

**В.Н. Разжевайкин**

**Индикатрисы устойчивости  
неотрицательных матриц и  
их приложение в задачах  
биологии и эпидемиологии**

## **1. Матрица Лесли**

Модель Лесли

$$u_1^{t+1} = \sum_{i=1}^n b_i u_i^t, \quad u_{i+1}^{t+1} = s_i u_i^t, \quad i = 1, \dots, n-1.$$

Вектор  $w^t = (u_1^t, \dots, u_n^t)^T$

$$w^{t+1} = A_{Les} w^t$$

$$A_{Les} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Устойчивость нулевого положения равновесия эквивалентна неравенству  $r(A_{Les}) \leq 1$ .

Вопрос о выживании популяции сводится к вопросу о неравенстве  $\Phi(A_{Les}) \leq 1$  для индикатрисы устойчивости матрицы  $A_{Les}$ .

Она имеет вид

$$\Phi(A_{Les}) = \sum_{i=1}^n b_i \prod_{j=1}^i s_{j-1},$$

где  $s_0 = 1$ .

Содержательный смысл  
правой части –  
биологический потенциал  
популяции, т.е. среднее число  
потомков, произведенных  
одной особью в течение всей  
своей жизни.

## 2. Матрица Лефковича

К матрице Лесли  
добавляются ненулевые  
элементы на главной  
диагонали

$$A_{Lf} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & r_2 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{n-1} & r_n \end{pmatrix}.$$

Популяция подразделена по  
стадиям развития,  
сменяемым последовательно

частью особей Доля  
остающихся на  $i$ -й стадии  
равна  $r_i < 1$ . Биологический  
потенциал популяции ( $s_0 = 1$ ,  
 $r_1 = 0$ )

$$\Phi(A_{Lf}) = \sum_{i=1}^n b_i \prod_{j=1}^i \frac{s_{j-1}}{(1 - r_j)}.$$

Формула дает при  $r_i < 1$   
индикатрису устойчивости  
для матрицы  $A_{Lf}$ .

**Замечание.** Альтернатива с  
 $r_i = 1$  и  $s_i > 0$  при  $b_n \neq 0$   
(условие неразложимости)  
влечет  $r(A_{Lf}) > 1$ .

### 3. Матрица Логофета

Каноническая форма

$$A_{Lg} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1,n-1} & a_{1,n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & 0 & 0 \\ a_{31} & a_{32} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ a_{n,1} & a_{n,2} & \dots & a_{n,n-1} & a_{nn} \end{pmatrix}$$

с  $a_{ij} \geq 0$  (так что  $a_{ij} = 0$  при  $j > i > 1$ ).

Характеристический  
многочлен

$$P(A_{Lg}, \lambda) = \prod_{j=1}^n (\lambda - a_{jj}) \cdot (1 - Q(A_{Lg}, \lambda))$$

## Индикатриса устойчивости

$$Q(A_{Lg}, \lambda) = \sum_{i=2}^n a_{1i} \frac{\sum_{m_i} \prod_{l=1}^{k_{m_i}} a_{p_l^{m_i}, p_{l-1}^{m_i}}}{\prod_{j=1}^i (\lambda - a_{jj})},$$

где в числителе под знаком суммы стоят произведения по всевозможным

упорядоченным (так что  $p_l^{m_i} > p_{l-1}^{m_i}$ ) подмножествам  $m_i = \{p_l^{m_i}\}$  множества  $\{1, \dots, i\}$  с началом, равным единице (так что  $p_1^{m_i} = 1$ ), и максимальным значением, равным  $i$  (так что  $p_{k_{m_i}}^{m_i} = i$ ).

При этом  $a_{p_1^{m_i}, p_0^{m_i}} = 1$  для любых  $m_i$ .

При  $a_{jj} < 1$  функция  $Q(A_{Lg}, 1)$  может выполнять роль индикатрисы устойчивости, поскольку в этом случае при  $\lambda > \max a_{jj}$  функция  $Q(A_{Lg}, \lambda)$  строго монотонно убывает по  $\lambda$ , а первый множитель в правой части положителен.



## 4. Индикатриса устойчивости $3 \times 3$ матрицы

Пусть  $A_3 = (a_{ij})$  с  $i, j = 1, 2, 3$ .

$$\Phi(A_3) = a_{11} + \frac{a_{12}a_{21}(1-a_{33}) + a_{13}a_{31}(1-a_{22}) + a_{12}a_{23}a_{31} + a_{32}a_{21}a_{13}}{(1-a_{22})(1-a_{33}) - a_{32}a_{23}}. \quad (1)$$

При  $a_{ii} < 1$  для  $i = 1, 2, 3$   
неположительность  
знаменателя в случае  
неразложимой матрицы  $A_3$   
влечет  $r(A_3) > 1$ . Умножение  
на него выражения  
 $(\Phi(A_3) - 1)$  приводит к  
выражению, симметричному

относительно перенумерации  
вершин

$$\begin{aligned} F(A) = & 1 + a_{32}a_{23}(1 - a_{11}) + \\ & + a_{12}a_{21}(1 - a_{33}) + a_{13}a_{31}(1 - a_{22}) + \\ & + a_{12}a_{23}a_{31} + a_{32}a_{21}a_{13} - \\ & - (1 - a_{11})(1 - a_{22})(1 - a_{33}) \end{aligned}$$

(2)

## 5. Теорема об индикатрисе

### Определение.

Полиномиальная индикатриса устойчивости

неотрицательной  $n \times n$  матрицы  $A = (a_{ij})$  – это

$$F(A) = \max \Phi_k(A) = \frac{P_k(A)}{Q_k(A)},$$

$k = 1, \dots, n$ , для набора

полиномов  $P_k(A) = P_k(a_{ij})$ ,  
 $Q_k(A) = Q_k(a_{ij})$ , от элементов матрицы с независимыми от них коэффициентами:

$$\text{sign}(F(A) - 1) = \text{sign}(r(A) - 1),$$

где  $r(A)$  – спектральный радиус матрицы  $A$ .

**Теорема.** Для любого  
натурального  $n$   
неотрицательная  $n \times n$   
матрица  $A = (a_{ij})$  допускает  
построение полиномиальной  
индикатрисы устойчивости  
 $F(n, A)$ .

**Приложение 1.**  
**Дискретный принцип**  
**эволюционной**  
**оптимальности**

Динамика биологического  
сообщества

$$\begin{cases} x^{m+1} = A(x^m, y^m)x^m \\ y^{m+1} = B(x^m, y^m) \end{cases} \quad (3)$$

$m \in \mathbf{N}$  – дискретное время,  
 $x^m = (w_1^m, \dots, w_L^m)^T$  – вектор  
сообщества, составленный из  
набора векторов  
численностей

$w_l^m = (u_{l,1}^m, \dots, u_{l,n_l}^m)^T$   
структурированных по набору  
состояний популяций,  $n_l$  –

число возможных состояний отдельной особи популяции с номером  $l \in \{1, \dots, L\}$ ,  
 $y^m = (y_1^m, \dots, y_Y^m)^T$  – вектор внешних факторов,  $A$  – блочно диагональная по блокам векторов  $w_l^m$   
 $N \times N$ -матрица с  $N = \sum_{l=1}^L n_l$ ,  $B$  –  $Y$ -вектор.

Пусть  $(\bar{x}, \bar{y})$  с  
 $\bar{x} = (0, \dots, 0, \bar{w}_{K+1}, \dots, \bar{w}_L)^T$ ,  
 $\bar{w}_l > 0$  при  $l = K + 1, \dots, L$  и  
 $0 < K < L$ , – устойчивое положение равновесия системы (3), т.е. для якобиана  $J$  правой части системы, вычисленного в

ЭТОМ ПОЛОЖЕНИИ РАВНОВЕСИЯ,  
 В ЭТОМ СЛУЧАЕ

$$\Re(\sigma(J)) \leq 1 \quad (4)$$

В блочном  $(K, L - K, Y)$  виде  
 с компонентами  $(\zeta, \xi, y)^T$ , где

$$\zeta = (w_1, \dots, w_K)^T,$$

$\xi = (w_{K+1}, \dots, w_L)^T$  ЭТОТ  
 ЯКОБИАН  $J$  ИМЕЕТ ВИД

$$\begin{pmatrix} A^\zeta(\bar{x}, \bar{y}) & 0 & 0 \\ A_\zeta^\xi(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} & A_\xi^\xi(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} + A^\xi(\bar{x}, \bar{y}) & A_y^\xi(\bar{x}, \bar{y}) \cdot \bar{\xi} \\ B_\zeta(\bar{x}, \bar{y}) & B_\xi(\bar{x}, \bar{y}) & B_y(\bar{x}, \bar{y}) \end{pmatrix}. \quad (5)$$

Здесь  $\bar{\xi} = (\bar{w}_{K+1}, \dots, \bar{w}_L)^T$ ,  
 $A^\xi(\bar{x}, \bar{y})$  – ограничение  
 оператора  $A$  на компоненты  $\xi$

(аналогично для  $\zeta$ ), нижний индекс обозначает взятие соответствующего якобиана.

Из (4) и (5) следует что для любого  $l \leq K$  выполнено неравенство для спектрального радиуса

$$\rho_l(\bar{x}, \bar{y}) = \sup \left| \sigma \left( A^l(\bar{x}, \bar{y}) \right) \right| \leq 1 \quad (6)$$

Здесь  $A^l(x, y)$  – блок матрицы  $A(x, y)$ , соответствующий  $l$ -му виду из сообщества.

С другой стороны, в силу  $\bar{w}_l = A^{l'}(\bar{x}, \bar{y})\bar{w}_l > 0$  при  $l' > K$   
 $\rho_{l'}(\bar{x}, \bar{y}) \geq 1$ , причем для



матриц  $A^{l'}(\bar{x}, \bar{y}) \geq 0$  имеет место знак равенства.

Отсюда с учетом (6)

$$1 = \rho_{l'}(\bar{x}, \bar{y}) = \max_l \rho_l(\bar{x}, \bar{y}), \quad (7)$$

где  $l$  пробегает все возможные  $L$  значений, а  $l'$  – последние  $L - K$ , соответствующие  $\bar{x}_{l'} > 0$ .

Второе равенство в (7) – это *принцип эволюционной оптимальности*.

Решение задачи (7) с использованием индикатрисы устойчивости

$$F(n_{l'}, A^{l'}(\bar{x}, \bar{y})) = \max_l F(n_l, A^l(\bar{x}, \bar{y}))$$

## Приложение 2. Модель развития эпидемии при наличии миграции

$i = 1, \dots, n$  – номер региона,  
 $\varepsilon_{ij} \geq 0$  доля времени,  
проводимого жителем  $i$ -го  
региона в  $j$ -м

$I_i(t)$  – число  
инфицированных,

$S_i(t)$  – число восприимчивых.

$R_i(t) = N_i - I_i(t) - S_i(t)$  –  
число устраненных.

$$\sum_{j=1}^n \varepsilon_{ij} = 1.$$

$$\begin{cases} \frac{dS_i}{dt} = -\alpha S_i \left( \sum_{k=1}^n \varepsilon_{ik} \sum_{j=1}^n \varepsilon_{jk} I_j \right) + \gamma(N_i - S_i), & i = 1, \dots, n \\ \frac{dI_i}{dt} = \alpha S_i \left( \sum_{k=1}^n \varepsilon_{ik} \sum_{j=1}^n \varepsilon_{jk} I_j \right) - (\beta + \gamma) I_i, & i = 1, \dots, n. \end{cases} \quad (8)$$

Из (8) следует  $\frac{dR_i}{dt} = \beta I_i - \gamma R_i$ ,

и область  $U =$

$$\{S_i \geq 0, I_i \geq 0, S_i + I_i \leq N_i, i = 1, \dots, n\}$$

инвариантна

Возможность возникновения  
пандемии ассоциируется с  
неустойчивостью  
тривиального положения  
равновесия системы (8)

$$\{S_i^* = N_i, I_i^* = 0, i = 1, \dots, n\}.$$

Случаю его устойчивости  
соответствует локализация

всех  $2n$  собственных значений якобиана  $J$  правой части системы (8), вычисленного в этом положении равновесия, в левой комплексной полуплоскости.

$$J = \begin{pmatrix} -\gamma \mathbf{1} & -\alpha \text{diag}(\mathbf{N}) \mathbf{E} \mathbf{E}^T \\ \mathbf{0} & \alpha \text{diag}(\mathbf{N}) \mathbf{E} \mathbf{E}^T - (\beta + \gamma) \mathbf{1} \end{pmatrix}, \quad (9)$$

где в клетках проставлены  $n \times n$  блоки,  $\mathbf{0}$  – нулевая, а  $\mathbf{1}$  – единичная  $n \times n$  матрицы,  $\mathbf{N} = (N_1, \dots, N_n)^T$ ,  $\text{diag}(\mathbf{N})$  – диагональная матрица с вектором  $\mathbf{N}$  на главной диагонали, а  $\mathbf{E} = (\varepsilon_{ij})$  –  $n \times n$  матрица корреспонденций.

Поскольку якобиан  $J$  имеет блочно треугольный вид, то его спектр совпадает с объединением спектров его диагональных блоков. Первый из них – диагональный со значением  $-\gamma < 0$  так что неустойчивость может возникнуть только при наличии собственных значений  $\mu$  второго диагонального блока в (9)

$$A = A_p - (\beta + \gamma) \mathbf{1},$$

с

$$A_p = (\beta + \gamma) \text{diag}(\mathbf{N}) \mathbf{E} \mathbf{E}^T$$

в правой комплексной полуплоскости

Условие устойчивости в терминах  $A' = (\beta + \gamma)^{-1} A_p$

$$r(A') < 1$$

с коэффициентами

$$a'_{ij} = \frac{\alpha N_i}{(\beta + \gamma)} \sum_{k=1}^n \varepsilon_{ik} \varepsilon_{jk}$$

В случае  $n = 3$  можно воспользоваться формулами

(1) и (2).