

---

# ПРОБЛЕМЫ КИБЕРНЕТИКИ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ  
А. А. ЛЯПУНОВА

ВЫПУСК 25



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ  
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ  
МОСКВА 1972

## СОДЕРЖАНИЕ

А. А. Л я п у н о в. О кибернетических вопросах биологии . . . . .	5
С. А. Т р е с к о в. О кинетике популяций . . . . .	41
Г. П. К а р е в. О вероятностях вырождения в некоторых моделях популяций . . . . .	55
Л. П. К а м е н щ и к о в. О машинном моделировании эволюционного процесса . . . . .	63
В. В. Б а б к о в. Модель генетической эволюции популяций с пространственной изоляцией (в машинном эксперименте) . . . . .	77
В. А. Г е о д а к я н. О структуре эволюционирующих систем . . . . .	81
Б. С. Ш о р н и к о в. Посемейный анализ распределения полов в потомстве стандартных парок . . . . .	93
Г. В. Д е р я г и н. Статистический метод выявления асимметрий включения метки в пару морфологических неразличимых объектов . . . . .	95
А. П. К о л м о г о р о в. Качественное изучение математических моделей динамики популяций . . . . .	100
О. М. К а л и н и н. О единых математических трактовках в биологической систематике и динамике популяций и о связи диффузии с нелинейными уравнениями . . . . .	107
Л. А. Б а д е п к о, Л. В. И в а н о в а, О. М. К а л и н и н, А. Л. К а ч у р и н, С. Ф. К о л о д я ж и м ы й. Анализ движения агрегатов пресноводной губки . . . . .	119
И. Е. З у б е р, Ю. И. К о л к е р, Р. А. П о л у э к т о в. Управление численностью и возрастным составом популяций . . . . .	129
Б. Г. З а с л а в с к и й. Стохастическая модель роста клеточной популяции . . . . .	139
И. А. Ш в ы т о в. Модель отбора штаммов одноклеточных водорослей в турбидостате с учетом вероятности вырождения . . . . .	153
А. П. Ш а п р о. Некоторые математические модели пищевой конкуренции двух популяций рыб и закон Гаузе . . . . .	161
В. Л. А н д р е е в, А. А. Н а г о р с к и й, А. П. Ш а п р о. Моделирование популяции рыбы с двухлетним жизненным циклом и однократным нерестом . . . . .	167
А. Ф. Б а т и щ е в, В. А. П е р с п е л и ц а. Об одной модели процесса утилизации биологических отходов . . . . .	177
М. В. П р о п п. Структура биогеоценоза и ее моделирование методами теории потоков . . . . .	183
В. М. Р и в и л. О принципе принудительности в процессе эволюции . . . . .	191
М. А. Б е л и к о в а, А. А. Л я п у н о в, Э. П. С т а р о в о й т о в а. Системный подход к математическому моделированию эндокринной системы и системы кровообращения . . . . .	205
А. М. Ф е д о т о в. Течение крови по упругим сосудам . . . . .	217
Т. А. Н е у с ы п и н а, С. Л. П у м п и я с к а я, Л. Я. Ф у к ш а н с к и й. Математическая модель фотопериодизма растений . . . . .	229
Н. М. А м о с о в, Ю. Г. О с т а н о в. Математическое моделирование метаболизма клетки . . . . .	257

## УПРАВЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТЬЮ И ВОЗРАСТНЫМ СОСТАВОМ ПОПУЛЯЦИЙ

И. Е. ЗУБЕР, Ю. И. КОЛКЕР, Р. А. ПОЛУЭКТОВ

(ЛЕНИНГРАД)

Во многих областях человеческой деятельности, связанных с эксплуатацией природных ресурсов, возникают задачи управления численностью биологических популяций. К ним относятся задача воспроизводства и стабилизации численности ценных промысловых животных (хищников и травоядных), задача рациональной организации рыбного промысла, управления численностью и возрастной структурой стада крупного рогатого скота на сельскохозяйственном предприятии и др. Исследование закономерностей роста и развития популяций весьма облегчается, если имеется математическая модель, описывающая закономерности размножения и гибели особей.

Простейшей из моделей такого рода является модель Вольтерра [4], в которой все особи считаются неразличимыми, а в качестве единственного параметра, характеризующего популяцию, принята ее общая численность.

Уравнение Вольтерра имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = (\alpha - \gamma N) N,$$

где коэффициент  $\gamma$  учитывает лимитирующее влияние биоценоза на популяцию в целом,  $N$  — численность популяции,  $\alpha$  — коэффициент, характеризующий ее.

Очевидно, что эта модель может рассматриваться лишь как первое приближение к действительности и что более реалистичные подходы к описанию популяций должны быть связаны с учетом неоднородности свойств особей. При этом, изучая закономерности воспроизводства популяций, мы должны в первую очередь учесть такой параметр, как возраст. Действительно, процессы рождаемости и смертности, определяющие динамические свойства популяции, если и не определяются возрастом особей однозначно, однако весьма сильно коррелированы с этим параметром.

Настоящая работа посвящена постановке и решению ряда задач управления численностью двуполых биологических популяций с учетом возрастного распределения особей. В качестве базовой модели используется дискретная модель свободно развивающейся популяции, предложенная Лесли [6]. Показано, что основные динамические особенности двуполой популяции связаны с характерными параметрами женских особей. Самцы в модели играют подчиненную роль. Изменение численности и возрастной структуры популяции полностью определяются характером изменения во времени возрастной структуры популяции женских особей.

## 1. Уравнения динамики популяции

Рассмотрим биологическую популяцию, развивающуюся в стационарных внешних условиях при отсутствии заметного влияния лимитирующих факторов. Это означает, что специфические по возрастам свойства рождаемости и смертности приписываются не зависящими от численности особей и неизменными на протяжении всего интересующего нас отрезка времени.

Пусть  $X$  есть наибольший возраст, которого достигают особи данной популяции. Разобьем интервал  $[0, X]$  на  $n$  возрастных групп с периодом  $T = \frac{X}{n}$  и допустим, что в момент  $t = 0$  нам полностью известно распределение особей по этим возрастным группам. Задача состоит в нахождении возрастного распределения в момент  $t = T$ , а значит, в силу принятого допущения и в моменты  $t = 2T, t = 3T$  и т. д. Подобный подход имеет смысл квантования по времени и с необходимостью приводит к модели, описываемой системой разностных уравнений. Подчеркнем, что единица возраста совпадает здесь с периодом квантования времени, что, вообще говоря, не обязательно. В ряде случаев жизнь особи распадается на несколько качественно различных стадий, резко разграниченных между собой; тогда разбиение на возрастные группы диктуется самим биологическим содержанием задачи. Примером вида, требующего такого рассмотрения, могут служить чешускрылые (бабочки). Можно допустить, что популяции большинства видов, в том числе млекопитающих, свободны от необходимости специального возрастного разбиения.

Для сокращения записи примем  $T$  за единицу масштаба измерения времени. Обозначим через  $x_j(k+1)$  численность всех самок в возрасте от  $j-1$  до  $j$  в момент  $k+1$ . Естественно принять  $x_1(k+1)$  в первом приближении пропорциональным численности каждой возрастной группы в момент  $k$ :

$$x_1(k+1) = \alpha_1 x_1(k) + \alpha_2 x_2(k) + \dots + \alpha_n x_n(k), \quad \alpha_i \geq 0, \quad (1.1)$$

где  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$  — коэффициенты рождаемости каждой возрастной группы.

Ясно, что в момент  $(k+1)$  в  $j$ -ю возрастную группу попадут все самки, находившиеся в момент  $k$  в возрастной группе от  $j-2$  до  $j-1$ , за вычетом умерших от естественных причин в промежутке  $[k, k+1)$ . Поэтому имеем

$$x_j(k+1) = \beta_{j-1} x_{j-1}(k), \quad \beta_{j-1} \in (0, 1], \quad j = 2, 3, \dots, n. \quad (1.2)$$

Объединяя (1.1) и (1.2), приходим к системе [2]:

$$\left. \begin{aligned} x_1(k+1) &= \sum_{s=1}^n \alpha_s x_s(k), & \alpha_s &\geq 0, \\ x_2(k+1) &= \beta_1 x_1(k), \\ \dots & \dots & 0 < \beta_s &\leq 1. \\ x_n(k+1) &= \beta_{n-1} x_{n-1}(k), \end{aligned} \right\} \quad (1.3)$$

Мы получили систему  $n$  однородных разностных уравнений с постоянными коэффициентами в нормальной форме Коши, описывающую динамику женской популяции. Перепишем ее с использованием матричных обозначений:

$$x(k+1) = Fx(k). \quad (1.4)$$

Здесь  $x(k)$  и  $x(k+1)$  — векторы-столбцы возрастных распределений особей в моменты  $k$  и  $k+1$  соответственно, а матрица  $F$  имеет вид

$$F = \begin{pmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \alpha_{n-1} & \alpha_n \\ \beta_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Будем называть в дальнейшем числа  $\beta_s$  ( $s = \overline{1, n-1}$ ) коэффициентами выживаемости, а матрицу  $F$  — популяционной матрицей. Коэффициенты  $\alpha_s$  и  $\beta_s$  определяются свойствами биологического вида и характером внешних условий. Отметим некоторые свойства системы (1.4).

1°. Характеристический многочлен матрицы  $F$  равен

$$\Delta_n(\mu) = |\mu I - F| = \mu^n - \alpha_1 \mu^{n-1} - \sum_{s=2}^n \alpha_s \mu^{n-s} \prod_{l=1}^{s-1} \beta_l,$$

что легко доказывается методом математической индукции.

2°. Характеристическое уравнение  $\Delta_n(\mu) = 0$  обладает единственным положительным корнем  $\mu_1$  таким, что

$$|\mu| \leq \mu_1, \quad (1.5)$$

где  $\mu$  — любое другое собственное значение матрицы  $F$ . Числу  $\mu_1$  отвечает положительный собственный вектор  $x^1$  матрицы  $F$ .

Утверждение 2° прямо следует из теоремы о неотрицательных матрицах [1, стр. 365] и теоремы Декарта [3].

3°. Знак равенства в (1.5) имеет место в том исключительном случае, когда лишь один из коэффициентов рождаемости отличен от нуля:

$$\alpha_k > 0, \quad \alpha_j = 0 \text{ для } j = 1, 2, k-1, k+1, \dots, n.$$

4°. Величина  $\mu_1$  определяет асимптотическое поведение популяции. Численность популяции неограниченно возрастает при  $\mu_1 > 1$  и асимптотически стремится к нулю при  $\mu_1 < 1$ . При  $\mu_1 = 1$  имеет место соотношение

$$\lim_{k \rightarrow \infty} x(k) = c x^1,$$

где

$$x^1 = \left[ \frac{\mu_1^{n-1}}{\beta_1 \beta_2 \dots \beta_{n-1}} \frac{\mu_1^{n-2}}{\beta_2 \dots \beta_{n-1}} \dots \frac{\mu_1}{\beta_{n-1}} 1 \right]'$$

— положительный собственный вектор матрицы  $F$ , определяемый с точностью до множителя.

5°. Для того чтобы  $\mu_1$  было меньше единицы, необходимо и достаточно выполнение условия

$$\alpha = \alpha_1 + \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{l=1}^{s-1} \beta_l < 1.$$

При  $\alpha = 1$   $\mu_1 = 1$ .

Перейдем к рассмотрению популяции мужских особей. Пусть  $y(k+1)$  есть число самцов в возрасте от  $j-1$  до  $j$  в момент  $k+1$ . Система

$$\left. \begin{aligned} y_1(k+1) &= \sum_{s=1}^n \gamma_s x_s(k), & \gamma_s &\geq 0, \\ y_2(k+1) &= \delta_1 y_1(k), \\ \dots & \dots & 0 < \delta_s &\leq 1. \\ y_n(k+1) &= \delta_{n-1} y_{n-1}(k), \end{aligned} \right\} \quad (1.6)$$

доопределяет описание двуполой популяции. В матричных обозначениях (1.6) примет вид

$$y(k+1) = Ey(k) + \Gamma x(k), \quad (1.6)$$

где  $y(k)$ ,  $y(k+1)$  — векторы возрастных распределений самцов в моменты  $k$  и  $k+1$ , а матрицы  $E$  и  $\Gamma$  имеют вид

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \delta_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \delta_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \delta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}; \quad \Gamma = \begin{pmatrix} \gamma_1 & \dots & \gamma_n \\ 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & 0 \end{pmatrix}.$$

Отметим, что характеристический полином матрицы  $E$  равен

$$\Delta_n(\mu) = |\mu I - E| = \mu^n.$$

Поэтому при произвольном начальном распределении мужских особей  $y(0)$  через  $n$  тактов (т. е. после смены одного поколения) в системе устанавливается распределение мужских особей, полностью не зависящее от  $y(0)$ , а определяемое лишь динамикой изменения численности возрастных групп самок;

$$y(k) = \sum_{j=1}^k E^{k-j} \Gamma x(j-1), \quad k = n+1, n+2, \dots$$

Отсюда следует, что в предложенной модели двуполой популяции самцы играют подчиненную роль и асимптотическое поведение популяции мужских особей при  $k \rightarrow \infty$  полностью определяется знаком выражения

$$1 - \alpha_1 - \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{l=1}^{s-1} \beta_l,$$

где  $\alpha_s$  и  $\beta_s$  — коэффициенты рождаемости и выживаемости женских особей. Поэтому в дальнейшем наше внимание будет сосредоточено на изучении системы (1.4).

## 2. Управление возрастным составом популяции

Для поддержания заданной численности и возрастной структуры популяции необходимо иметь оценку ее текущего состояния, т. е. вектора  $x(k)$ . Наиболее простой путь сводится к оценке в момент времени  $k$  количества особей в каждой возрастной группе. Эта возможность не является, однако, единственной в силу того, что последовательные значения компонент вектора  $x$  связаны соотношениями (1.4). Введем вектор наблюдения  $g(k)$  и матрицу наблюдения  $C = (c_{ij})_{p \times n}$ , где  $p \leq n$ . Уравнения (1.4) перепишутся при этом в виде

$$\begin{aligned} x(k+1) &= Fx(k), \\ g(k) &= Cx(k). \end{aligned} \quad (2.1)$$

Вид матрицы  $C$  определяется способом наблюдения за возрастной структурой популяции. Если на каждом шаге оценивается количество особей в каждой возрастной группе, то  $C = I$ , а вектор  $g(k)$  совпадает с вектором  $x(k)$ . В случае, когда мы наблюдаем лишь за общей численностью,  $g(k)$  превращается в скаляр, а матрица  $C$  становится равной

$$c' = (1 \ 1 \ \dots \ 1).$$

Пусть на каждом шаге оценивается количество особей в какой-либо одной ( $i$ -й) возрастной группе. Тогда

$$e' = \underbrace{(0 \dots 0}_{i-1} 1 0 \dots 0).$$

Выбор вида матрицы  $C$  в каждом конкретном случае определяется удобством реализации процесса наблюдения. Этот выбор, однако, не является произвольным. Вектор  $g(k)$  должен быть представительным для популяции в целом в том смысле, что он должен допускать возможность восстановления исходной возрастной структуры  $x(0)$ .

**О п р е д е л е н и е 1.** Свободная популяция (2.1) называется *полностью наблюдаемой посредством матрицы  $C$* , если существует такое целое число  $\lambda$ ,  $0 < \lambda \leq n$ , что по заданным наблюдениям  $g(0), g(1), \dots, g(\lambda)$  можно определить начальное возрастное распределение  $x(0)$ .

В соответствии с общим критерием наблюдаемости динамических систем Р. Е. Калмана [2, 5] для выполнения условия полной наблюдаемости необходимо и достаточно, чтобы ранг матрицы

$$V = \| C' \ ; \ F'C' \ ; \ \dots \ ; \ F'^{n-1}C' \|_{n \times np} \quad (2.2)$$

был равен  $n$ . При заданной матрице  $F$  условие (2.2) ограничивает свободу выбора матрицы  $C$ .

Перейдем к формулировке задачи управления, которое будем осуществлять с помощью элиминации особей или их добавления в популяцию. Так же как и в задаче наблюдения, управление можно реализовать либо путем воздействия на все возрастные группы, либо лишь на некоторые заранее избранные (например, подсадка молоди в рыбное стадо), либо на некоторые их линейные комбинации. Введем в общем случае вектор управления  $u(k) = [u_1(k) \dots u_q(k)]'$  и матрицу управления  $B = (b_{ij})_{n \times q}$ . Система (2.1) получит при этом следующий окончательный вид:

$$\begin{aligned} x(k+1) &= Fx(k) + Bu(k), \\ g(k) &= Cx(k). \end{aligned} \quad (2.3)$$

Выбор матрицы  $B$  ограничен требованием сохранения управляемости популяции.

**О п р е д е л е н и е 2.** Популяция (2.3) называется *полностью управляемой посредством матрицы  $B$* , если найдется такое целое число  $v$ ,  $0 < v \leq n$ , что при любом заданном начальном возрастном распределении  $x(0)$  возможно получить любое конечное распределение  $x(v)$  за счет выбора последовательности управляющих воздействий  $u(0), u(1), \dots, u(v)$ .

В соответствии с общим критерием управляемости динамических систем Р. Е. Калмана [2, 5] для выполнения условия полной управляемости необходимо и достаточно, чтобы ранг матрицы

$$U = \| B \ ; \ FB \ ; \ \dots \ ; \ F^{n-1}B \|_{n \times nq} \quad (2.4)$$

был равен  $n$ . При заданной матрице  $F$  условие (2.4) ограничивает свободу выбора матрицы  $B$ .

Требование полной управляемости является достаточно жестким, так как оно наложено не только на структуру, но и на значения элементов матриц  $F$  и  $B$ . Вместе с тем в реальной ситуации параметры  $F$  (коэффициенты выживаемости и рождаемости) известны с достаточно большим приближением и могут варьироваться в определенных пределах при изменении условий существования популяции, ее генетического состава и пр. Поэтому часто достаточно потребовать выполнения менее жесткого условия — условия структурной управляемости.

**О п р е д е л е н и е 3.** Будем называть популяцию *структурно управляемой посредством матрицы В*, если замена одного ненулевого коэффициента рождаемости  $\alpha_i$  на число  $\alpha_i + \varepsilon$ , где  $\varepsilon = o(\alpha_i)$ , переводит популяцию в полностью управляемую посредством той же матрицы В.

Замена требования полной управляемости на требование структурной управляемости существенно расширяет класс допустимых матриц управления В при заданной популяционной матрице F.

В каждом конкретном случае условия полной наблюдаемости и полной (или структурной) управляемости могут быть проверены непосредственно с использованием критериев (2.2) и (2.4) и определения 3. Вместе с тем вполне определенный вид матрицы F позволяет сформулировать ряд специальных результатов относительно допустимой структуры матриц В и С. Рассмотрим далее случай, когда наблюдение осуществляется с помощью оценки численности лишь одной из возрастных групп, а управление популяцией также производится путем изменения численности некоторой одной заранее выбранной группы. Матрицы В и С сводятся при этом к соответствующим ортам:

$$B = e_i = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \left. \vphantom{\begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}} \right\} i-1, \quad C = e'_j = \underbrace{(0 \dots 0)}_{j-1} 1 0 \dots 0,$$

где штрих означает транспонирование. Задача выделения класса допустимых матриц решается при этом до конца в общем виде. Соответствующие результаты можно сформулировать в виде следующих теорем.

**Т е о р е м а 1.** При  $\alpha_n \neq 0$  популяция (2.1) полностью наблюдаема посредством любого орта  $B = e'_j$  ( $j = 1, 2, \dots, n$ ). При  $\alpha_n = 0$  система наблюдаема посредством орта  $e'_n$  и ненаблюдаема любым из остальных ортов  $e'_j$ ,  $j \neq n$ .

**Т е о р е м а 2.** Пусть  $\alpha_n \neq 0$ . Популяция (2.3) полностью управляема посредством ортов  $e_1, e_n$  и структурно управляема ортами  $e_j$ ,  $2 \leq j \leq n-1$ . При этом если  $\alpha_i = 0$  для всех  $i \neq n$ , то популяция полностью управляема любым ортом  $e'_j$ .

**Т е о р е м а 3.** Пусть  $\alpha_n = \alpha_{n-1} = \dots = \alpha_{n-s+1} = 0$ ,  $\alpha_{n-s} \neq 0$ . Чтобы популяция была полностью управляема посредством орта  $e_1$ , необходимо выполнение условий

$$(1) \quad i < n-s; \quad (2) \quad \prod_{j=i-1}^{i+s-2} \alpha_j \neq 0.$$

Для структурной управляемости эти условия являются и достаточными. Требования (1) и (2) превращаются в достаточные условия полной управляемости, если все коэффициенты  $\alpha_j$ , кроме входящих в (2), равны нулю, т. е.  $\alpha_j = 0$  при  $j \neq i-1, i, \dots, i+s-2, j \neq n-s$ .

**Т е о р е м а 4.** Если  $\alpha_n = 0$ , то популяция не может быть полностью управляема ортом  $e_1$  при  $i > \frac{n}{2}$ .

Доказательство этих теорем приведено в приложении 2. Рассмотрим в качестве примера случай, когда все особи популяции разбиты на четыре возрастные группы и при этом  $\alpha_4 = 0$ , а  $\alpha_3 \neq 0$ .

Из теоремы 3 следует, что популяция может быть управляема только ортом  $e_2$ , причем должно быть выполнено условие  $\alpha_1 \neq 0$ . Во всех осталь-



ных случаях популяция не является управляемой, поскольку нарушается необходимое условие полной (и структурной) управляемости.

**Приложение 1.** Докажем первоначально следующее утверждение. Для того чтобы вещественное собственное значение  $\mu_1$  матрицы  $F$  было меньше единицы, необходимо и достаточно выполнение неравенства

$$\alpha = \alpha_1 + \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t < 1.$$

**Необходимость.** Составим разность

$$\begin{aligned} \mu^n - \Delta_n(\mu) - \mu^n \alpha_1 - \mu^n \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t &= \alpha_1 (1 - \mu) \mu^{n-1} + \\ &+ \alpha_2 \beta_1 (1 - \mu^2) \mu^{n-2} + \dots + \alpha_n \beta_{n-1} \dots \beta_1 (1 - \mu^n). \end{aligned}$$

Положим  $\mu = \mu_1 < 1$ , тогда  $\Delta_n(\mu_1) = 0$ ,

$$\alpha_1 (1 - \mu_1) \mu_1^{n-1} + \alpha_2 \beta_1 (1 - \mu_1^2) \mu_1^{n-2} + \dots + \alpha_n \beta_{n-1} \dots \beta_1 (1 - \mu_1^n) > 0,$$

и значит,

$$\mu_1^n - \mu_1^n \alpha_1 - \mu_1^n \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t > 0.$$

**Достаточность.** Пусть  $\alpha_1 + \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t > 1$ .

Домножим это неравенство на степень  $\mu_a^n$ , где  $\mu_a$  — положительное собственное число популяционной матрицы; к левой части последнего неравенства прибавим  $\Delta_n(\mu_a) = 0$ :

$$\Delta_n(\mu_a) + \mu_a^n \alpha_1 + \mu_a^n \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t < \mu_a^n,$$

или

$$\alpha_1 (1 - \mu_a) \mu_a^{n-1} + \alpha_2 \beta_1 (1 - \mu_a^2) \mu_a^{n-2} + \dots + \alpha_n \beta_{n-1} \dots \beta_1 (1 - \mu_a^n) > 0.$$

Здесь  $\alpha_s \geq 0$ ,  $\beta_s > 0$  и  $\mu_a > 0$ . Поэтому  $\mu_a < 1$ . Но матрица  $F$  имеет только одно положительное собственное число  $\mu = \mu_1$ , значит

$$\mu_a = \mu_1 < 1.$$

Далее очевидно, что  $\mu_1 = 1$  в том и только в том случае, когда

$$\alpha = \alpha_1 + \sum_{s=2}^n \alpha_s \prod_{t=1}^{s-1} \beta_t = 1.$$

Отсюда непосредственно следует утверждение, высказанное в §1.

**Приложение 2.** Доказательства теорем 1, 2, 3, 4. Не умаляя общности, рассмотрим популяционную матрицу  $F$  в виде

$$F = \begin{pmatrix} f_{11}^1 & f_{12}^1 & \dots & f_{1, n-1}^1 & f_{1n}^1 \\ 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad f_{im}^1 = \beta_1 \dots \beta_{m-1} \cdot \alpha_m \quad (1)$$

(преобразование подобия, приводящее популяционную матрицу к виду (1), имеет диагональную матрицу; следовательно, если преобразованная система управляема посредством орта, то и исходная система управляема посредством орта).

Рассмотрим набор векторов

$$f^j_{\cdot i} = F^j b = \begin{pmatrix} f^j_{1i} \\ \vdots \\ f^j_{ni} \end{pmatrix}, \text{ где } b = e$$

Тогда

$$f^j_{\cdot 1} = (f^j_{i1} \overbrace{0 \dots 0}^{i-1} 1 0 \dots 0)' \quad (2)$$

и имеет место следующие соотношения:

$$f^j_{1i} = \sum_{s=1}^{j-1} f^1_{1s} \cdot f^{j-1}_{si} + f^1_{1i+j-1}, \quad i, j = 1, 2, \dots, n, \quad (3)$$

$$f^j_{ki} = f^{j-1}_{k-1i} \text{ для всех } j > 1. \quad (4)$$

Будем обозначать через  $U(i, n)$  матрицу Калмапа для  $n$ -мерной популяции, управляемой ортом  $e_i$ ,  $1 \leq i \leq n$ . Тогда в силу соотношений (1) — (4) имеем

$$U(i, n) = \begin{pmatrix} 0 & f^1_{1i} & f^2_{1i} & \dots & f^{n-1}_{1i} \\ 0 & 0 & f^1_{1i} & \dots & f^{n-2}_{1i} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ i & 1 & & & \\ & 1 & & & \\ & & \dots & \dots & \\ & & & & f^1_{1i} \\ 0 & 0 & \dots & 1 & \dots & 0 \end{pmatrix}.$$

Отметим следующее:

- 1)  $\det U(1, n) = 1$ ,  $\det U(n, n) = (-1)^{n-1} f^1_{1n} \neq 0$ .
- 2) Последняя строка матрицы  $U(i, n)$  содержит только один ненулевой элемент, принадлежащий  $(n-i+1)$ -му столбцу.
- 3) Всякий главный минор порядка  $s$  матрицы  $U(i, n)$  для  $s < i$  равен нулю.

Перейдем непосредственно к доказательству теорем.

Предположим сначала, что  $\alpha_n \neq 0$ , и исследуем  $\det U(i, n)$ .

Умножаем  $j$ -ю строку  $\det U(i, n)$  на  $f^1_{1j-1}$  и вычитаем из первой строки,  $j = 2, 3, \dots, n$ .

Тогда первая строка определителя  $u'_i$  примет вид

$$u'_i = (-f^1_{1i-1} \overbrace{0 \dots 0}^{n-i} f^1_{1n} 0 \dots 0).$$

Умножаем  $j$ -ю строку определителя на  $f^1_{1j-2}$  и вычитаем из второй строки. В силу (3,4) имеем

$$u'_2 = (0 - f^1_{1i-1} \overbrace{0 \dots 0}^{n-i+1} f^1_{1n} 0 \dots 0)$$

и т. д.; повторяем эту операцию  $i-1$  раз. Получаем следующее соотношение:

$$\det U(i, n) = \det \begin{pmatrix} \mathbf{B}' & \mathbf{D} \\ \mathbf{I}_i & \mathbf{G} \end{pmatrix},$$

где

$\mathbf{I}_i$  —  $(n-i+1) \times (n-i+1)$ -матрица вида

$$\mathbf{I}_i = \begin{pmatrix} 1 & & & & \\ & 1 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & 1 \end{pmatrix},$$

причем главные миноры матрицы  $\mathbf{Q}_i$  зависят от  $f_{1i}^1$ , коэффициент  $f_{1n}^1$  не входит ни в один элемент матрицы  $\mathbf{Q}_i$  и  $\det \mathbf{I}_i = 1$ ;

$\mathbf{B}'$  —  $(i-1) \times (i-1)$ -матрица, элементы которой включают коэффициенты  $f_{ij}^1$  только для  $j \leq i-1$ ;

$\mathbf{D}$  —  $(i-1) \times (i-1)$ -матрица вида

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} f_{1n}^1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \tau_{2i} & f_{1n}^1 & \dots & 0 & 0 \\ \tau_{n1} & \tau_{n2} & \dots & \tau_{nn-1} & f_{1n}^1 \end{pmatrix},$$

где коэффициент  $f_{1n}^1$  не входит ни в один элемент матрицы  $\mathbf{D}$ , кроме диагональных;

$\mathbf{G}$  —  $(n-i+1) \times (i-1)$ -матрица, в элементы которой коэффициент  $f_{1n}^1$  не входит.

Тогда

$$\det U = \det \mathbf{I}_i \cdot \det [\mathbf{D} - \mathbf{B}'\mathbf{I}_i^{-1}\mathbf{G}].$$

Обозначим матрицу  $\mathbf{D} - \mathbf{B}'\mathbf{I}_i^{-1}\mathbf{G}$  через  $\theta$ ,

$$\theta = \begin{pmatrix} \omega_{11} + f_{1n}^1 & \omega_{12} & \dots & \omega_{1n} \\ \omega_{21} & \omega_{22} + f_{1n}^1 & \dots & \omega_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \omega_{n1} & \omega_{n2} & \dots & \omega_{nn} + f_{1n}^1 \end{pmatrix}.$$

При этом  $\det U = \det \theta$  и каждый элемент  $\omega_{ij}$  матрицы  $\theta$  есть полином от элементов матрицы  $\mathbf{F}: f_{1s}^1, f_{1q}^1$  при  $s, q \neq n$ , т. е. не зависит от  $f_{1n}^1$ .

Таким образом,  $\det \theta$  обращается в нуль тогда и только тогда, когда  $f_{1n}^1$  совпадает с собственным числом матрицы

$$\Omega = \begin{pmatrix} \omega_{11} & \dots & \omega_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ \omega_{n1} & \dots & \omega_{nn} \end{pmatrix}.$$

Следовательно, существует сколь угодно малое  $\varepsilon > 0$  такое, что  $f_{1n}^1 + \varepsilon$  уже не является собственным числом матрицы  $\Omega$ , т. е.  $\det U \neq 0$  при замене  $f_{1n}^1$  на  $f_{1n}^1 + \varepsilon$ , что и доказывает структурную управляемость популяции при  $\alpha_n \neq 0$ .

Перейдем к доказательству теорем 3, 4.

Пусть  $f_{1n}^1 = 0$ . Тогда, как было показано, первая строка определителя принимает вид  $u'_1 = [-f_{1i-1}^1 \ 0 \ \dots \ 0]$ . Разлагая определитель  $U(i, n)$

по элементам первой строки, получаем рекуррентное соотношение

$$\det U(f_{11}^1 \dots f_{1n-1}^1 0) = -f_{1i-1}^1 \det U(f_{11}^1 \dots f_{1n-1}^1),$$

где через  $U(f_{11}^1 \dots f_{1n-1}^1)$  обозначается матрица  $U$ , отвечающая популяционной матрице порядка  $n-1$ , управляемой ортом  $e_i$ .

Аналогично получаем

$$|\det U(f_{11}^1 \dots f_{1n-s}^1 0 \dots 0)| = \prod_{j=i-1}^{i+s-2} f_{1j}^1 \det U(f_{11}^1 \dots f_{1n-s}^1).$$

Таким образом, если  $\alpha_n = \dots = \alpha_{n-s+1} = 0$ ,  $\alpha_{n-s} \neq 0$ , то необходимыми условиями управляемости популяции являются следующие:

$$\prod_{j=i-1}^{i+s-2} \alpha_j \neq 0, \quad n-s > i. \quad (5)$$

Необходимость последнего неравенства обуславливается тем, что все главные миноры матрицы  $U$  порядка  $k < i$ , очевидно, равны нулю.

Повторяя предыдущее доказательство при замене  $f_{1n}^1$  на  $f_{1n-s}^1$ , убеждаемся в достаточности условий (5).

Для доказательства теоремы 4 отметим следующее:

$$\text{при } i > \frac{n}{2} \quad \text{rang } [B' I_i^{-1} G] = \min(i-1, n-i+1) = n-i+1, \\ \text{rang } D < i-1$$

при  $f_{1n}^1 = \beta_1 \dots \beta_{n-1} \alpha_n = 0$ . Следовательно  $\text{rang } U \leq \text{rang } [B' I_i^{-1} G] + \text{rang } D < n$ , т. е.  $\det U = 0$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гантмахер Ф. Р., Теория матриц, М., «Наука», 1967.
2. Катковник В. Я., Полуэктон Р. А., Многомерные дискретные системы управления, М., «Наука», 1966.
3. Курош А. Г., Курс высшей алгебры, М., «Наука», 1965.
4. Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, Gauthier-Villars, Paris, 1931.
5. Kalman R. E., Mathematical description of linear dynamical systems, SIAM Journ. contr., ser. A, № 1, 1963.
6. Leslie P. H., On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika 33, 3, 1945, 183.

Поступило в редакцию 17 XI 1969