad (\text{Б3})$$

превращают его в пятиугольник (см. рис. 3 с переобозначением осей) с вершинами

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} 11/3 & 0 & 0 \\ 5/3 & 6 & 0 \\ 0 & 6 & 10/3 \\ 0 & 2 & 6 \\ 2/3 & 0 & 6 \end{pmatrix}.$$

Максимум  $\lambda_1(x, y, z) = 1,2119$  достигается в вершине  $V_\lambda = V_3 = (11/3, 0, 0)$  (см. рис. 3).

Согласно (33) индикатор потенциального роста имеет вид

$$R(x, y, z) = \frac{972x + 176y + 530z + 1175}{3125},$$

причём максимум  $R(x, y, z) = 1,6010$  достигается в вершине  $V_R = (2/3, 0, 6)$ .

## 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] Корн Г., Корн Т. Справочник по математике для научных работников и инженеров. — М.: Наука, 1973.
- [5] Логофет Д. О. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительной структурами // Журн. общ. биол. — 1991. — Т. 52, № 6. — С. 793—804.
- [6] Логофет Д. О. Пути и циклы в орграфе как инструменты характеристики некоторых классов матриц // Докл. РАН. — 1999. — Т. 367, № 3. — С. 295—298.
- [7] 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.
- [8] Логофет Д. О. Свирижевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биол. — 2010. — Т. 71, № 1. — С. 30—40. — <http://elementy.ru/genbio/synopsis?artid=292>.
- [9] Логофет Д. О., Белова И. Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундамент. и прикл. мат. — 2007. — Т. 13, вып. 4. — С. 145—164.
- [10] Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Мат. моделирование. — 2002. — Т. 14, № 10. — С. 116—126.
- [11] Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
- [12] Уланова Н. Г., Белова И. Н., Логофет Д. О. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно // Журн. общ. биол. — 2008. — Т. 69, № 6. — С. 478—494.
- [13] Уланова Н. Г., Демидова А. Н. Популяционная биология вейника седеющего (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth) на вырубках ельников южной тайги // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 2001. — Т. 106, № 5. — С. 51—58.
- [14] Уланова Н. Г., Демидова А. Н., Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Структура и динамика ценопопуляции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биол. — 2002. — Т. 63, № 6. — С. 509—521.
- [15] Фихтенгольц Г. М. Курс дифференциального и интегрального исчисления. Т. 1. — М.: Наука, 1970.
- [16] Аксакава Р. Н., Burgman M. A., Ginzburg L. R. Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises Using RAMAS EcoLab 2.0. — Sunderland: Sinauer, 1999.
- [17] Bernardelli H. Population waves // J. Burma Research Soc. — 1941. — Vol. 31. — P. 1—18.
- [18] Brewster-Geisz K. K., Miller T. J. Management of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: implications of a stage-based model // Fish. Bull. — 2000. — Vol. 98. — P. 236—249.
- [19] De Camino-Beck T., Lewis M. A. On net reproductive rate and the timing of reproductive output // Am. Naturalist. — 2008. — Vol. 172, no. 1. — P. 128—139.

- [20] Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. — Sunderland: Sinauer, 1989.
- [21] Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. — Sunderland: Sinauer Associates, 2001.
- [22] Csetenyi A. I., Logofet D. O. Leslie model revisited: Some generalizations for block structures // *Ecological Modelling*. — 1989. — Vol. 48. — P. 277–290.
- [23] Cull P., Vogt A. The periodic limits for the Leslie model // *Math. Biosci.* — 1974. — Vol. 21. — P. 39–54.
- [24] Cushing J. M., Yicang Z. The net reproductive value and stability in matrix population models // *Natural Resources Modeling*. — 1994. — Vol. 8. — P. 297–333.
- [25] Geramita J. M., Pullman N. J. *An Introduction to the Application of Nonnegative Matrices to Biological Systems* // Kingston, Ontario, Canada: Queen's Univ., 1984. — (Queen's Papers Pure Appl. Math.; Vol. 68).
- [26] 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.
- [27] Hansen P. E. Leslie matrix models: A mathematical survey // *Papers on Mathematical Ecology*. I / A. I. Csetenyi, ed. — Budapest: Karl Marx Univ. of Economics, 1986. — P. 54–106.
- [28] Harary F., Norman R. Z., Cartwright D. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. — New York: Wiley, 1965.
- [29] Horn R. A., Johnson C. R. *Matrix Analysis*. — London: Cambridge Univ. Press, 1990.
- [30] Impagliazzo J. *Deterministic Aspects of Mathematical Demography: An Investigation of Stable Population Theory Including an Analysis of the Population Statistics of Denmark*. — Berlin: Springer, 1985. — (Biomathematics; Vol. 13).
- [31] Leĭkovitch L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*. — 1965. — Vol. 21. — P. 1–18.
- [32] Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika*. — 1945. — Vol. 33. — P. 183–212.
- [33] Lewis E. G. On the generation and growth of a population // *Sankhya: The Indian J. Statistics*. — 1942. — Vol. 6. — P. 93–96.
- [34] Li C.-K., Schneider H. Application of Perron–Frobenius theory to population dynamics // *J. Math. Biol.* — 2002. — Vol. 44. — P. 450–462.
- [35] Logofet D. O. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. — Boca Raton: CRC Press, 1993.
- [36] Logofet D. O. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // *Ecological Modelling*. — 2008. — Vol. 216. — P. 217–228.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] Romanovsky V. Un théorème sur les zeros des matrices non négatives // *Bull. Soc. Math. France*. — 1933. — Vol. 61. — P. 213–219.
- [40] Salguero-Gómez R., Casper B. B. Keeping plant shrinkage in the demographic loop // *J. Ecology*. — 2010. — Vol. 98, no. 2. — P. 312–323.

- [41] Salguero-Gómez R., de Kroon H. Matrix projection models meet variation in the real world // *J. Ecology*. — 2010. — Vol. 98. — P. 250–254.
- [42] Seneta E. *Non-Negative Matrices and Markov Chains*. — New York: Springer, 1981.
- [43] 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.

