Лекция 5[1]

Дискретная модель динамики возрастной структуры популяции. Модель Лесли.

§ 1. Основные постулаты модели

В жизненном цикле любого организма можно выделить либо несколько стадий развития, как, например, у насекомых, либо несколько возрастных ступеней (групп), определяемых в некоторых единицах времени, например, в годах с момента рождения. Тогда популяция естественно распадается на некоторое число возрастных групп. Способ разбиения популяции на возрастные группы, как правило, определяется биологическими особенностями организмов, а также спецификой рассматриваемой задачи. Простейшие постулаты относительно взаимозависимости численностей возрастных групп приводят к так называемой *модели Лесли*[2].

Пусть популяция разбита на n возрастных групп и $x_i(t)$ означает численность i-й возрастной группы ($i = 1, 2, ..., n$)) если не учитывается разделение по полу, и численность самок i-й группы, если разделение по полу существенно для рассматриваемой популяции. Время t отсчитывается в дискретные моменты времени, совпадающие с моментами перехода из одной возрастной группы в следующую. Предположим, что функции рождаемости $B_i(x_1, x_2, ..., x_n)$, показывающие численность потомства (или новорожденных самок) i-й

---

[1] В тексте лекции изображение  используется для указания на необходимость выполнить самостоятельно доказательство или проверку того или иного утверждения.

[2] В честь физиолога по образованию и математика-самоучки Патрика Холта Лесли, Patrick Holt Leslie. По общему мнению, именно он впервые познакомил биологов и демографов с матричной алгеброй. Основные результаты Лесли изложены в работах:

Leslie P.H. On the use matrices in certain population dynamics, *Biometrica*, **33**(3), 1945, pp. 183–245.

Leslie P.H. Some further onthe use of matrices in population mathematics, *Biometrica*, **35**, 1948, pp. 213–245.

возрастной группы, представляет собой линейные функции численности данной возрастной группы:

$$B_i(x_1, x_2, ..., x_n) = b_i x_i, \quad i = 1, 2, ..., n, \tag{1}$$

с неотрицательными коэффициентами b_i – коэффициентами рождаемости (разумеется, $b_i = 0$ лишь в случае, если i-ая возрастная группа не оставляет потомства). Тогда численность начальной возрастной группы, складывающаяся из потомства всех возрастных групп, будет описываться соотношением:

$$x_i(t+1) = \sum_{i=1}^{n} b_i x_i(t). \tag{2}$$

Предположим, что функции $S_i(x_1, x_2, ..., x_n)$, описывающие переход из i-й возрастной группы в $(i+1)$-ю группу, также является линейной функцией численности i-й возрастной группы:

$$S_i(x_1, x_2, ..., x_n) = s_i x_i, \quad i = 1, 2, ..., n-1, \tag{3}$$

где коэффициенты s_i $(0 < s_i \leq 1)$ показывают, какая доля особей i-й группы доживет до следующего, $(i+1)$-го возраста. Из последней возрастной группы все особи выбывают за счет гибели, т.е. только $s_n = 0$. Назовем коэффициенты s_i коэффициентами выживаемости. Тогда для всех групп, начиная со второй, выполняются соотношения:

$$x_i(t+1) = s_i x_i(t), \quad i = \overline{1, n-1}. \tag{4}$$

Постулаты (1) и (3) означают, что мы не учитываем изменчивость параметров в зависимости от условий среды (в частности, в случае стационарной среды) и пренебрегаем влиянием численности популяции на рождаемость и смертность.

Соотношение (2) называют *уравнением рождаемости*, а соотношения (4) – *уравнениями выживаемости.*

Система уравнений (2) и (3) при $t = 0, 1, 2, ...$ описывает динамику возрастной структуры популяции и называется **моделью Лесли**. Система включает n линейных разностных уравнений 1-го порядка с постоянными коэффициентами. Ее можно записать в матричном виде. Если через $X(t)$ обозначить вектор-столбец, координатами которого являются численности всех возрастных групп,

$$X(t) = (x_1(t), x_2(t), ..., x_n(t))',$$

(здесь и далее символ $'$ указывает на транспонирование вектора), то из соотношений (2) и (4) следует уравнение:

$$X(t+1) = LX(t), \tag{5}$$

где L – квадратная матрица порядка $n \times n$ и имеет вид

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \tag{6}$$

Матрицу L называют **матрицей Лесли**.

Решение, соответствующее начальному распределению численностей $X(0)$ (начальной возрастной структуре), может быть записано в виде

$$X(t) = L^t X(0),$$

где L^t – степень матрицы L.

Матрица L определяет линейный оператор в n-мерном эвклидовом пространстве, которую также будем называть *оператором Лесли*. Поскольку величины $x_i(t)$ имеют смысл численностей, они неотрицательны, и нас будет интересовать действие оператора Лесли в положительном ортанте P^n n-мерного пространства. Так как все элементы матрицы L неотрицательны (такую матрицу называют неотрицательной), то ясно, что любой вектор положительного ортанта не выводится оператором Лесли за его пределы, т. е. траектория $X(t)$ $(t = 1, 2, ...)$ остается в P^n.

Все свойства модели Лесли вытекают из неотрицательности матрицы L и ее специальной структуры. Асимптотическое поведение решений уравнения (5), существенно связано со спектральными свойствами матрицы L, и, в частности, зависит от свойств ее собственных значений (множество всех собственных чисел матрицы, записанных с учетом их кратности, называется *спектром матрицы*).

§ 2. Свойства матрицы Лесли

Прежде всего заметим, что не уменьшая общности, можно считать величину коэффициента рождаемости b_n последней возрастной группы отличной от 0. Действительно, пусть $b_n = 0$, а также, более того, b_k – последний ненулевой элемент в строке рождаемостей, т. е.

$$b_k > 0,\ b_{k+1} = ... = b_n = 0.$$

Тогда система (5) распадается на две системы, первая из которых описывает динамику первых k возрастных групп, а вторая – динамику последующих $(n-k)$ групп. Причем первая k-мерная система будет иметь вид (5) с матрицей

$$\tilde{L} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{k-1} & b_k \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & s_{k-1} & 0 \end{pmatrix},$$

а вторая $(n-k)$-мерная система будет иметь вид:

$$\begin{aligned} &x_{k+1}(t+1) = s_k x_k(t), \\ &x_{k+2}(t+1) = s_{k+1} x_{k+1}(t), \\ &\dots\dots\dots\dots \\ &x_n(t+1) = s_{n-1} x_{n-1}(t), \end{aligned}$$

или же

$$x_{k+j}(t+1) = s_k s_{k+1} ... s_{n-1}(t-j), \quad j = \overline{1, n-k}.$$

Первая система уравнений, очевидно, отделяется и может быть исследована независимо от второй. Динамика $(n-k)$ последних возрастных групп будет определена после подстановки решений первой системы во вторую. Таким образом, наличие нулевых элементов рождаемости в последних возрастных группах приводит просто к уменьшению размерности исследуемой системы уравнений. Поскольку число возрастных групп n произвольно, то предположение не уменьшает общности рассмотрения. Биологический смысл приведенного выше рассуждения заключается в том, что численности особей, находящихся в *пострепродуктивной фазе* развития, не влияет на динамику численности «младших» (*репродуктивных* и *пререпродуктивных*) возрастных групп. Поэтому динамику последних можно изучать отдельно. Если же динамика численности пострепродуктивных особей представляет интерес, то нахождение соответствующего решения при известных коэффициентах выживания s_j не представляет затруднений.

$\surd$ Итак, далее будем считать, что $b_n \neq 0$. Это условие соответствует тому, что в качестве n выступает не максимально возможный, а наибольший репродуктивный возраст особей.

Характеристическое уравнение матрицы L имеет вид:

$$|L - \lambda E| = 0 \quad \Leftrightarrow \quad P(\lambda) = |\lambda E - L| = 0,$$

где E – единичная матрица размерности $n \times n$.

Раскрывая определитель, можно получить характеристическое уравнение матрицы Лесли в виде:

$$P(\lambda) = \lambda^n - b_1\lambda^{n-1} - b_2 s_1 \lambda^{n-2} - \ \dots \ - b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1} = 0. \quad (7)$$

Так как $b_n \neq 0$ и $s_i > 0, \ i = \overline{1, n-1}$, то уравнение (7) не имеет решения $\lambda = 0$. А, так как $|L| = P(0) \neq 0$, то матрица Лесли является невырожденной.

Докажем следующее утверждение относительно корней характеристического уравнения (7) (собственных значений матрицы L).

Утверждение 1. *Уравнение (7) имеет единственный простой положительный корень $\lambda = \lambda^*$, а для остальных корней справедливо следующее неравенство $|\lambda_j| \leq \lambda^*$.*

Доказательство. Так как уравнение (7) не имеет корня, равного нулю, то после деления обеих его частей на λ^n получим равносильное ему уравнение:

$$\frac{b_1}{\lambda} + \frac{b_2 s_1}{\lambda^2} + \ \dots \ + \frac{b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1}}{\lambda^n} = 1. \quad (8)$$

учитывая, что $b_i \geq 0, s_i > 0, \ i = \overline{1, n-1}, \ b_n > 0$, нетрудно установить, что функция

$$Q(\lambda) = \frac{b_1}{\lambda} + \frac{b_2 s_1}{\lambda^2} + \ \dots \ + \frac{b_n s_1 s_2 \dots s_{n-1}}{\lambda^n} \quad (9)$$

при $\lambda > 0$ является непрерывной и удовлетворяет следующим условиям:

$$Q(\lambda) > 0, \quad Q'\lambda) < 0,$$

и, кроме того,

$$\lim_{\lambda\to 0+} Q(\lambda) = +\infty, \qquad \lim_{\lambda\to+\infty} Q(\lambda) = 0.$$

Для строго убывающей функции с множеством значений $E(Q) = (0;+\infty)$ существует единственное значение $\lambda = \lambda^* > 0$, для которого $Q(\lambda^*) = 1$, а значит, и $P(\lambda^*) = 0$. Итак, первая часть утверждения доказана.

Далее будем считать, что в последовательности корней уравнения (7) $\lambda_1, \lambda_2, ..., \lambda_n$ первый корень $\lambda_1 = \lambda^*$ (максимальное собственное значение матрицы L), тогда остальные корни $\lambda_j, j = \overline{2, n}$, являются отрицательными и/или комплексно-сопряженными. Для корня λ^* и произвольного λ_j $(j \geq 2)$ имеем:

$$Q(\lambda^*) = 1 \quad \text{и} \quad Q(\lambda_j) = 1.$$

Корень λ_j можно представить в виде

$$\lambda_j = e^{\alpha_j + \mathrm{i}\beta_\mathrm{j}} = e^{\alpha_j}(\cos\beta_j + \mathrm{i}\sin\beta_\mathrm{j}),$$

причем $\beta_j \neq 2\pi k$ ни при каком целом k (иначе λ_j было бы положительным). Так как

$$\lambda_j^{-k} = e^{-k\alpha_j}(\cos k\beta_j - \mathrm{i}\sin k\beta_j), \quad k = \overline{1, n},$$

то для $Q(\lambda_j)$ будем иметь:

$$Q(\lambda_j) =$$

$$= \left(b_1 e^{-\alpha_j}\cos\beta_j + b_2 s_1 e^{-2\alpha_j}\cos 2\beta_j + ... + b_1 s_1 s_2 ... s_{n-1} e^{-n\alpha_j}\cos n\beta_j\right) -$$

$$-\mathrm{i}\left(\mathrm{b_1 e^{-\alpha_j}\sin\beta_j + b_2 s_1 e^{-2\alpha_j}\sin 2\beta_j + ... + b_1 s_1 s_2 ... s_{n-1} e^{-n\alpha_j}\sin n\beta_j}\right) =$$

$$= 1.$$

Откуда следует

$$b_1 e^{-\alpha_j}\cos\beta_j + b_2 s_1 e^{-2\alpha_j}\cos 2\beta_j + ... + b_1 s_1 s_2 ... s_{n-1} e^{-n\alpha_j}\cos n\beta_j = 1.$$

Учитывая, что $\cos k\beta_j \leq 1, \ \forall k$, получим

$$b_1 e^{-\alpha_j} + b_2 s_1 e^{-2\alpha_j} + ... + b_1 s_1 s_2 ... s_{n-1} e^{-n\alpha_j} \geq 1.$$

Но так как левая часть неравенства равна $Q(e^{\alpha_j}) = Q(|\lambda_j|)$ и $Q(\lambda^*) = 1$, то будем иметь

$$Q(|\lambda_j|) \geq 1 = Q(\lambda^*).$$

Отсюда учитывая свойство убывания функции $Q(\lambda)$, получим $|\lambda_j| \leq \lambda^*$, что и доказывает вторую часть утверждения. □

Надо заметить, что доказанные свойства собственных значений матрицы L следуют из известной в теории матриц теоремы Перрона-Фробениуса для неотрицательных и неразложимых[3] матриц.

Теорема Перрона – Фробениуса [2]. *Неразложимая неотрицательная матрица A всегда имеет положительное характеристическое число r, которое является простым корнем характеристического уравнения. Модули всех других характеристических чисел не превосходят числа r. «Максимальному» характеристическому числу r соответствует собственный вектор z с положительными координатами.*

Если при этом A имеет h характеристических чисел $\lambda_1 = r$, $\lambda_2, \ldots, \lambda_h$, по модулю равных r, то эти числа все различны между собой и являются корнями уравнения $\lambda^h - r^h = 0$.

Отметим без доказательства, что условие $b_n \neq 0$ является необходимым и достаточным условием неразложимости матрицы Лесли. Поэтому матрица Лесли удовлетворяет требуемому для применимости теоремы Перрона – Фробениуса условию неразложимости[4].

§ 3. Представление решения уравнения (5) в виде линейной комбинации собственных векторов матрицы Лесли

Рассмотрим случай, когда матрица Лесли L имеет простую структуру, т. е. имеет ровно n линейно-независимых собственных

[3] **Неразложимая** матрица никакой перестановкой строк и соответствующих столбцов не может быть приведена к виду $\begin{pmatrix} A & 0 \\ C & B \end{pmatrix}$, где A и B – квадратные блоки.

[4] Понятие неразложимости матрицы может быть сформулировано на языке графов, которые отражают расположение ненулевых элементов матрицы. Неразложимость матрицы эквивалента сильной связности соответствующего графа ([3], с. 57).

векторов. Поскольку собственные вектора, соответствующие различным собственным значениям, линейно независимы, то простая структура имеет место, если собственные значения матрицы различны. Для матрицы Лесли можно показать, что единичная кратность всех собственных значений является необходимым и достаточным условием простой структуры ([3] с. 59).

В предположении простоты структуры матрицы Лесли, раз у нее отсутствуют кратные собственные значения, можно показать, что решение уравнения (5) имеет вид:

$$X(t) = \sum_{i=1}^{n} c_i a^i \lambda_i^t, \tag{8}$$

где λ_i – собственные значения матрицы $L, i = \overline{1, n}$; a^i – собственный вектор-столбец, соответствующий собственному значению λ_i; c_i – постоянные, значения которых зависят от начального распределения $X(0)$, причем

$$X(0) = \sum_{i=1}^{n} c_i a^i. \tag{9}$$

Обозначим через A матрицу, составленную из собственных вектор-столбцов матрицы Лесли $L: \ A = (a_1, a_2, ..., a_n)$. Тогда

$$c = (c_1,\, c_2,\, \ldots,\, c_n)' = A^{-1} X(0).$$

Заметим, что строки обратной матрицы A^{-1} являются собственными вектор-строками матрицы L.

Решая уравнение $La^i = \lambda_i a^i$, можно показать, что координаты собственного вектора a^i, определяются следующим образом:

$$a^i = \left(1,\ \frac{s_1}{\lambda_i},\ \frac{s_1 s_2}{\lambda_i^2},\ \ldots,\ \frac{s_1 s_2 \ldots s_{n-1}}{\lambda_i^{n-1}}\right)'. \tag{10}$$

Очевидно, что вектор a^1, соответствующий максимальному собственному значению $\lambda_1 = \lambda^* > 0$, имеет положительные координаты.

Зная начальное возрастное распределение $X(0)$, коэффициенты c_i в (8) могут быть найдены по формуле

$$c_i = y^i X(0), \tag{11}$$

где y^i – собственный вектор-строка, соответствующий собственному значению λ_i матрицы L, и такой, что $y^i a^i = 1$.

Найдя собственную вектор-строку $y^1 = (y_1, y_2, ..., y_n)$ из условий:

$$y^1 L = \lambda_1 y^1, \ \ y^1 a^1 = 1,$$

$$a^1 = \left(1, \ \frac{s_1}{\lambda_1}, \ \frac{s_1 s_2}{\lambda_1^2}, \ \ldots, \ \frac{s_1 s_2 \ldots s_{n-1}}{\lambda_1^{n-1}}\right)',$$

можно показать, что $c_1 > 0$ при $X(0) \neq \mathbf{0}$.

Формула (8) позволяет вычислить возрастное распределение $X(t)$ на любом шаге t и при любом начальном распределении $X(0)$, а также исследовать асимптотическое поведение траекторий уравнения (5) при $t \to +\infty$, т. е. исследовать предел:

$$\lim_{t \to +\infty} X(t) = \lim_{t \to +\infty} L^t X(0). \tag{12}$$

Очевидно, при больших значениях t поведение решения определяют доминирующие слагаемые ряда (8). А так как λ^* является максимальным положительным собственным значением, то доминирующими будут слагаемые, соответствующие тем λ_i, для которых выполнено условие $|\lambda_i| = \lambda^*$.

Количество собственных значений матрицы L, по модулю совпадающих с максимальным собственным значением λ^*, называют ее *индексом импримитивности.*

Если индекс импримитивности матрицы L равен 1, т. е. для собственных значений матрицы L имеет место следующее:

$$|\lambda_i| < \lambda^*, \ i = 2, 3, ...n, \tag{13}$$

то такую матрицу называют *примитивной.*

Для того, чтобы выяснить, является ли некоторая матрица B примитивной, можно воспользоваться следующим общим критерием.

Критерий примитивности матрицы [2]. *Матрица* $B = \|b_{i,j}\|_{i,j=\overline{1,n}}$ *является примитивной, если наибольший общий делитель чисел*

$$n - n_1, n_1 - n_2, ..., \ n_{q-1} - n_q$$

равен единице, т. е.

$$НОД(n - n_1, n_1 - n_2, ..., \ n_{q-1} - n_q) = 1,$$

где $n > n_1 > n_2 > \ \ldots \ > n_q$ *– степени всех ненулевых членов характеристического многочлена матрицы* L.

Заметим, что наибольший общий делитель чисел, указанных в критерии, равен *индексу импримитивности* h матрицы B [2], т. е.:

$$h = \text{НОД}(n - n_1, n_1 - n_2, ..., \ n_{q-1} - n_q) \tag{14}$$

На основе общего критерия можно получить простой критерий примитивности именно матрицы Лесли, который удобно применять при исследовании асимптотического поведения решения уравнения (5).

Матрица L является примитивной тогда и только тогда, когда

$$\text{НОД}(n_1, n_2, ..., n_{k-1}, n_k) = 1,$$

где n_i $(i = 1, 2, ..., k)$ – номера тех возрастных групп, которые оставляют потомство, т. е. $b_{n_i} \neq 0$.

Для матрицы Лесли L ее индекс импримитивности равен:

$$h = \text{НОД}(n_1, n_2, ..., n_{k-1}, n_k).$$

К достаточным условиям примитивности матрицы Лесли можно отнести следующее: если первая возрастная группа или две соседние возрастные группы оставляют потомство, т. е. $b_1 > 0$ или $\exists\ j$: $b_j > 0$, $b_{j+1} > 0$, то матрица Лесли является примитивной.

Сначала выясним, какое качественное поведение решений уравнения (5) возможно в случае примитивной матрицы Лесли.

§ 4. Асимптотическое поведение решений в случае примитивной матрицы Лесли

В случае примитивной матрицы L в решении (8) выделяется одно, первое, слагаемое, которое с течением времени будет заведомо больше, чем вся остальная сумма, т. е.

$$X(t) \approx c_1 a^1 (\lambda^*)^t.$$

При этом решению уравнения (5), удовлетворяющему начальному условию $X(0) = X_0$, ставится в соответствие *предельная возрастная функция*

$$\mathcal{L}(t, X_0) = c_1 (\lambda^*)^t a^1. \tag{15}$$

Асимптотическое поведение решения уравнения (5) зависит от величины λ^*:

$$X(t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} \begin{cases} +\infty, & \text{если } \lambda^* > 1, \\ c_1\, a^1, & \text{если } \lambda^* = 1, \\ \mathbf{0}, & \text{если } \lambda^* < 1. \end{cases} \tag{16}$$

При $\lambda^* > 1$ численность каждой возрастной группы неограниченно растет. При $\lambda^* < 1$ численность каждой возрастной группы стремится к нулю (имеет место вырождение популяции). Если $\lambda^* = 1$, то наблюдается стабилизация возрастной структуры на равновесном уровне

$$X^* = c_1 a^1 = y^1 X(0) a^1. \tag{17}$$

Очевидно, уравнение Лесли (5) всегда имеет нулевое решение (нулевое положение равновесия). Оно является притягивающим (асимптотически устойчивым), если максимальное собственное значение $\lambda^* < 1$. Если же $\lambda^* = 1$, то уравнение (5) имеет еще и ненулевое положение равновесия X^*, которое, вообще говоря, определяется неоднозначно. Координаты X^* зависят от начального возрастного распределения $X(0)$. Таким образом, если равновесие X^* существует, то оно локально устойчиво, асимптотической устойчивости нет.

Можно установить простые правила для оценки максимального собственного значения матрицы L, когда не требуется решать характеристическое уравнение (7).

Используя свойства функции $Q(\lambda)$, можно доказать справедливость следующих заключений:

$$\begin{aligned} R = b_1 + b_2 s_1 + \ \ldots\ + b_n s_1 s_2 \ldots s_{n-1} < 1 \quad &\Rightarrow \quad \lambda^* < 1; \\ R = 1 \quad &\Rightarrow \quad \lambda^* = 1; \\ R > 1 \quad &\Rightarrow \quad \lambda^* > 1. \end{aligned}$$

Величина R служит обобщенным параметром скорости воспроизводства всей популяции, или *репродуктивным числом.*

Вывод. *В случае примитивной матрицы качественное поведение решения модели Лесли определяется асимптотическим поведением соответствующей предельной функции (15). При этом возможна либо стабилизация возрастной структуры популяции на равновесном уровне* ($\mathbf{0}$ *или* X^*), *либо неограниченный рост численности каждой возрастной группы.*

http:// Пример анализа модели в случае примитивной матрицы

§ 5. Асимптотическое поведение решений в случае непримитивной матрицы Лесли

Пусть индекс импримитивности h матрицы L больше 1. При этом матрица L имеет h собственных значений, по модулю совпадающих с λ^*:

$$|\lambda_i| = \lambda^*, \; i = \overline{1, h}.$$

По-прежнему будем считать, что $\lambda_1 = \lambda^*$. В этом случае предельной возрастной функцией, определяющей асимптотическое поведение решения уравнения (5), будет вектор-функция:

$$\mathcal{L}(t, X_0) = \sum_{i=1}^{h} c_i \lambda_i^t a^i = \sum_{i=1}^{h} y^i X_0 \lambda_i^t a^i. \tag{18}$$

Согласно теореме Перрона-Фробениуса, все λ_i, $i = \overline{1, h}$, различны и являются корнями уравнения $\lambda^h - (\lambda^*)^h = 0$. При этом для функции (18) имеем:

$$\mathcal{L}(t+h, X_0) = \sum_{i=1}^{h} c_i \lambda_i^{t+h} a^i = \sum_{i=1}^{h} c_i \lambda_i^t \lambda_i^h a^i = (\lambda^*)^h \sum_{i=1}^{h} c_i \lambda_i^t a^i.$$

Таким образом, получаем

$$\mathcal{L}(t+h, X_0) = (\lambda^*)^h \mathcal{L}(t, X_0). \tag{19}$$

При этом, очевидно,

$$X(t) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} \begin{cases} +\infty, & \text{если } \lambda^* > 1, \\ \mathbf{0}, & \text{если } \lambda^* < 1, \\ \mathcal{L}(t, X_0), & \text{если } \lambda^* = 1. \end{cases} \tag{20}$$

При $\lambda^* > 1$ численность каждой возрастной группы неограниченно растет. При $\lambda^* < 1$ численность каждой возрастной группы стремится к нулю (имеет место вырождение популяции).

Динамика численности возрастных групп. Случай $\lambda^* > 1$.

Динамика численности возрастных групп. Случай $\lambda^* < 1$.

Из (19) видно, если $\lambda^* = 1$, то предельная возрастная функция $\mathcal{L}(t, X_0)$ является периодической с периодом h. Это означает, что в модели Лесли существуют *циклические траектории*, или *циклы*.

Пример. Рассмотрим гипотетическую популяцию, состоящую из $n = 4$ возрастных групп, которые выбраны таким образом, что рождаемость есть только во 2-й и 4-й группах. Пусть коэффициенты рождаемости и смертности таковы, что

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 0 & 8 \\ \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Так как репродуктивное число $R = 1$, то $\lambda^* = 1$. А так как индекс импримитивности $h = \text{НОД}(2, 4) = 2$, то в системе возможны лишь равновесия и циклы длины 2.

Характеристическое уравнение для матрицы L имеет вид:

$$\lambda^4 - \frac{1}{2}\lambda^2 - \frac{1}{2} = 0.$$

Очевидно, $\lambda_1 = \lambda^* = 1, \quad \lambda_2 = -1$. Два других собственных значения равны:

$$\lambda_3 = \frac{\sqrt{2}\,\mathrm{i}}{2}, \qquad \lambda_4 = -\frac{\sqrt{2}\,\mathrm{i}}{2}.$$

Асимтотическое поведение численностей возрастных групп будет описывать предельная вектор-функция:

$$\mathcal{L}(t, X_0) = c_1 \lambda_1^t a^1 + c_2 \lambda_2^t a^2.$$

Собственные вектор-столбцы a^1 и a^2 найдем в соответствии с (10):

$$a^1 = \left(1, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16}\right)', \quad a^2 = \left(1, -\frac{1}{4}, \frac{1}{8}, -\frac{1}{16}\right)'.$$

Решив системы

$$y^j L = \lambda_j y^j, \quad y^j a^j = 1, \quad j = 1, 2,$$

найдем собственные вектор-строки:

$$y^1 = \left(\frac{1}{3}, \frac{4}{3}, \frac{4}{3}, \frac{8}{3}\right), \quad y^2 = \left(\frac{1}{3}, -\frac{4}{3}, \frac{4}{3}, -\frac{8}{3}\right).$$

Коэффициенты c_1 и c_2 зависят от начального распределения $X_0 = X(0)$ и определяются в соответствии с (11).

1. При $X(0) = (16, 4, 2, 1)'$ найдем $c_1 = 16$, $c_2 = 0$. Тогда $\mathcal{L}(t, X_0) = 16a^1 = (16, 4, 2, 1)$. Заметим, что $X(0) \sim a^1$. Всякое распределение численностей, пропорциональное вектору a^1, остается неизменным на каждом шаге времени.

2. При $X(0) = (4, 2, 4, 2)'$ в соответствии с (11):

$$c_1 = y^1 X(0) = \frac{44}{3}, \quad c_2 = y^2 X(0) = -\frac{4}{3}.$$

В результате будем иметь

$$\mathcal{L}(t, X_0) = \frac{1}{12} \begin{pmatrix} 16(11 - (-1)^t) \\ 4(11 + (-1)^t) \\ 2(11 - (-1)^t) \\ 11 + (-1)^t \end{pmatrix}.$$

Очевидно, функция $\mathcal{L}(t, X_0)$ является периодической с периодом, равным $h = 2$. При этом

$$\mathcal{L}(0, X_0) = \left(\frac{40}{3}, 4, \frac{5}{3}, 1\right)', \quad \mathcal{L}(1, X_0) = \left(16, \frac{10}{3}, 2, \frac{5}{6}\right)'. \tag{21}$$

Итак, траектория, начинающаяся с $X(0) = (4, 2, 4, 2)'$, стремится к циклу длины 2 (2-циклу) на векторах (21).

Динамика численности возрастных групп. Притягивающий цикл.

$\square$

Вывод. *В случае непримитивной матрицы качественное поведение решения модели Лесли определяется асимптотическим поведением соответствующей предельной функции (18). При этом,* *если* $\lambda^* = 1$ *существует не только ненулевое равновесие, но и цикл. Координаты вектора-равновесия и векторов, образующих цикл, зависят от вектора* $X(0)$*, описывающего начальное возрастное распределение.*

Литература

1. Братусь А. С. Динамические системы и модели биологии / А. С. Братусь, А. С. Новожилов, А. П. Платонов. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010. 400 с.

2. Гантмахер Ф. Р. Теория матриц / Ф. Р Гантмахер. – М.: Наука, 1988. 548 с.

3. Свирежев Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирежев, Д. О. Логофет. М.: Наука, 1978.